В.Ф. Череватов, Л.І. Тимочко

ЗООЛОГІЯ

із основами палеозоології

Міністерство освіти і науки України
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича

В.Ф. Череватов, Л.І. Тимочко

ЗООЛОГІЯ
із основами палеозоології

Навчальний посібник
для лабораторних занять та самостійної роботи студентів

Чернівці
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича
2023

УДК 59+[56:591]](076.5)
Ч - 46

Друкується за ухвалою Вченої ради
Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича
(протокол № 15 від 27 грудня 2023 року)

Рецензенти:
Держанський В.Д. доктор хаб. біол. наук, професор, головний науковий співробітник Інституту зоології (м. Кишинів, Молдова)

Галатюк О.Є., доктор ветеринарних наук, професор завідувач кафедри мікробіології, фармакології та ветеринарної епідеміології Поліського національного університету.

Череватов В.Ф., Тимочко Л.І.

Ч - 46 Зоологія із основами палеозоології : навч. посіб. для лабор. занять та самост. роб. студ. Чернівці : Чернівец. нац. ун-т ім. Ю. Федьковича, 2023. 294 с.

ISBN 978-966-423-820-2

Навчальний посібник містить матеріал щодо особливостей організації, біології основних груп безхребетних і хордових тварин, а також - розділ, присвячений історичному становленню органічного світу. Для закріплення знань із кожної систематичної групи тварин розроблені лабораторні роботи, а для узагальнення студентам пропонується заповнення підсумкових таблиць.

Видання підготовлено для студентів біологічних та педагогічних спеціальностей вищих навчальних закладів.

УДК 59+[56:591]](076.5)

ISBN 978-966-423-820-2

© Череватов В.Ф., Тимочко Л.І., 2023
© Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, 2023

ВСТУП

Відповідно до вимог кредитно-модульної системи організації навчального процесу, у дисципліні зоологія, яка складається з трьох взаємопов'язаних частин (лекцій, лабораторних занять та літньої польової практики), пропонується наступна структура: аудиторна робота (лекції та лабораторні заняття), індивідуальна та самостійна робота, літня польова практика. Лекції містять виклад основних фактів зоології та їх інтерпретацію і супроводжуються демонстрацією необхідних ілюстрацій та демонстраційних препаратів тварин. На лабораторному практикумі студенти закріплюють знання, отримані на лекційних заняттях та під час самостійної підготовки. В ході лабораторних занять здобувачі освіти набувають практичних навичок роботи з лабораторним обладнанням та опановують методи мікроскопічних досліджень, препарування тварин окремих таксономічних груп та виконання зоологічного рисунка; під керівництвом викладача знайомляться з будовою окремих видів, замальовують їх; формують навички самостійного розпізнавання частин тіла тварин, визначають їх взаєморозміщення. Головна мета курсу зоології полягає у викладенні основних зоологічних фактів та вмінні трактувати й осмислювати їх. Зоологічні факти, насамперед, містять відомості про будову тварин на різних етапах індивідуального розвитку, їх класифікацію, спосіб життя та роль у біосфері, їх походження та господарське значення. Для розуміння становлення сучасних таксонів тваринного світу необхідно знати історію розвитку органічного світу, яку вивчає палеозоологія.

На матеріалі даного курсу студентам необхідно засвоїти та навчитися застосовувати численні загальнобіологічні поняття (вид, система живих організмів, примітивність організації, біонт, життєвий цикл, орган, тканина тощо), осягнути поняття тварини (на відміну від рослин та грибів), а також численні більш спеціальні поняття, що стосуються життєвих циклів саме у тварин. Велика увага приділяється також проблемам еволюції. Значення загальнобіологічних відомостей у курсі зоології надзвичайно велике, оскільки вона є однією з перших біологічних дисциплін в університетському навчанні, а матеріал обіймає майже все розмаїття тварин. На цьому фактичному матеріалі важливі загальнобіологічні питання можна викласти вагомо й точно.

Навчальний посібник складений на основі програми нормативного курсу "Зоологія" та навчального плану з урахуванням модульної структури викладання дисципліни. Для формування вміння аналізувати теоретичний матеріал і порівнювати особливості організації різних груп тварин, після вивчення окремих розділів пропонуються узагальнюючі таблиці. Для розвитку зоологічного мислення на рівні організму та формування загальнозоологічного світогляду пропонуються таблиці для перевірки знань в процесі модульного контролю, які завершують лабораторну частину курсу зоології. Заповнення відповідних розділів частково здійснюється під час лабораторних занять, частково – у процесі самостійної роботи.

Отже, структура даного посібника передбачає поетапну роботу за графіком навчального процесу, причому кожний етап має власні конкретні завдання, певний обсяг знань та особливі форми звітності.

ОРГАНІЗАЦІЯ ЛАБОРАТОРНОГО ПРАКТИКУМУ

На лабораторних заняттях студенти вивчають натуральних або фіксованих тварин – представників різних систематичних груп. Ці заняття відбуваються паралельно і в тісному взаємозв`язку із лекційним курсом, істотно доповнюючи його, знайомлячи студентів з особливостями організації тварин, що розглядаються на лекціях. Саме лабораторні заняття поглиблюють та конкретизують та закріплюють знання, отримані на лекційному курсі. Тут студенти засвоюють технічні прийоми роботи з тваринами, отримують навички для наступної експериментальної діяльності, засвоюють закономірності загальнобіологічного характеру.

Методи вивчення тварин під час лабораторного практикуму різноманітні й залежать від морфобіологічних особливостей об’єкта, що вивчається, а також – від технічних можливостей кафедри. Тому, приступаючи до виконання завдань конкретного лабораторного заняття студентам необхідно уважно прочитати методичну розробку і зрозуміти весь хід роботи, зосередивши увагу на вказівках методичного характеру. Робота в лабораторії повноцінна, якщо студенти, попередньо готуючись до її виконання, вивчають теоретичний матеріал по лекційних записах та рекомендованих підручниках. Результати вивчення тварин відображаються у робочому альбомі студента у вигляді схематичних малюнків, короткого текстового запису, цифрового матеріалу тощо.

ВИВЧЕННЯ ФІКСОВАНИХ ТВАРИН, ВОЛОГИХ ТА СУХИХ ПРЕПАРАТІВ

Фіксовані тварини є основним, а для ряду систематичних груп тварин і єдиним матеріалом для знайомства з зовнішньою морфологією та особливостями анатомічної будови хордових тварин, вивчення їх різноманіття. При роботі з ними використовують переважно таке лабораторне обладнання як пінцети та препарувальні голки (ними переносять тварин з одного посуду до іншого, перевертають тощо). Працювати рекомендується у гумових рукавичках для запобігання можливого контакту шкіри з фіксуючими рідинами. З оптичних приладів на заняттях з морфології хордових тварин використовуються ручна або препарувальна лупи (для вивчення особливостей будови дрібних тварин). У ряді випадків використовуються стереоскопічні мікроскопи МБС, які дозволяють працювати як в падаючому, так і в проходячому світлі. Для докладного ознайомлення з морфологією переважної більшості систем внутрішніх органів хребетних тварин використовують постійні вологі препарати (відпрепаровані та розправлені окремі органи чи системи органів, у герметично закритому спеціальному посуді). З постійними препаратами слід поводитись обережно, не струшуючи їх та не змінюючи орієнтації об`єкта у них. При вивченні будови опорно-рухової системи використовують скелетний матеріал (цілісні відпрепаровані скелети тварин різних таксономічних груп або їх частини). Працювати зі скелетним матеріалом слід обережно, щоб не пошкодити його та не поранитись самому.

РОБОТА З МІКРОСКОПІЧНИМИ ПРЕПАРАТАМИ

Значне місце в лабораторних заняттях належить вивченню мікроскопічних препаратів. На заняттях використовують постійні мікропрепарати, які містять або цілих тварин (тотальні препарати), або ж зрізи через тіло тварин. Зрізи дають можливість знайомитися не лише морфологією, а і з гістологічною будовою різних органів та тканин тварин. Готові препарати використовуються протягом багатьох років, тому працювати з ними слід надзвичайно обережно.

Мікропрепарати розглядають, використовуючи оптичні прилади. Вибір типу приладу та збільшення залежить від величини об’єкта дослідження та завдання, яке ставиться перед дослідником.

ПРЕПАРУВАННЯ ТВАРИН

Для вивчення особливостей внутрішньої будови розтинають тварин різних таксономічних груп з строгим дотриманням Європейської конвенції «Про захист хребетних тварин, що використовуються для наукових експериментів або в інших наукових цілях» (1986 р.). Для зручності у зошиті наведені алгоритми їх розтину та описи загальної топографії внутрішніх органів кожної групи. При розтині розрізають стінку тіла тварини, розглядають та препарують внутрішні органи. Розтини проводять в особливих препарувальних ванночках, дно яких вкрите шаром воску або пінопласту. Для розтинів використовують наступний набір інструментів: ножиці, пінцет, скальпель, препарувальні голки та ентомологічні голки для приколювання тварин до дна ванночки, лупу; розтини зазвичай проводять у гумових рукавичках. Для розтину найкраще використовувати свіжозабитих тварин, тканини тіла яких не втратили еластичності та легко препаруються. Проте з етичних та технічних причин для розтинів найчастіше використовують заморожених або фіксованих у спиртових розчинах чи формаліні тварин (лабораторних тварин або екземпляри, які загинули в природі). Розтин тварин вимагає від студентів уваги, обережності та акуратності. До початку роботи студент повинен обов’язково уважно прочитати інструкцію (алгоритм розтину), перевірити наявність усіх необхідних інструментів та обладнання, підготувати робоче місце, дотримувати техніки безпеки. Фіксуючи тварину у препарувальній ванночці, слід вколювати голку у віск під гострим кутом, щоб надійно та зручно закріпити його. Розітнувши тварину, спочатку вивчають природне взаєморозміщення органів і лише після цього відпрепаровують окремі органи чи системи. При схематичному зображенні топографії внутрішніх органів для збільшення інформативності рисунка користуються кольоровими олівцями. Так травну систему прийнято забарвлювати в коричневий колір, дихальну – у фіолетовий, видільну – у зелений, статеву – у жовтий, нервову – у жовтогарячий. На схемах будови кровоносних систем судини, що несуть артеріальну кров зафарбовують червоним, венозну – синім олівцями. Після закінчення роботи слід ретельно вимити препарувальну ванночку та інструменти, тваринні залишки скласти у спеціальний посуд, витерти лабораторний стіл. Занотувати у робочий зошит власні спостереження та результати морфо-фізіологічних досліджень, отримані іншими бригадами студентів (у відповідні рядки таблиць). Здійснити розрахунки та зробити висновки щодо загального рівня організації досліджуваних тварин, особливостей будови окремих систем органів та морфо-фізіологічних адаптацій групи в цілому та окремих її представників (види, які вивчали на поточному занятті) до умов існування.

Вивчення морфології хребетних нерозривно зв'язане з опануванням значної кількості незнайомих анатомічних термінів. Певна їх частина не має тривіальних назв або ж терміни довільно використовуються на побутовому рівні (наприклад "плече": анатомічна назва відповідає ділянці передньої кінцівки між плечовим та ліктьовим суглобом, у повсякденному ж спілкуванні асоціюється з частиною тулуба людини між шиєю та плечовим суглобом). Проте існує міжнародна система термінів, які мають єдиний уніфікований зміст для вчених будь-якої країни – латинська анатомічна номенклатура. Її становлення пов'язане з початковим етапом анатомічних досліджень, коли всі наукові праці писалися латиною. Тому у випадках, коли для певної морфологічної структури вже існувала латинська назва, вона закріплювалась у науці; якщо ж відповідного терміна не було, його створювали в латинізованій формі з використанням грецьких чи латинських коренів. Найбільш уніфікована латинська анатомічна номенклатура ссавців, в основу якої покладено відповідну медичну термінологію, регламентовану PNA – Parisiensia Nomina Anatomica (прийнята на Міжнародному з'їзді анатомів у Парижі в 1955 р.) У зв'язку з певними незручностями використання "теріологічної" номенклатури для інших груп тварин здійснюються спроби стандартизувати відповідну термінологію щодо інших класів хребетних (зокрема, створена "стандартна" анатомічна номенклатура птахів). У цілому гомологічні структури в різних групах тварин мають однакову назву. Якщо ж гомологія викликає сумнів, при її описі використовують інший термін.

Оскільки знання особливостей організації тварин необхідні біологам усіх спеціальностей, вважаємо за доцільне навести латинські назви основних кісток скелета, внутрішніх органів, елементів центральної нервової системи, магістральних кровоносних судин тощо. Для опису відносного розміщення окремих частин тіла й органів застосовують низку спеціальних термінів, що визначають площини, напрямки або ж місце розташування.

Площину, яка розсікає тіло хребетної тварини у вертикальному поздовжньому напрямку, називають **сагітальною**; це єдина площина симетрії в усіх білатерально-симетричних тварин. Перпендикулярну до неї площину, яка розсікає тіло в горизонтальному поздовжньому напрямку, називають **фронтальною**, оскільки вона паралельна до "лоба" тварини. Площину, перпендикулярну до обох згаданих, яка розсікає тіло у вертикальному поперечному напрямку, називають **поперечною**, або **трансверсальною**.

Для визначення морфологічно переднього (головного) та морфологічно заднього (хвостового) кінців тіла у хребетних використовують терміни **краніальний** та **каудальний** відповідно.

Як і в будь-якої іншої білатерально-симетричної тварини, у хребетних розрізняють **дорзальну** (спинну), **вентральну** (черевну), а також ліву та праву **латеральні** (бічні) поверхні тіла.

Розміщення органа чи структури на поперечній площині вказують відносно середньої лінії (осі симетрії), використовуючи поняття **медіальний** (розміщений ближче до середньої лінії) та **латеральний** (більш віддалений від неї).

Нарешті для визначення розміщення структури або її певної частини відносно центру тіла чи іншої важливої точки відліку використовують поняття **проксимальний** (ближчий до відповідної точки) та **дистальний** (віддалений від неї). Найбільше застосування ці терміни знаходять при описі скелета, елементів кровоносної системи відносно серця; периферійної нервової системи відносно центральної нервової системи тощо.

ЗООЛОГІЧНИЙ РИСУНОК

Замальовування об'єктів дослідження – обов'язковий елемент лабораторного заняття. Рисунки мають цінність, якщо виконуються з натуральних об'єктів, які розглядаються студентом, а не з таблиць та підручників. Альбом лабораторних робіт, який відображає в рисунках всю виконану роботу, – важливий посібник для студента при підготовці до заліку або іспиту.

Різні роботи лабораторного практикуму вимагають рисунків різного характеру. Найпростіші – контурні. Їх використовують для передачі форми тіла тварини, характерної пози, зміни форми при русі тощо. Контурні рисунки не вимагають детальних позначень, для них дається лише назва.

Більш складними є рисунки, які відображають будову тварин. Такий рисунок вимагає правильної передачі пропорцій, правильного розміщення різних органів, чіткості контурів окремих органів тощо. Рисунки морфолого-анатомічного характеру повинні бути досить великими, щоб можна було відобразити та позначити необхідні деталі будови тварини. Конкретний розмір рисунка залежить від складності організації зображеної на ньому тварини. Виконання рисунку можна починати лише після вивчення будови тварини. В процесі змальовування уточнюються співвідношення різних органів та інші деталі будови. Основна вимога до навчального рисунка – наукова точність і чіткість зображення.

Наведемо послідовність виконання зоологічного рисунка. Спочатку в альбом наносять контури об'єкту. Відтак легенько олівцем позначають розміщення різних органів з урахуванням пропорцій, і вже потім – більш детально промальовують окремі органи та елементи будови. Якщо рисунок виконують з мікропрепарату, починати змальовування слід зі збільшення, при якому об'єкт видно повністю. Після нанесення в альбом контурів тіла та основних органів переходять на більше збільшення і продовжують рисунок.

Для економії часу рисунки можна спрощувати (напр., кінцівки зображати лише з одного боку тіла). Для відображення натуральної величини тварини в альбомі, поруч з рисунком, вказують ступінь збільшення (напр., "збільшено в 3 рази") або наводять обмежену з обох боків риску, що відповідає натуральним розмірам тварини.

Якщо рисунок виконаний в натуральну величину, це вказується у підписі. При зображенні мікроскопічних об'єктів вказують, при якому збільшенні мікроскопу зроблено рисунок.

Коли рисунок закінчено, до нього наводять детальні позначення. При невеликій кількості позначень (до п'яти) вони виконуються на кінцях виносних ліній безпосередньо біля рисунка. Якщо ж позначень більше, біля виносних ліній ставлять цифри і окремою колонкою, після підпису до рисунка, дають їм пояснення. Наносити цифри безпосередньо на рисунок не дозволяється. Виносні лінії роблять суцільними, а не пунктиром чи штрихами. Рисунки виконуються простим олівцем або чорною тушшю, гелевим капіляром тощо. Кольорові рисунки бажано робити при передачі природного забарвлення об'єкта дослідження та для загальних схем будови; в останньому випадку слід дотримуватися загальновживаної в зоології колористики для окремих систем органів.

ОБЛАДНАННЯ РОБОЧОГО МІСЦЯ

Студенти допускаються в лабораторію для практичних занять тільки в халатах.

Предмети навчального обладнання, необхідні для виконання завдання, повинні лежати на столі так, щоб не заважати проведенню роботи. При використанні оптичних приладів альбом розміщують праворуч від них (для одночасного розглядання та замальовування препарату). Після використання мікроскопічні препарати знімають з предметного столика приладу і повертають у відповідні коробки для мікропрепаратів. Для протирання оптики та препаратів на робочому місці тримають невеликі серветки з марлі або м'якої тканини.

Якщо на занятті проходить декілька робіт, виконання яких вимагає різного обладнання, по закінченні кожної роботи все непотрібне обладнання прибирають з робочих столів на стіл для учбового матеріалу. Після розтинів слід зібрати залишки відпрепарованих тварин і здати лаборанту, а інструменти для розтину вимити і витерти насухо. Неприпустиме розкладання на робочих столах предметів, що не мають безпосереднього відношення до заняття (сторонніх книжок, сумок тощо).

ВИМОВА ЛАТИНСЬКИХ ЛІТЕР ТА ЇХ СПОЛУЧЕНЬ

Літера	Вимова	Розміщення	Приклад
A	а	в усіх випадках	**Ascaris** - аскаріс
ae	е	в більшості випадків	**Taenia** - теніа **Enidae** - еніде
B	б	в усіх випадках	**Bombus** - бомбус
C	ц	перед **e, i, y, ae, oe**	**Arcella** - арцеля **Coeloplana** - цельопляна
C	к	в інших випадках	**Carcinus** - карцінус **Insecta** - інсекта
ch	х	в усіх випадках	**Chelicerata** - хеліцерата
D	д	в усіх випадках	**Difflugia** - діффлюгіа
E	е	в усіх випадках	**Stentor** - стентор
F	ф	в усіх випадках	**Foraminirera** - форамініфера
G	г	в усіх випадках	**Gonionemus** - гоніонемус
H	англ. Н (умов. познач. ***x***)	як нім. або в більшості випадків	**Hydra** - хідра
H	не вимовляється	у сполученнях **rh, th**	**Rhizopoda** - різопода **Arthropoda** - артропода
ch	х	в усіх випадках	**Trichinella** - тріхінелля
ph	ф	в усіх випадках	**Daphnia** - дафніа
I	і	на початку слова та після приголосної	**Ixodes** - іксодес **Paramecium** - парамеціум
I	й	після голосної	**Eimeria** - еймеріа
J	й	в усіх випадках	**Joldia** - йолдіа **Cucujus** - кукуйус
K	к	в усіх випадках	**Kamptozoa** - камптозоа
L	ль	звичайно вимовляється м’яко	**Lamblia** - лямбліа
N	н	в усіх випадках	**Nereis** - нереіс
O	о	в усіх випадках	**Obelia** - обеліа
oe	е	у більшості випадків	**Coenagrion** - ценагріон
P	п	в усіх випадках	**Paramecium** - парамеціум
Q	к	в усіх випадках	**Squilla** - сквілля
R	р	в усіх випадках	**Radiolaria** - радіолярія
S	с	у більшості випадків	**Fasciola** - фасціоля
S	з	між голосними та **m, n** й голосною	**Infusoria** - інфузоріа
T	т	в усіх випадках	**Astacus** - астакус
ti	ці	перед голосними	**Ceratium** - цераціум
U	у	у більш. випадків	**Unio** - уніо
U	в	після **q** та у сполуч. **ngu** перед гол.; іноді у сполуч. **su** перед голосним	**aquaticus** - акватікус **Anguillula** - ангвіллюля **suavis** - свавіс
U	коротке у, ум. познач. ***y***	після **a, e**	**Aurelia** - ауреліа
V	в	в усіх випадках	**Volvox** - вольвокс
X	кс	в усіх випадках	**Culex** - кулекс
Y	і	в усіх випадках	**Cyclops** - цікльопс
Z	з	в усіх випадках	**Sporozoa** - спорозоа

Примітки:

1. Якщо дифтонги **ae** та **oe** необхідно прочитати роздільно, над ними ставиться знак розділу (двокрапка або риска): Aedes, Cloeon.

2. В деяких словах вкоренилася німецька вимова дифтонга **oe** як (**о**), наприклад: Amoeba - амоба; Coelenterata - целєнтерата.

3. В латинських та латинізованих грецьких словах сполучення **sch** не виражає окремого звука (**ш**); його слід вимовляти як (**сх**), наприклад: Schizophyllum - схізофіллюм.

4. Вказаним правилам вимови не підкоряються назви, які походять із сучасних мов, від географічних назв, прізвищ тощо. В них зустрічаються сполучення літер, чужі для латинської мови або ж такі, що інакше вимовляються мовою оригіналу, наприклад Leishmania - лейшманіа; Coeloplana metschnikowi - целоплана мечнікові

МОДУЛЬ 1. Загальнозоологічні поняття. Підцарство Найпростіші. Нижчі багатоклітинні. Ацеломічні тварини, аneліди

ПОНЯТІЙНИЙ АПАРАТ СУЧАСНОЇ ЗООЛОГІЇ

Як відомо, зоологія – наука про тваринний світ. І дійсно, ***об'єкт зоології*** - не окремі тварини і не окремі типи тварин, а ***тваринне царство в цілому.*** З погляду систематики воно розпадається на низку таксономічних категорій - типів, класів, рядів, родин, родів та видів. З точки зору історії, тваринне царство поділяється на ряд "стовбурів", які біля кореня складаються з таксономічних груп, що існували в давнину, а відтак – з нащадків цих вихідних груп, які виникали вже пізніше. ***Різноманіття тварин*** - фундаментальний факт зоології і зоологічна систематика вивчає ***закономірності*** цього розмаїття. Еволюційні перетворення тварин – їх зміни в часі, розділення одних "стовбурів" на велику кількість "гілок" і відмирання інших – також відбувається закономірно і є предметом ***філогенетики.*** Систематика й філогенетика великих таксонів досліджують головні закономірності тваринного царства. При вивченні виявляється, що воно – природне ціле, закономірно побудоване з певних частин та єдине у своїх історичних витоках.

Зоологія розглядає також кожен організм як єдине ціле. Вона вивчає його будову, поведінку, життєві функції та зв'язки з середовищем на всіх фазах життєвого циклу. Багато з цих питань нині вивчаються спеціальними дисциплінами, але дані різних наук необхідно знати та враховувати при цілісному зоологічному підході до тваринного організму.

Тварини – частина живого світу, спеціалізована на ***гетеротрофному живленні та рухливості.*** Рухливість приводить до виникнення нервового апарату та наступної появи й розвитку в його складі мозку. Вдосконалення в ході еволюції нервового апарату є однією з найважливіших зоологічних закономірностей.

Система тваринного царства – це об'єктивний опис подібностей та відмінностей між таксонами. Це – результат використання всієї суми знань про тварин, аналізу цих знань та виділення головного. За традиційними поглядами, при вивченні системи тварин використовують математичне поняття множини. Як відомо, множини можна точно виділяти за будь-якою ознакою. Отже, за різними їх комбінаціями можна було побудувати велику кількість систем тваринного світу, які будуть виконані точно та несуперечливо, але за однією чи кількома ознаками. Такі системи називають штучними. Що більше ознак використовується, то природнішою стає система. Вважають, що повністю природна система має збігатися з тією, яку б вдалося побудувати, знаючи весь хід еволюції, походження всіх стовбурів тваринного царства та їх взаємну близькість.

У зв'язку з прогресивним розвитком молекулярно-генетичних методів, застосуванням різних генетичних маркерів змінюються й погляди та філогенію та систему тваринного світу.

Важливе також поняття ***життєвого циклу.*** Це – сукупність усіх вікових фаз розвитку, "від яйця до яйця", а при відсутності яєць – від однієї морфологічної стадії до найближчої такої ж. У складі життєвого циклу всі вікові фази в принципі рівноправні. І яйцеклітина, і зародок на стадії дроблення, і личинка несуть ту ж спадкову інформацію, що й доросла особина. Статевозріла тварина може бути складніше побудована, але не найголовніша. Біологічно всі етапи у безперервній зміні організму однаково важливі, і без будь-якого з них інформація про тварину неповна. Кожний вид характеризується не однією певною фазою, а всіма стадіями розвитку, які проходять його особини, тобто життєвим циклом.

Життєвий цикл характеризується: 1) набором та послідовністю фаз, які його складають; 2) будовою та функціонуванням кожної з них. Для ембріології також істотні способи переходу від однієї фази до іншої. При наявності у тварин статевого розмноження основою класифікації їх життєвих циклів є ***ядерні*** цикли, тобто чергування диплоїдної та гаплоїдної їх частин і, відповідно, місце в життєвому циклі мейозу та утворення зиготи. У принципі, зміна гаплоїдної частини циклу на диплоїдну (і навпаки) є зміною поколінь – гаплоїдного та диплоїдного. Інколи в циклі буває кілька диплоїдних або гаплоїдних поколінь. У межах обох частин циклу можуть бути, у свою чергу, різні фази, неоднакові за будовою, але однакові за плоїдністю своїх ядер. Інколи фази життєвого циклу можна розрізнити і в тварин з нестатевим розмноженням. Життєвий цикл настільки важливий, що можна вважати еволюцію тварин еволюцією їх життєвих циклів.

Новий організм виникає в більшості випадків з особливо організованих статевих клітин у ході процесів індивідуального розвитку. При статевому розмноженні по-різному диференційовані статеві клітини **–** ***гамети*** або клітинні ядра об'єднуються в ***зиготу.*** При цьому спадкова інформація двох батьківських особин перекомбіновується, даючи генотипи нового покоління. Сукупність процесів з

моменту запліднення яйцеклітини до утворення багатоклітинного організму з його різноманітно диференційованими клітинами та функціонально спеціалізованими органами називають ***онтогенезом*** або індивідуальним розвитком. У ході онтогенезу організм формується у відповідності до спадкової інформації, закладеної в ДНК під впливом довкілля, тобто онтогенез означає реалізацію спадкової програми. Тривалість життя особин обмежена процесами старіння, які приводять до природної смерті.

Поняття ***клітини ти енергіди*** морфологічні. Вони грунтуються на будові тіла тварини. ***Клітина*** - це цитоплазма зі своїм ядром, органелами та граничним шаром. ***Енергіди –*** це ділянка цитоплазми зі своїм ядром, органелами, але без обмежуючого шару. Так у багатоядерної амеби – спільна плазма та ядра. Частина ядер володіє своєю часткою граничного шару у своїй сфері впливу, а частина – ні. Ядра, ближчі до середини амеби, граничного шару не мають. Така ділянка плазми з ядром, органелами, але без зовнішнього шару, називається енергідою. А саме багатоядерне тіло інколи називають ***синпластом,*** або ***плазмодієм.*** Про клітину з багатьма ядрами кажуть, що вона ***поліенергідна.*** тобто містить багато енергід. Клітина з 1 ядром **–** ***моноенергідна.***

Вважається, що екологія виду та екологічна ніша, яку займає вид, впливають на його морфо-функціональні особливості, які формують загальний вигляд тварини – ***життєву форму.***

Наприклад, літаючі тварини мають крила; активно плаваючі – обтічну форму тіла; риючі – пристосування до копання. Подібною життєвою формою можуть володіти неспоріднені види з подібними морфо-екологічними пристосуваннями до умов середовища.

Життєву форму визначають як певну форму прояву екологічних відносин, характерну для низки організмів. Ця форма виражається в подібності способу життя та способу живлення. Отже, дане поняття визначається не в рамках таксону чи біоценозу, проте при аналізі екологічних стратегій може використовуватися в рамках таксону, а при аналізі структури – в рамках біоценозу.

З належності тварин до однієї життєвої форми не завжди однозначно випливає їх морфологічна подібність. Якщо вона наявна (за формою тіла, особливостями харчодобуваючих структур, органів локомоції, вторинних статевих ознак тощо), кажуть про ***морфотип*** або морфологічний тип. Приклади: равлик, напівслимак та слимак – серед черевоногих молюсків; поліп та медуза – серед жалячих; краб та **креветка** – серед ракоподібних. Життєві форми тварин у зоології прийнято класифікувати на супідрядні категорії. Наприклад, водних тварин поділяють на великі групи життєвих форм за пристосуваннями до існування в різних ярусах: ***нейстон, планктон, нектон, бентос.*** Серед планктону зустрічаються форми променистих, кулястих, парасолькоподібних, ниткоподібних тварин. До нектону належать торпедоподібні, змієподібні, ластоногі форми. Серед бентосних організмів розрізняють прикріплених тварин (деревоподібних, кухлеподібних, черепашкових), повзаючих, риючих тощо.

Серед тварин грунту розрізняють: ***епібіос*** - мешканців поверхні; ***стратобіос*** - підстилки; ***геобіос*** - товщі грунту: У кожному ярусі виділяють численні життєві форми. Існує спеціальна класифікація життєвих форм тварин, що живуть на та всередині рослин - ***фітобіос.***

Симетрія тіла тварин

У переважної більшості тварин частини тіла розміщені симетрично. ***Симетрія,*** або співрозмірність частин цілого організму, має безпосереднє відношення до характеру пристосованості тварин до умов їх існування. Симетрія прямо або непрямо відображає особливості функціональної морфології, способу життя та поведінки тварини. Тому тип симетрії в зоології використовується як один з критеріїв поділу тваринного світу на великі таксономічні одиниці.

Елементи симетрії. У порівняльній морфології використовують три головні елементи симетрії: ***центр, вісь*** та ***площину.*** Вони необхідні для визначення типу симетрії, характерного для певного організму або групи організмів. Симетричними називають тіла, що складаються з таких частин, які шляхом певних перетворень можуть бути суміщені самі з собою. Найбільш суттєві два типи симетричних перетворень: відображення, від площини симетрії та обертання навколо осі симетрії.

Центр симетрії – це точка, навколо якої обертається тіло. Під час обертання контури тіла безперервно збігаються при повороті на будь-який кут у будь-якому напрямку. Ідеальне тіло з центром симетрії - куля. З живих об'єктів умовним прикладом центральносиметричного тіла є кулясте яйце з ядром у центрі. Подібною формою володіє колоніальний джгутиконосець V*olvox globator*.

Вісь симетрії – це вісь обертання тіла. У тварин з осьовою симетрією центр симетрії, як правило, відсутній і обертання можливе лише навколо осі, при чому остання найчастіше має різноякісні полюси. Наприклад, гаструла кишковопорожнинних – планула – на одному полюсі має рот, а на протилежному – аборальний орган. При природному обертанні навколо осі личинка плаває аборальним полюсом уперед. Морфологічно вісь симетрії може збігатися з передньо-задньою віссю тіла.

Площина симетрії проходить через вісь симетрії й розсікає тіло на дві дзеркальні половини - *антимери.* Відомо лише два основних типа симетрії – **обертальна** та **поступальна**. Їх суміщення дає модифікацію **обертально-поступальну** симетрію.

Обертальною симетрією володіє будь-який живий організм. Істотний характерний елемент для неї – *антимери.* Важливо знати, величину кута, при обертанні на який контури тіла збігаються з вихідним положенням. Мінімальним кутом володіє куля, яка обертається навколо центру симетрії; максимальний кут дорівнює 360º. Якщо тіло обертається навколо центру симетрії, то через цей центр можна провести скільки завгодно осей та площин симетрії. Якщо тіло обертається навколо однієї гетерополярної осі, то через цю вісь можна провести стільки площин симетрії, скільки антимерів має дане тіло. У залежності від цієї умови кажуть про обертальну симетрію певного порядку. У граничному випадку тіло має лише одну площину симетрії.

Характерний елемент **поступальної симетрії** – *метамери* У цьому випадку симетричні частини розміщені не дзеркально одна проти одної, а послідовно одна за одною. Одна з форм цієї симетрії – метамерія, яку розглянемо окремо.

Обертально-поступальна симетрія обмежено розповсюджена серед тварин. Вона характеризується тим, що при оберті на певний кут частина тіла трохи виступає уперед, а її розміри з кожним наступним кроком логарифмічно зростають на певну величину. Отже, відбувається суміщення актів обертання та поступального руху. Приклад такої симетрії у тваринному світі – спіральні камерні черепашки форамініфер та деяких головоногих молюсків. З певним припущенням сюди ж можна віднести некамерні планоспіральні черепашки черевоногих молюсків. У тварин прийнято виділяти такі типи симетрії:

1) ***сферична (куляста)* –** володіє великою кількістю осей симетрії, які перетинаються в одній точці – центрі **симетрії** (колоніальні променяки);

2) ***радіальна (променева)*** однакові частини тіла та органи містяться по радіусах від серединної поздовжньої осі тварини Тіло з радіальною симетрією може бути розділене на рівні частини кількома площинами (не менше двох), які проходять через цю вісь. Кількість таких площин визначає порядок симетрії. Така симетрія притаманна переважно тваринам, які ведуть сидячий чи малорухомий спосіб життя або ж пасивно плавають у товщі води. Інакше кажучи, вона формується в умовах, коли вірогідність надходження їжі або небезпеки однакова в усіх напрямках. Такою симетрією володіють кишковопорожнинні та голкошкірі;

3) ***білатеральна (двобічна)*** – тільки одна поздовжня площина (сагітальна) ділить тіло на дві дзеркальні рівні половини. У білатерально симетричних тварин розрізняють *передній* та *чадній кінці тіла, дорзальний* (спинний), *вентральний* (черевний) *правий* та *лівий латеральні* (бічні) боки тіла. Вона притаманна переважно тваринам, здатним до самостійного пересування. Як правило, така симетрія буває неповною, відносною: зовні організм симетричний (його права та ліва половини однакові), але в розміщенні багатьох внутрішніх органів спостерігається явна асиметрія.

4) ***асиметрія* –** передбачає ***відсутність жодного з наведених типів симетрії*** (черевоногі молюски).

Формування певного типу симетрії у тварин пов’язане з певним типом живлення, характером руху тварин та середовищем їх існування. Сферичні та радіальні форми, як ми бачили, пов'язані з середовищем, одноманітним в усіх напрямках (наприклад, товща води). Диференціація на дорзальний та вентральний боки, очевидно, обумовлена з тим, що дані частини тіла при повзанні по субстрату потрапляють у різні умови стосовно факторів середовища. При активному русі один кінець тіла першим зустрічає джерела подразнень, у тому числі їжу. Він стає переднім; сюди зсуваються ротовий отвір та органи чуття, сюди ж переміщується центр нервової системи – «мозок» – формується *головний відділ тіла.* Головна вісь тіла проходить від переднього полюса, де опинився рот, до заднього, де міститься анальний отвір, і єдину площину симетрії можна провести вздовж цієї осі (це – сагітальна площина, яка ділить тіло на праву та ліву половини).

Прилади для мікроскопічних досліджень

МІКРОСКОП

Складається з штативу, предметного столика і тубусу. Штатив має нижню частину, або ніжку та верхню – колонку, яка з'єднується з ніжкою рухомо і може відкидатися на 90 градусів. До колонки прикріплений тубус, який може пересуватися вгору і вниз за допомогою двох пар гвинтів: кремальєри (зубчатки або макрогвинта) та мікрометричного гвинта. До тубусу знизу пригвинчується об'єктив, зверху вкладається окуляр. Об'єктив з окуляром являю собою систему лінз, за допомогою яких розглядається предмет, який лежить на предметному столику. Для швидкої і зручної зміни об'єктивів користуються револьвером, який прикріплюється до нижньої частини тубуса. Він може бути 2-, 3- та 4-х гніздовим. Об'єктиви вгвинчуються у гнізда револьвера. При його повертанні окремі гнізда та вставлені в них об'єктиви послідовно проходять через вісь тубуса.

До нижньої частини колонки прикріплено предметний столик з круглим отвором в центрі. Під столиком міститься дзеркало, яке служить для спрямування пучка світла на об`єкт. Дзеркало закріплене в рухливу оправу, що дозволяє встановлювати його в потрібне положення. З одного боку воно ввігнуте, з іншого – плескате. Звичайно працюють з ввігнутим, у спеціальних випадках (імерсія) – з плескатим.

Між предметним столиком та дзеркалом міститься конденсор (освітлювач) з ірисовою діафрагмою. Це – система лінз, яка збирає та конденсує пучок світла, що відбивається дзеркалом. Цим досягається сильніше освітлення досліджуваного під мікроскопом предмета. Ірисова діафрагма – це круглий отвір, який при пересуванні спеціального штифтика може змінювати радіус і цим регулювати силу світла. При її відкриванні поле зору яскраво освітлене, при закриванні – затемнене.

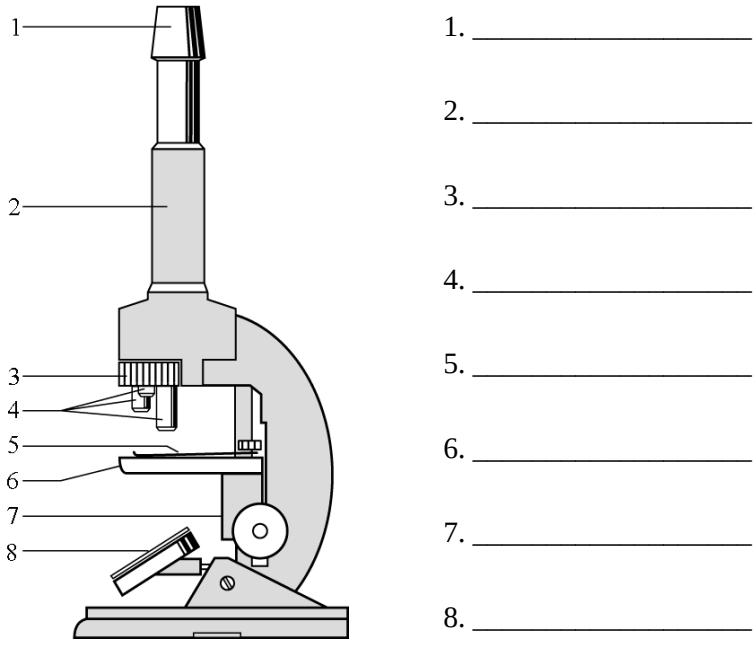


Рис. 1. Схема будови світлового мікроскопу

ОПТИЧНА СИСТЕМА МІКРОСКОПА

Об'єктив служить для одержання зображення предмета, що лежить на предметному столику; окуляр – для розглядання отриманого зображення.

Ступінь збільшення залежить від сили збільшення об'єктивів та окулярів. Сила збільшення позначена на них (для міжнародного вжитку – для окулярів у вигляді римських або арабських цифр, для об'єктивів – латинськими літерами); у вітчизняних – на кожному об'єктиві та окулярі арабськими цифрами. Загальне збільшення дорівнює добутку від множення збільшень об'єктива та окуляра. Широко застосовуваний біологічний мікроскоп має окуляри 7х; 10× та 15× і об'єктиви – 10×; 40× та 90× (відповідно, збільшення – від 70 до 1350).

При виборі збільшення пам'ятайте, що *лише заміна слабкого об'єктива на сильніший дає можливість побачити дрібніші деталі*, заміна ж слабкого окуляра сильнішим дає лише крупніше зображення тієї ж картини. Крім того, сильні окуляри погіршують чіткість зображення предмету, затемнюючи поле зору. Тому краще скомбінувати сильний об'єктив з слабким окуляром, ніж навпаки.

Для одержання чіткого зображення не завжди потрібне сильне освітлення. Іноді (напр., при розгляді прозорих найпростіших) необхідно затемнити поле зору для отримання чіткого зображення. Взагалі, для кожного об'єкту існує певний ступінь затемнення поля зору, при якому якість зображення найкраща. Тому, працюючи з мікроскопом, слід завжди користуватися діафрагмою.

Найсильніше збільшення дають імерсійні об'єктиви. При роботі з ними на покривне скло наноситься крапля імерсійної олії (напр., кедрової) і в неї занурюється об'єктив. Світлові промені після виходу з об'єкта потрапляють не в повітря, як при сухих системах, а проходять крізь шар олії; це запобігає розсіюванню променів і чіткість зображення зростає.

ПРАВИЛА РОБОТИ З МІКРОСКОПОМ

1. Мікроскоп встановлюють зручно для роботи і відтак не зміщують.
2. При відкритій діафрагмі і найменшому збільшенні ввігнуте дзеркало встановлюють так, щоб поле зору було яскраво і рівномірно освітлене.
3. На предметний столик у центрі, навпроти отвору розміщують препарат.
4. Дивлячись у мікроскоп і повертаючи гвинти кремальєри, піднімають чи опускають тубус доки не з'явиться зображення об'єкта. Кремальєра дає грубу установку тубуса. Більш тонка установка, при якій чітко видно об'єкт, досягається мікрогвинтом. Його зроблено так, що допускається обертання лише в кілька обертів (буває достатньо 1-2).
5. Якщо препарат не повністю потрапляє в поле зору, його слід пересувати. При пересуванні препарату в один бік його зображення в мікроскопі пересувається в протилежний (**мікроскоп дає обернене зображення**)!
6. При переході до великого збільшення те місце, яке буде вивчатися на препараті, розміщують в центрі поля зору. Піднімають тубус, замінюють слабкий об'єктив сильним і, дивлячись збоку, опускають тубус майже до повного стикання з препаратом.
7. Дивлячись у мікроскоп, **піднімають!** тубус до появи в полі зору зображення. Усі ці переміщення здійснюють кремальєрою.
8. Як тільки зображення з'явилося, переходять до мікрогвинта, уточнюючи отриману картину. Розглядаючи препарат, користуються лише мікрогвинтом для наведення фокусу об'єктива на глибші шари препарату.
9. При роботі обидва ока мають бути відкритими!

ШТАТИВНА (ПРЕПАРУВАЛЬНА) ЛУПА

Використовуються при вивченні дрібних тварин, при розтині дещо більших тварин, при виготовленні препаратів тощо. Складається зі штатива, до якого прикріплений предметний столик з круглим отвором в центрі й важеля з кільцем на кінці, в яке можна вкладати окуляри. Під столиком є плескате дзеркало в оправі, що дає можливість керувати його положенням. Важіль з окуляром за допомогою двох гвинтів піднімається та опускається. Об'єкт, покладений на столик, при певному положенні окуляра потрапляє у фокус і спостерігач його бачить. Окуляри мають збільшення 10× та 20× і повинні мати досить велику фокусну відстань, щоб при препаруванні була можливість маніпулювати інструментами.

ПРЕПАРУВАЛЬНИЙ БІНОКУЛЯР

Має 2 тубуси, поставлені на рівній віддалі між очима. Тубуси розміщені похило (під кутом 7,5 градусів); зверху в кожний вкладається окуляр. Об'єктиви з'єднані попарно на полозках, прикріплюються знизу до тубусів за допомогою спеціальних вмістилищ, в які вкладаються полозки. Вони також утворюють кут в 7,5 градусів. І окуляри, і об'єктиви кожної пари ідентичні. Кожний з тубусів дає пряме зображення предмету! З'єднуючись, вони утворюють одне пряме стереоскопічне зображення. Збільшення – 100-120 разів.

МБС-2 – стереоскопічний препарувальний бінокуляр з універсальним об'єктивом. Має 4 пари окулярів: 6×; 8×; 12,5× та 17× і 5 пар об'єктивів: 0,6×; 1×; 2×; 4× та 7×. При їх комбінуванні досягається збільшення від 3,6 до 119 крат. Вільна віддаль бінокуляра дорівнює 64 мм, тому користуючись ним зручно працювати препарувальними інструментами.

БІНОКУЛЯРНИЙ МІКРОСКОП

Дає збільшення сильніше, ніж у монокулярного мікроскопа. На відміну від бінокулярної лупи у нього при 2 окулярах є лише 1 об'єктив. Спеціальні відбивні призми, вміщені в тубус, роздвоюють отримане від об'єктива зображення, внаслідок чого зображення, що утворюється в мікроскопі, є стереоскопічним.

Переваги бінокулярного мікроскопу перед звичайним:

1) стереоскопічність зображення;
2) можливість користуватися при розгляді об'єкта обома очима;
3) пряме зображення, при якому рух досліджуваного об'єкта та його зображення збігаються.

Окремі розділи палеозоології

Стисла історія розвитку органічного світу

Геохронологічний та палеоекологічний підходи до періодизації історичного розвитку біоти

При описі історії органічного світу застосуємо сучасний поділ на палеоекологічні підрозділи, які відображають різні стани органічного світу в процесі його розвитку, а не класичні геохронологічні підрозділи, базовані на певних конкретних геолого-стратиграфічних міркуваннях.

Архейський етап – виникнення життя

Протягом усього цього етапу в біосфері Землі відбувалися найважливіші події, пов'язані з появою спочатку самого життя, а відтак – основних процесів життєдіяльності, властивих різноманітним сучасним живим організмам. Оминаючи сучасний стан гіпотез виникнення живого, зауважимо, що в міру того, як відкриваються щораз нові викопні залишки, термін появи життя на Землі поступово наближається до терміну її власного існування.

Історію Землі зручно поділяти на 4 головні стадії відповідно до переважного на кожній із них способу здійснення процесу космічного розвитку: 1) атомна еволюція, в процесі якої відбувалися ядерні реакції, що приводили до утворення водню, а потім до побудови з нього інших атомів; 2) хімічна еволюція, під час якої атоми об'єднувалися з утворенням хімічних сполук різного ступеня складності, зокрема неживих органічних молекул; 3) органічна еволюція, до якої відносять усі події, починаючи від виникнення життя і до появи вищих тварин та рослин; 4) культурна еволюція, тобто накопичення та передача від покоління до покоління культурної спадщини, яка почалася після того, як людина піднялася у своєму розвитку вище за тварину. Відомий також приблизний вік цих стадій: Земля як тверде тіло утворилася 4,5–5 млрд років тому (встановлено ураново-свицевим методом); найдавніші з відомих науці вулканічних порід датуються 3–3,5 млрд років, а найдавніші осадові мають вік 3,4–3,8 млрд років.

Атомна еволюція переважала у формотворчому періоді історії Землі, а потім поступово перейшла в хімічну. Хімічна еволюція врешті-решт досягнула стадії, на якій відбувалося утворення складних органічних молекул, які й підготували підґрунтя для виникнення життя. Умови життя на первісній Землі суттєво відрізнялися від нинішніх: висока температура, нестача кисню, надлишок вуглекислоти, наявність в атмосфері численних отруйних сполук (метану, аміаку, ціаніду тощо). Саме в таких умовах з'явилися перші живі організми. До найдавніших відомих нам викопних організмів належать бактерії та ціанобактерії, вік яких становить приблизно 3,2 млрд років (вони знайдені в допалеозойській формації в Південній Африці); відповідно, й органічна еволюція налічує понад 3 млрд років.

На основі способу добування енергії, способу живлення та структурної організації найпрогресивніших форм виділяють 5 головних стадій органічної еволюції: 1) стадія простих бактеріоподібних і, можливо, вірусоподібних гетеротрофних часток; 2) стадія прокаріотичних автотрофних фото- або хемосинтезуючих клітин, наприклад, у сучасній біоті ціанобактерії та хемотрофні бактерії; 3) стадія еукаріотичних аеробних клітин, рецентні приклади яких – одноклітинні зелені водорості та джгутиконосці; 4) стадія простих багатоклітинних аеробних організмів, як-от: багатоклітинні зелені водорості, печіночники та губки; 5) стадія складно організованих тварин і наземних рослин. Перші чотири з них охоплюють значну частину органічної еволюції – аж до вендського періоду; п'ята розпочинається у пізньому докембрії (венді).

Вирішальне значення має питання про початкові стадії органічної еволюції. Протягом приблизно перших 2 млрд років було зроблено кілька принципово важливих кроків до структурної організації та обміну речовин, які відіграли велику роль для всієї наступної еволюції багатоклітинних. Це: 1) автотрофне живлення; 2) аеробне дихання; 3) еукаріотична клітинна організація; 4) статеве розмноження. Вважають, що ці події відбулися 3,5 – 1,3 млрд років тому в наведеній послідовності.

Архейський світ був «світом прокаріот». Вважається, що в цей час океан являв собою так званий «первинний бульйон» з достатньою для живлення перших живих істот кількістю розчинених органічних сполук. Існує також альтернативна думка, згідно з якою перші організми були автотрофними (тоді це могли бути аноксифотобактерії з відділу Грамнегативних бактерій, а потім з'явилися скотобактерії та оксифотобактерії). Так чи інакше, безперервний ріст примітивних гетеротрофних часток неминуче мав призвести до поступового виснаження первинного «органічного бульйону». У цих умовах здатність організмів самостійно синтезувати собі їжу з неорганічної сировини давала величезні переваги, а розвиток здатності до фото- та хемосинтезу в примітивних прокаріотів, насамперед, проклав шлях до другого важливого кроку – аеробного дихання.

Первинна атмосфера Землі, як ми вже знаємо, мала водень, але в ній не було вільного кисню, тобто відновних, а не окиснювальних властивостей. За таких умов примітивним гетеротрофним частинкам та клітинам доводилося, очевидно, добувати енергію з органічного бульйону через бродіння. Як відомо,

бродіння – процес із метаболічного погляду неефективний, оскільки значна частина енергії вуглецевих сполук залишається невикористаною. У процесі ж аеробного дихання, яке забезпечує повніший розпад сполук вуглецю, вивільняється значно більше енергії. Тобто організми, які отримують необхідну їм енергію завдяки клітинному диханню, можуть функціонувати при значно вищих швидкостях метаболізму, ніж ті, яку отримують енергію через бродіння.

Для аеробного дихання потрібна атмосфера, яка містить кисень. Він утворюється як побічний продукт при фотосинтезі. На думку вчених, які вивчають ранні стадії історії Землі, перехід від первинної безкисневої атмосфери до атмосфери з киснем, відбувся внаслідок активності примітивних фотосинтезуючих організмів. Провідну роль у зміні складу атмосфери відводять оксифотобактеріям. Виникнення окиснювальної атмосфери було поступовим і дуже повільним процесом і саме ця повільність вважається причиною надзвичайно великого проміжку часу (понад 2 млрд років) між виникненням життя та появою еукаріот, а відтак – метазоїв. Тільки наприкінці наступної епохи досягається точка Пастера, яка, вважається, дає можливість перейти на кисневий метаболізм. Одночасно знижується кількість вуглекислоти та майже зникають отруйні гази. Очевидно, зі скотобактерій у цей час поширилися переважно хемосинтезуючі залізобактерії, які залишили по собі численні сліди у вигляді оксидів заліза (III). Основним типом угруповань (екосистем) цього часу були так звані кіркові, тобто тоненькі плівки, що складалися із різних бактерій і розміщувалися на масивній основі із залишків їх життєдіяльності – ***строматоліти.*** Вік перших викопних залишків таких угруповань нараховує близько 3,5 млрд років (відклади в Австралії та Південній Африці).

Протерозойський етап — виникнення різноманіття угруповань

Початок цього етапу датується приблизно 2,5 млрд років тому. У цей час уже сформувалися основні континентальні плити, океани стали значно глибшими, хоча вода, вважається, за складом ще довго (можливо, навіть до карбону) була однаковою в усіх водоймах. Протягом протерозою на Землі відбулося щонайменше 3 зледеніння. Типовий протерозойський пейзаж складався з високих, майже вертикальних скель та дуже низьких рівнин, які приплив міг заливати на десятки кілометрів (це було можливим унаслідок ерозії, яку не стримували, як нині, відсутні тоді наземні організми). У цих не дуже сприятливих умовах близько 2 млрд років тому з'явилися перші еукаріотичні одноклітинні. Еукаріотична клітинна організація, при якій численні генні центри зібрані в справжні хромосоми, всі функції розподілені між ядром та цитоплазмою і клітина містить такі органели, як хлоропласти та мітохондрії, була другим значним кроком уперед у підвищенні складності структури та здатності самостійно здійснювати різноманітні життєві процеси. Два основні моменти статевого розмноження – запліднення та мейоз – стали можливими завдяки угрупованню генів у справжні хромосоми та переміщення хромосом у ядро в еукаріот. Статеве розмноження як упорядкований та симетричний метод створення комбінативної мінливості виникає на рівні одноклітинних еукаріот. Першими еукаріотами були, очевидно, представники архебіонтів, проте жодних їхніх викопних залишків не знайдено, зате виявлена величезна кількість залишків організмів, які нагадують водорості з хлоробіонтів – зелені та червоні. Не виключене також існування в цей час інших організмів: різних одноклітинних планктонних (акритархів) і навіть багатоклітинних тварин (деякі викопні залишки інтерпретуються як губки та кишковопорожнинні). Отже, припускають, що основною подією протерозою була поява та диференціація протистів, а відтак – поява перших багатоклітинних тварин в особі губок і, можливо, кишковопорожнинних. Угруповання цього часу були дуже подібними до архейських, зокрема переважанням прокаріотних донних кіркових угруповань. Проте навіть у них з'явилися нові елементи, наприклад, справжні гриби і, можливо, кіркові червоні водорості. Планктонних організмів було небагато, і вважається, що серед них переважали представники підцарства хризолеукобіонтів – різні диноморфи, хромофіти тощо. Цілком імовірно, що суходіл того часу населяли різні бактерії та гриби, хоча прямих свідчень цього немає. Отже, в протерозої різноманіття угруповань зросло.

Вендський етап – розквіт безскелетної фауни

Вважається, що клімат на Землі у венді значно потеплішав, припинилися постійні зледеніння суші. Більша частина материків зібралася в південній півкулі, а наприкінці епохи почалося утворення південного суперматерика Гондвани. Море значно переважало над суходолом, при цьому більша частина морів була мілководною і добре прогрівалася. У цих умовах поряд зі строматолітами, які починають занепадати, починається розквіт бентосних угруповань великих багатоклітинних безхребетних – представників різних типів (губок, кишковопорожнинних, плоских червів, членистих, погонофор, примітивних хордових), повністю позбавлених твердого скелета. Ця риса визначальна для вендської фауни, оскільки в наступному, кембрійському періоді більшій частині організмів властивий твердий скелет, а розміри їх значно зменшуються. Поряд із відомими нам групами, вендська фауна містила численні організми абсолютно незрозумілої систематичної належності.

Ці фауністичні комплекси існували протягом 50 – 70 млн років, а потім досить швидко замістилися кембрійськими. Досі незрозуміло, які саме причини зумовили цю зміну. Можливо, це була поява планктонних безхребетних (до цього часу планктонні організми були лише серед бактерій та протистів), які різко змінили прозорість води: мутна раніше вода зробилася прозорою через те, що планктонні безхребетні склеюють фекалії в компактні пакети, які осідають на дно. Внаслідок цього змінилися температурний та газовий режими придонного шару води. З іншого боку, є свідчення про появу наприкінці вендського етапу перших хижих безхребетних, близьких до щетинкощелепних та хордових – конодонт, а можливо, також і хордових (безщелепних). Нарешті, вважається, що на рубежі криптозою та фанерозою дещо змінився хімічний склад морської води, що призвело, зокрема, до її «підлужування». Усі наведені причини могли різко змінити загальний вигляд фауни. Однак, суттевих змін у флорі порівняно з протерозойським етапом не відбулося.

Кембрійським етап – заповнення морських угруповань

Цей етап охоплює кембрійський та ордовицький періоди і тривав понад 150 млн років. Переважну частину цього часу на Землі панував тропічний клімат, а вміст кисню в атмосфері наближався до сучасного. Більша частина материків містилася у південній півкулі, а наприкінці епохи Гондвана «насунулася» на південний полюс і це призвело до значного похолодання та висушування клімату. Море значно переважало над сушею і склалися сприятливі умови для розвитку морських угруповань: наприкінці епохи існували вже всі звичні для нас типи тварин. Деяким групам стало «тісно» в морі й почалося їх поступове виселення на суходіл. У цей час виникла більшість класів безхребетних, хребетні тварини та наземні рослини. Строматоліти занепали і їхню екологічну нішу захопили інші герматипні організми (будівники біогерм – органічних будівель): археоціати та вапнякові червоні водорості. Вважалося, що археоціати вимерли наприкінці епохи, але нещодавно знайдено живих представників типу. Червоні вапнякові водорості, які домінували в кембрійських та ордовицьких морях, також дожили донині.

Серед донних двобічносиметричних тварин переважали представники членистоногих – трилобіти та різні плечоногі, котрі займали екологічну нішу, яка нині належить двостулковим молюскам. З'являються голкошкірі, насамперед, морські лілеї та зірки, відтак – морські їжаки. Роль великих пелагічних хижаків цього часу належить головоногим молюскам. Вони домінували у морях до появи ракоскорпіонів – величезних хижих хеліцерових, які згодом поступилися місцем панцирним рибам. Цей час вважається початком масового виселення безхребетних на суходіл. Першою сформувалася ґрунтова фауна, яка складалася з нематод, багатоніжок, тихоходів, оніхофор та подібних до них організмів. Розвивалася також пелагіаль – з'явилися граптоліти (колоніальні крилозяброві) та безщелепні.

Заселення суходолу рослинами розтягнулося надовго (перші наземні рослини відомі з ордовіку Казахстану). Важливо те, що рослини заселили сушу після формування ґрунту, в якому взяли участь бактерії, гриби, грунтові безхребетні. Окрім того, власне суходолу в звичному нам розумінні не існувало: узбережжя являло собою величезні заболочені простори, які часто повністю заливалися морем і перемежовувалися скельними утворами; жодних постійних прісних водойм не існувало. Образно кажучи, живі істоти самі «створили сушу», спинивши процеси ерозії, які довгий час до цього визначали вигляд Землі. Суша звичного для нас вигляду формувалася дуже довго; вважається, зокрема, що навіть до юрського періоду на водорозділах рослинності не було.

Силуро-девонський етап – виникнення перших наземних угруповань

Ця епоха почалася понад 440 млн років тому і тривала майже 70 млн. років. Клімат на Землі поступово теплішав: почавшись із невеликого зледеніння Гондвани, кліматична ситуація поступово змінилася на протилежну і протягом девонського періоду на Землі панували аномально високі температури. Відбувалося Каледонське горотворення: в цей час унаслідок стикання материкових плит прото-Північної Америки та прото-Європи виникли гори в Скандинавії, Шотландії, Гренландії, на сході Північної Америки. Море при цьому відступило, але наприкінці епохи відбулася нова трансгресія.

З наземних (ґрунтових) тварин вперше з'являються пояскові аneліди, подібні до малощетинкових червів. Оскільки в морях з'являються хижі хребетні тварини (панцирні та кистепері риби), хеліцерові, які досі домінували, витісняються на суходіл – виникають перші наземні хижаки (скорпіони та павуки - тригонотарби). Очевидно, серед наземної фауни домінували багатоніжки та нелітаючі комахи. Поява наземних хеліцерових змусила деяких з них переселитися на дерева, де й виникли у наступну епоху перші літаючі комахи.

У мілководних угрупованнях у середині епохи панують кистепері риби. Ці хижаки в пошуках «життєвого простору» починають опановувати наземне середовище і наприкінці епохи з'являються перші земноводні – лабіринтодонти (іхтіостега, іхтіостегопсис, тулерпетон). Поки що вони небагато

часу проводять на суходолі, оскільки продовжують живитися рибою і великими водними безхребетними.

У морських угрупованнях цього часу відбувається лише перегруповування: зменшення чи збільшення відносної ролі окремих груп, зрідка – поява нових. У силуро-девонську епоху почався розквіт коралів як основних герматипних організмів; зменшилася роль трилобітів, серед молюсків переважали амоноідеї та наутилоідеї. Хребетні були представлені безщелепними, які майже вимерли наприкінці епохи, та різноманітними рибами: панцирними, акантодієвими, кистеперими. Різноманіття їх настільки значне, що цю епоху прийнято називати "часом риб".

Міссісіпський (ранньокарбоновий) етап – розквіт вологих тропічних лісів

Цей етап охоплює близько 60 млн років і детально описаний у численних підручниках. Клімат на Землі був різноманітний: на арктичному материку Ангариді досить холодним та сухим, у Євроамериці, яка розміщувалася на екваторі, – теплим і вологим. Карбонові ліси мангрового типу періодично заливалися припливами та прибійними хвилями і виникали «моря болота»; розкладання органічних залишків відбувалося дуже повільно, оскільки не було ні досконалих комах-фітофагів, ані розвиненої мікофлори. Дерева трималися в ґрунті неміцно, тому нижні яруси були завалені опадом. У цих умовах і виникли літаючі комахи та плазуни. Першими комахами, які переселилися на дерева, тікаючи від хеліцерових, були, очевидно, рослиноїдні форми, які живилися вмістом сім'язачатків насінних рослин. Потім виникли перші літаючі хижаки – бабки та палеодиктиоптери, рятуючись від яких частина комах переселилася в опад, давши початок тарганам та подібним до них формам. Серед суходольних безхребетних панували комахи, диплоподи та різноманітні хеліцерові. Вищі земноводні перейшли на живлення комахами та іншими наземними безхребетними (багатоніжками, легеневими молюсками). Це вимагало значної перебудови організації і на цьому етапі виникли перші плазуни – капториниди, до яких до певної міри подібні сучасні черепахи.

Прісні водойми були дистрофного типу, тобто збіднені на органічні речовини, насамперед, на сполуки азоту. У них панували примітивні ракоподібні та кистепері риби.

Пенсільвансько-пермський етап – велике зледеніння та велике вимирання; виникнення хвойних лісів

Наприкінці карбонового періоду відбулася низка важливих подій: утворення Пангеї (єдиного гігантського суперматерика), активне горотворення (Урал, Алтай, Кавказ, Атлас, Арденни). Частина Пангеї (Австралія) опинилася на Південному полюсі. При цьому на Землі температури були нижчими, ніж нині. Виникли нові типи угруповань – хвойні ліси, але мешкали там майже ті самі тварини. Зросла роль рептилій (наприклад, у цей час з'явилися предки ссавців – терапсиди), але амфібії залишилися і зазнавали в цей період розквіту.

Вперше з'явилися комахи з повним перетворенням, які жили на хвойних рослинах і значною мірою сприяли наступній еволюції насіннєвих. У прісних водоймах дуже різноманітні веснянки.

270 млн років тому зледеніння закінчилося і наслідки цього були катастрофічними: почалося велике вимирання морської фауни. Вимерли останні трилобіти, 40 % усіх головоногих, 50 % голкошкірих, 90 % плечоногих, майже всі моховатки, корали і т. ін. Найменше постраждали губки та двостулкові молюски, які й посіли вивільнені екологічні ніші. Причина цього вимирання остаточно не з'ясована донині. У цей час уперше з'явилися окремі групи тварин (костисті риби, десятиногі раки), але значних подій в утворенні високих таксонів не відзначається.

Тріасовий етап – виникнення рідколісь

Відбувається оновлення наземної фауни. Пангея починає розпадатися, виникає Атлантичний океан. Клімат теплий і спочатку дуже сухий, а наприкінці епохи починає зволожуватися.

У фауні хребетних відзначаються процеси «мамалізації» терапсид (унаслідок чого виникають перші ссавці – рід морганокудон) та «авіфікації» архозаврів (протоавіс). Окрім цього, від дуже поширеної в цей час групи архозавроморфів – текодонтів – з'являються крокодили, птерозаври, які домінували протягом 70 млн років, та динозаври.

Юрсько-ранньокрейдовий етап – виникнення тайги

Клімат на Землі наблизився до оптимуму. Відбувся розкол материкових плит і повітря зволожилося. Море значно переважало над суходолом, залитими були навіть високі платформи (Руська, Північно-Американська). Почався новий розквіт фауни та флори. Велика кількість фіто- та зоопланктону викликала розквіт морської фауни, зокрема губок, коралів, двостулкових молюсків (які в цей час будували біогерми), голкошкірих тощо. З'явилися скати та осетрові риби. У морі панували великі хижі рептилії – іхтіозаври та плезіозаври.

На суходолі вперше виникли лісові масиви помірних широт – тайга, заселена, очевидно, лише комахами та ссавцями, які на них полювали. На величезних відкритих просторах зберігалися рідколісся,

які підтримували гігантські рослиноїдні ящери. У тих самих біотопах мешкали численні хижі форми, а також перші ящерохвості птахи (археоптерикс). Спостерігається розквіт архозаврів. У повітрі біля водойм панують птерозаври.

Палеогеново-пізньокрейдовий етап – зміна наземних угруповань; поява широколистих лісів

Хоча крейдовий та палеогеновий періоди належать до різних ер (мезозойської та кайнозойської відповідно), розвиток біосфери в цей час не змінював свого напрямку. Клімат на Землі був сприятливим для розвитку біоти; наприкінці крейдового періоду спостерігався абсолютний максимум температур. Континенти поступово набували сучасних обрисів.

Основна подія цього етапу – так звана аптська революція: наприкінці нижньої крейди майже одночасно виникли групи тварин і рослин, які домінують і нині – квіткові рослини, плацентарні ссавці, вищі птахи, суспільні комахи (бджоли, мурахи й терміти), метелики, вищі костисті риби. Квіткові рослини дуже швидко колонізували суходіл і наприкінці епохи витіснили інші рослини на периферію угруповань. Рідколісся припинили існування і виникли тропічні ліси, яких не було з карбону. Це призвело до поступового занепаду травоїдних, а далі – і хижих динозаврів.

Групи-«переможці» зазнали широкої адаптивної радіації: з'явилося 90 % рядів ссавців і птахів, понад 50 % рядів костистих риб, більша частина родин квіткових рослин.

У пізньокрейдових морях домінують різноманітні крокодили та величезні ящірки – мозазаври; наприкінці епохи з'являються китоподібні. Головоногі молюски – гроза крейдових морів – почали занепадати, зате різко зросла роль черевоногих та двостулкових. Почався розквіт морських зірок та морських їжаків. Наприкінці епохи альпійська складчастість призвела до висушування та похолодання клімату.

Неоген-антропогеновий етап – виникнення степів та тундри; формування сучасної фауни та флори

Рух материків у цей час мав несприятливі наслідки: замкнулися Панамський та Суецький перешийки; Антарктида поступово перемістилася в район Південного полюса, а північні материки кільцем оточили арктичний регіон. Склалися умови для виникнення нового Великого зледеніння.

На початку епохи, внаслідок висушування клімату та прогресуючого розвитку травоїдних ссавців, виникли широкі простори (клімато-географічний пояс) степового типу, заселені переважно злаками. Коли почалося зледеніння, ситуація дещо змінилася, і нині степи не утворюють суцільного поясу: існують лише їх острівці, розділені лісами чи пустелями. Наступання льодовика призвело до утворення ще одного типу угруповань – тундр, які просувалися на південь або ж відступали разом із льодовиком. Заключним моментом розвитку біосфери в цей час стала поява (вважається, у Східній Африці) Людини розумної.

ПІДЦАРСТВО НАЙПРОСТІШІ – *PROTOZOA*

Найпростіші дуже різноманітні й часто досить складно організовані. Нижчі найпростіші - типові клітини, моноенергідні за будовою, та біонти - за способом життя. Кожна така структура одночасно і клітина з одним ядром, і повноцінний **організм,** який сам може все: знайти в зовнішньому середовищі поживні речовини, правильно їх використати, засвоїти, до певної міри обирати умови існування, розмножуватись. До складу такої одиночної клітини нижчих найпростіших входять цитоплазма, ядро, граничний шар та різні клітинні органели. Проте протозої не обов'язково складаються з однієї клітини протягом усього життєвого циклу; у багатьох видів у циклі закономірно наявні багатоклітинні форми.

Головна частина клітини - ядро. Клітини найпростішого без ядра не буває. Ядро несе всю необхідну інформацію, керує всіма процесами в клітині за допомогою РНК, яку синтезує. Але основні функції клітини здійснюються в цитоплазмі органелами. Відповідно, ядро за допомогою своєї РНК може обслуговувати лише певний об'єм плазми, свою енергіду. Цим визначаються основні напрямки еволюції найпростіших. Одноядерне, моноенергідне найпростіше обов'язково дрібна, а відповідно малодиференційована істота. Межа складності найпростішого визначається розмірами макромолекул, тобто організм не може одночасно бути і дуже дрібним, і дуже складним. Одне універсальне малоспеціалізоване ядро повинно забезпечувати будову та функціонування всіх органел. Тому в найпростіших у самій суті їх організації закладена необхідність подолання моноенергідності. Основна

еволюційна тенденція найпростіших полягає саме в тому, щоб перестати бути моноенергідними. Для цього є три основні шляхи:

1) багатоядерність, або поліенергідність - дає можливість для диференціювання ядер;

2) збільшення кількості клітин, або колоніальність - сприяє диференціації клітин;

3) збільшення кількості наборів хромосом, або поліплоїдність - очевидно, так досягається більший об'єм синтезованих ядром речовин.

Усі ці шляхи були реалізовані найпростішими, проте багатоклітинні виникли лише одним із них.

Варто відзначити особливості життєвих циклів найпростіших. Цикл взагалі існує, якщо дане найпростіше може існувати хоча б у двох відмінних формах, послідовних у часі. Якщо, наприклад, клітини трипаносоми в організмах мухи та антилопи організовані по-різному, цей вид має життєвий цикл. Якщо у тварин є статеве розмноження, основою для класифікації життєвих циклів стає ядерний цикл, тобто закономірне чергування його гаплоїдної та диплоїдної фаз. У межах кожної з них можуть існувати фази життєвого циклу, які різняться між собою лише будовою цитоплазматичної частини клітини. Існує усього три типи ядерних циклів, відмінних за місцем у них мейозу.

Це:

1) ***зиготична редукція*** - мейоз відбувається одразу після утворення зиготи (*Phytomastigophorea, Sporozoea,* частина *Polymastigida,* частина *Hypermastigida*);

2) ***гаметична редукція*** – мейоз відбувається тільки перед утворенням гамет (решта *Polymastigida,* решта *Hypermastigida, Heliozoea, Ciliophora, Opalinata,* майже всі *Metazoa,* і, можливо, *Myxosporea);*

3) ***проміжна редукція –*** мейоз відбувається всередині циклу, а гаплоїдна та диплоїдна фази однаково добре виражені (*Foraminifera* та, у вигляді рідкісного винятку, коловертки, в яких цей тип циклу виник вторинно).

Система найпростіших перебуває в стані становлення. За системою, прийнятою Міжнародним Комітетом з систематики найпростіших (1980 р.), їх поділяють на 7 типів:

1. САРКОМАСТИГОФОРИ - SARCOMASTIGOPHORA
2. ЛАБІРИНТОПОДІБНІ - LABYRINTHOMORPHA
3. ПЕРЕДНЬОКОМПЛЕКСНІ - APICOMPLEXA
4. МІКРОСПОРИДІЇ - MICROSPORA
5. ТОНКОСПОРОВ1 - ASCETOSPORA
6. МІКСОСПОРИДІЇ - MYXOZOA
7. ВІЙКОНОСЦІ, або ІНФУЗОРІЇ - CILIOPHORA seu INFUSORIA

ОРГАНІЗАЦІЯ ПРОТОЗОЙНОЇ КЛІТИНИ

Одноклітинні організми, в основному, побудовані так само, як будь-яка еукаріотична клітина. Природно, в них зустрічаються різні відхилення в морфології клітинних органел, але їх форма та кількість такі ж або близькі до тих, що спостерігаються в клітинах багатоклітинних. Лише деякі органели, відомі в протистів, не зустрічаються у більш розвинених організмів.

Мембрани. Як і в усіх еукаріот, клітина найпростіших ззовні, тобто з боку позаклітинного середовища, обмежена клітинною, або плазматичною мембраною - ***плазмалемою*** Вона тришарова, з будовою, типовою для біомембран. Нещодавно в інфузорій у мембрані знайдено скупчення закономірно розмішених внутрішньо-мембранних часток невідомої функції. Ззовні до мембрани прилягає ***мукоїдний*** шар - ***глікокалікс,*** який складається переважно з мукополісахаридів. Він часто закономірно структурований, хоча його структури і не відтворюють розміщення внутрішньо-мембранних часток. Мукоїдний шар пов'язаний з інформаційною системою клітини. У ньому розміщені спеціальні рецепторні молекули. Крім того, за допомогою глікокаліксу клітини можуть вибірково накопичувати з оточуючого середовища різні речовини, які потім потрапляють у клітину шляхом *ендоцитозу.* Назовні від плазмалеми клітина деяких гіпотрих та різних тінтиннієвих буває оточена ще однією мембраноподібною структурою - ***перилемою.*** Ця структура також має тришарову будову, проте це - неклітинний, мертвий утвір, функція якого невідома.

На додаток до глікокаліксу в одноклітинних часто знаходять ще неклітинні, **прилягаючі** до мембрани лусочки, системи фібрил і, особливо в явно рослинних протистів, клітинні стінки або подібні до них структури. Часто є також позаклітинні будиночки чи черепашки.

Внутрішньоклітинні мембранні системи, наприклад, ***ендоплазматичний ретикулум (ЕПР),*** та вакуолярний апарат, апарат Гольджі, мітохондрії та пластиди відповідають звичній картині. Деякі

органели (мітохондрії, пластиди) виявляють в різних групах одноклітинних морфологічні особливості, які використовуються в систематиці. Це, насамперед, досить специфічне розміщення особливих ЕПР-цистерн навколо хлоропластів, а також закономірне розміщення тилакоїдів у пластидах у різних рядах зелених джгутиконосців.

Мікрофіламенти товщиною 4-10 нм часто зустрічаються в найпростіших. Нерідко вони утворюють більші пучки - ***фібрили.*** Для частини корененіжок доведено, що це - ***актоміозинові комплекси,*** які відповідають за рухливість клітин. Мікрофіламенти відіграють важливу роль у клітинному поділі - наприклад, в інфузорій вони утворюють у площині поділу скоротливе кільце, яке здійснює перешнуровування клітини.

Інші типи філаментів, очевидно, мають іншу природу, хоча також беруть участь у процесах скорочення. Наприклад, ***спазмін,*** знайдений у стебельцях коловійчаетих інфузорій, забезпечує швидке скорочення стебелець. Особливі типи філаментів, наприклад, у трубача (*Stentor*) та інших різновійчастих інфузорій, які також вважаються скоротливими, працюють за принципом, відмінним від актоміозинової системи і досі ще незрозумілим.

Мікротрубочки - надзвичайно важливий клас органел у клітинах протистів. Ці відносно тверді елементи часто виконують роль ***цитоскелету,*** наприклад, для укріплення кортикальної цитоплазми, а також для участі у випусканні певних типів псєвдоподій або у формуванні ротового апарату в джгутиконосців та інфузорій. Мікротрубочки можуть також відповідати за заякорювання в певному положенні різних систем органел всередині клітини, наприклад, скоротливих вакуолей в інфузорії туфельки. Вони беруть участь також у динамічних процесах у клітині. 'Так, показано, що певні типи ***пухирців*** транспортуються вздовж стрічок мікротрубочок до тих зон клітини, де вони потрібні. Можливо, що й більші органели, скажімо, мітохондрії**,** можуть транспортуватися за участю мікротрубочок. Мікротрубочки надзвичайно важливі для поділу ядра, насамперед, для транспорту хроматид, хоча їх точна функція в цьому процесі ще не з'ясована.

Досі незрозуміло, чи здатні самі мікротрубочки до швидких рухів. Для генерування зусиль при русі велике значення мають, швидше, структури, асоційовані з мікротрубочками. Це - деякі безпосередньо з'єднані з ними філаменти, особливо придатки мікротрубочок, які мають вигляд ручок - ***динеїнові ручки*** - і вступають у взаємодію з іншими мікротрубочками, генеруючи при цьому рух. Найвідоміший приклад цього - характерне розміщення мікротрубочок в ***аксонемах*** джгутиків та війок за типом (9+2). Мікротрубочки здатні також викликати рухи в процесі свого збирання-розбирання, але це відносно повільні рухи.

Джгутики та війки - ниткоподібні структури товщиною 0,2 мкм, заякорені в кортикальній плазмі клітини за допомогою ***базального тільця - кінетосоми.*** Стрижень джгутика або війки одягнутий плазматичною мембраною, тобто це внутрішньоклітинний утвір. На поперечному перерізі спостерігається сукупність мікротрубочок - **аксонема,** яка визначається як (9+2)-конфігурація.

Вона складається з дев'яти периферичних подвійних мікротрубочок - ***дублетів*** - та двох одиночних ***центральних*** мікротрубочок. Останні вкриті своєрідним "чохлом". Подвійні трубочки завжди складаються з однієї повної мікротрубочки (з тринадцятьма протофіламентами, видимими на поперечному перерізі) - це так звана А-трубочка, до якої прилягає неповна мікротрубочка усього з десятьма протофіламентами - В-трубочка. Три протофіламенти, яких не вистачає, спільні в А- та В-трубочок.

До кожної А-трубочки прикріплені пари ***динеїнових ручок,*** спрямованих у бік В-трубочки сусіднього дублету. Дублети зв'язані між собою ***пепсиновими зв'язками,*** а з центральними трубочками - зв'язками, які називають ***радіальними спицями.*** І нексинові зв'язки, і радіальні спиці відходять від А-трубочок дублетів. Усі ці структури регулярно розміщені відносно дублетів зі специфічною для кожної з них періодичністю.

У кінетосомі структура аксонеми змінюється: центральні мікротрубочки закінчуються в ***аксиальному зерні,*** а периферичні дублети стають ***триплетами*** в результаті того, що до кожного з них додається С-трубочка, котра, як і В-трубочка, неповна і володіє трьома спільними протофіламентами з В-трубочкою. В інфузорій часто зустрічаються безвійкові кінетосоми, спарені з кінетосомами, що несуть війки. Від кінетосом джгутиків та війок відходять завжди специфічно розміщені мікротрубочкові або мікрофібрилярні структури.

Вільні кінці джгутиків та війок також мають особливості в будові: В-трубочки завжди коротші, тому на кінцевій ділянці центральні трубочки оточені не дублетами, а дев'ятьма ***синглетами*** і зв'язані з плазматичною мембраною за допомогою певних структур, неоднакових у різних форм.

Найважливіший процес при русі війок - ковзання дублетів один відносно одного. Оскільки вони пов'язані між собою і з центром аксонеми. це веде до згинання всієї аксонеми. Динеїнові ручки, які

володіють АТФ-азною активністю, генерують зусилля для цього процесу. У фізіологічних умовах, коли в клітині є АТФ, вони спрямовані косо донизу. Якщо АТФ зв'язується з ними, ручки вступають у контакт з В-трубочкою сусіднього дублету, яка лежить напроти. Потім вони набувають горизонтального положення і при цьому зсувають дублети один відносно одного. При розщепленні АТФ динеїнова ручка нарешті відокремлюється від В-трубочки, а при новому надходженні АТФ знову витягується косо донизу й починає новий цикл. Оскільки аксонема вдягнута плазматичною мембраною, забезпечується однаковий рівень АТФ по всій довжині аксонеми. Динеїнові ручки складаються мінімум з п'яти субодиниць. Їх биття вважається тривимірним рухом, викликаним, очевидно, конформаційними змінами певних субодиниць.

У межах аксонеми динеїнові ручки різних дублетів повинні активуватися в певній послідовності, тільки тоді це приводить до цілеспрямованого руху. Вважають**,** що регуляторну функцію можуть виконувати центральні мікротрубочки.

У битті війок розрізняють дві фази - ***робочий удар*** та ***зворотний рух.*** Під час робочого удару війка запишається прямою і твердою й вигинається тільки біля основи, а при зворотному - по всій довжині від основи до верхівки й проходить поблизу поверхні клітини. Завдяки цьому багато рідини переміщується при робочому русі, і маю - при зворотному; утворюється струм рідини в напрямку робочих ударів, а інфузорія пливе у зворотному напрямку.

Способи биття джгутиків можуть бути різними. **Граничні** випадки - ***площинний*** та ***геликоїдальний*** (описує спіральну траєкторію), між ними є різні переходи - синусоїдальний, хвилеподібний з різними амплітудами тощо; завдяки ним тварина пливе вперед, або вперед з додатковим обертанням тіла навколо поздовжньої осі.

Джгутики та війки, ультраструктура яких, як ми бачили, однакова, але характер биття - різний, використовуються для захоплення їжі та переміщення особини. Хоча тип (9+2) дуже консервативний, не всі джгутики та війки однієї клітини обов'язково однакові: можуть бути джгути різної довжини, мати зверху волосоподібні структури - ***мастигонвми,*** або ***лусочки.*** Розміщення їх на клітині також різниться у різних видів.

Скоротливі вакуолі є в багатьох протистів типовими мембранними структурами. Як правило, вони асоційовані з низкою інших структур, утворюючи комплекс, який забезпечує ***осморегуляцію.*** Їм притаманне повільне заповнення рідиною - ***діастола*** та періодичне скорочення - ***систола,*** при якому вакуолярний вміст викидається до оточуючого середовища. Вакуолей в клітині може бути від однієї (у більшості найпростіших) до п’ятнадцяти-двадцяти в деяких інфузорій, або ж одного дуже довгого ***збираючого каналу,*** який тягнеться вздовж усього тіла і впадає на задньому кінці до однієї скоротливої вакуолі *(Loxophyllum, Spirostomum).*

Екструсоми – специфічні для найпростіших органели. Зараз їх, за даними різних авторів, відомо понад дванадцять типів і до них відносять усі структури, оточені мембранами, які можуть вистрілюватись або виштовхуватись, викидаючи з клітини свій вміст у відповідь на різні подразнення. Отже, термін екструсоми об'єднує негомологічні органели, здатні до екструзії. Звичайно вони розміщені в кортикальній цитоплазмі й мають різноманітну морфологію та призначення. Під час екзоцитозу розміри й структура виділеного матеріалу змінюються. Серед найбільш досліджених екструсом зазначимо: ***муко цисти –*** пухирці, які виділяють назовні мукоїдний секрет; ***токсицисти –*** отруйні органели хижих інфузорій у вигляді трубок, вкладених одна в одну, які, вивертаючись, вражають жертву; ***трихоцисти –*** білкові нитки, які дуже видовжуються при вистрілюванні та набувають періодичної структури (характерні для туфельки та інших інфузорій): ***рабдоцисти –*** паличкоподібні утвори (зустрічаються у нижчих інфузорій), які виділяють стрижень, форма якого не змінюється при екструзії; ***фіброцисти –*** різновид веретеноподібних трихоцист, які при вистрілюванні набувають куполоподібної форми (притаманні гіпостоматам). ***Гаптоцисти*** мають вигляд пухирців з вивідною трубочкою, описані у щупальцях сисних інфузорій. ***Кластороцисти –*** екструзивні органели *Didinium.* Останнім часом в інфузорій знайдені ще такі екструсоми: ***пексицисти, кнідицисти*** (жалкі капсули, що зустрічаються не лише у війчастих), ***циртоцисти. коноцисти, кристалоцисти. мікротоксицисти*** тощо.

Ядро та статевий процес. Усі протести володіють мінімум одним ядром, часто в тварин є численні однотипні ядра. Такі організми отримали назву ***гомокаріотних протистів.*** У видів зі складними життєвими циклами одноядерні стадії часто чергуються з багатоядерними (спорозоїти та мерозоїти кокцидій одноядерні, а шизонти та мікрогамонти - багатоядерні, гамонти форамініфер часто одноядерні, тоді як агамонти - багатоядерні). У залежності від організму ядра можуть бути ди- або гаплоїдними. У форамініфер та інфузорій є два типи ядер - генеративний мікронуклеус та соматичний макронуклеус. Такі організми називають ***гетерокаріотними,*** а явище відоме як ***ядерний дуалізм.*** При

ньому соматичні ядра деяких форамініфер та примітивних інфузорій (*Karyorelictida*) володіють тим самим ступенем плоїдності, що й генеративні ядра, а соматичні ядра інших форм, насамперед, вищих інфузорій, поліплоїдні. Часто макронуклеуси містять лише частину всієї генетичної інформації, але ця частина генів сильно ампліфікована.

Макронуклеус гетерокаріотних протистів регулює обмін речовин клітини, яка без цього ядра нежиттєздатна. Відтворення макронуклеуса відбувається шляхом амітозу (простого поділу ядра, під час якого його перешнуровування відбувається випадково, без попереднього утворення, подвоєння та розщеплення хромосом). У каріореліктид макронуклеуси до поділу не здатні: під час цитокінезу їх кількість зменшується вдвічі й надалі в ході життєвого циклу макронуклеуси диференціюються з мікронуклеусів.

Мікронуклеус, хранитель генетичної інформації, у здійсненні клітинних функцій участі не бере. Як і ядра гомокаріотних організмів, він ділиться мітотично, що переважно супроводжується поділом клітини.

Відомі різні морфологічні варіанти ядерного поділу в найпростіших, які виділяють у залежності від поведінки ядерної оболонки, а також від симетрії, розміщення та_ступеня розвитку центрів, які організують веретено. Термін ***відкритий мітоз*** належить до випадків, коли ядерна оболонка повністю фрагментується, якщо ж вона фрагментується лише на полюсах, говорять про ***напіввідкритий мітоз.*** При цьому організуючі центри веретена лежать у цитоплазмі, тоді як саме веретено вкрите ядерною оболонкою. У випадку ***закритого мітозу*** ядерна оболонка залишається інтактною.

Ортомітоз характеризується біполярним веретеном, частина мікротрубочок якого проходить від полюса до полюса, а частина прикріплена до кінетохор хромосом. Його організуючі центри мають форму центріолей. У випадку ***плевромітозу,*** навпаки, веретено складається з двох незалежних половин. Останнім часом цим особливостям надають великого значення у філогенії протистів. Як відомо, мітозу *Metazoa* притаманна повна фрагментація ядерної мембрани та наявність біполярного веретена. Такий відкритий ортомітоз отримав також назву *еумітозу.* Еумітоз зустрічається в численних рослинних джгутиконосців, амеб, сонцевиків, лабіринтових та деяких грегарин.

Папіввідкритий ортомітоз, при якому нитки веретена проникають з цитоплазми в ядро скрізь полярні отвори в ядерній оболонці, притаманний *Volvocida* та *Chloromonadida.* деяким сонцевикам та грегаринам, а також численним багатоклітинним водоростям та нижчим грибам.

У випадку ***напіввідкритого плевромітозу*** поза ядром розвиваються, починаючи від центрів, два напівверетена, які проникають всередину ядра крізь "дірки" в ядерній оболонці. Потім центри організації веретена зазвичай мігрують до протилежних полюсів ядра, проте у видів з великими ядрами вони можуть залишитися на одному його боці. Такий мітоз типовий для кокцидій. Останнім часом він був виявлений також в інших передньокомплексних, зокрема, у гемоспоридій та піроплазм.

Якщо біполярне веретено утворюється всередині замкненої ядерної оболонки, говорять про ***закритий ортомітоз.*** У ньому розрізняють два варіанти: у деяких корененіжок організуючі центри веретена лежать па внутрішньому боці ядерної оболонки, а в каріолімфі мікронуклеусів інфузорій виникають пучки мікротрубочок, зазвичай не зв'язані з організуючими центрами.

Закритий внутрішньоядерний плевромітоз поширений серед найпростіших. У цьому випадку напівверетена прикріплені зсередини до ядерної оболонки електроннощільним матеріалом.

Трихомонади та гіпермастигіни володіють ***закритим позаядерним плевромітозом.*** центри, які організовують веретено, розміщені поза ядром і зв'язані один з одним центральним веретеном. Окремо від нього до ядерної оболонки прямують два напівверетена, які вступають там у контакті з **кінетохорами** хромосом, що містяться на внутрішньому боці ядерної оболонки. Подібний перебіг мітозу в динофлагелят, проте в них центральне веретено пронизує ядро, розміщуючись усередині цитоплазматичних каналів.

Статеві процеси, при яких слідом за попереднім мейозом зливаються дві гамети, відомі не в усіх одноклітинних. Численні, насамперед, нижчі протисти (наприклад, амеби та джгутиконосці) – гаплоїдні організми, ціла низка яких розмножується лише агамним (безстатевим) способом. Якщо ж гаплоїдні ядра двох гамет зливаються у диплоїдне ядро зиготи (гамогонія), говорять про статевий процес.

У одноклітинних існує два основних типи статевого процесу: копуляція та кон'югація. У амеб, джгутиконосців та споровиків копулюють зазвичай дві вільноплаваючі гамети, які походять від неоднаково детермінованих гамонтів - ***гаметогамія.*** При цьому копулюючі статеві клітини ***(гамети)*** можуть були зовні ідентичними, і тоді кажуть про ***ізогаметію,*** або ж вони можуть бути морфологічно відмінними, і тоді йдеться про ***анізогаметію.*** Найпримітивніша форма статевого процесу - коли різниця в будові між чоловічою та жіночою клітинами відсутні - називається ***ізогамією***. В деяких колоніальних видів джгутиконосців спостерігається поступовий перехід до ***анізогамії,*** коли між чоловічою та жіночою

клітинами існує морфологічна різниця. Жіноча ***(макрогамета)*** більша, а чоловіча ***(мікрогамета)*** - менша. Якщо обидві клітини рухливі, говорять про ***гетерогамію,*** якщо ж жіноча клітина нерухома і значно більша за чоловічу, говорять про ***оогамію*** (у вольвокса). Різні типи гетерогамії описані також у передньокомплексних.

Гамонтогамією називають спарювання гамонтів, яке спостерігається в багатьох форамініфер та деяких передньокомнлексних. Нарешті, особливою формою гамонтогамії є статевий процес інфузорій - ***кон'югація.*** При цьому дві клітини зближуються, локально з'єднуються, обмінюються генетичною інформацією (у результаті міграції ядер), а відтак - роз'єднуються. Кон'югація інфузорій – особлива форма ***гамонтогамії.*** Тільки інфузорії одного виду кон'югують між собою, але і в цьому випадку вони мають належати ***до комплементарних типів спарювання.*** Кількість таких типів різна в різних інфузорій (наприклад, у *Paramecium bursaria* – 40, *P. aurelia* - 28). Система спарювання може бути ***бі-*** або ***мультиполярною*** У *P. aurelia* з біполярною системою організми, які належать до певного типу спарювання, можуть кон'югувати лише з особинами одного (комплементарного) типу спарювання з числа багатьох наявних.

При мультиполярній системі *(P. bursaria)* клітина може кон'югувати з особинами будь-якого типу спарювання, окрім власного.

Особини комплементарних типів спарювання пізнають одна одну під час ***передкон'югаційної фази*** завдяки ***гамонам.*** Розчинні гамони виділяються інфузоріями до оточуючого середовища.

Взаємодія між інфузоріями на цьому рівні детально вивчена у вида *Blepharisima intermedium.* Виявилось, що клітини типу 1 виділяють гамон типу 1, який реагує з поверхневими рецепторами клітин типу 2. У результаті поверхня клітини змінюється, готуючись до кон'югації. Клітини типу 2, у свою чергу, виділяють гамон 2, який викликає зміну поверхні клітин типу 1. І лише після цього може відбутися кон'югація. Гамони діють у надзвичайно малих концентраціях. Гамон 1, глікопротеїн, ще індукує утворення пар при концентрації 0,00006 мкг/мл. Гамон 2 (так званий "блефаризмон" - кальцій-3-2-форміл-аміно-5-гідроксибензоїлактат) зберігає активність при концентраціях порядку 0,001 мкг/мл.

Крім розчинних відомі також гамони, міцно зв'язані з клітинною поверхнею – у *P. aurelia, Euplotes crassus, Tetrachymena pyroformis.* У цих випадках важливо, щоб клітини ввійшли в контакт з партнерами під час фази ***аглютинації.*** У ході такого контакту вони здатні пізнавати комплементарних партнерів та кон'югувати з ними.

Перший контакт при утворенні пар забезпечується війками. Потім встановлюється міцніший зв'язок. У цей час клітини ще можуть роз'єднатися. Через деякий час клітини прикладаються одна до одної бічними поверхнями. Клітини зливаються в області рота, тобто між двома особинами утворюється цитоплазматичний місток. У кон'югуючих партнерах ще певний час видно ядра, потім їх чіткі контури розмиваються й починається процес обміну генетичним матеріалом. В основі його лежить єдина схема, але вона може модифікуватися в різних видів. У *P.caudatum* розрізняють такі фази кон'югації (рис. 27):

Першими збільшуються в розмірі мікронуклеуси; макронуклеуси в цей час поступово руйнуються. У результаті двох поділів мейозу з мікронуклеусу кожної особини утворюється чотири гаплоїдних ядра, три з яких також гинуть. Єдине ядро, що залишилося, ділиться ще раз. Одне з двох утворених ядер – ***стаціонарне*** – залишається в тому ж кон'юганті, друге ***– мігруюче –***переходить до партнера по кон'югації. Тут стаціонарне та мігруюче ядра зливаються в ***диплоїдний синкаріон.***

Після цього партнери роз'єднуються. Тим часом макронуклеус повністю розпадається, так що в кожному екскон'юганті залишається один синкаріон.

Природа рушійних сил, які викликають переміщення мігруючих ядер, досі невідома. Показано, що в тетрахімени під час міграції ядра позаду нього з'являється кошикоподібне плетиво з ***мікротрубочок.*** Можливо, цей "кошик" підтягується або проштовхується скоротливими філаментами, що в обох випадках повинно привести до міграції ядра.

Щоб відновити вихідний стан, який існував перед кон'югацією, повинен утворитися новий макронуклеус. У найпростішому випадку синкаріон ділиться, і з продуктів поділу прямо виникають мікро- та макронуклеус. Частіше ж для відновлення ядерного дуалізму потрібна ціла низка ***метагамних*** поділів ядра та всієї клітини. Наприклад, у *P. caudatum* синкаріон ділиться послідовно тричі й утворюється вісім ядер. Три з них гинуть, чотири - розвиваються в зачатки макронуклеусів, а одне стає мікронуклеусом. Мікронуютеус ділиться. Після цього відбувається перший поділ клітини і кожна дочірня особина отримує один мікронуклеус і два макронуклеарних зачатки. Лише після другого поділу клітини відновлюється нормальний набір ядер.

До нової кон'югації в більшості видів має відбутися низка клітинних поділів, клітинам необхідно досягти певної стадії зрілості. Крім того, на готовність інфузорій до кон'югації впливають зовнішні умови та живлення. Партнери по кон'югації часто однакові морфологічно (хоч фізіологічно

детерміновані по-різному). У цьому випадку говорять про ***ізогамонтію.*** В сидячих інфузорій *(Peritricha, Chonotrcha)* з прикріпленими ***макрокон'югантами*** в деяких випадках зливаються рухливі ***мікрокон'югант –*** тобто, має місце ***анізогамонтія.*** Тут спостерігається ***тотальна кон'югація,*** в ході якої ядра і весь вміст меншої клітини повністю переходить до макрогамонта і лише в ньому утворюється синкаріон.

У зв'язку з наведеними вище особливостями кон'югації серед одного виду, для різних груп інфузорій у межах морфологічно одного виду застосовується особливий термін – ***синген –*** *для* позначення групи особин у межах виду, які володіють спільним генофондом, тобто здатні схрещуватись між собою. Число сингенів у межах одного виду може бути великим (чотирнадцять – у *P. aurelia).*

У деяких протистів рекомбінація генетичного матеріалу може здійснюватися без участі партнера за рахунок ***автогамії (педогамії):*** гамети, утворені одним гамонтом, зливаються (сонцевики, форамініфери, інфузорії).

Наявність статевого процесу передбачає існування редукційного поділу (мейозу), в ході якого диплоїдний набір хромосом стає гаплоїдним. Інша важлива функція мейозу – рекомбінація генетичного матеріалу. Мейоз у вищих протистів перебігає, як і в багатоклітинних, у два етапи, але для цілої низки найпростіших характерна наявність лише одного мейотичного поділу, при якому гомологічні хромосоми спарюються без попереднього подвоєння й одразу ж роз'єднуються. Замість тетрад виникають діади; хіазм і, відповідно, кросинговеру, немає. Такий мейоз описаний в *Oxymonadida,* деяких *Hypermastigida,* а також *Apicomplexa.* Хоча в більшості *Hypermastigida* мейоз здійснюється шляхом двох поділів ядра, він помітно відрізняється від такого в багатоклітинних: хромосоми з'єднуються в пари дуже пізно, тому зв'язки між ними в бівалентах нещільні. Хіазми утворюються, але їх можна побачити лише під час ранньої анафази 1. Отже, у ньому випадку забезпечується більш виражена генетична рекомбінація, ніж при "одноступінчастому" мейозі. Нарешті, у вищих протистів результатом утворення тетрад та розвитку синаптонемальних комплексів є більш раннє, точне та більш стабільне спарювання гомологів, наслідком якого є виникнення більшої кількості перехрестів хроматид, і, відповідно, ще ефективнішої рекомбінації. Вважається, що мейоз у протистів розвинувся поліфілетично з мітозу.

МОРФОГЕНЕЗ ТА РОЗМНОЖЕННЯ НАЙПРОСТІШИХ

Численні протисти здатні змінювати свою зовнішність у ході життєвою циклу в залежності від зовнішніх та внутрішніх факторів. Якщо в процесі такою перетворення органели резорбуються або формуються заново, процес у цілому називають ***морфогенезом.*** Поняття об'єднує низку різноманітних явищ, в основі яких лежать певні спільні механізми. У морфогенезі найпростіших розрізняють часову та просторову послідовність окремих процесів, які після їх індукції перебігають координовано та призводять до остаточною формування організму. Деякі трансформації викликаються переважно змінами середовища (солоності, температури. pH тощо) і спостерігаються в природі лише зрідка. Інші залежать переважно від внутрішніх факторів і часто є обов'язковою та закономірною стадією життєвого циклу тварини.

Якщо генетично ідентичні клітини (клони) або особини одного виду зустрічаються в різних формах, говорять про ***поліморфізм.*** Прикладом його в інфузорій (*Blepharisma, Euplotes*) може бути карликовість та гігантизм, пов'язані особливостями живлення. Розміри тіла при цьому можуть коливатися в 100 разів, але загальні пропорції не змінюються. Сталими залишаються також розміри окремих органел, а їх кількість змінюється пропорційно до розмірів клітини. Пристосуванням до характеру їжі є також поліморфні форми *Tetrahymena*: при однаковому об'ємі клітини особини, що живляться бактеріями, формують маленький ротовий отвір (мікростомна форма), а при живленні інфузоріями - великий (макростомна). Перетворення мікростомних форм на макростомні пов'язане з фазою росту культури.

Істотні зміни форми спостерігаються в амеб *Naegleria* та *Tetramitus:* певні модифікації складу культурального середовища спричиняють утворення клітинами двох джгутиків та набуття видовженої-овальної форми. Отже, амеба трансформується на джгутикову - амебофлагелятну - форму. При цьому, якщо в першого роду вони не здатні ні до живлення, ні до розмноження, то в другого обидві стадії життєвого циклу можуть і фагоцитувати, і ділитися.

Надзвичайно цікавий приклад полімофного організму – геліофлагелята *Dimorpha.* При зниженні осмолярності середовища вона перетворюється з сонцевика на джгутиконосця (підвищення осмолярності викликає зворотне перетворення). Відсутність звичною виду-жертви спричиняє появу третьої форми – амебоїдної.

Якщо поліморфні форми з'являються в даного виду регулярно та облігатно, говорять про ***циклічні трансформації –*** складові життєвого циклу, зокрема, численних сидячих протистів, які формують рухливі розселювальні стадії - "бродяжки".

Численні паразитичні найпростіші змінюють свою форму, потрапляючи в ході життєвого циклу до іншої тканини хазяїна або ж до іншого хазяїна.

Цікавим прикладом морфогенетичного перетворення є ***інцистування,*** поширене серед найпростіших як факультативна (при зміні умов) або обов'язкова стадія **життєвого** циклу (наприклад, цисти поділу в паразитичних форм). Цисти спокою зазвичай оточені щільною позаклітинною оболонкою, а клітини всередині них перебувають у неактивному стані й часто спрощені. Під час виходу з цисти організм редиференціюється.

РОЗМНОЖЕННЯ. Морфогенетичні процеси в більш або менш вираженій формі спостерігаються також при поділі. Основою розмноження найпростіших є ***поділ клітини надвоє*** – ***монотомія.*** У голих амеб розвиток організму вичерпується процесами такого поділу та наступного росту дочірніх клітин, яким безпосередньо передається структура материнського організму й заново в них утворюється лише скоротлива вакуоля. Черепашкові амеби вже володіють полярністю, зумовленою розміщенням на черепашці отвору, скрізь який виходять псевдоподії. Нова черепашка будується як дзеркальне відображення старої.

Клітина джгутиконосців ділиться ***поздовжньо:*** кінетосоми та джгутики перед поділом подвоюються. У багатоджгутикових форм морфогенез ще складніший.

Надзвичайно складні морфогенетичні процеси супроводжують ***поперечний поділ*** інфузорій. До них належать стоматогенез. подвоєння цитопіге та скоротливої вакуолі, а також ріст кортекса разом з ціліатурою.

Бродяжки сисних інфузорій та хонотріхід утворюються в ході ***брунькування*** – нерівного поділу клітини. У сисних ще розрізняють ***зовнішнє*** та ***внутрішнє брунькування,*** при якому брунька утворюється в особливому вп'ячуванні тіла - зародковій порожнині. Кожне з них може бути ***простим*** або ***множинним.*** Ускладнення простого брунькування - ***ланцюжкове лінійне брунькування*** численних *Astomatida,* при якому одиночна особина започатковує цілий ланцюжок, в якому розрізняють передній, початковий його член – приміт, часто озброєний апаратом прикріплення, та інших членів ланцюжка – сателітів.

Множинний події – синтомія – у вільноживучих протистів зустрічаєтья нечасто і, як правило, відповідає ***гаметогенезу.*** У ендопаразитичних форм, навпаки він поширений (наприклад, у формі ***шизогонії*** в передньокомплексних). При цьому типі розмноження тварина на певному етапі життєвого циклу зазнає повторюваного поділу ядра, тимчасово робиться багатоядерною, а відтак одразу розпадається на клітини, кількість яких відповідає кількості утворених ядер. У залежності від того, які клітини (вегетативні чи статеві) утворюються внаслідок синтомії, стадія, яка вступає до цього розмноження, отримує одну з наступних назв:

1) ***шизонт*** - його множинний поділ є стадією нестатевого розмноження ***шизогонії,*** продукти якого відомі як ***мерозоїти;***

2) ***гамонт*** - його множинний поділ є стадією статевого розмноження, продуктами якого є ***гамети,***

3) ***споронт*** - його множинний поділ відбувається після статевого процесу (отже, ділиться зигота), зазвичай - під захистом спорових оболонок, відомий як. ***спорогонія,*** продуктами якої є ***спорозоїти.***

Чергування поколінь має місце, коли циклічні перетворення пов'язані не лише зі зміною хазяїнів, а також зі зміною способів розмноження. При ***гомофазному*** чергуванні поколінь така зміна не супроводжується зміною наборів хромосом. У залежності від моменту проходження мейозу і, відповідно, тривалості гаплоїдної та диплоїдиої фаз, розрізняють ***гаплонтів*** (із зиготичним мейозом) та ***диплонтів*** (із гаметичним мейозом). Якщо мейоз відбувається посередині життєвого циклу (форамініфери), говорять про ***гетерофазне*** чергування поколінь.

Зникнення та новоутворення структур без поділу клітини називають ***реорганізацією,*** рідше - ***фізіологічною регенерацією.*** Спостерігається переважно в інфузорій, у яких поруч із заміною старого ротового апарату найчастіше спостерігається також реорганізація макронуклеуса. Функція цього механізму до кінця ще незрозуміла. Але, оскільки макронуклеус, на відміну від кортексу, росте лише у зв'язку з новоутворенням ротових структур, вважають, що реорганізація призводить до відновлення нормальних пропорцій між соматичним кортексом та макронуклеусом. Окрім цього, внаслідок реорганізації розмір ротового апарата узгоджується з розмірами усієї клітини.

Під ***регенерацією*** розуміють процеси формування втрачених або експериментально видалених частин клітини.

РЕГУЛЯЦІЯ МОРФОГЕНЕЗУ. Численні морфогенетичні процеси тісно пов'язані між собою й можуть навіть переходити один в одний, тому вважають, що в їх основі лежать спільні механізми. Виділяють декілька окремих аспектів морфогенезу:

1) детермінація певного місця, де виникає дана структура (наприклад, цитопіге або ротовий зачаток);
2) утворення необхідних для морфогенезу органел (наприклад, війок);
3) організація цих органел у комплекс вищого порядку.

Перший та останній процеси відомі як утворення патерна (просторової схеми).

Центральним регулюючим утвором у клітині вважається ядро, проте нині відомо, що регулюючі фактори морфогенезу -"цитогени" - є також у цитоплазмі; вони, у свою чергу, здатні впливати на ядро. Зокрема, у випадку інвертованих кінет розміщення нових органел, очевидно, визначається попередньо існуючими кортикальними структурами. Це – так званий цитотаксис. Йому відводять провідну роль в утворенні патерну з малими відстанями між елементами (наприклад, при розміщенні кінетосом у межах ротового зачатка).

Для пояснення регуляції при великих відстанях між елементами висунуті дві основні концепції. Перша з них передбачає існування механізму, подібного до цитотаксису: у цитоплазмі стало існує сітка молекул, які безпосередньо спрямовують вбудовування у клітину нових структур. Ця гіпотеза здатна пояснити численні складні випадки морфогенезу (зокрема, редиференціацію після виходу зі спори), проте досі згадану систему знайти не вдалося. Друга гіпотеза постулює регуляцію за допомогою градієнтів. При цьому частково мають на увазі вільно дифундуючі молекули, які розповсюджуються від певних структур ("хімічна сигналізація"), а також - градієнти, зумовлені структурною нерівномірністю розподілу елементів у кортексі, яка передається цитоплазмі, що лежить глибше. Нарешті, градієнти можуть визначатися полярними макромолекулами, наприклад, у мікротрубочках. Не виключено, що морфогенетичні градієнти виникають внаслідок взаємодії органел (наприклад, кортексу та ротового апарата).

У цілому ж уявлення про фактори, які направляють морфогенез, нині мають переважно гіпотетичний характер і далеко недостатні для пояснення усіх механізмів, що лежать у його основі.

КОЛОНІАЛЬНІСТЬ У НАЙПРОСТІШИХ

Справжні колонії зустрічаються серед більшості типів найпростіших. При класифікації колоній *Protozoa* застосовують три різних критерії: тривалість терміну, протягом якого члени колонії перебувають у колоніальному стані; морфологічну структуру колонії та спосіб утворення колоній. Усі три способи висвітлюють різні аспекти колоніальності.

За тривалістю колоніального стану колонії поділяють на ***тимчасові та сталі (постійні).*** Усі тимчасові колонії мають характер лінійних чи ланцюжкових колоній. Вони зустрічаються серед вільноживучих джгутиконосців *Dinoflagellata* (*Ceratium* та ін.), ендопаразитичних інфузорій *Astomata* та нечисленних інших. Тривалість їх перебування в колоніальному стані нестала і може залежати від зовнішніх умов, наприклад, від стану води.

Сталі колонії можуть мати різну структуру. Іноді вони також побудовані за лінійним типом (окремі динофлагеляти). Значно більше розповсюджені деревоподібні колонії (зустрічаються серед джгутиконосців та інфузорій). В утворенні таких колоній значну роль відіграє алоплазматична речовина, яка виділяється членами колоній у вигляді драглистих, слизистих або хітиноїдних оболонок особин. Деревоподібні колонії притаманні найпростішим із сидячим способом життя (окремі види вторинно перейшли до планктонного існування). Зв'язок між особинами колонії забезпечується лише за допомогою стебелець та оболонок (чашечок) членів колонії *(Dinobryon, Hyalobryon, Cephalothamnium* та ін.), тому єдина користь від спільного існування полягає в підсиленні струменя води, яка циркулює навколо колоніальних джгутиконосців.

Деревоподібні колонії інфузорій *Peritricha* нагадують колонії джгутикових. У деяких з них усі особини колонії містяться в спільній слизисто-драглистій масі (наприклад, *Ophrydium).* У більшості коловійчастих колонії мають вигляд дихотомічно розгалужених дерев з неоднаковим рівнем зв'язку між членами колонії та різним ступенем поліморфізму. Найменший зв'язок та диференціація колоній - у родині *Epistylidae,* представники якої утворюють досить великі кущисті, дихотомічно розгалужені колонії, які сидять на кутикулярних порожнистих нескоротливих стебельцях.

Наступний ступінь розвитку колоніальності описаний у деяких *Vorticellidae,* в яких всередині стебелець міститься скоротлива міонема, при чому міонеми окремих особин сходяться одна з одною в

місцях галуження стебельця, але не перебувають у безпосередньому зв'язку, тому й скорочуються незалежно одна від одної. Нарешті, у видів роду *Zoothamnium* стебельця окремих особин галузистої колонії зв'язані безпосередньо, і вся колонія скорочується разом.

Найвищого ступеня зв'язку та інтеграції колонії як своєрідного багатоклітинного цілого досягають гарні пальмоподібні *Zoothamnium arbuscula* (рис.4). Засновницею колонії є велика гіпертрофована особина **— *макрозоїд,*** або ***циліоспора,*** яка відривається від материнської колонії. Після низки поділів з неї утворюються мікро- та макрозоїди, з'єднані один з одним цитоплазматичними тяжами. З мікрозоїдів можуть виникати вільноплаваючі мікрогамонти, які кон'югують з певними макрозоїдами. Внаслідок цього виникають циліоспори, які засновують нові колонії в інших місцях.

Найбільш рідкісний тип - ***пластинчасті*** колонії, які складаються з групи особин, розміщених в одній **площині** у вигляді одношарової пластинки. Такими колоніями володіють кілька родів джгутиконосців: *Cyclonexis* (*Chrysomonadida*), *Bicosoeca* (*Choanoflagellata*), *Gonium* та *Platydorina* (*Phytomonadida*).

Досить широко представлені серед найпростіших ***кулясті*** колонії (їх варіанти - субсферичні та еліпсоїдні). У радіолярій такі колонії утворюються внаслідок повторюваного поділу центральної капсули особини-засновниці, тоді як драглиста екстракапсулярна речовина залишається нерозділеною. Значно частіше **кулясті** колонії зустрічаються серед джгутиконосців: у *Chrysomonadida,* а особливо - серед *Phytomonadida* (родина *Volvocidae),* про особливості будови та біології яких йтиметься нижче. У цілому, низка різних форм вольвоксових ясно демонструє поступову еволюцію первинно дрібних та нескладних колоній у високодиференційовані утвори вже навіть не багатозооїдного, а, за влучним висловом В.О. Догеля, багатоклітинного характеру.

Інший критерій поділу колоній на категорії (за Захваткіним) - спосіб їх утворення. Таких способів і, відповідно, типів колоній, два:

1) ***монотомічні,*** які утворюються шляхом багаторазового розмноження простим поділом при безперервному виконанні зооїдами своїх вегетативних функцій;

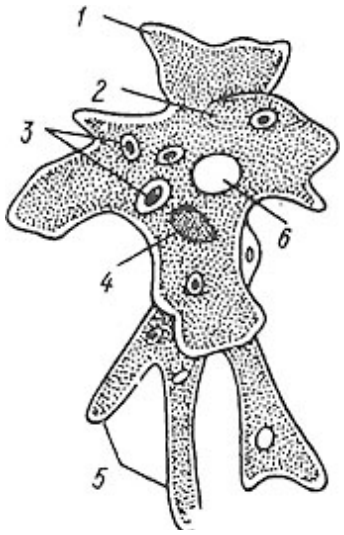
2) ***палінтомічні,*** які виникають шляхом палінтомічного поділу і відтак не змінюють свого кількісного складу.

Доповнюючи класифікацію Захваткіна, Догель виділяє ще характерний для радіолярій ***симпластичний тип,*** при якому під час утворення колонії розділення її на одноклітинні особини взагалі не відбувається: у особини-засновниці ділиться лише ядро та центральна капсула, а вся позакапсулярна плазма весь час залишається спільною (*Spumellaria*).

ОДНОКЛІТИННІ ТВАРИНИ

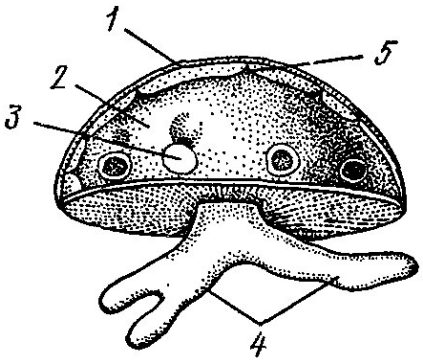
Лабораторна робота 1. Особливості організації амебоподібних та джгутикових одноклітинних

Надгрупа: **Amoebozoa**
Царство**: Amoebozoa**
Клас: **Tubulinea**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____

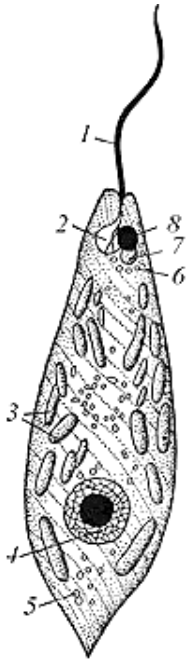
Рис. 1.1. Амеба протей – *Amoeba proteus*



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

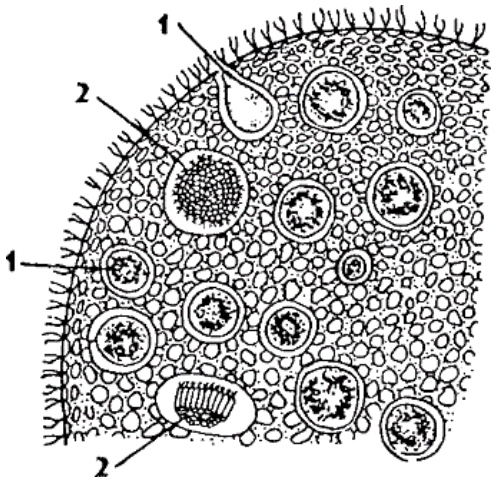
Рис. 1.2. Арцела – *Arcella sp.*

Надгрупа: **Excavata**
Царство: **Euglenozoa**
Клас: **Euglenoidea**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 1.3. Евглена – *Euglena sp.*

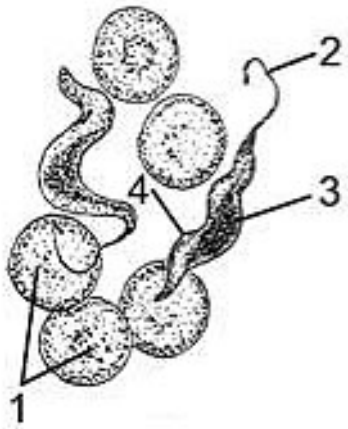


1. _____

2. _____

Рис. 1.4. Вольвокс – *Volvox globator*
(ділянка колонії із статевими клітинами)

Клас: **Kinetoplastea**



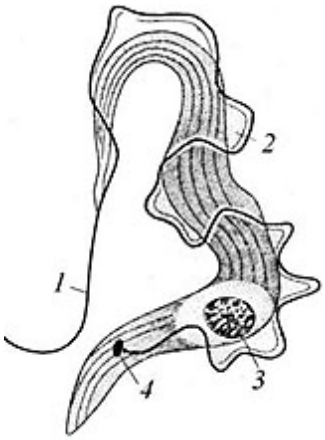
1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

Рис. 1.5. Трипаносоми в мазку крові людини



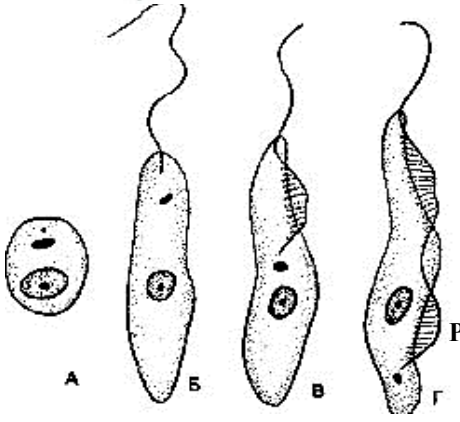
1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

Рис. 1.6. Трипанозома – *Trypanosoma sp.*



А. _____

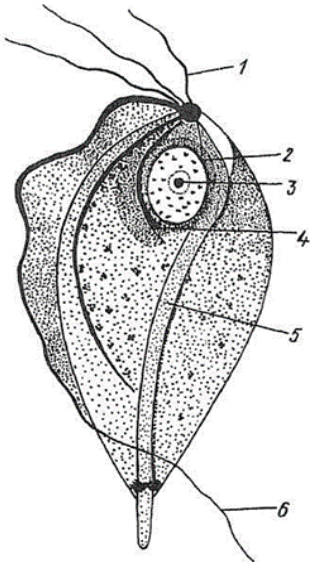
Б. _____

В. _____

Г. _____

Рис. 1.7. Поліморфізм *Trypanosomatidea*

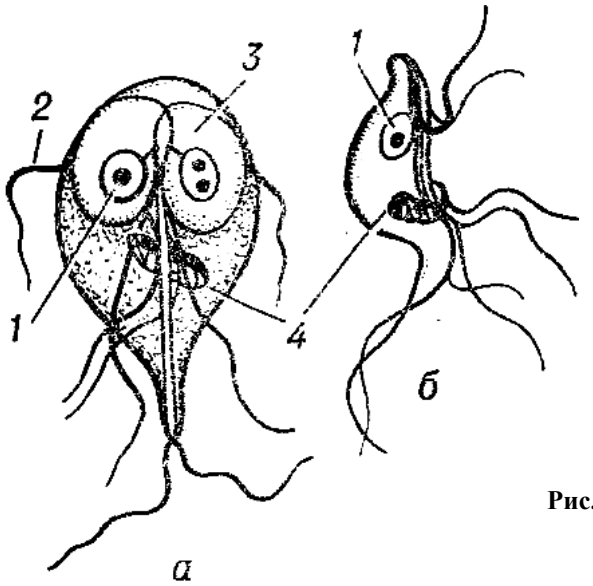
Клас: **Metamonada**
Ряд: **Trichomonadida**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____

Рис. 1.8. Трихомонас – *Trichomonas sp.*

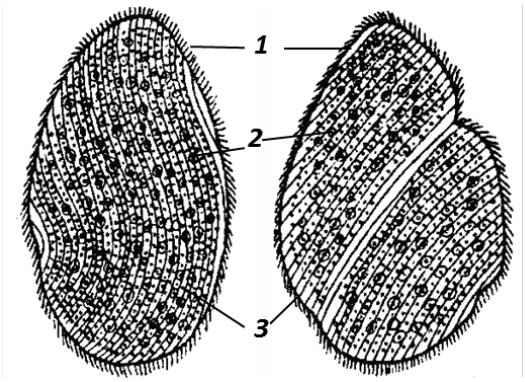
Ряд: **Diplomonadida**



а. _____
б. _____
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____

Рис. 1.9. Лямблія – *Giardia duodenalis*

Надгрупа: **SAR**
Клас: **Opalinea**
Ряд**: Opalinida**



А. ***Б.***

А. _____
Б. _____
1. _____
2. _____
3. _____

Рис. 1.10. Опаліна жаб`яча – *Opalina ranarum*

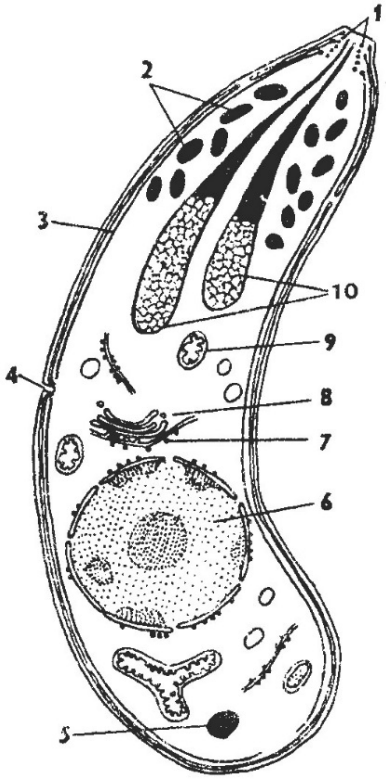
Таблиця 1.1.

Джгутикові - паразити людини та тварин

Вид паразита	Захворю-вання	Орган(и), що уражаються	Хазяїн	Переносник	Регіон розповсюдження
Ряд Trypanosomatida					
Гамбійська трипаносома *(Trypanosoma brucei gambiense)*					
Родезійська трипаносома *(Trypanosoma brucei rhodesiense)*					
Трипаносома крузі *(Trypanosoma cruzi)*					
Trypanosoma. evansi					
Trypanosoma equiperdum					
Leishmania donovani					
Leishmania tropica					
Ряд Diplomonadida					
Лямблія *(Giardia duodenalis)*					
Ряд Trichomonadida					
Трихомонада вагінальна *(Trichomonas vaginalis)*					
Кишкова трихомонада *(Trichomonas hominis)*					

Лабораторна робота 2. Особливості організації передньокомплексних

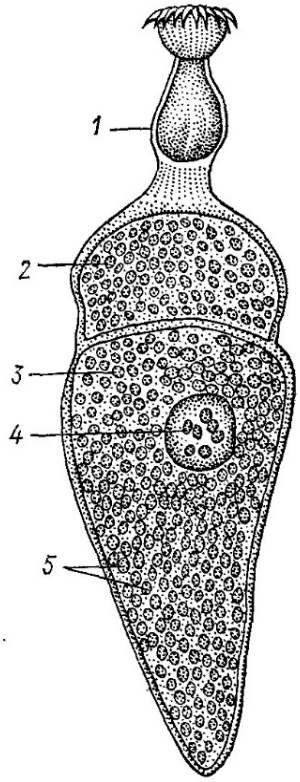
Надгрупа: **SAR**
Інфрацарство: **Alveolata**
Царство: **Apicomplexa**
Клас: **Conoidasida**
Підклас: **Gregarinasina**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

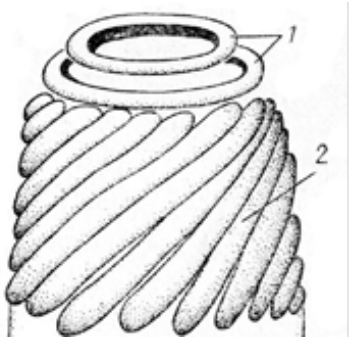
Передній (апікальний) комплекс органел складають:
1. _____
2. _____
10. _____

Рис. 2.1. Будова зооїта передньокомплексних



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

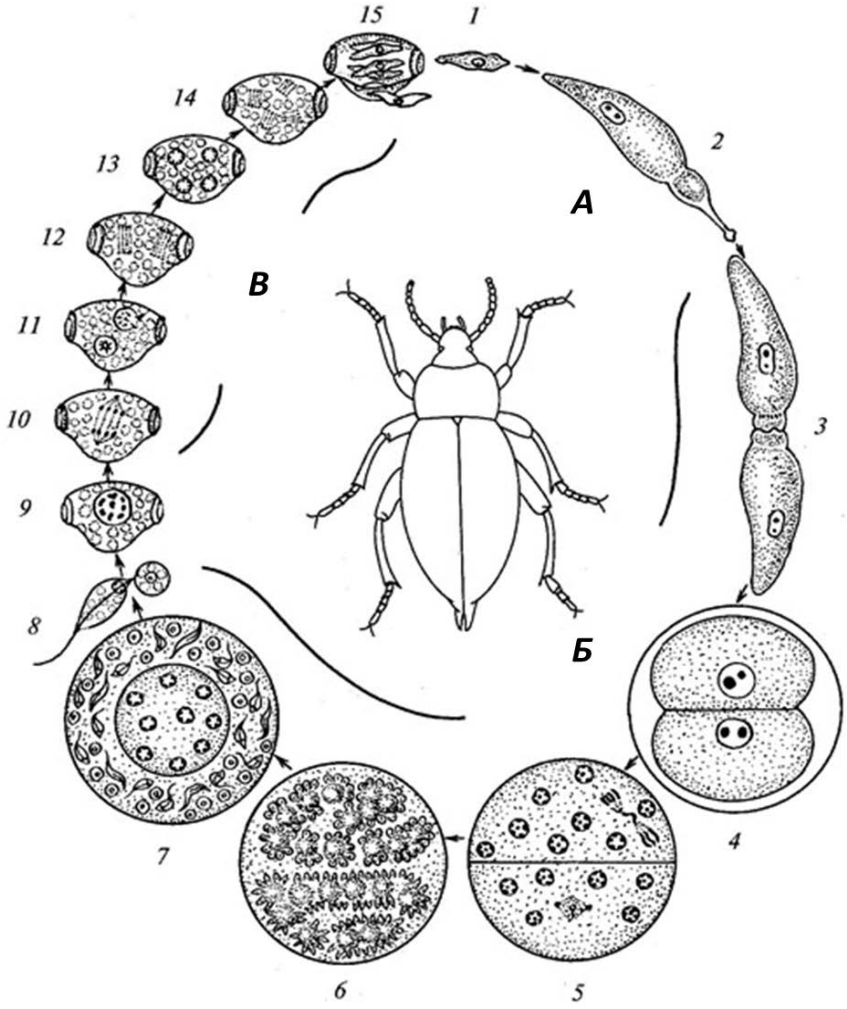
Рис. 2.2. Грегарина – *Hoplorhynchus uligacanthus*



1. _____

2. _____

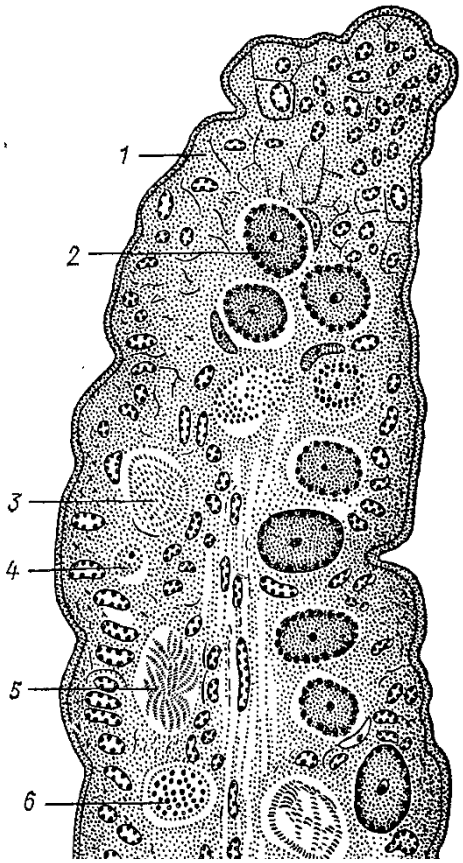
Рис. 2.3. Схема будови коноїда



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5.-6 _____
7. _____
8. _____
9. _____
10.-14._____
15. _____
А. _____
Б. _____
В. _____

Рис. 2.4. Життєвий цикл грегарини – *Stylocephallus longicornis*

Підклас: **Coccidiasina**



1. _____

2. _____

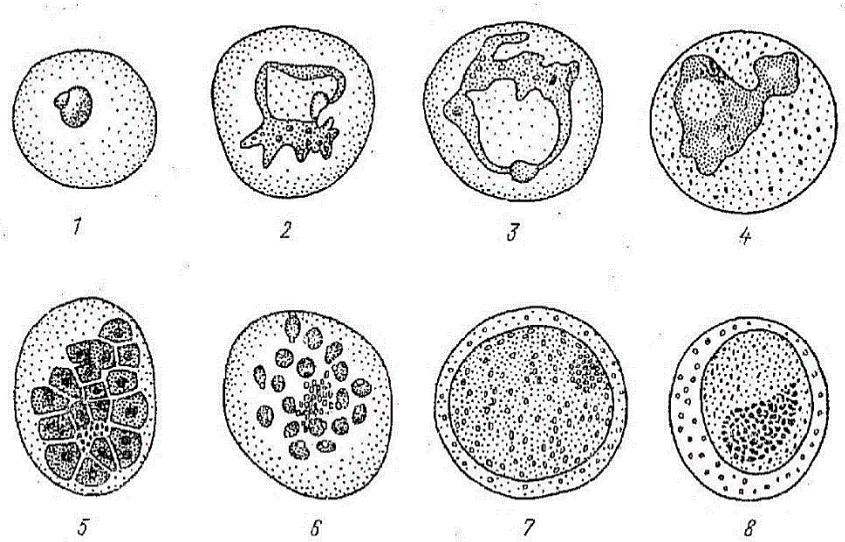
3. _____

4. _____

5. _____

6. _____

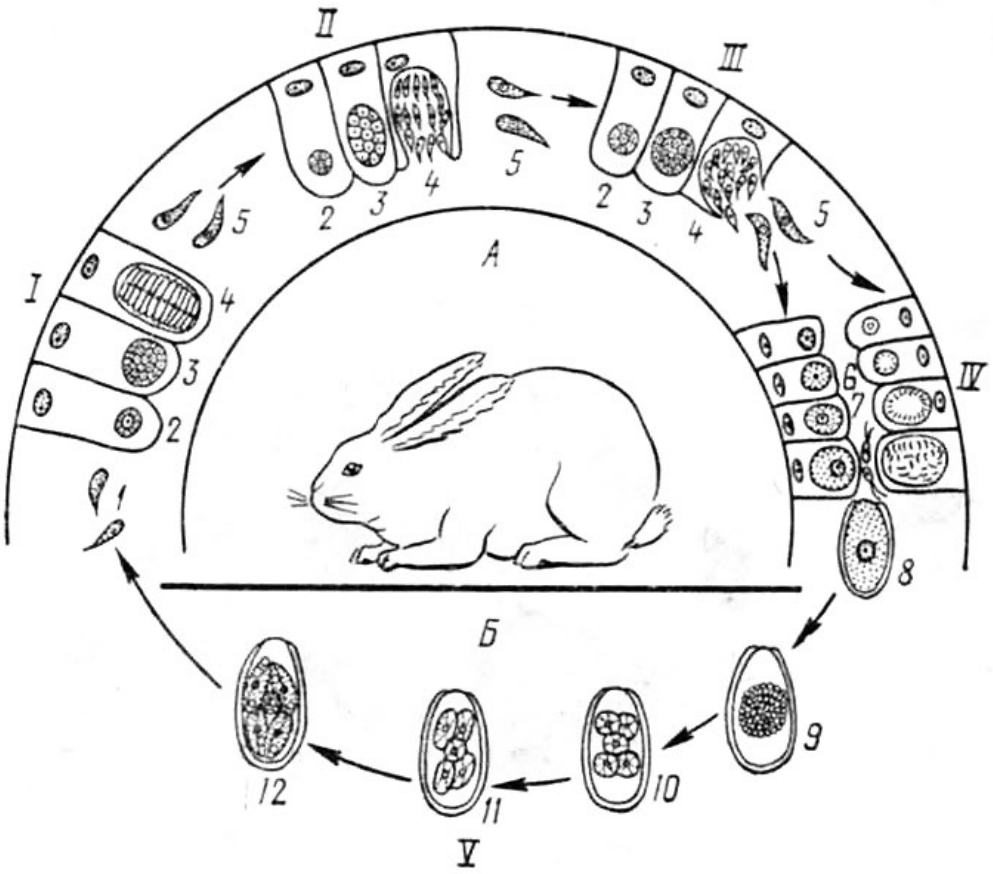
Рис. 2.5. Розріз ворсинки кишечника кролика з різними стадіями розвитку кокцидії (*Eimeria magna*)



1.-2. _____ 5.-6. _____

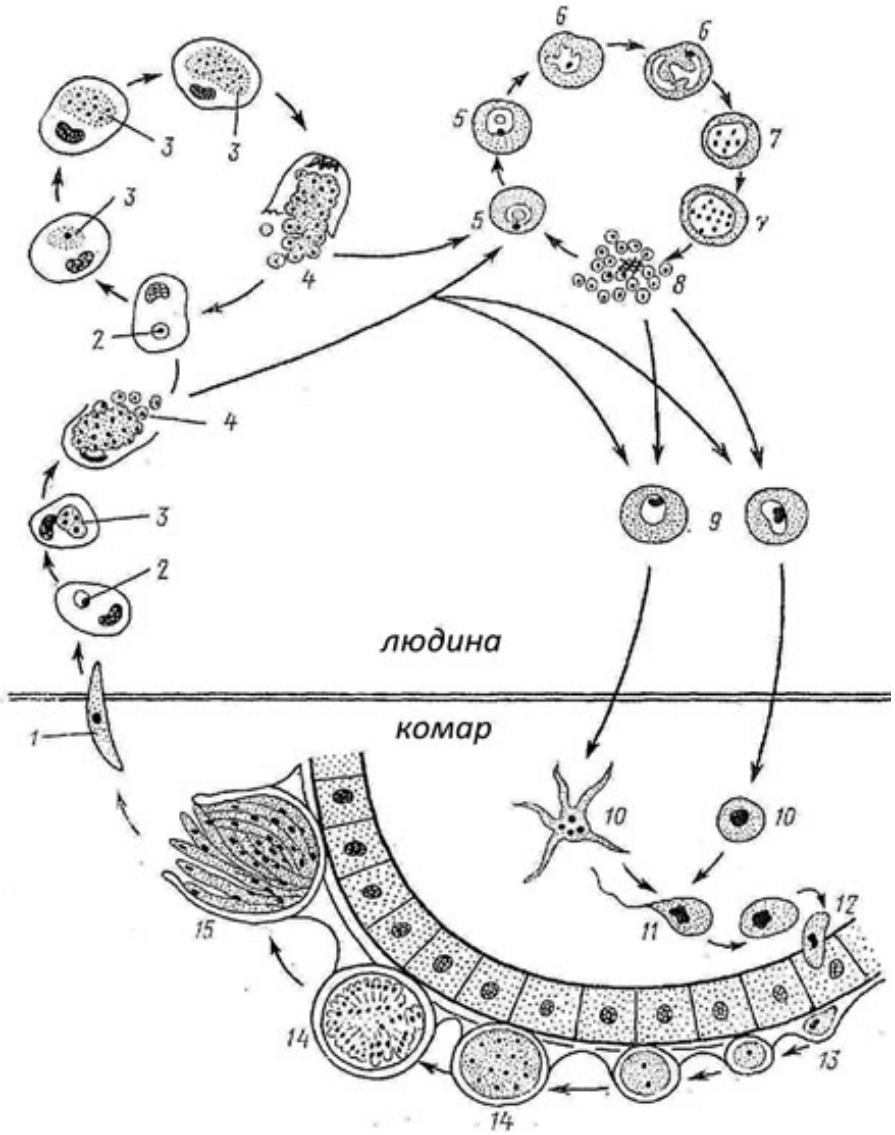
3.-4. _____ 7.-8. _____

Рис. 2.6. Різні стадії розвитку малярійного плазмодіума (*Plasmodium vivax*) у крові людини



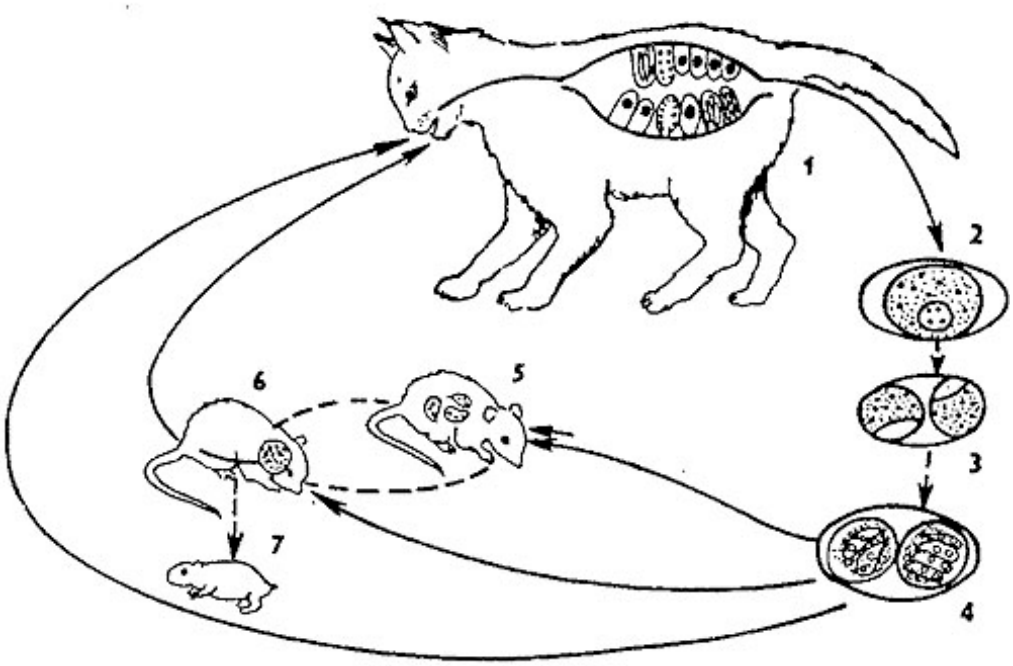
1. _____
2.-4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10.-12._____
I-III. _____
IV. _____
V. _____

Рис. 2.7. Життєвий цикл еймерії кролячої – *Eimeria media*



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13.-14. _____
15. _____

Рис. 2.8. Життєвий цикл малярійного плазмодіума - *Plasmodium vivax*



1. _____
2.-4. _____
5.-6. _____
7. _____

Рис. 2.9. Життєвий цикл *Toxoplasma gondii*

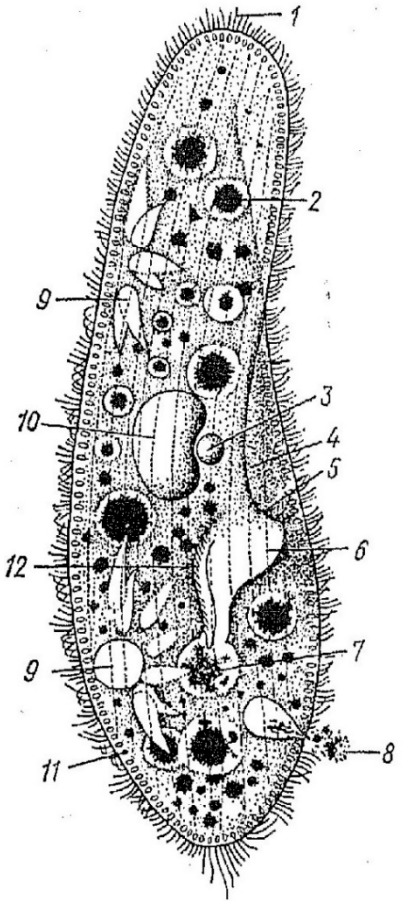
Таблиця 2.1.

Характеристика патогенних для людини видів роду *Plasmodium*

Вид	Форма малярії	Інкубаційний період	Періодичність нападів лихоманки	Інші симптоми	Смертність, %
P. vivax					
P. ovale					
P. malariae					
P. falciparum					

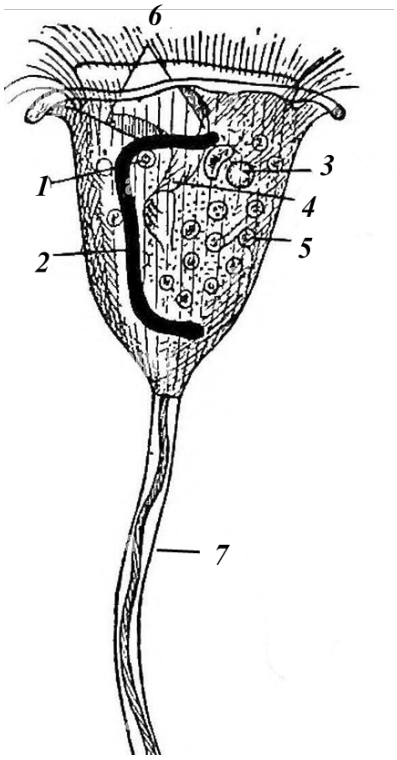
Лабораторна робота 3. Особливості організації інфузорій

Надгрупа: **SAR**
Інфрацарство: **Alveolata**
Царство : **Ciliophora**
Клас: **Oligohymenophorea**
Ряд: **Peniculida**



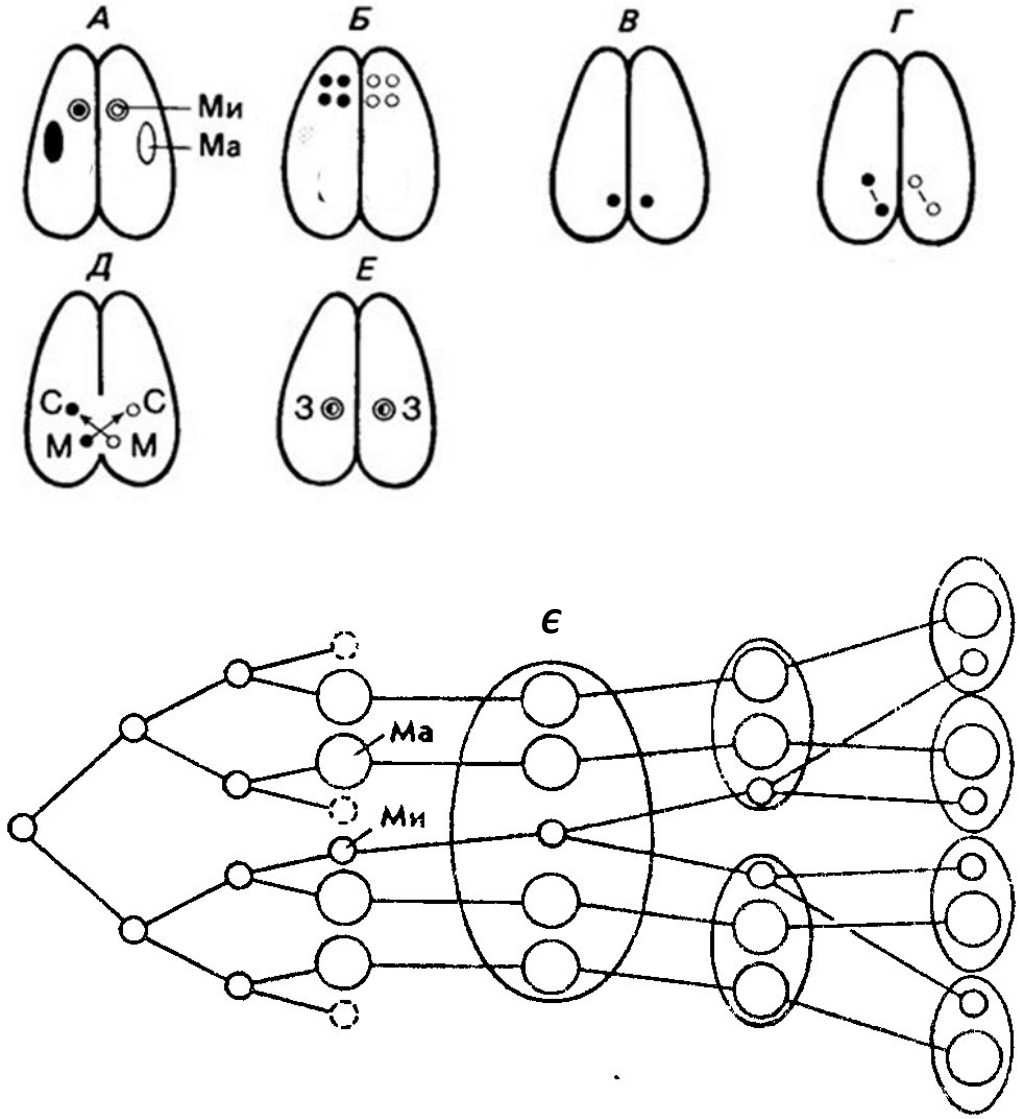
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____-
12. _____

Рис. 3.1. Інфузорія-туфелька – *Paramecium caudatum*



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 3.2. Сувійка – *Vorticella sp.*



А. _____

Б. _____

В. _____

Г. _____

Д. _____

Е. _____

Є. _____

Ми. _____

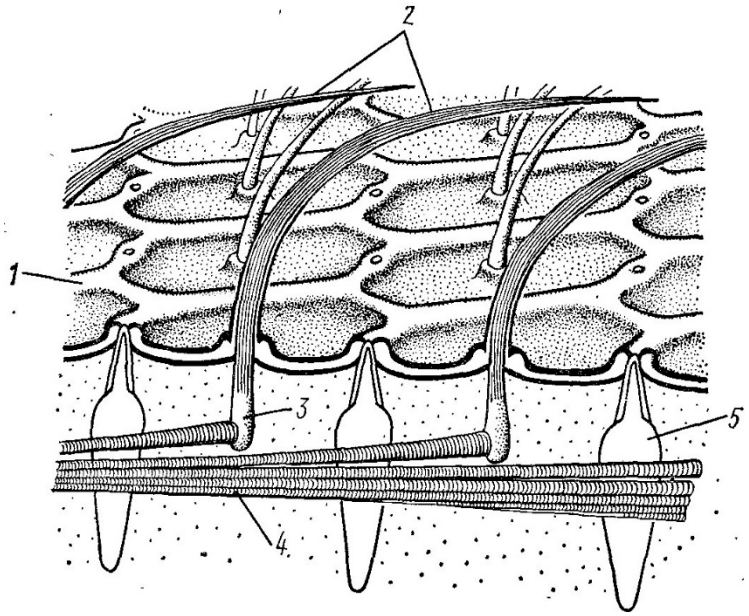
Ма. _____

С. _____

М. _____

З. _____

Рис. 3.3. Схема кон`югації *Paramecium aurealia*



1. _____

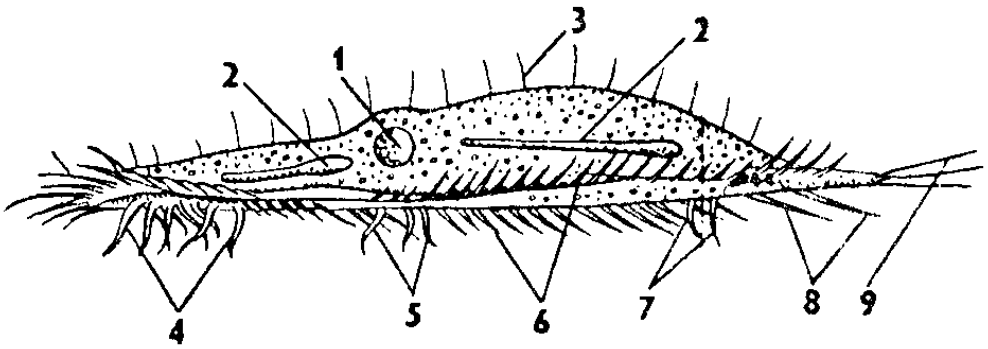
2. _____

3. _____

4. _____

5. _____

Рис. 3.4. Схема будови кортексу інфузорії *Paramecium* sp.



1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

5.-7. _____

8.-9. _____

Рис. 3.5. Інфузорія стилоніхія (*Stylonichia sp.*): вигляд збоку

БАГАТОКЛІТИННІ – METAZOA

Об'єднує складних гетеротрофних багатоклітинних тварин. Подібні клітини в їх тілі, які спеціалізуються на виконанні певних функцій, об'єднуються з утворенням ***тканин.*** Процес функціонального та морфологічного урізноманітнення соматичних клітин називають ***диференціацією***; процес утворення різних типів тканин - ***гістогенезом.*** Це - свого роду розподіл праці в організмі, вигідний йому через те, що тканини, як правило, виконують специфічні функції ефективніше за окремі клітини. Тканини, у свою чергу, об'єднуються в ***органи***, а ті - ***у системи органів***. Окремі органи й системи працюють у взаємозв'язку і перебувають під загальним контролем організму. Внаслідок цього багатоклітинний організм тварини працює як єдине ціле. Це істотно відрізняє багатоклітинних від найпростіших, в яких хоча й спостерігаються передумови переходу до багатоклітинності, відсутня диференціація соматичних клітин. Ця відмінність настільки істотна, що *диференціацію соматичних клітин* можна вважати однією з основних ознак багатоклітинних організмів.

Перед первісними багатоклітинними організмами, які до того ж за розмірами значно переважали одноклітинні, виникла низка анатомічних та фізіологічних проблем. Процвітання, та й саме існування метазоїв залежало від того, наскільки успішно вони розв'яжуть ці проблеми. Розглянемо найважливіші з них.

Тенденції еволюційного розвитку Metazoa:

1. Великі багатоклітинні організми потребують значно більше їжі, ніж одноклітинні. Метазої повністю переходять до гетеротрофного живлення, переважно - до ***голозойного*** (захоплення їжі всередину тіла, де вона претравлюється, перетворюючись на невеликі розчинні молекули, які можуть всмоктуватись та засвоюватись організмом).

2. Виникнення ***травного каналу*** дозволило багатоклітинним ковтати великі частки їжі й виводити назовні неперетравлені залишки.

3. Розвиваються різні типи голозойного живлення. З'являються ***м'ясоїдні, травоїдні*** *та* ***всеїдні*** форми. Деякі види переходять до паразитизму.

4. У зв'язку зі зрослими харчовими потребами виникають ефективні засоби пересування (руху), які дозволяють вести пошук їжі. З'являються ***м'язова*** та ***скелетна*** (у вигляді екзо- та ендоскелету) системи, які забезпечують: **а)** підтримання певної форми тіла; **б)** захист та опору для внутрішніх органів**; в)** переміщення організму.

5. Більшість Metazoa характеризується білатеральною симетрією. Переважно їх тіло має видовжену обтічну форму (полегшення рухів). Як відомо, у таких тварин розрізняють передній та задній кінці, *дорзальну* (спинну), *вентральну* (черевну), ліву та праву *латеральні* (бічні) поверхні тіла. У різних представників підцарства спостерігається наступна спеціалізація кожної частини.

6. Виникає ***центральна нервова система***, яка координує роботу всього організму. Органи чуття сприймають подразнення, ЦНС обробляє інформацію, а ефектори здійснюють адекватну відповідь. Основні органи чуття та нервові центри переміщуються до переднього кінця тіла - відбувається поступова ***цефалізація,*** внаслідок якої відокремлюється ***голова.*** Біологічний зміст цефалізації - швидка реакція та реєстрування змін в оточуючому середовищі.

7. Паралельно з нервовою розвивається ***ендокринна*** система, яка також виконує регуляторні (координуючі) функції в організмі. Ці системи разом підтримують ***гомеостаз*** тваринного організму.

8. Наслідком збільшення розмірів тварин є просторове розмежування центральних тканин та органів і стінок тіла, яке ускладнює контакти між окремими ділянками тіла. Для подолання цього недоліку з'являється ***транспортна система.*** Вона забезпечує перенос кисню, вуглекислоти, розчинених живильних речовин та кінцевих продуктів метаболізму по всьому тілу. У різних ділянках тіла ці речовини поглинаються або ж виводяться з організму. Функції транспорту виконує *рідка тканина* **- *звичайно кров***, яка, завдяки роботі м'язів серця або пульсуючих судин розноситься по всьому тілу тварини. Ще один аргумент на користь транспортної системи: у багатоклітинних зовнішні покриви тіла відносно непроникні. Отже, обмін речовин між організмом та довкіллям може відбуватися лише скрізь обмежені ділянки поверхні, яких до того ж небагато. У зв'язку з цим наявність транспортної системи стає ще необхіднішою.

9. Розвиток багатоклітинного організму з однієї клітини - ***зиготи*** - переважно, процес складний та тривалий. Він обов'язково включає періоди ***ембріонального розвитку та постембріональний,*** у якому часто наявна ***личинкова стадія*** або стадії та ***метаморфоз***, а відтак з'являється доросла особина (рис. 1).

Розглянемо в загальному вигляді ***життєвий цикл*** багатоклітинних тварин. В чому його суть?

Організми не виникають повністю сформованими. Навпаки, вони формуються внаслідок порівняно повільного процесу прогресивних змін, які називають розвитком.. У більшості організмів розвиток не припиняється протягом усього життя. Розвиток виконує дві основні функції: 1) в процесі розвитку утворюється різноманіття клітин і визначається послідовність подій у межах кожного покоління; 2) забезпечується безперервність життя при переході від одного покоління до другого.

Перша функція включає утворення в організмі всіх різноманітних типів клітин та їх організацію. Виникнення клітинного різноманіття, як ми вже знаємо, називають ***диференціацією***; процеси організації диференційованих клітин у тканини та органи – ***морфогенезом*** (утворення форми та структури) і ***ростом*** (збільшення розмірів).

Друга основна функція розвитку - це ***розмноження:*** послідовне відтворення нових особин даного виду. Розглянемо основні стадії розвитку багатоклітинних тварин:

Новий організм виникає внаслідок злиття генетичного матеріалу двох гамет (сперматозоїда та яйцеклітини), яке називають ***заплідненням*** і яке спонукає яйце до розвитку. Сукупність стадій, що послідовно наступають після запліднення під захистом яйцевих оболонок або всередині тіла материнської особини, називають ***ембріогенезом***. Ембріогенез закінчується в момент вилуплення тварини з яйця або народження.

1.Безпосередньо після запліднення відбувається ***дробіння*** - низка мітозів, які проходять надзвичайно швидко без стадії монотомічного росту і внаслідок яких об'єм цитоплазми зиготи розподіляється між численними дрібнішими клітинами - ***бластомерами.*** Дробіння - процес строго координований і перебуває під генетичним контролем. Його видові особливості обумовлені двома основними параметрами:

а) кількістю та розподілом жовткових білків у цитоплазмі;

б) цитоплазматичними факторами, які впливають на час утворення та орієнтацію мітотичного веретена.

Якщо жовток в яйці розподілений нерівномірно, то в області, що містить менше його - ***анімальній півкулі*** - клітинні поділи відбуваються з більшою швидкістю, ніж у протилежній, багатій на жовток ***вегетативній півкулі***. Ядро зиготи часто буває зміщене до анімального полюсу. В-цілому можна сказати, що жовток пригнічує дробіння. У зигот, які містять відносно мало жовтка ***(ізолецитальні та мезолецитальні яйця),*** дробіння буває ***голобластичним (повним)***: борозни дробіння проходять через усю вісь яйця. Якщо при такому дробінні усі бластомери однакові за розмірами, його називають ***рівномірним.*** У випадку, коли бластомери неоднакові, говорять про ***нерівномірне дробіння***. Менші за розмірами бластомери анімального полюсу називають ***мікро-***, а більші - вегетативного полюсу **–** ***макромерами***. Зиготи, які містять великі запаси білків жовтка, зазнають ***меробластичного (часткового, неповного)*** дробіння - борозни дробіння не проходять у багату на жовток зону цитоплазми. Меробластичне дробіння може бути ***дискоїдальним (білатеральним***) або ***поверхневим***, в залежності від того, зосереджені запаси жовтка біля одного полюса ***(телолецитальні яйця)*** або в центрі цитоплазми (***центролецитальні яйця).***

Наприкінці дробіння бластомери утворюють непорожнисту кулю - ***морулу*** або ж порожнисту - ***бластулу*** з первинною порожниною тіла **–** ***бластоцелем*** – усередині. У багатьох тварин морула та бластула є послідовними кінцевими стадіями дробіння.

2.Після зменшення швидкості мітотичних поділів та втрати їх строгої синхронізації бластомери здійснюють енергійні переміщення, внаслідок яких їх розміщення один відносно одного змінюється. Цю серію клітинних переміщень називають ***гаструляцією***. В результаті гаструляції у типового зародка звичайно утворюються три клітинних пласта, які називають ***зародковими листками***. Із зовнішнього листка - ***ектодерми*** - виникають епідерміс та нервова система; внутрішній листок – ***ентодерма*** - утворює вистилку травної трубки і бере участь в утворенні пов'язаних з нею органів (підшлункової залози, печінки тощо) та органів дихання; середній листок – ***мезодерма*** - дає початок серцю, ниркам, гонадам, сполучній тканині.

Переміщення гаструляції охоплюють весь зародок, і міграції клітин в одній його частині можуть бути дуже точно скоординовані з одночасними рухами в іншій. Характер гаструляції в тваринному царстві надзвичайно варіабельний, проте здійснюється вона за участі відносно нечисленних механізмів. Як правило, при гаструляції спостерігається комбінація таких основних типів рухів:

а) епіболія (обростання) – рух епітеліальних пластів клітин (зазвичай – ектодермальних), які посуваються як єдине ціле, а не індивідуально, і охоплюють глибокі шари зародка;

б) інвагінація – вп'ячування ділянки клітин стінки зародка;

в) інволюція – вгортання всередину зародка зовнішнього пласта клітин, який збільшується у розмірах і розповсюджується по внутрішній поверхні клітин, які залишаються ззовні;

г) інгресія (іммігрaція, виселення) – міграція клітин поодинці з поверхневого шару всередину зародка. Якщо таке виселення відбувається більш-менш рівномірно з усієї поверхні бластули, кажуть про ***мультиполярну імміграцію***, якщо ж воно сконцентроване переважно на одному, вегетативному, полюсі - йдеться про ***уніполярну імміграцію***;

д) деламінація – розщеплення єдиного клітинного пласта на два більш-менш паралельних у площині поверхні сфери.

Внаслідок названих процесів утворюється двошаровий зародок – ***гаструла*** з первинною кишкою – ***архентероном*** (***гастроцелем***) та первинним ротом – ***бластопором***. На цьому гаструляція у двошарових тварин закінчується, а у тришарових далі утворюється третій зародковий листок. Описано два способи утворення мезодерми:

1) **телобластичний** – в області бластопору гаструли відокремлюються дві великі клітини – ***телобласти***. Вони діляться і утворюють дві смужки клітин, які надалі заповнюють усю порожнину гаструли;

2) **ентероцельний** – від архентерона відокремлюються три пари "міхурів", які розростаються і заповнюють первинну порожнину гаструли. Вони обмежені клітинами, організованими в епітелій, і порожнисті всередині.

Для паренхіматозних і первиннопорожнинних тварин на цьому гаструляція закінчується, а у вторинопорожнинних надалі утворюється ***целом***. Відомо три шляхи утворення целому:

1) **схізоцельний** – целомічна порожнина виникає внаслідок утворення щілини у мезодермі зародка. Притаманний молюскам, членистоногим, ларвальним сегментам кільчастих червив, продвинутим хордовим;

2) **ентероцельний** – мезодерма відокремлюється від ентодерми внаслідок утворення і наступного відшнуровування виростів (кишень) архентерона. Притаманний голкошкірим, напівхордовим, головохордовим, примітивним хордовим;

3) **гоноцельний** – посегментно розміщені порожнини гонад разом складають целом; суміжні передні та задні стінки сусідніх целомічних порожнин утворюють перетинки, що розділяють сегменти тіла. Притаманний постларвальним сегментам кільчастих червив (детальніше цей спосіб утворення целому буде розглянуто у розділі, присвяченому анелідам).

Після виникнення трьох зародкових листків клітини, взаємодіючи між собою та переміщуючись, утворюють органи. Цей процес носить назву органогенезу. В багатьох органах містяться клітини, що походять від різних зародкових листків і нерідко зовнішню частину органа утворюють клітини одного зародкового листка, а внутрішню – іншого. Окрім цього, при органогенезі деякі клітини здійснюють тривалі міграції від місця, де вони виникли, до місця остаточної локалізації. До таких мігруючих клітин належать попередники формених елементів крові та лімфи, пігментні клітини та гамети. Цікаво, що частина цитоплазми яйця дає початок клітинам-попередникам гамет (їх називають *первинними статевими клітинами*) і вони відособлюються для здійснення репродуктивної функції. Решта клітин тіла – *соматичні.* Цей поділ на соматичні клітини, які дають початок індивідуальному організму, та статеві, які забезпечують виникнення нового покоління організмів, як правило, являє собою один з перших етапів диференціації, яка відбувається при розвитку тварин. Первинні статеві клітини надалі мігрують у гонади, де диференціюються на гамети - клітини, здатні брати участь у заплідненні , яке й призводить до виникнення нової особини. Розвиток гамет – ***гаметогенез*** – звичайно завершується на момент досягнення організмом статевої зрілості.

Походження багатоклітинних тварин

Існують різні гіпотези походження багатоклітинних тварин, але загальноприйнятою є думка, що предками їх були колоніальні форми гетеротрофних найпростіших. В узагальненому вигляді перехід до багатоклітинності міг містити такі етапи:

1. Родоначальником, очевидно, була куляста колонія комірцевих джгутикових периферичним розміщенням особин, яка вела вільно плаваючий спосіб життя (подібна до сучасної *Sphaeroeca*). Кожна з особин колонії мала джгутик, оточений біля основи «комірцем» - виростом цитоплазми, який утворював кишеню, в яку заганялися харчові частки. Тобто, первинним способом живлення був ***фагоцитоз***. Функцію руху забезпечував джгутиковий апарат.

Еволюція колонії йшла в напрямку спеціалізації клітин на ***статеві (генеративні)*** та ***соматичні (вегетативні)***. Серед соматичних виділилися ***фагоцити*** та ***кіноцити***. Перші забезпечували травну, другі – рухову функції.На ранніх стадіях еволюції ці функції, очевидно, поєднувалися в одній клітині, яка поперемінно виконувала то одну, то іншу роль. Стійкому розмежуванню функцій сприяло

зміщеннятьфагоцитів всередину колонії, тоді як кіноцити зберегли периферійне розміщення.

2. Внаслідок цього утворилися ***фагоцитобласт*** та ***кінобласт*** і це був важливий етап переходу до ***багатоклітинності*** – виникнення двошарової предкової форми, яку І.І. Мечніков назвав ***фагоцителою*** або ***паренхімелою***. Згідно з його гіпотезою, первинним способом утворення двошарового організму була імміграція. Спочатку виселення клітин з зовнішнього шару всередину відбувалося, вірогідно, рівномірно з усієї поверхні, але поступово зосередилося на одному з полюсів – вегетативному. Така стійка поляризація сприяла утворенню на задньому (вегетативному) полюсі первинного ротового отвору, оскільки, завдяки биттю джгутиків тут утворювалась «мертва зона», що забезпечувало скупчення харчових часток і кращі умови для їх поглинання.

3. На наступному етапі відбулася дивергентна еволюція предка типу фагоцителли. Вона призвела до утворення кількох варіантів організації багатоклітинних, які за загальною будовою нагадували сучасних нижчих тварин – кишковопорожнинних, деяких плоских червив та, вірогідно, губок. Розглянемо їх:

а) розвиток в напрямку кишковопорожнинних включав утворення стійкого ротового отвору, повну епітелізацію (перетворення на пласт) фагоцитобласта і виникнення первинного травного органу у вигляді ентодерми. Клітини ектодерми переднього полюса такої тварини набули підвищеної чутливості , і тут могли утворюватися ловильні щупальця. Організм в цілому характеризувався променевою симетрією тіла;

б) розвиток в бік сучасних безкишечних турбелярій відбувався без епітелізації фагоцитобласта в ентодерму, хоча ротовий отвір виник. У таких тварин відбувалося поступове зміщення ротового отвору на черевний бік тіла – вірогідно, у зв'язку з освоєнням повзаючого способу життя. Це обумовило перехід до білатеральної симетрії тіла. Ця гілка розвитку життя на даному етапі філогенезу відповідала напрямку необмеженого прогресу;

в) вчені, які припускають існування спільної предкової форми для кишковопорожнинних, червив та губок, вказують, що лінія розвитку губок повинна була виділитися на стадії паренхімелли, до утворення ротового отвору. Особливість еволюції в цьому напрямку полягає у заміні локомоторної функції кінобласта на гідродинамічну, що супроводжувалося зануренням кіноцитів всередину тіла.

Так, в загальних рисах, виглядає гіпотеза походження багатоклітинних тварин через фагоцителлу нині. Вперше вона була сформульована І.І. Мечніковим у 1877-1880 рр. Вчений виходив з таких припущень:

1. в еволюції життя внутрішньоклітинне травлення передує порожнинному;
2. еволюційно більш раннім способом утворення ентодерми була не інвагінація зовнішнього шару, а імміграція клітин;
3. найдавніша багатоклітинна тварин мала кулясту форму та була одношаровою.

Згідно уявлень Мечнікова, рання фагоцителла характеризувалася наступними основними рисами: куляста чи наближена до неї форма тіла; єдиний спосіб руху – плавання за допомогою джгутиків поверхневого шару клітин (кінобласту); кінобласт складається з однакових за формою, будовою та функціями одноджгутикових клітин; внутрішній шар клітин (фагоцитобласт) складається з недиференційованих вільно рухливих амебоїдних клітин; єдиний спосіб живлення – фагоцитоз джгутиковими клітинами зважених у середивищі мікроскопічних харчових об'єктів; відсутня закріплена клітинна диференціація – звідси випливає здатність поверхневих джгутикових клітин, які захопили часточку їжі, набувати амебоїдної форми та занурюватися у фагоцитобласт; водночас, клітини фагоцитобласту можуть виходити у поверхневий шар та формувати джгутики.

Альтернативну, до певної міри, гіпотезу висунув Е. Геккель у 1870-ті роки. Вона базувалася на наступних припущеннях:

1. найдавніша багатоклітинна тварина – ***морея*** – являла собою кулясту колонію щільно спакованих клітин з амебоїдною активністю;
2. на наступному етапі вона, шляхом накопичення рідини чи драглистої речовини, еволюціонувала на пухирчастий організм – ***бластею***;
3. первинним способом утворення двошарової істоти – ***гастреї*** – була інвагінація;
4. первинним в еволюції багатоклітинних тварин було порожнинне травлення.

Дані сучасної порівняльної зоології, ембріології, зоології безхребетних свідчать на користь гіпотези Мечнікова.

Рівні індивідуальності тварин. Колоніальність

Понят т я про рівні індивідуальност і т варин

У другій половині XX століття в теоретичній біології розвивається поняття про ***рівні індивідуальност і*** у тваринному світі. В зоології застосовують кілька принципово відмінних між собою рівня індивідуальності: 1) одноклітинні; 2) колонії одноклітинних; 3) одиночні метазої (багатоклітинні) 4) колонії метазоїв. Наскільки природа колонії відмінна від такої окремих її складових (зооїдів) зручно показати на прикладі сифонофор – кишковопорожнинних з надзвичайно розвиненими колоніями. Сифонофора складається з різноманітних за формою, будовою та функціями зооїдів, що фактично перетворилися на її органи (рис. 1). Деякі з них настільки відрізняються від вихідної форми, що важко зрозуміти їх справжню природу.

Еволюція тварин від одного рівня індивідуальності до наступного відбувалася поступово. Зважаючи на це, навіть зачаткові форми більш високого рівня індивідуальності (наприклад, скупчення найпростіших у спільній драглистій масі) прийнято відносити до колоній. Надалі деякі колонії найпростіших ускладнилися настільки, що їх відносять вже до багатоклітинних тварин. Подібні тенденції спостерігаються і в метазоїв: вони утворюють колонії різного ступеня розвитку. Більшість вчених відносять частину таких колоній уже до самостійних організмів більш високого, наступного рівня індивідуальності (четвертого), а другу частину – лише до зачатків таких організмів. Досі незрозуміло, де проводити межу між ними, проте зрозуміло, що будь-яка форма колоніальності, принаймні у багатоклітинних, є їх найважливішою ознакою, яка відрізняє колоніальних метазоїв від одиночних. Колоніальність широко розповсюджена в тваринному світі, проте неоднаково поширена по типах у підцарствах одноклітинних та багатоклітинних: серед найпростіших колонії зустрічаються в коренеджгутикових, інфузорій та, ймовірно, лабіринтоподібних; з багатоклітинних колоніальні більшість губок, кишковопорожнинних, усі камптозої, фороніди, моховатки, частина червів, коловерток, напівхордових, покривників, коренеголові раки тощо.

Колоніальніст ь у багат окліт инних т варин

Ступінь розвитку колоніальності у багатоклітинних визначається наступними показниками:

1) рівень втрати індивідуальності та самостійності членів колонії (зооїдів);
2) рівень диференціювання членів колонії (різноманітність їх пристосувань);
3) рівень розвитку частин колонії, які не належать окремим особинам, тобто ценосарку (стебло колонії, гідрориза, столон тощо).

У губок тільки перший показник перебуває на високому рівні, решта ж не виражена взагалі, тому загальний рівень колоніальності тварин цього типу невисокий, хоча сама природа їх колоній виявилася дуже складною.

Колонії кишковопорожнинних гранично різноманітні за величиною, формою та організацією. Без перебільшення можна сказати, що цей тип – справжнє царство колоній. У гідроїдних поліпів спостерігається диференціація членів колонії, яка первинно проявляється у наявності ***гідрант ів т а гонантіїв***, у колоніях наявні стебла, які складно галузяться, та гідроризи. У складно організованого гідроїда *гідракт инії* поліморфна колонія включає:

1) звичайних ***гідрант ів*** з ротом та віночком щупалець;
2) ***дакт илозоїди*** - видовжені особини без рота та щупалець, які самі виконують функцію великого щупальця;
3) ***бласт озоїди*** - без рота та щупалець, від яких відбруньковуються медузки
4) ***шипоподібні*** особини без рота, щупалець та м'язів, які використовуються для пасивного захисту (рис. 1).

Вважається, що найвищого розвитку колоніальність досягла у межах підкласу сифонофор класу гідроїдних. Зокрема, найвищого для метазоїв рівня досягла диференціація особин. У колонії спостерігаються наступні їх різновиди (рис. 2):

1 - ***пневмат офор***, наповнений повітрям, який підтримує всю колонію;
2 - ***нект офори***, або плавальні дзвони, подібні до медуз без рота та щупалець, які рухають колонію;
3 - ***гаст розоїди***, або живильні особини;
4 - ***арканчики***, які ловлять здобич;
5 - ***цист озоїди*** з одним нерозгалуженим щупальцем та порою замість рота, які, можливо, служать, для виділення екскретів;
6 - ***бласт ост илі***, або гонозоїди, які служать для розмноження;
7 - ***щит и***, або кришечки, які використовуються для механічного захисту всіх інших членів колонії.

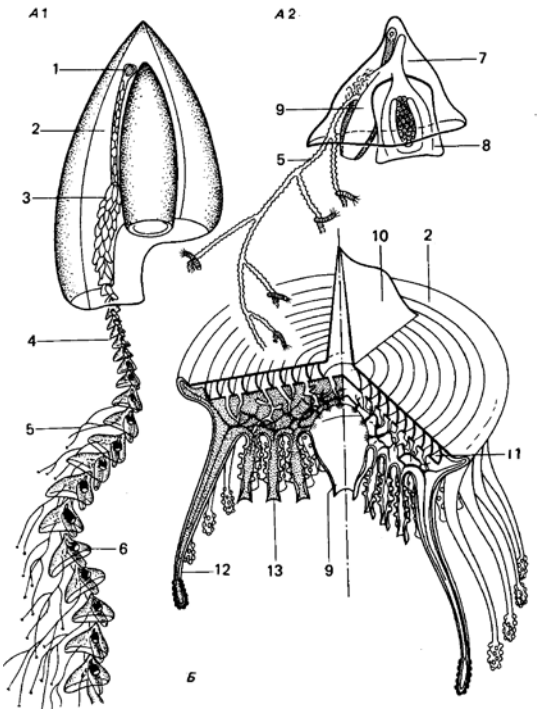


Рис. 1. А – *Muggiaea:* А1 - загальний вигляд; А2 - окремий кормідій. Б - Velella; вирізаний сектор демонструє внутрішню архітектуру. 1 – жировий пухир; 2 – плавальний дзвін (безрога та безщупальцева медуза); 3 – зона росту стовбура колонії; 4 – стовбур (гомологічний тілу поліпа); 5 – щупальце (ловильний "арканчик" гастрозоїда); 6 – кормідій (група з гастрозоїда, гонозоїда та медузоїдної кришечки); 7 – кришечка (медузоїд); 8 – гонозоїд (статева медуза); 9 – гастрозоїд (живильний поліп); 10 – парус; 11 – крайове повітряне кільце плавального дзвона; 12 – дактилозоїд (безротий щупальцевий поліп з дистальним потовщенням, де зібрані жалкі капсули); 13 – бластостиль (з ротовим отвором), на якому брунькуються безроті статеві медузи (8) (за Hyman, Delage, Herouard, 1967).

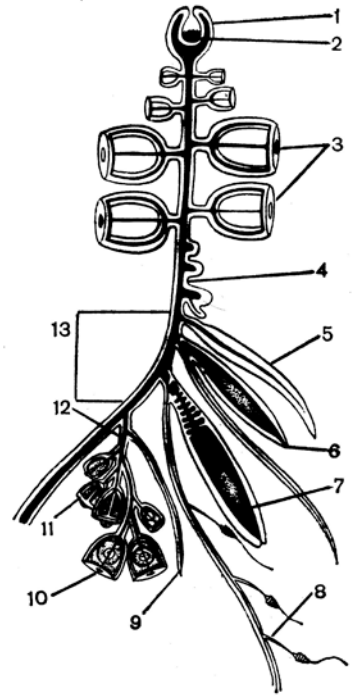


Рис. 2. Схема будови колонії сифонофори: 1 – пневматофор; 2 – газова залоза; 3 – нектофори: 4 – стовбур колонії; 5 – криюча пластинка; 6 – пальпон зі щупальцем; 7 – гастрозоїд; 8 – арканчик; 9 – щупальце гонозоїда; 10 – жіночі гонофори; 11 – чоловічі гонофори; 12 – гонозоїд чи статевий медузоїд, 13 – кормідій (за "Жизнь животных", т. 1).

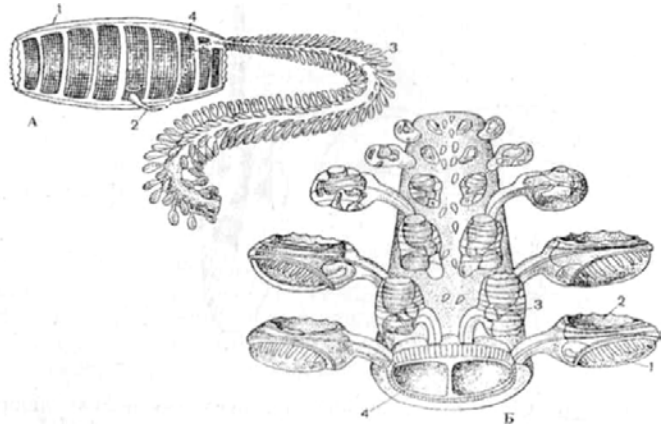


Рис. 3. Поліморфізм колоній барильцевих. А – зовнішній вигляд безстатевого барильцевого (годівнички) у стані брунькування зі спинним відростком: 1 – годівничка; 2 – черевний столон; 3 – спинний відросток з бруньками; 4 – бруньки, які переміщуються. В – фрагмент спинного відростка: 1 – бічні бруньки (гастрозооїди); 2 – рот; 3 – серединні бруньки (форозооїди); 4 – кровоносні лакуни (за "Жизнь животных», т.1).

Усі ці особини сидять на довгому столоні, який можна розглядати як аналог стебла гідроїдних поліпів.

Як бачимо, усі показники ступеня розвитку колоніальності у сифонофор на найвищому рівні. Не виключено, що на порозі їх еволюції стоїть поява нової індивідуальності, інтегрованої з окремих особин, які, по суті, поступово перетворюються на органи єдиного організму. Окрім цього, серед сифонофор, очевидно існує ще один рівень індивідуальності – «колонія колоній», опосередковано описаний В.М. Бєклємішевим: сифонофора безпосередньо складається з ***кормідіїв*** – малих колоній, кожна з яких містить мінімально необхідний для незалежного від інших кормідіїв існування набір зооїдів (рис. 1). При цьому кормідій виконує дві функції: 1) як частина колонії, здійснює соматичну діяльність (наприклад, живлення за допомогою кормідіальних гастрозоїдів); 2) є органом розмноження колонії.

Поліморфізм колоній притаманний також частині морських моховаток і виражається, як і у попередньому випадку, надзвичайною зміною деяких особин колонії у процесі пристосування їх до певних вузько специфічних функцій. Змінені особини бувають двох видів:

1) ***авікулярії*** - подібні до пташиної голови, живляться через свою основу за рахунок колонії та виконують захисну функцію: захоплюють дрібних тварин, що заповзли на колонію, і вбивають або ж проганяють їх;
2) ***вібракули*** - подібні до авікулярій, але з довгим рухливим бичем.

Окрім цього, описана ціла низка відносно мало змінених особин, серед яких розрізняють ***ст ат еві, безст ат еві, безполіпідні опірні*** тощо.

У прісноводних моховаток поліморфізму немає, зате у деяких видів (*Cristatella*) усі цистиди колонії зливаються докупи, утворюючи спільний орган - повзальну підошву, тоді як поліпіди залишаються абсолютно незалежними.

Утворенням складних поліморфних колоній характеризується також нестатеве покоління барильцевих (рис. 3). На черевному брунькородному столоні безстатевої особини поступово формуються численні бруньки трьох генерацій. Бруньки першої генерації розміщуються по боках спинного столона і, виростаючи, утворюють ***гаст розоїди***, які постачають колонію живильними речовинами. Бруньки другої генерації розміщуються у два ряди вздовж середньої лінії спинного столона і перетворюються на ***форозооїди,*** які розселяють статеві особини. Третя генерація бруньок перетворюється на статеві особини – ***гонозооїди.***

Згідно В.М. Бєклємішева, розрізняють два основних напрямки розвитку колоніальності. Один з них пов'язаний з розвитком потужного *ценосарка* (спільного тіла колонії), який приводить до формування ***кормусів масивного т ипу***. У таких колоніях усі зооїди зазвичай організовані однаково - *мономорфні.* Якщо ж масивний ценосарк не розвивається, утворюються колонії розгалуженого типу, в яких добре виражена тенденція до поліморфізму зооїдів. У таких випадках особини відіграють більш активну роль в еволюції колоній, що й відбивається в їх спеціалізації у різних напрямках.

Масивний ценосарк відрізняється особливо сильним розвитком речовини, що займає простір між зооїдами (мезоглея в Anthozoa, туніка в Ascidiae), відомої також під загальною назвою ***мат риксу*** колонії.

У межах кожного з напрямків розвиваються ***монархічний*** та ***кормідіальний*** типи організації колоній.

Колонії масивного типу представлені головним чином у коралових поліпів. У межах цього класу В.М. Бєклємішев прослідкував виникнення колоніальності та її наступну еволюцію, починаючи від одиночних форм (серед Actiniaria та деяких Madreporaria) й закінчуючи високо інтегрованими колоніями у вищих форм Hexacorallia та Octocorallia. У розвитку колоніальності в цій групі велике значення має ценосарк, представлений переважно мезоглеєю (вона розміщена між системою трубочок ценосарка та окремими поліпами). У низки форм мадрепорових та шестипроменевих коралів мезоглея вторинно витісняється вапняковим скелетом. У колоніях Hexacorallia розвивається система двошарових трубочок (з екто- та ентодерми), які містять у собі канали загальноколоніальної гастральної порожнини, пронизують мезоглеальний скелет та єднають між собою поліпи. В Octocorallia формується система одношарових (ентодермальних) трубок – ***соленій***, утворених за рахунок виростів гастральних порожнин поліпів.

На початкових стадіях утворення колоній коралових поліпів ріст кормусів відбувається шляхом брунькування поліпів. У більш інтегрованих колоніях (*Meandrina*, *Madrepora*) збільшення кількості особин відбувається також за рахунок брунькування ценосарка; у восьмипроменевих коралів брунькування відбувається завжди за рахунок трубочок соленій.

Поліморфізм у шестипроменевих не описаний взагалі, а у восьмипроменевих іноді зустрічається диморфізм (наприклад, в альціонарій та морських пер існують ***авт озооїди*** та ***сифонозооїди***).

Розгалужені колонії зустрічаються в багатьох групах тварин. Їх ценосарк - це сукупність столонів, які стеляться по субстрату – ***гідроризи*** – та висхідних гілочок, на яких сидять окремі зооїди. По мірі розвитку колоній збільшення кількості зооїдів поступово починає відбуватися за рахунок брунькування ценосарка (у багатьох Leptolida). Будова колоній, характер галуження досягають великої складності, насамперед у зв'язку з різними формами нестатевого розмноження та з розвитком поліморфізму особин, найбільше різноманіття яких спостерігається серед моховаток.

Монархічні колонії характеризуються переважним розвитком однієї особини (первинної, або головної), яка підкоряє собі всі інші. Проте при цьому спрощується також головна особина, переважання якої виражається лише у більших розмірах; поліфункціональність її як індивіда втрачається і, фактично, вона сама перетворюється на своєрідний орган. Наприклад, у *велелли* або *кориморфи* головна особина – ***гаст розооїд*** – це своєрідний шлунок, тоді як усі інші зооїди – це придатки чи "органи", що обслуговують цей "шлунок": ***дакт илозооїди*** – щупальця, ***бласт озооїди*** – органи розмноження тощо. У барильцевих монархічність колонії виражена менш яскраво, але перважного розвитку також набуває первинна особина – ***оозооїд*** (вона спеціалізується як орган пересування, що несе на собі усі інші спеціалізовані особини).

Кормідіальні колонії характерні для асцидій та деяких кнідарій (у жалких вони досягають своєї найвищої форми – «верхньої межі колоніальності» у сифонофор).

В-цілому, спостерігається така закономірність: поліморфні зооїди існують у галузистих, монархічних та частини кормідіальних колоній. У другої частини кормідіальних та всіх масивних кормусів поліморфних зооїдів практично немає, тобто, колонії з добре розвиненим матриксом спільного тіла не володіють поліморфізмом.

Особливості організації Губок

Як і всі нижчі багатоклітинні – мешканці водного середовища. Відомо більше 5000 видів сучасних та більше 2 000 видів вимерлих губок. У фауні України близько 10 видів прісноводних губок (родина Бадяги), у Чорному морі (низька солоність води) – 29 видів.

Характерні ознаки :

1. Виключно водні тварини, переважно морські. Дорослі форми ведуть прикріплений спосіб життя.
2. Клітини до певної міри диференційовані, але не організовані в тканини.
3. Є два шари клітин: зовнішній – ***пінакодерма*** та внутрішній – ***хоанодерма***, або шар комірцевих джутикових клітин. Між ними міститься драглистий неструктурований шар – ***мезоглея***.
4. Тіло звичайно несиметричне, в середині порожнина, яку називають ***парагастральною***.
5. Стінка тіла пронизана численними порами.
6. Володіють скелетом з рогових волокон, чи вапнякових або кременистих голок – ***спікул***, утворених спеціальними клітинами – ***склеробластами.***
7. Нервова система відсутня.
8. Безстатеве розмноження шляхом ***брунькування.*** У прісноводних є також ***внутрішнє брунькування***.
9. В основному гермафродити. В ембріогенезі наявні стадія бластули та личинкова стадія – ***паренхімула*** або ***амфібластула.***
10. Розвинена здатність до регенерації.
11. Є тупиковим типом в еволюції.

ТИП КИШКОВОПОРОЖНИННІ – COELENTERATA

Кишковопорожнинні – водні, переважно – морські організми; тільки деякі гідроїдні (*Hydra, Craspedacusta*) населяють прісні водойми або ж потрапляють у прісноводні місцеіснування з солонуватоводних (*Cordylophora*). Відомо близько 8500 рецентних видів кишковопорожнинних, характерні розміри яких коливаються у надзвичайно широких межах: від міліметрових у інтерстиціальних *Halammohydra* до метрових у арктичних медуз роду *Cyanea*.

Характерні ознаки:

1. Двошарові багатоклітинні тварини: стінка тіла складається з двох шарів – екто- та ентодерми; вони розділені ***мезоглеєю*** – безструктурним драглистим шаром, у якому можуть міститися клітини, що мігрували з інших шарів.
2. Радіальна (променева) симетрія тіла.
3. З'явилися тканини: епітеліально-м'язова та нервова.
4. Виражена диференціація соматичних клітин. У всіх є жалкі клітини – ***кнідоцити*** (***нематоцити)***.
5. Внутрішня порожнина – гастральна („шлункова"); первинно вона ввігнута (у поліпів), вторинно – опукла (у медуз).
6. Єдиний отвір – ротовий.
7. У життєвому циклі наявне чергування диплоїдних поколінь – ***метагенез***.
8. Прикріплені форми – ***поліпи*** можуть бути одиночними або ж колоніальними; вільноплаваючі одиночні форми – ***медузи.*** Може відбуватися редукція одного з них; у цьому випадку життєвий цикл стає ***гіпогенетичним***.
9. Є нервова система – ***дифузний нервовий плексус*** (клітини розміщені рівномірно по всьому тілу та з'єднані нервовими відростками).
10. Безстатеве розмноження найчастіше відбувається шляхом ***брунькування*** або ***стробіляції.*** При статевому розмноженні дроблення – радіальне, але може істотно модифікуватися (насамперед – у гідроїдних). Гаструляція відбувається різноманітними способами: інвагінацією, уні- чи мультиполярною іммігрицією, делямінацією. З гаструли утворюється особлива личинка – ***планула,*** яка певний час плаває аборальним полюсом вперед, а відтак осідає на дно та зазнає метаморфозу. Більшість видів – роздільностатеві, але є й гермафродити. Запліднення зовнішнє.

Тип кишковопорожнинні поділяють на 3 класи:

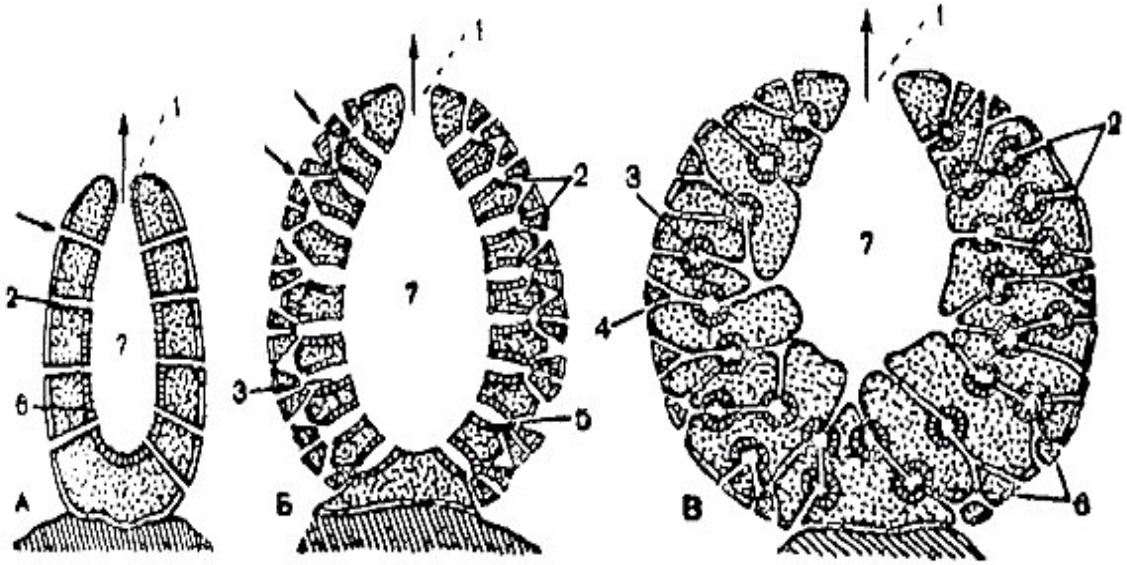
1. Гідроїдні – Hydrozoa – 2600 видів з надзвичайним різноманіттям форм, частина з яких населяє прісні водойми. Поліпи або медузи утворюються шляхом латерального брунькування; вільні медузи утворюються ≈ в 1/3 видів.
2. Сцифоїдні – Scyphozoa – близько 200 видів виключно морських кишковопорожнинних в життєвому циклі яких переважає медузоїдне покоління;
3. Коралові поліпи – Anthozoa – 5600 видів виключно морських, одиночних чи колоніальних тварин; медузоїдне покоління відсутнє, статеві клітини утворюються у поліпів.

БАГАТОКЛІТИННІ ТВАРИНИ

Лабораторна робота 4. Особливості організації губок та кишковопорожнинних

Надгрупа: **OPISTHOKONTA**

Тип: **Губки (Spongia seu Porifera)**



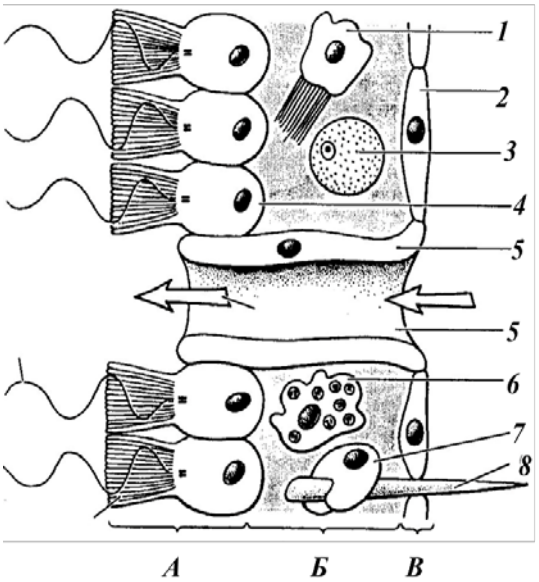
А. _____; Б. _____; В. _____

1. _____; 2. _____; 3. _____

4. _____; 5. _____; 6. _____

7. _____

Рис. 4.1. Типи будови губок з різною складністю системи каналів і розташуваннямджгутикових камер



А. _____

Б. _____

В. _____

1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

5. _____

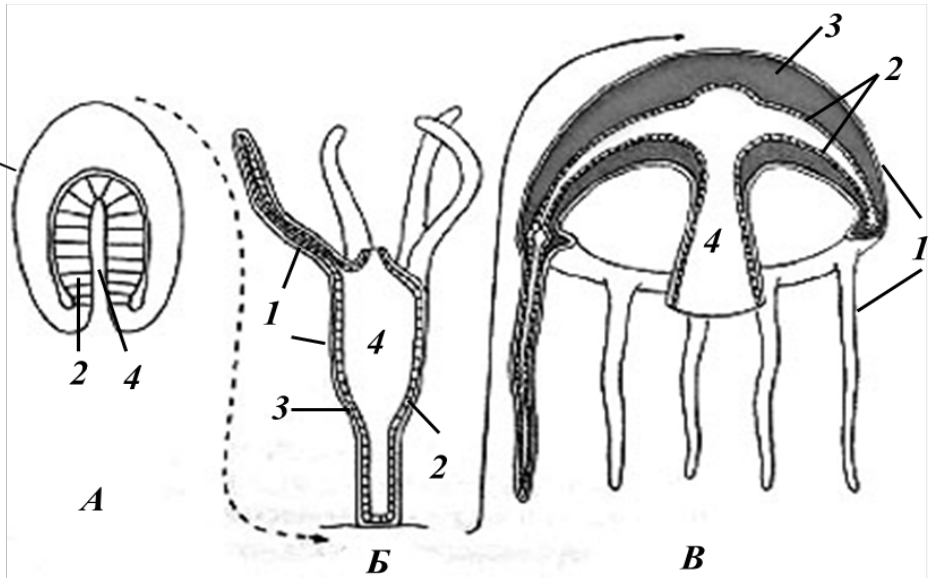
6. _____

7. _____

8. _____

Рис. 4.2. Стінка тіла Porifera: переріз через асконоїдну губку

Тип: **Кишкоповорожнинні (Coelenterata seu Cnidaria)**



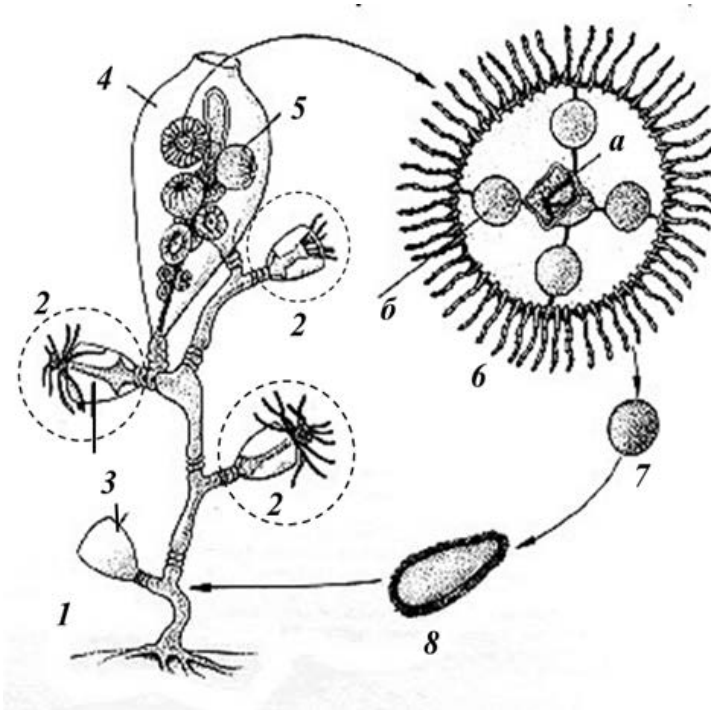
А. _____; Б. _____; В. _____

1. _____; 2. _____;

3. _____; 4. _____

Рис. 4.3. Схема розвитку та організації трьох основних стадій в життєвому циклі Cnidaria

Клас: **Гідроїдні (Hydrozoa)**



1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

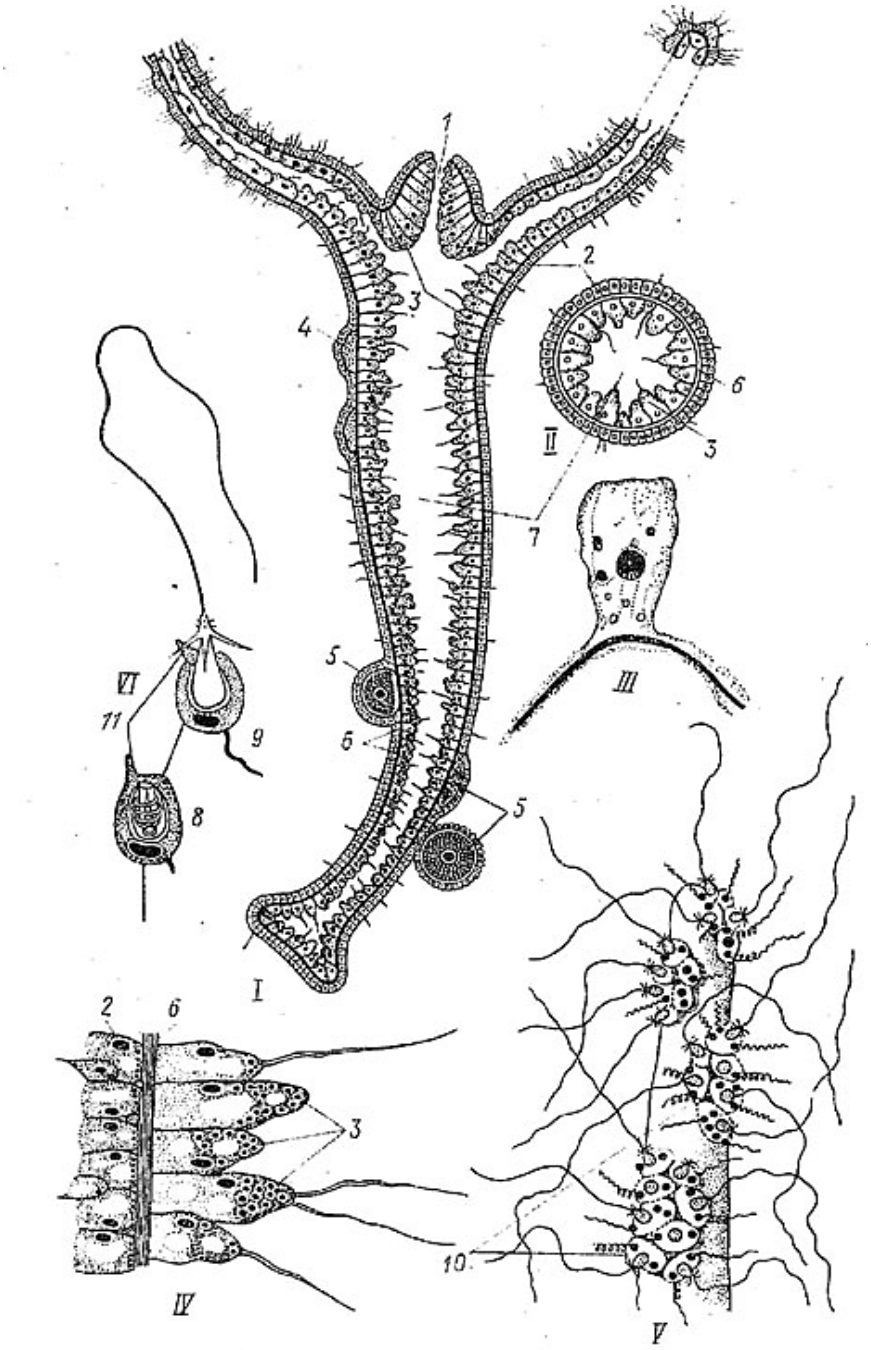
5. _____

6. _____

6 а._____

6 б._____

Рис. 4.4. Життєвий цикл *Laomedea* (*Obelia*) *geniculata*



I_____; II._____; III._____;

IV._____; V._____; IV. _____

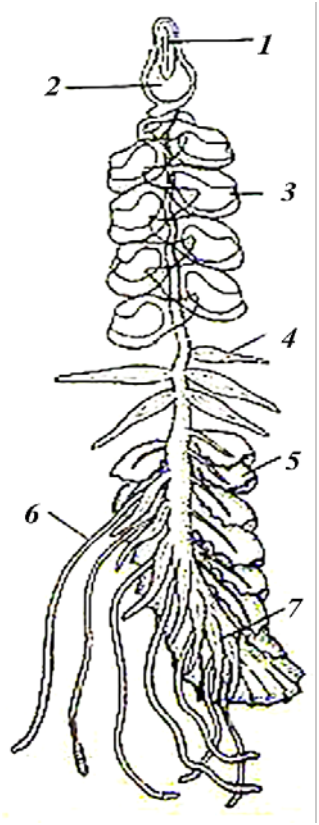
1._____; 2._____; 3._____;

4._____; 5._____; 6._____;

7_____; 8._____; 9._____;

10._____; 11. _____

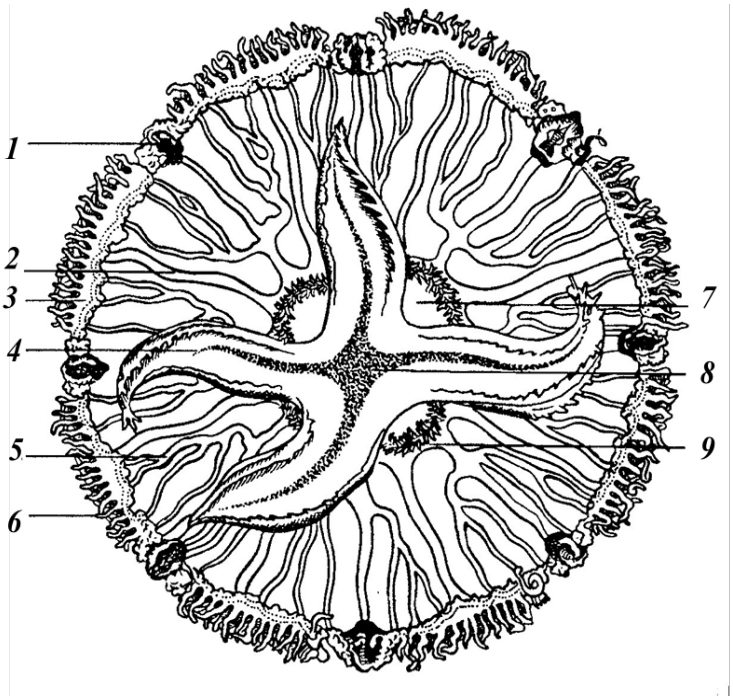
Рис. 4.5. Будова гідри



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

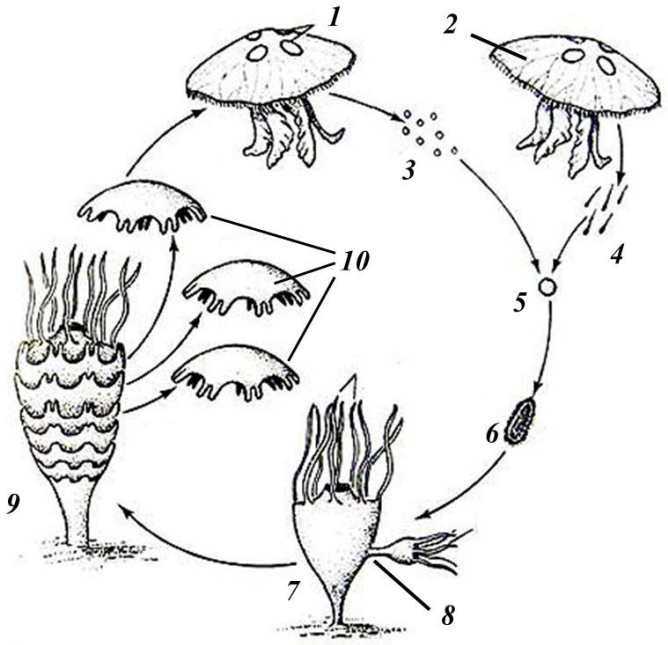
Рис. 4.6. Схема будови тіла сифонофори

Клас: **Сцифоїдні (Scyphozoa)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____

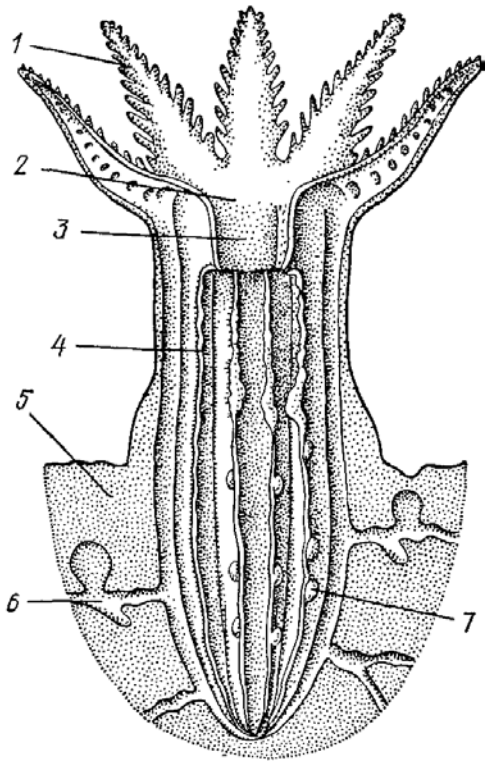
Рис. 4.7. Сціфомедуза *Aurelia aurita*



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

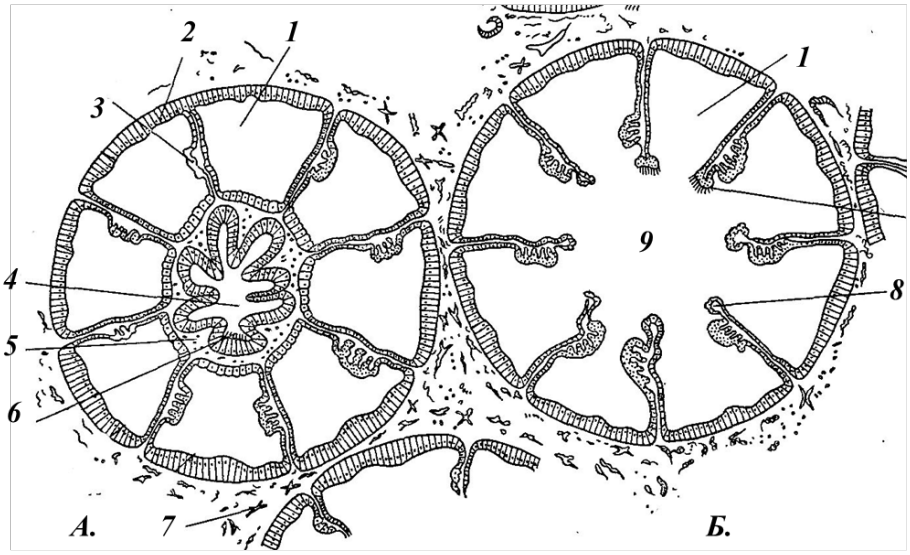
Рис. 4.8. Життєвий цикл *Aurelia aurita*

Клас: **Коралові поліпи (Anthozoa)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 4.9. *Alcionium palmatum* окремий поліп



А. _____; Б. _____;

1. _____; 2. _____;

3. _____; 4. _____;

5. _____; 6. _____;

7. _____; 8. _____;

9. _____

Рис. 4.10. Поперечний переріз колонії *Alcionium sp.*

Таблиця 4.1. Порівняльна характеристика класів кишковопорожнинних

	Hydrozoa	**Scyphozoa**	**Anthozoa**
Середовище існування			
Симетрія тіла			
Домінуюче покоління			
Походження гонад			
Наявність скелету			
Органи чуття			

Таблиця 4.2. Порівняльна характеристика губок і кишковопорожнинних

Ознак	Губки (Spongia)	Кишковопорожнинні (Coelenterata)
Кількість видів		
Середовище існування		
Симетрія тіла		
Шари клітин дорослого організму		
Які шари клітин закладаються в ембріогенезі		
Порожнина тіла		
За характером добування їжі (*хижаки/фітофаги, всеїдні, паразити*)		
Рух їжі в організмі *(схематично стрілками)*		
Тип правлення *(внутрішньоклітинне, порожнинне)*		
Дихання		
Нервова система: - тип та опис - наявність ЦНС		
Розмноження - способи розмноження; - роздільностат./гермафрод.; - запліднення (зовн./внутр.);		
Розвиток *(прямий/непрямий)*		
Значення в природі та господарській діяльності людини		
Представники		
Види, занесені до Червоної книги України		

Таблиця 4.3. Клітинні елементи тіла губок

Назва	Характеристика (морфологія, розташування)	Функції
Пінакоцити		
Пороцити		
Хоаноцити		
Лофоцити		
Коленцити		
Скеробласти/ склероцити		
Міоцити		
Лофоцити		
Амебоцити		
Археоцити		
Спонгіоцити		

Таблиця 4.4. Клітинні елементи тіла кишковопорожнинних

	Назва	**Характеристика (морфологія, розташування)**	**Функції**
Епідерма			
1.			
2.			
3.			
4.			
Гастродерма			
1.			
2.			
3.			
4.			
5.			
Мезохіл			
1.			

МОДУЛЬ 2. Трохофорні тварини, вториннороті та проміжні типи

ТИП ПЛ0СКІ ЧЕРВИ – *PLATHELMINTHES*

З понад 13000 рецентних видів плоских червів вільноживучі форми складають близько чверті; їх прийнято називати війчастими червами – «Турбеляріями». Вони мешкають, переважно, на дні моря та в прісних водоймах (пісок, намул, водорості); деякі проникають також у наземні біотопи – це, переважно, мікроскопічні, а у тропіках та субтропіках – також макроскопічні ґрунтові форми. Всі решта – паразити, дефінітивними хазяями яких є, переважно, хребетні тварини, а проміжними – у більшості випадків молюски та членистоногі. Паразитичні та коменсальні види є також серед турбелярій. Зв'язки турбелярій з хазяями варіюють від простого коменсалізму до чистого ендопаразитизму і, таким чином, цікаві для розуміння становлення паразитизму в плоских червів. Личинкові стадії є лише в окремих груп вільноживучих плоских червів, а паразитичні форми, навпаки, завжди мають личинку. Прямий розвиток вважається первинним для плоских червів.

Вільноживучих Plathelminthes уже понад 100 років розглядають як найпримітивніших представників Bilateria і група посідає центральне місце в гіпотезах щодо походження тришарових тварин. Це – червоподібні, ***амерні*** (не поділені на сегменти) і, переважно, ацеломічні тварини, розміри яких коливаються від 1 мм (ґрунтові та інтерстиціальні турбелярії) до 0,5 м (напр., прісноводні байкальські форми чи наземна триклада *Bipalium kewense* – «Доко» з Китаю). Характерні розміри паразитичних форм, переважно, сантиметрові; найдовший серед стьожкових червів стьожак широкий – 25 м. Серед турбелярій відносно великі тварини зустрічаються у 2-х групах: прісноводні триклади, або планарії та морські поліклади. Тіло крупних тварин сильно сплющене дорзо-вентрально, тому відстань від будь-якої точки тіла до поверхні не перевищує кількох мм, що дозволяє тканинам отримувати кисень шляхом дифузії. Дрібні вільноживучі форми часто мають округле в перерізі тіло діаметром 50-500 мкм. Органи дихання та кровообігу відсутні; лише у деяких сисунів між кишкою та протонефридіальними канальцями розвивається система каналів з власною ендотеліальною вистилкою – «лімфатичні судини», які, можливо, слугують для розподілу поживних речовин.

В межах типу Plathelminthes нині розрізняють 3 монофілетичні групи. Майже виключно морські Acoelomorpha і, переважно, прісноводні Catenulida включають дрібні форми, примітивні за багатьма ознаками. Група Rhabditophora містить основну масу Plathelminthes, в тому числі – їх паразитичних представників – єдину групу Neodermata. Таким чином, класичний таксон Турбелярії є парафілетичним.

Надійними аутапоморфіями таксону Rhabditophora є паличкоподібні рабдити з характерною тонкою структурою, двозалозисті прикріпні органи та рабдомерні очі, побудовані за схемою пігментних бокалів і асоційовані з головним мозком. Уявлення про філогенетичну відокремленість неодермат базуються, насамперед, на ультраструктурних даних, які підтверджують втрату первісного епідермісу та утворення неодермісу зі стовбурових клітин (***необластів***) паренхіми.

Група Acoelomorpha характеризується такими надійними аутапоморфіями, як сітчаста система війкових корінців, особлива будова апікальних частин війок та тенденція до перетворення гастродерміса на травну центральну паренхіму, яка може мати клітинну або синцитіальну будову.

Аутапоморфіями Catenulida є непарний дорзальний протонефридій з біциліарними (дводжгутиковими) циртоцитами (миготливими клітинами) та розміщення чоловічого статевого отвору на спинному боці тіла спереду або ж одразу позаду рівня рота. Окрім цього, основними способами розмноження в цій групі є паратомія або партеногенетичний розвиток з жіночих (ймовірно, також і чоловічих) статевих клітин. Філогенетичні зв'язки між трьома монофілетичними групами плоских червів нині є предметом дискусії.

Neodermata

До цієї групи належать усі паразитичні плоскі черви, в яких при переході до паразитичного способу життя втрачається вихідний епідерміс та формується новий, синцитіальний покрив – неодерміс: Digenea, Aspidobothrii, Monogenea та Cestoda. Часто перші 3 групи визначають як сисунів – Trematoda та протиставляють стьожковим червам; згідно сучасних систематичних уявлень, до сисунів відносять лише дигенетичних присиснів та аспідогастрей, два інші таксони утворюють групу Cercomeromorpha.

При зануренні у першого хазяїна або ж одразу після цього перша личинка неодермат скидає війчастий епідерміс та формує «вторинний покрив» (***неодерміс***), завжди позбавлений війок. Неодерміс виникає з клітин мезодермального походження, які посилають відростки до поверхні тіла, тоді як їх ядровмісні тіла залишаються під шаром матриксу. Відростки зливаються один з одним поверх базальної пластинки, формуючи синцитій. Процес формування неодермісу після скидання війчастого покриву може тривати від кількох годин до кількох днів. Функції неодермісу: засвоєння їжі, екскреція,

осморегуляція, захист від імунного впливу та травних ферментів хазяїна. Структура неодермісу (товщина, будова та форма мікроворсинок) варіює в залежності від групи, стадії життєвого циклу та ділянки тіла.

НС близька до такої у вільноживучих плоских червів. Є певні відмінності в різних таксонах, напр., особливі нервові центри в області органів прикріплення.

Протонефридіальна система, в-основному, білатерально-симетрична та складається з багатьох термінальних війчастих клітин і відвідних каналів. Канали об'єднуються дистально і впадають у 2 нефропори (іноді є лише 1). У дорослих особин видільна система розвинена краще, ніж у личинок.

Травна система дуже різна: пряма кишка, роздвоєна, слабо розгалужена, а у більшості великих форм – дуже сильно розгалужена, сліпо замкнена. У цестод, мірацидіїв та спороцист дигенетичних сисунів кишечник редукований.

Майже всі неодермати – гермафродити (роздільностатеві – шистозоматиди); гермафродитизм – ***протерандричний***. Будова статевої системи, розміщення та розмір окремих органів – специфічні для груп і є таксономічними ознаками. Жіноча гонада поділяється на ***гермарій*** та ***вітелярій***; сім'яники найчастіше парні і містять одночасно різні стадії сперматогенезу. Кількість сім'яників може збільшуватися (стьожкові) або зменшуватися до 1-го (численні аспідогастреї).

Складні ***екзолецтальні*** яйця формуються в оотипі, запліднення – в оотипі або матці; розвиток яєць – або в матці, або ж за межами материнського організму. З яєць виходять зазвичай війчасті личинки: ***мірацидій*** – у Digenea, ***котилоцидій*** – у Aspidobothrii, ***онкомірацидій*** – у Monogenea, ***лікофора*** – у Gyrocotylidea та Amphilinidea, ***корацидій*** – у багатьох Cestoida. Якщо личинка за 24-48 год. не знайшла хазяїна та не занурилась в його тіло, вона гине. У деяких типів личинок (мірацидіїв, котилоцидіїв, онкомірацидіїв) між епідермальними клітинами уже можуть розміщуватися фрагменти неодермісу; у лікофор та корацидіїв зачаток неодермісу повністю схований під епідермісом. Переважно, личинки мають головний мозок та різні органи чуття (фото-, танго- і реорецептори); у перших личинок цестод складної нервової системи немає.

Наступний розвиток завжди пов'язаний із зануренням в організм хазяїна, а часто – зі зміною хазяїв. У моногеней та аспідоботрій постларвальні стадії можуть досягати статевої зрілості уже на першому хазяїні, у більшості ж неодермат відбувається хоча б одна зміна хазяїв. Стадії, які занурюються в наступного хазяїна, часто мають особливі структури (стилети, залози), які полегшують проникнення. Гонади розвиваються в тілі остаточного хазяїна.

Часто зустрічаються вільноживучі стадії. Між личинкою і дорослою особиною можуть виникати додаткові покоління, які утворюються шляхом безстатевого розмноження (іноді, можливо, гетерогонії). В таких випадках має місце зміна поколінь: метагенез – чергування статевого і безстатевого або гетерогонія – чергування поколінь з амфіміктичним і партеногенетичним розмноженням.

Trematoda

Сюди належать ендопаразитичні Neodermata – Aspidobothrii та Digenea, першими хазяями яких є черевоногі або, рідше, – двостулкові молюски. Прикріпні органи не мають жорстких структур (гачків).

Aspidobothrii

Близько 30 видів. переважно, дрібних (рідко більші за 5 мм) форм, більшість яких є ендопаразитами морських чи прісноводних черевоногих та двостулкових молюсків, ракоподібних, риб та черепах. Зміни поколінь немає; у небагатьох видів можлива факультативна зміна хазяїв.

Найхарактерніша ознака дорослих особин – дуже великий ***вентрокаудальний присосок***, який формується на задньому кінці тіла і в ході постларвального розвитку збільшується, покриваючи черевну поверхню тварини (у деяких видів – майже до переднього кінця). Присосок поділений на численні ямки – ***альвеоли***, розміщені правильними поздовжніми рядами. По краях присоска у багатьох видів – так звані крайові органи – вгинання покривів, оточені добре розвиненою мускулатурою, на дні яких відкриваються різноманітні залози. Неодерміс дорослих особин несе горбки (0,08 мкм), подібні за будовою до мікроворсинок. Під апікальною мембраною неодерміса міститься електронно-щільний шар. НС розвинена добре (у порівнянні з моно- та дигенетичними сисунами), особливо виражені вентральні нерви, які іннервують присосок та його мускулатуру. Видільна система у дорослих має понад 400 термінальних клітин (циртоцитів) та пов'язану з ними білатерально-симетричну систему каналів, які відкриваються поблизу заднього кінця тіла у невеликий сечовий міхур; у личинок міхурі парні. Нефропор найчастіше непарний і розміщений дорзокаудально. Травний тракт починається ротовою порожниною або присоском, за яким розміщена глотка – *pharynx bulbosus*. Кишечник майже у всіх нерозгалужений, міхуроподібний; лише в родині Rugogastridae кишка має 2 відгалуження. Статева система подібна до такої у дигенетичних сисунів. Складні яйця виводяться через матку (часто – вкорочену) і статевий атріум; статева пора лежить найчастіше перед присоском.

Розмноження і розвиток. Яйця, які мають кришечку, потрапляють у воду. Розвиток до виходу личинок триває від кількох годин до кількох тижнів, в залежності від виду та зовнішніх умов. Личинки (0,1-0,2 мм) мають простий вентрокаудальний присосок. Личинки більшості видів – ***котилоцидії*** – мають війчасті клітини в чітко обмежених ділянках середньої та задньої частин тіла. Личинки деяких видів – ***аспідоцидії*** – війок не мають взагалі. Поверхня тіла личинок між епідермальними війчастими клітинами вкрита неодермісом, який несе мікрогорбки з ниткоподібними відростками. Кишка нерозгалужена; протонефридіальна система має 3 пари термінальних клітин, 2 розділених сечових міхура та 2 нефропора. Розвиток завжди відбувається без зміни поколінь, а в деяких видів – також без зміни хазяїв. Специфічність до хазяїна, переважно, низька. Війчасті личинки добре плавають, а без війчасті – повзають подібно до п'явок. Першими хазяями здебільшого є молюски; личинки проникають у хазяїна пасивно з водою (при живленні чи диханні) та локалізуються в перикарді, нирці або мантійній порожнині. У *Stichocotyle nephropis* першим хазяїном є десятиногі раки *Nephrops norvegicus* або *Homarus americanus*; паразит оселяється в кишечнику.

Численні види досягають статевої зрілості в тілі першого хазяїна, іншим необхідна зміна хазяїв (дефінітивним обов'язково є хребетна тварина). Факультативне включення другого хазяїна (риб або черепах) підтверджене для всіх видів. У хребетних аспідоботрії паразитують в кишечнику, жовчній протоці, жовчному міхурі або ректальних залозах. Безпосереднє зараження хребетної тварини личинкою (без стадії розвитку в проміжному хазяїні), очевидно, неможливе.

Digenea

Дигенетичні сисуни, чи власне трематоди (близько 7200 видів) – найбільший таксон паразитичних плоских червів. Всі – ендопаразити з обов'язковою зміною хазяїв та зміною поколінь. Найчастіше перший проміжний хазяїн – черевоногий молюск, а дефінітивний – щелепороті хребетні (в т.ч. – людина та сільськогосподарські тварини). Можливий також другий проміжний хазяїн (часто – членистоногі). Зрідка стадія, що паразитує у хребетній тварині, відсутня. В молюску – проміжному хазяїні відбувається інтенсивне розмноження. Дорослі форми та церкарії часто мають 2 присоски – ротовий та черевний. Найбільший представник – 12 см.

Різні стадії циклу розвитку (вільно плаваючий ***мірацидій***, ***спороциста***, ***редія***, переважно, вільно плаваюча ***церкарія***, ***метацеркарія*** та ***марита***) істотно відрізняються морфологічно, фізіологічно та за способом життя. Стадії яйця, мірацидія, спороцисти, церкарії та марити є практично в усіх сисунів; наявність дочірніх спороцист, дочірніх редій та метацеркарій характерна для конкретних груп чи видів. Нині вважається, що зміна поколінь являє собою не гетерогонію, як думали раніше (партеногенетичний розвиток дочірніх спороцист, редій та церкарій з яйцеклітин), а метагенез (розвиток цих стадій з недиференційованих соматичних «необластів»). Усі стадії, окрім мірацидія, на момент виходу з тіла попередньої стадії вкриті неодермісом.

Будова. Доросла особина (***марита*** чи власне «сисун») має плескате, листоподібне тіло, іноді – з більш-менш відокремленим переднім кінцем. Найчастіше сисуни ***дистомні*** – мають 2 присоски; при цьому черевний частіше розміщений в середній, рідше – в задній частині тіла. У ***моностомних*** форм черевного присоска немає. Неодерміс має сильно розвинений глікокалікс та короткі, часто – неправильної форми мікроворсинки та інші структури, які збільшують площу поверхні покриву. Товщина неодерміса неоднакова в різних частинах тіла, тому на поверхні утворюється видоспецифічний рисунок зі складок та жолобків. Марити багатьох видів мають характерні неодермальні шипи. Клітинні тіла синцитіального неодерміса володіють дуже інтенсивним метаболізмом та містять велику кількість мітохондрій, ЕПР та диктіосоми. НС включає великий церебральний ганглій та периферичні нерви, розміщені по типу ортогона. Сенсорні структури є по всій поверхні тіла, але більш численні на передньому кінці навколо рота та в районі черевного присоска.

Травний тракт починається ротовим отвором на передньому кінці тіла (зрідка – на черевному боці); рот зазвичай відкривається в центрі ротового присоска, який може бути армований стилетами – ***«ехіностомні»*** форми. За ротом часто розміщується перед глотка, за нею – мускулиста глотка, далі – стравохід. Кишка у більшості двороздільна, у деяких великих форм – сильно розгалужена; ***«гастеростомні»*** марити мають міхуроподібну нерозгалужену кишку. Марити здатні живитися кров'ю, слизом, вмістом кишечника та тканинами хазяїна.

Протонефридіальна система білатерально-симетрична, має видоспецифічну кількість термінальних клітин. Нефропор непарний, біля заднього інця тіла, виникає замість парних структур церкарії при скиданні хвоста. Сечовий міхур зазвичай непарний, міститься спереду від нефропора.

У деяких таксонів розвинені додаткові системи каналів, так звана «лімфатична система» та «паранефридіальний плексус». Лімфатична система найчастіше не має епітеліальної висилки та,

ймовірно, забезпечує транспорт поживних речовин від кишки до тканин. Функція паранефридіального плексуса – метаболічна або ж екскреторна.

Розміщення гонад в тілі дуже різноманітне та специфічне для окремих таксонів. Більшість дигеней – гермафродити (виключення – шистозоматиди, самці яких зберігають рудименти жовтівників). Перенесення сперми до тіла статевого партнера здійснюється за допомогою ***статевої папіли*** або ***цирруса***. Циррус у стані спокою міститься у спеціальній сумці. Яйця екзолецитальні, утворюються в оотипі та виводяться через матку (форма матки та характер вигинів часто видоспецифічні). Матка відкривається поблизу переднього кінця тіла, часто її отвір міститься в спільному статевому атріумі з копулятивним органом. При зляганні цитрус вводиться у лаурерів канал або в матку, сперма партнера накопичується у сім'яприймачі, звідки надходить до оотипу.

Ембріон розвивається при проходженні яйця через матку. У різних видів буває часткова чи повна ембріонізація: яйця, що виходять з матки, мають всередині добре (іноді – й повністю) розвинений мірацидій. Яйця виводяться з тіла остаточного хазяїна з фекаліями, сечею чи слиною (в залежності від локалізації паразита). Для завершення розвитку мірацидія яйця повинні потрапити у воду.

Мірацидій – вільно плаваюча личинка (є кілька виключень). Покрив утворений пласкими війчастими епідермальними клітинами, між якими – тоненькі вирости неодерміса. У мірацидіїв, які заражають хазяїна пасивно, війки можуть бути редуковані. НС включає церебральний ганглій та різні види механо- і хеморецепторів, у багатьох видів – рабдомерні або війчасті фоторецептори.. В передній третині тіла – залозисті клітини; їх секреторні шийки тягнуться вперед у відкриваються у ***теребраторіум*** на передньому кінці тіла, де багато рецепторів. Тут можуть розвиватися також стилети або склерити – для проникнення у тіло першого хазяїна.

Протонефридіальна система личинок складається з 1-2 пар термінальних клітин, вивідні канали відкриваються у 2 нефропори – ліворуч та праворуч в задній третині тіла. В задній частині тіла – значна кількість недиференційованих клітин, які після занурення у молюска дають початок тканинам наступного покоління (дочірній спороцисті або редії). Незрозуміло, це – необласти чи гоноцити? Кишечник відсутній.

Спороциста і редія. Після скидання епідермісу та формування неодермісу мірацидій перетворюється на спороцисту, яка часто залишається поблизу місця занурення у хазяїна.. Мірацидій і материнська спороциста - послідовні онтогенетичні стадії однієї особини! Неодерміс спороцисти має відносно дрібні, неправильної форми відростки, подібні до мікроворсинок, добре розвинену протонефридіальну систему, дещо спрощену – нервову (втрачаються фоторецептори); кишечника немає, живлення відбувається через неодерміс.

Всередині спороцисти (вірогідно, - з соматичних необластів) виникають дочірні особини: дочірні спороцисти, позбавлені кишечнику, або ж – редії, які мають кишечник та деякі інші специфічні структури. У більшості сисунів материнські та дочірні спороцисти розрізняються морфологічно (розмірами, будовою видільної системи) та розміщенням в тілі хазяїна (вони мігрують у гепатопанкреас молюска, де найкращі умови живлення). Дочірні спороцисти та редії мають добре розвинену протонефридіальну системи з парними нефропорами; у багатьох видів обидва покоління мають родильні пори, через які виходить наступне покоління.

Всередині дочірніх спороцист чи редій формуються або морфологічно подібні до них особини (ще одне покоління – дочірніх спороцист другого порядку або ж дочірніх редій) або личинки з розвиненим хвостом – церкарії.

Церкарія характеризується, насамперед, плавальним хвостом (іноді – редукований), який зникає при інцистуванлі у зовнішньому середовищі або проникненні у тіло другого хазяїна. Хвіст – потужний локомоторний орган, зазвичай має потужну косо посмуговану мускулатуру (рідкість серед плоских червів). Хвіст може бути простим (у фасціол), роздвоєним на кінці (фуркоцеркарії шистозом), дуже короткий, ледь помітний (у парагонімів) чи значно довший за тіло(у клоноpза японського). Збільшення гребної поверхні хвоста може досягатися розвитком перепонок або ниткоподібних виростів. Неодерміс церкарій більше подібний до неодермісу марит, НС відносно добре розвинена; часто є рабдомерні фоторецептори, оточені пігментними клітинами. На передньому кінці тіла у багатьох видів є рецептори з довгими сенсорними війками, а також апарат проникнення (найчастіше – набір залоз, які виділяють протеолітичні ферменти, у деяких видів є також стилети). Травна система двогілляста, починається ротовим присоском. У більшості церкарій є також черевний присосок. Протонефридіальні система складається з багатьох циртоцитів, канальні яких найчастіше зливаються в одну велику протоку, яка у хвості роздвоюється і відкривається у зовнішнє середовище двома нефропорами. Коли церкарія втрачає хвіст (при перетворенні на наступну стадію), вторинно утворюється непарний нефропор.

У більшості видів церкарії активно покидають тіло молюска; наступний розвиток залежить від виду. Церкарії кровяних сисунів знаходять дефінітивного хазяїна та активно проникають через покриви його тіла до кровяного русла. У розвитку багатьох видів (ланцетоподібного сисуна, китайського клонорха) є стадія спокою – ***метацеркарія***, яка паразитує у другому проміжному хазяїні Наступний розвиток та досягання статевої зрілості можливе лише після споживання другого проміжного хазяїна остаточним – хребетною твариною. Церкарії фасціол інцистуються у зовнішньому середовищі, перетворюючись на ***адолескарію***.

Життєві цикли трематод

Усі трематоди мають дуже складні життєві цикли, що супроводжуються чергуванням поколінь, паразитичних і вільноживучих фаз розвитку та зміною хазяїв. У загальному вигляді він зображений на рис. 4.

Статевозрілі гермафродитні особини – ***марити*** – паразитують у внутрішніх органах хребетних. Вони відкладають яйця, які у типовому випадку повинні потрапити у воду. Тут з яєць виходять рухливі, вкриті війками личинки – ***мірацидії***, доволі складної будови, із зародковими клітинами у задній частині тіла. Вони не живляться і протягом короткого часу повинні знайти першого проміжного хазяїна – завжди молюска (певного виду для кожного виду паразитів, найчастіше – з класу черевоногих). Мірацидії активно проникають в тіло хазяїна і перетворюються на статевозрілу ***материнську спороцисту***, значно простішу за будовою. У багатьох видів трематод (котячого сисуна, ланцетоподібного сисуна тощо) мірацидії не виходять з яйця у довкілля, й зараження молюсків відбувається під час поїдання ними яєць зі сформованими личинками всередині.

Материнська спороциста розмножується партеногенетично, утворюючи друге партеногенетичне покоління, яке може бути представлене двома різними формами – ***редіями*** або ж ***дочірніми спороцистами***. Вважається, що дочірні спороцисти – це неотенічні редії, які починають розмножуватися на ранніх стадіях розвитку. Редії та дочірні спороцисти можуть локалізуватися в порожнині тіла молюска, прикріплюватись до поверхні його кишечника та інших внутрішніх органів, але найчастіше вони паразитують в гепатопанкреасі. Їх розмноження відбувається партеногенетично. При цьому можуть формуватися ***дочірні редії*** та ***спороцисти*** або ж одразу ***церкарії***. Продуктивність редій невисока (2-3 дочірні редії або 6-10 сформованих церкарій), а продуктивність спороцист сягає сотень тисяч особин за рахунок поліембріонії. Повністю сформовані церкарії за будовою вже близькі до марит.

Церкарії виходять у довкілля через розрив стінки тіла хазяїна. Церкарії деяких видів не потребують другого проміжного хазяїна. Одні з них (печінковий сисун) осідають на субстрат (наприклад, водну рослинність), інцистуються та перетворюються на ***адолескарій***, які пасивно чекають, поки їх не з'їсть остаточний хазяїн. Інші ж активно проникають у тіло хазяїна. У більшості видів (у типовому випадку) для наступного розвитку потрібен другий проміжний хазяїн, яким можуть бути риби, личинки водних комах, інші молюски, ракоподібні). Проникаючи в його тіло (активно чи пасивно), церкарії втрачають хвіст і локалізуються у м'язах, де інцистуються, перетворюючись на ***метацеркарій***. Метацеркарія у цисті росте, розвивається, але не може перетворитися на мариту, поки не потрапить у тіло дефінітивного хазяїна.

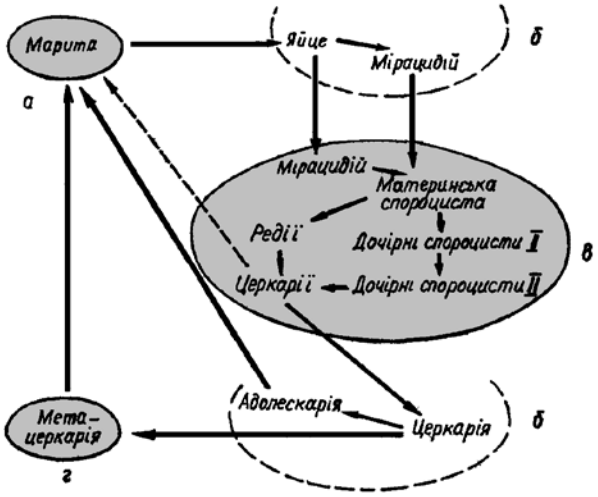


Рис. 4. Узагальнена схема циклу розвитку трематод.

Отже, в життєвому циклі трематод чергуються 1 гермафродитне (марита) та кілька партеногенетичних (спороцисти, редії) поколінь. Такий цикл називається ***гетерогонією***. Дорослою особиною гермафродитного покоління є марита, а партеногенетичних – спороциста, редія. Мірацидій – це личинка спороцисти. Церкарія, метацеркарія та адолескарія – личинки марити.

Значна частина трематод є патогенними для людини й викликають небезпечні захворювання – трематодози. Розглянемо у загальних рисах їх життєві цикли.

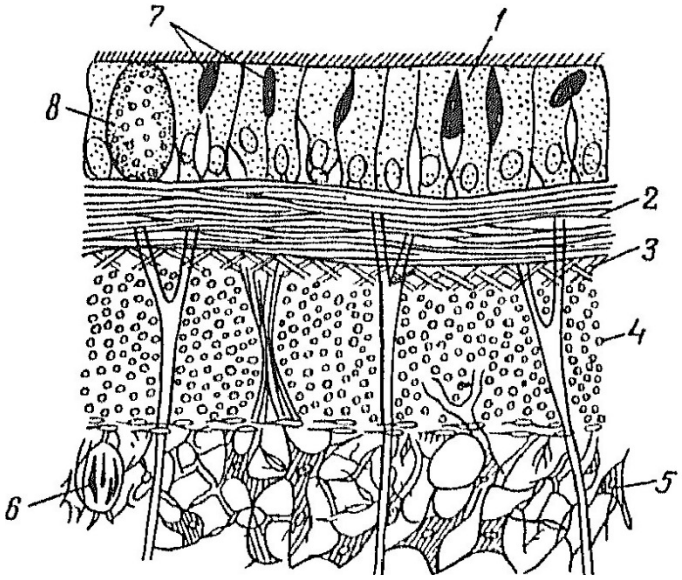
Cercomeromorpha

Під цією назвою об'єднуються неодермати, личинки яких мають ***церкомер*** – особливий придаток з характерними гачками, розміщений в задній частині тіла: Monogenea і Cestoda.

Тип Плоскі черви (Platyhelminthes)

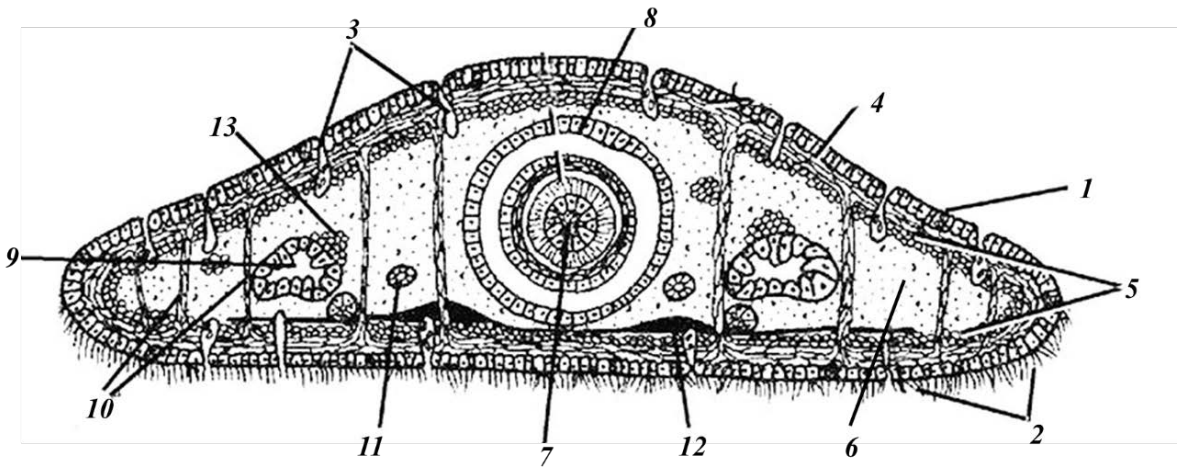
Лабораторна робота 5. Особливості організації представників класів війчастих та дигенетичних сисунів

Клас: **Війчасті черви (Turbellaria)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 5.1. Переріз шкірно-м`язового мішка планарії



1._____; 2._____; 3._____

4._____; 5._____; 6._____;

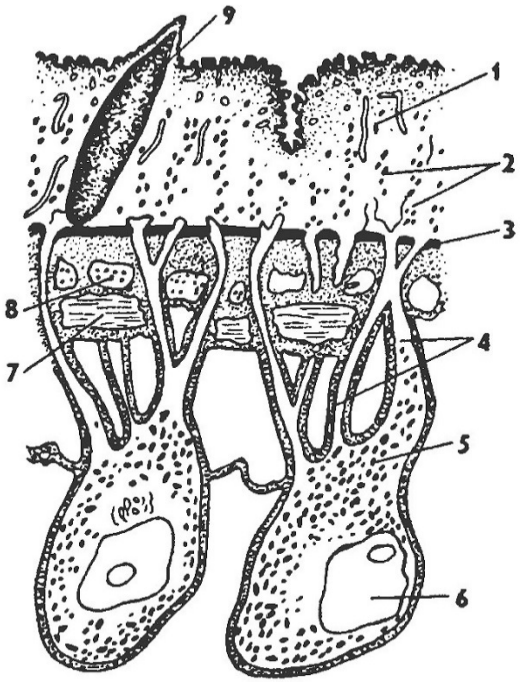
7_____; 8._____; 9._____;

10._____; 11. _____; 12. _____;

13. _____.

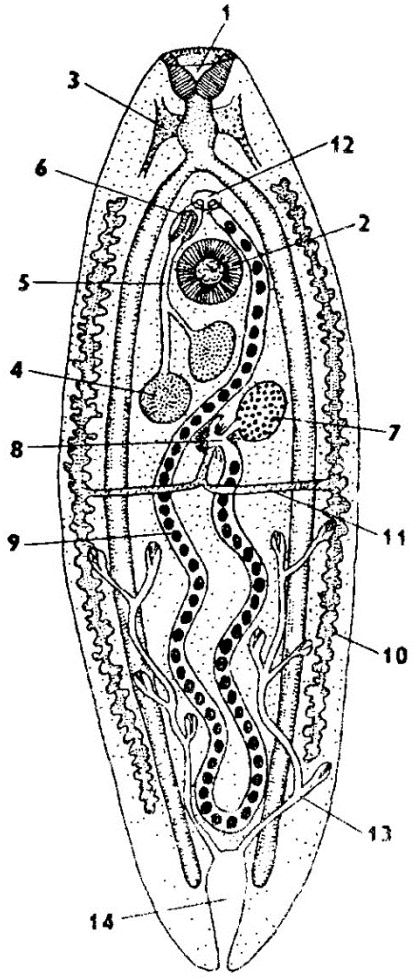
Рис. 5.2. Поперечний переріз через тіло планарії

Клас: **Сисуни (Trematoda)**



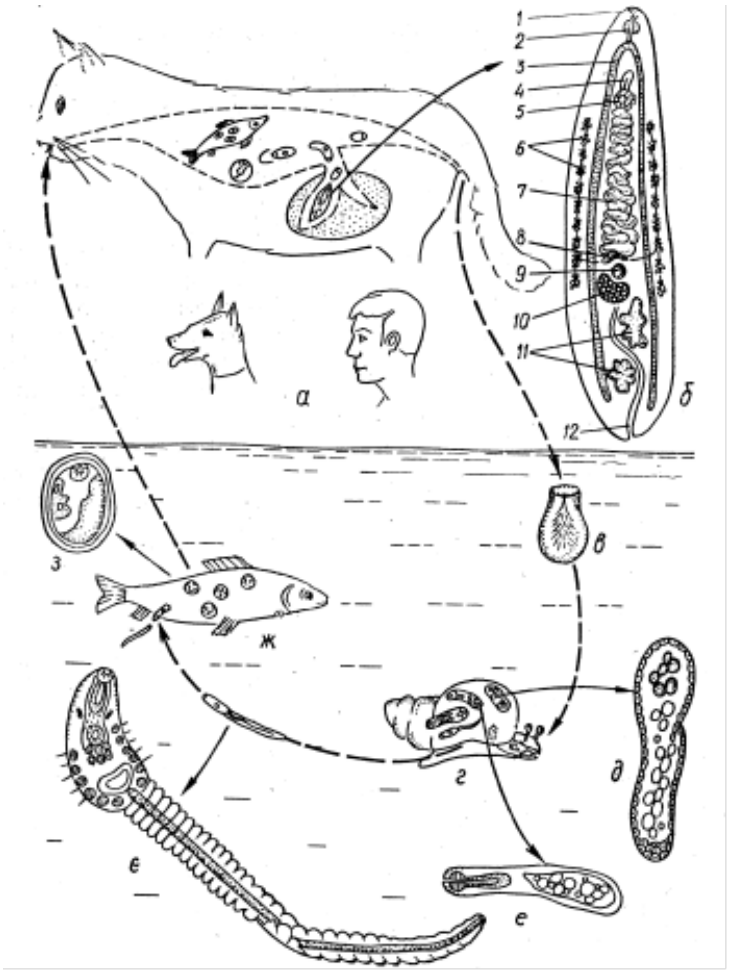
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____

Рис. 5.3. Схема покриву трематод



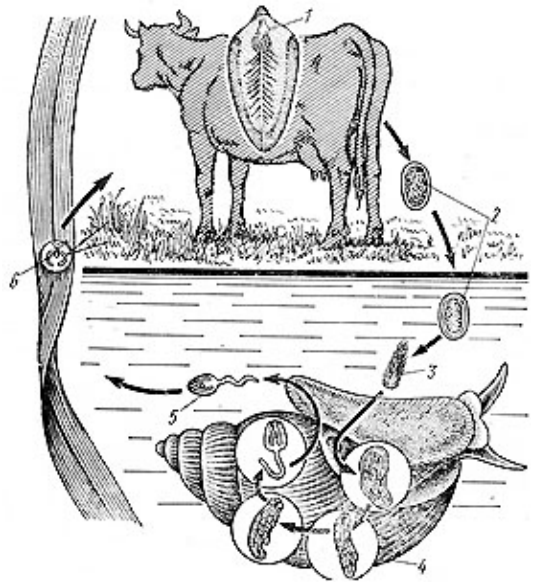
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____
14. _____

Рис. 5.4. Схема організації сисуна *Dicrocoelium dendriticum*



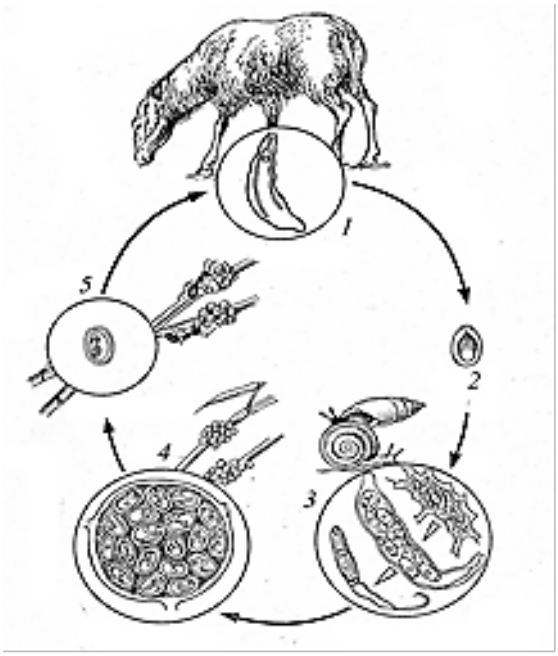
А._____
Б._____
В._____
Г._____
Д._____
Е._____
Є._____
Ж._____
З._____
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____

Рис. 5.5. Будова та життєвий цикл котячого або сибірського дворота (*Opisthorchis felineus*)



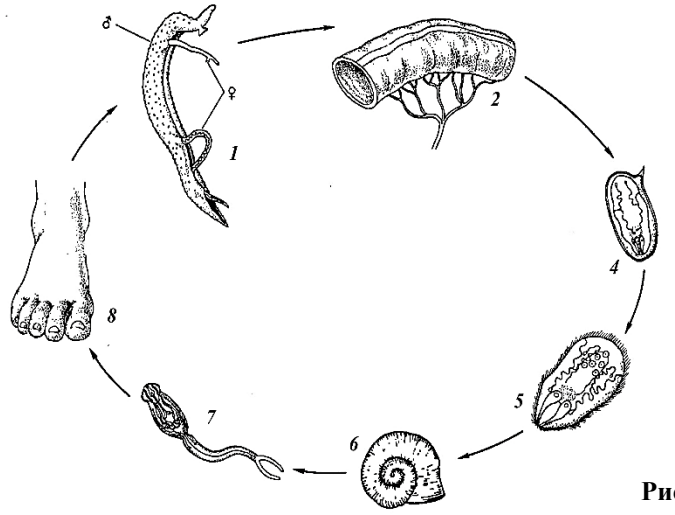
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____

Рис. 5.6. Життєвий цикл печінкового дворота (*Fasciola hepatica)*



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

Рис. 5.7. Життєвий цикл ланцетовидного дворота (*Dicrocoelium dendriticum*)



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 5.8. Життєвий цикл *Schistosoma mansoni*

Морфофізіологічні пристосування до паразитизму у трематод наступні:

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

Таблиця 5.1. Трематоди – паразити людини в Європі та Азії

Вид трематоди	Дефініт-ивний хазяїн	Захворю-вання	Уражені органи	Проміжний хазяїн	Додатковий /другий проміжний хазяїн	Шляхи інвазії дефінітив-ного хазяїна
Печінковий сисун *(Faciola hepatica)*						
Котячий сисун *(Opisthorchis felineus)*						
Ланцетоподібний дворот (Dicrocoelium dendriticum)						
Кров`яний дворот *(Schistosoma haematobium)*						
Schistosoma mansoni						
Легеневий сисун *(Paragonimus ringer)*						

Monogenea – Моногенетичні сисуни, Моногенеї

Близько 2000 видів ектопаразитів риб, амфібій та інших водних хребетних, зрідка – безхребетних. Деякі види паразитують у порожнинах, які мають безпосередній зв'язок із довкіллям (ротовій порожнині, глотці, сечовому міхурі, очницях). Розвиток – без зміни поколінь, рідко – зі зміною хазяїв. На задньому кінці тіла дорослих особин – орган прикріплення – прикріпний диск, який часто несе склеротизовані елементи. Є також 1-3 передніх присоска. Форма і будова прикріпного диска, його склеритів та присосків адаптовані до паразитуванні на певному хазяїні, тому коло хазяїв у кожного паразита невелике, часто – лише 1 вид; буває, що паразит поширений лише на певних ділянках тіла хазяїна. У виді, які оселяються на тваринах з твердими покривами, є також спеціальні клейові залози. Мускулатура прикріпного диску добре розвинена та зв'язана з тулубовою мускулатурою.

Поверхня неодермісу несе складки чи мікроворсинки неправильної (відмінні за ультраструктурою від цестод), які збільшують поверхню тіла. Функції: поглинання поживних речовин, виділення, осморегуляція, у ектопаразитів – також газообмін. НС: парний церебральний ганглій та 6 головних нервових стовбурів, зв'язаних численними кільцевими комісурами. Особливі нервові центри є в області прикріпних дисків та ротового отвору. Неодерміс має численні війчасті рецептори; у дорослих форм часто є також 2 пари рабдомерних фоторецепторів з пігментними бокалами. Ротовий отвір – на передньому кінці тіла; в області рота у багатьох видів відкриваються численні полі функціональні залози, які забезпечують тимчасове прикріплення до хазяїна. Є глотка, часто вона переходить у стравохід; кишечник двогіллястий, у великих за розмірами видів – розгалужений; у деяких видів гілки кишесника з'єднуються на задньому кінці тіла. Видільна система протонефридіальна, у дорослих містить численні термінальні клітини; вивідні канальні об'єднуються у крупніші збираючі канализ миготливими «насосами».Продукти екскреції накопичуються у парних сечових міхурах та виділяються через 2 латеральних (бічних) нефропори у передній третині тіла.Переважна більшість моногеней відкладає яйця, представники гірокотилід – живородні. Війчаста личинка – ***онкомірацидій*** («мірацидій з гачками») – завдовжки 100-300 мкм, шириною – 30-100 мкм; має добре розвинений церебральний ганглій у передній третині тіла. Дорзально від ганглію містяться 2 пари рабдомерних фоторецепторів з бокалоподібним розміщенням рабдомерів, які можуть бути оточені пігментними клітинами. Онкомірацидій має також війчасті фоторецептори і здатен розрізняти напрямок падаючого світла. Реакції на світло мають важливе значення при виході личинки з яйця та пошуку хазяїна. Окрім цього, на передньому кінці личинки є багато війчастих та без війчастих рецепторів, які, ймовірно, виконують хемо-, танго чи реорецепторні функції. Ротовий отвір лежить у передній третині тіла; кишечник найчастіше міхуроподібний, не розгалужений, багатий на залози. У деяких видів є парні сечові міхурі. Нефропори відкриваються у передній частині тіла. Личинковий прикріпний орган міститься на задньому кінці тіла та складається з 10-16 лярвальних гасків і часто має також додаткові склерити та при соскоподібні структури.

Cestoda – Стьожкові черви, Цестоди

Стьожкові черви – близько 3500 видів гранично пристосованих до ендопаразитизму плоских червів. Розвиток майже завжди відбувається зі зміною хазяїв та дуже рідко – зі зміною поколінь. Кишечник відсутній на всіх стадіях розвитку; пожівні речовини всмоктуються через покриви. Статевозрілі особини паразитують в кишечнику чи, зрідка, у порожнині тіла хребетних тварин. Прикріпні органи – на передньому кінці тіла. Найдовші форми – до 20 м (стьожак широкий). Неодерміс дуже товстий, у постлярвальних стадій – з особливої будови мікроворсинками (поглинання їжі; у нестатевозрілих – захист від імунної системи хазяїна, у статевозрілих – від дії його травних ферментів).захист від його травних ферментів). Протонефридіальна система сітчастої будови. Більшість цестод – гермафродити, переважно – з великою кількістю однакових наборів органів статевої системи: тіло черва складається з відокремлених члеників – проглотид, кожний з яких має 1 (рідше – 2) комплекти гермафродитних статевих органів. У деяких груп цестод тіло не сегментоване, хоча містить декілька комплектів статевих органів. Існують також монозоїчні форми з 1-м набором статевих залоз (Гвоздичники). Загальний план будови: невелика головна частина – ***сколекс*** з прикріпними органами, недиференційована шийна область – ***зона стробіляції*** та ***стробіла***, яка складається з члеників-***проглотид***. На сколексі містяться прикріпні органи: продовгуваті ямки чи клапани – ботрії та ботридії, округлі присоски з розвинутою мускулатурою, віночки гачків.

Життєвий цикл. Яйця (яйцеві капсули) складні, формуються в матці, можуть бути 2-х типів: з дуже склеротизованою оболонкою та кришечкою (вихідний тип для цестод) і з товстою, але слабо склеротизовнаою чи не склеротизованою оболонкою. В яйцях першого типу розвиваються ***корацидії***, які виходять у воду та можуть декілька годин жити у зовнішньому середовищі; в яйцях другого типу розвиваються ***онкосфери*** – безвійчасті личинки, більш пізня ембріональна стадія. Онкосфери виходять з

яєць лише після їх проковтування проміжним хазяїном. В організмі проміжного хазяїна корацидій чи онкосфера розвивається у так звану ***метацестоду*** – особливу постлярвальну нестатевозрілу стадію, будова якої специфічна для окремих груп цестод. Часто формування метацестоди розглядають як метаморфоз. ***Корацидій*** після проковтування проміжним хазяїном (ракоподібним) скидає війчастий епідерміс та перетворюється на ***онкосферу***. Потім у порожнині тіла хазяїна розвивається видовжена постлярвальна стадія – ***процеркоїд***. Відокремлений задній кінець тіла – ***церкомер*** несе 6 лярвальних гачків. У тілі другого проміжного хазяїна (напр., у рибі) формується ***плероцеркоїд***, у якого вже помітний поділ тіла на сколекс та незрілі проглотиди. У цестод, розвиток яких починається з ***онкосфери***, у проміжному хазяїні формуються інші морфологічні типи постлярвальних стадій: цистицеркоїд, цистицерк, сторобілоцерк, ценур (поліцерк), альвеоциста тощо. ***Цистицеркоїд*** зустрічається у цестод, проміжні хазяї яких – наземні членистоногі. Тіло цистицеркоїда являє собою відкритий спереду пухир, всередині якого міститься сколекс; зазвичай є церкомер з гачками. ***Цистицерк*** зустрічається лише у цестод, проміжними хазяями яких є хребетні.Він являє собою обємний пухир, часто заповнений рідиною, всередину якого вгорнутіий 1 або кілька сколексів. Постлярвальна стадія деяких цестод нагадує мініатюрну дорослу особину з численними проглотидами та пухирем на задньому кінці тіла – ***стробілоцерк***. Якщо на стадії метацестоди відбувається безстатеве розмноження (іноді воно супроводжується зміною поколінь), утворюється ***ехінокок*** (***фіна***), який являє собою заповнений рідиною пухир – ***гідатиду*** – всередині якого розвиваються дочірні пухирі, а в них – дуже маленькі сколекси (протсколекси). Такий життєвий цикл є метагенетичним, оскільки в ньому послідовно змінюються статеве та безстатеве покоління. ***Альвеоциста*** – сильно розчленована, проростає у тканини хазяїна; всередині її порожнин розвиваються протосколекси. У тілі дефінітивного хазяїна метацестоди перетворюються на дорослиї червів.

Життєві цикли цестод

Життєвий цикл (рис.5) характеризується чергуванням поколінь і зміною двох або трьох хазяїв. Розвиток за допомогою двох хазяїв – проміжного та дефінітивного - характерний для ціп'яків. Потрапивши у відповідного хазяїна, онкосфери проникають в різноманітні органи, втрачають гачки і перетворюються в личинок наступного покоління – фіни (пухирчасту стадію); вони можуть розвиватись лише у відповідних проміжних хазяях, роль яких виконують як безхребетні (членистоногі), так і хребетні тварини. Досягши певної стадії розвитку, личинки можуть ще дуже довго (до кількох років) зберігати життєздатність у тілі проміжного хазяїна. Для дальшого розвитку необхідно, щоб личинки потрапили в кишечник відповідного дефінітивного хазяїна. Це відбувається при поїданні дефінітивним хазяїном хазяїна проміжного або ж тільки зараженого гельмінтом органа. У кишковому каналі дефінітивного хазяїна паразити досягають статевої зрілості. Розвиток зі зміною трьох хазяїв характерний для переважної більшості Pseudophyllidea, а також для Tetraphyllidea, Tetrarhynchoidea і, очевидно, для Nippotaeniidea. Першим проміжним хазяїном для цих червів найчастіше бувають представники ряду веслоногих, рідше – інших ракоподібних. Потрапивши в кишковий канал першого проміжного хазяїна, зародок гачечками просвердлює стінку кишок і оселюється, звичайно, в порожнині тіла. Тут личинка росте, видовжується і перетворюється в процеркоїда. Останній характеризується наявністю особливого, різної форми (кулястої, дископодібної тощо) хвостового придатка, що несе на собі ембріональні гачечки. Другим проміжним хазяїном для описуваних цестод є яка-небудь з хребетних тварин. Коли зараженого процеркоїдами першого хазяїна проковтне другий хазяїн, личинки звільняються, проходять крізь стінки кишок і, досягши певних органів, поступово перетворюються в наступну личинкову стадію плероцеркоїд. Цестоди цієї групи досягають статевої зрілості вже в третьому, дефінітивному хазяїні – теж тій чи іншій хребетній тварині, а іноді й людині.

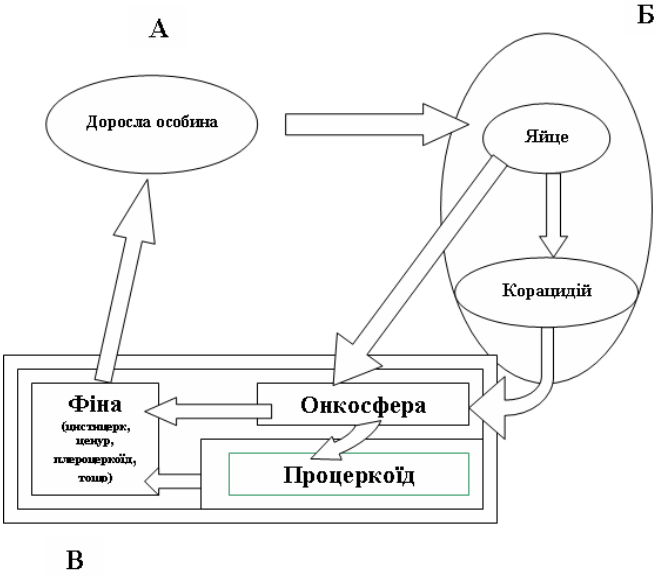
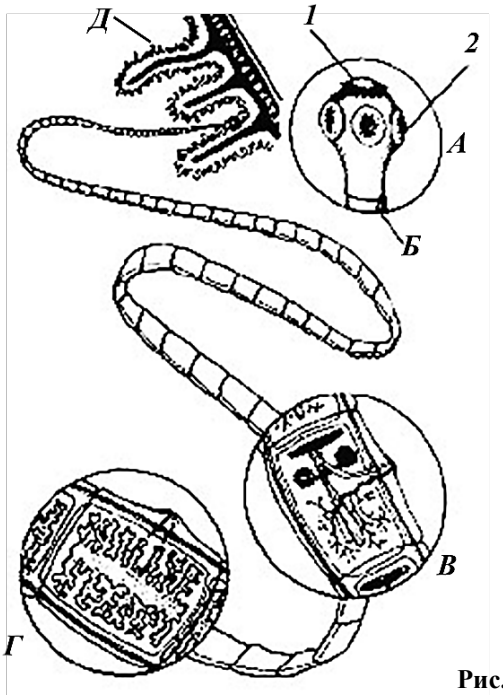


Рис. 5. Узагальнена схема життєвого циклу цестод:
А – паразит в дефінітивному хазяїні,
Б – у зовнішньому середовищі,
В – у проміжних хазяях

Лабораторна робота 6. Особливості організації стьожкових червів

Клас: **Стьожкові черви (Cestoda)**



А. _____

Б. _____

В. _____

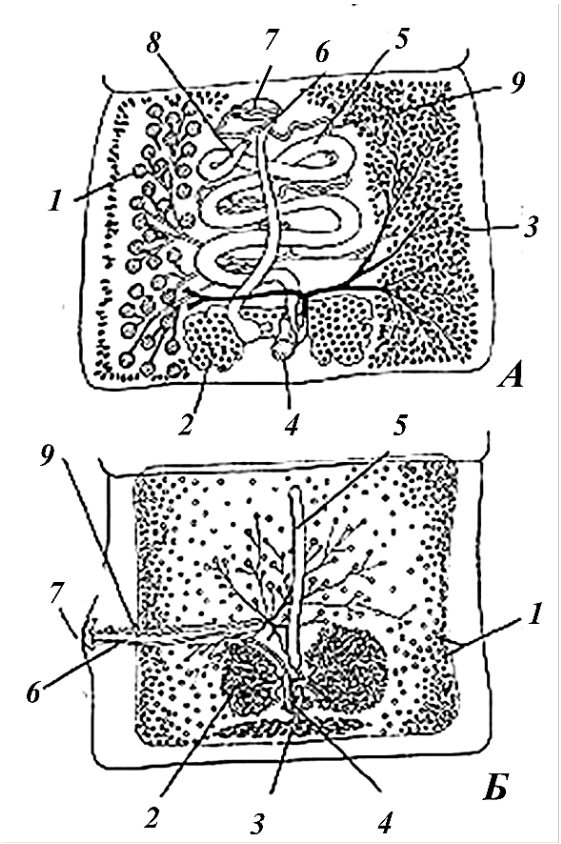
Г. _____

Д. _____

1. _____

2. _____

Рис. 6.1. Організація різних частин тіла цестод



1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

5. _____

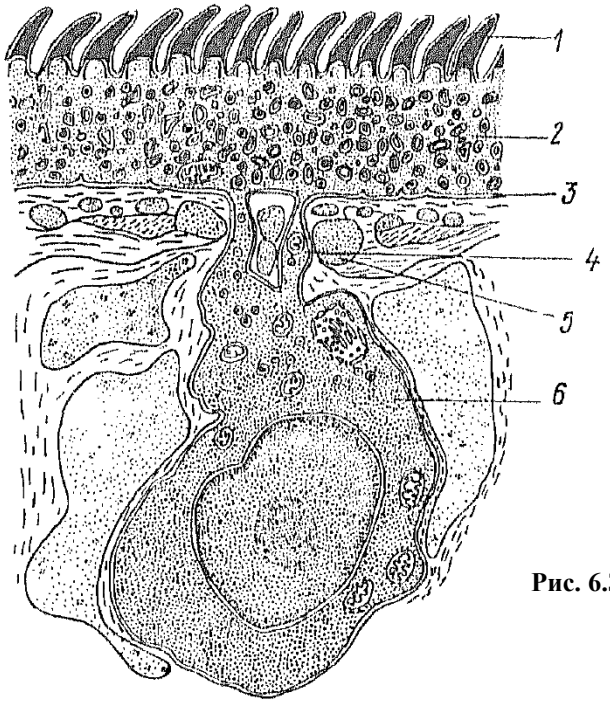
6. _____

7. _____

8. _____

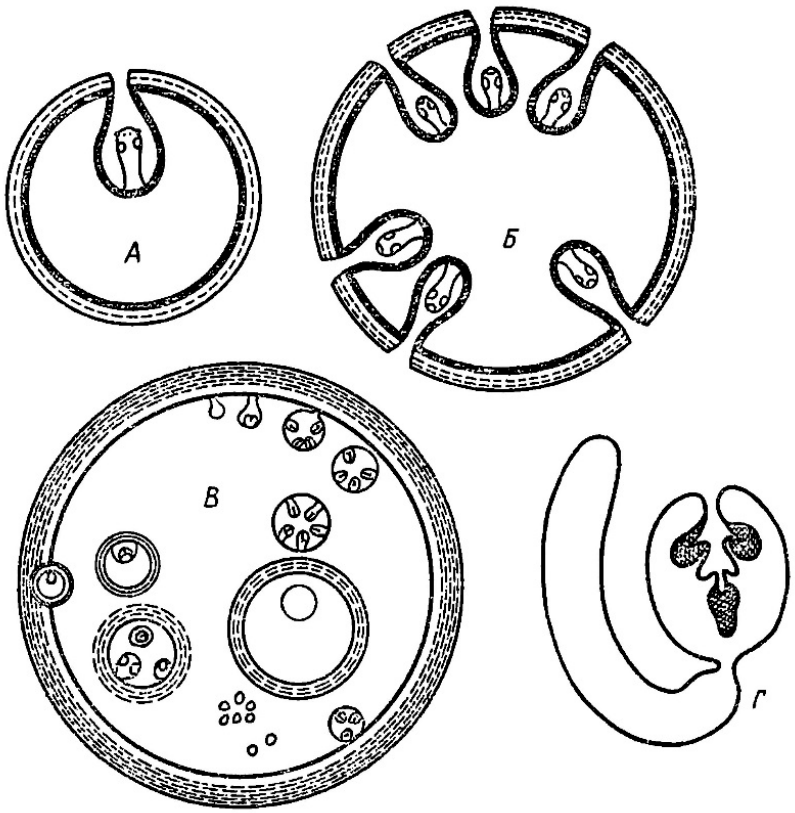
9. _____

Рис. 6.2. Гермафродитні членики цестод:
А – ***Diphyllbothrium latum*****; Б –** ***Taenia saginata***



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____

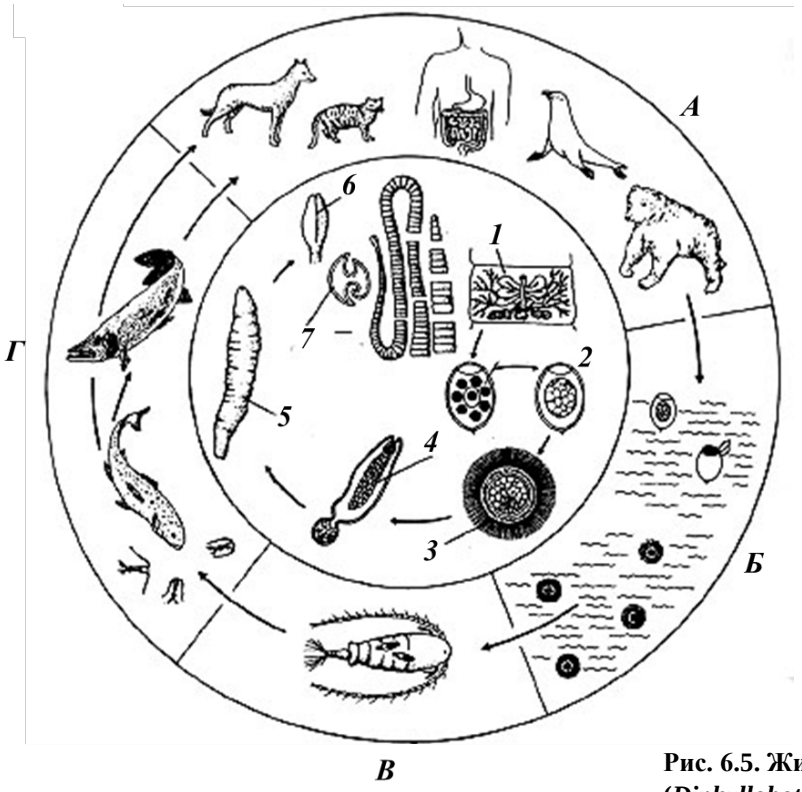
Рис. 6.3. Схема будови тегументу цестод



А. _____; Б. _____;

В. _____; Г. _____.

Рис. 6.4. Фіни стьожкових червів



А._____

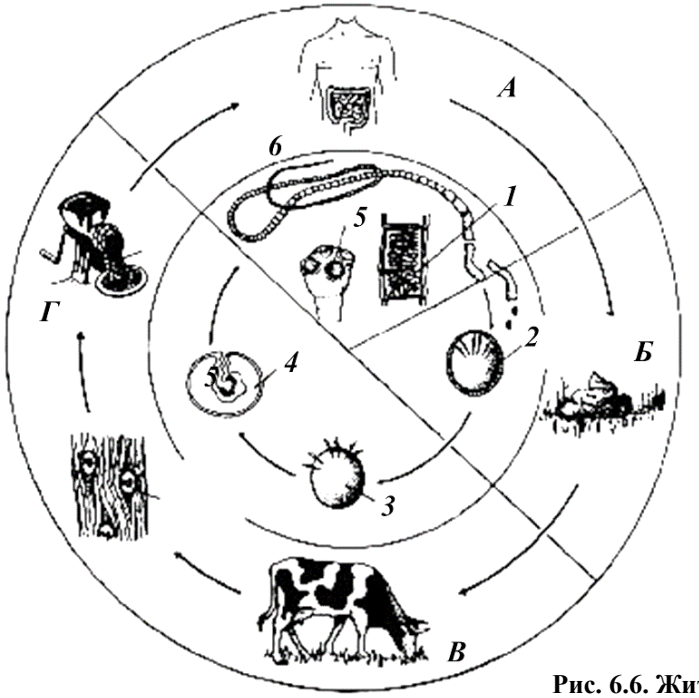
Б._____

В._____

Г._____

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 6.5. Життєвий цикл стьожака широкого (*Diphyllobothrium latum*)



А._____

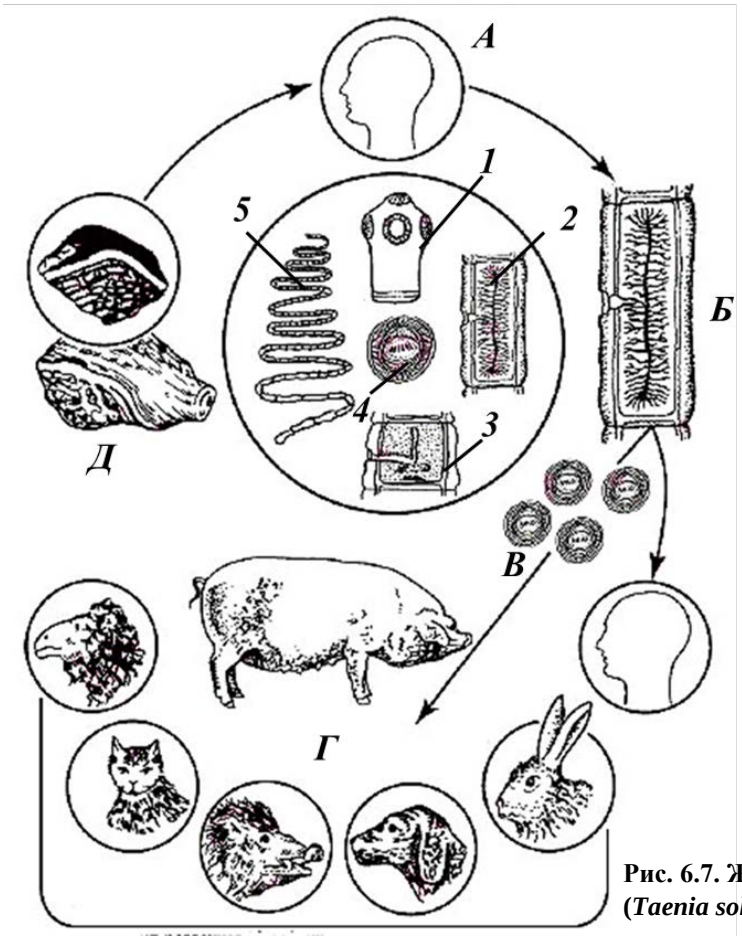
Б._____

В._____

Г._____

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____

Рис. 6.6. Життєвий цикл бичачого (неозброєного) ціп`яка (*Taenia saginata*)



А._____

Б._____

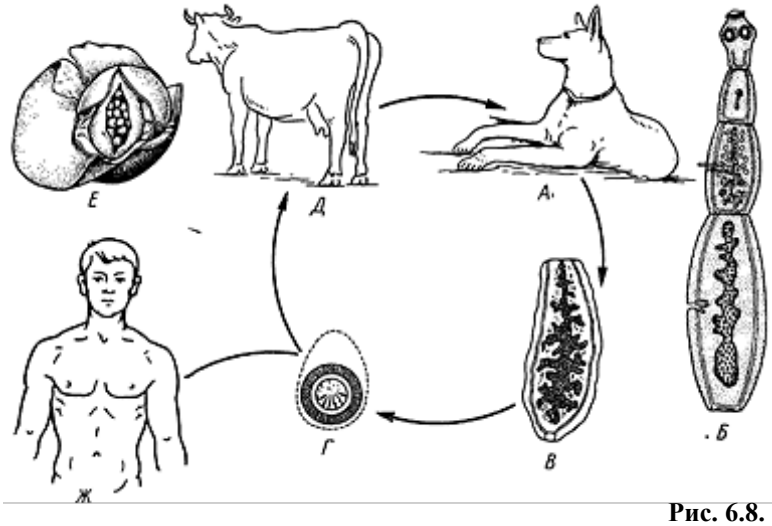
В._____

Г._____

Д._____

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

Рис. 6.7. Життєвий цикл свинячого (озброєного) ціп`яка (*Taenia solium*)



А._____

Б._____

В._____

Г._____

Д._____

Е._____

Ж._____

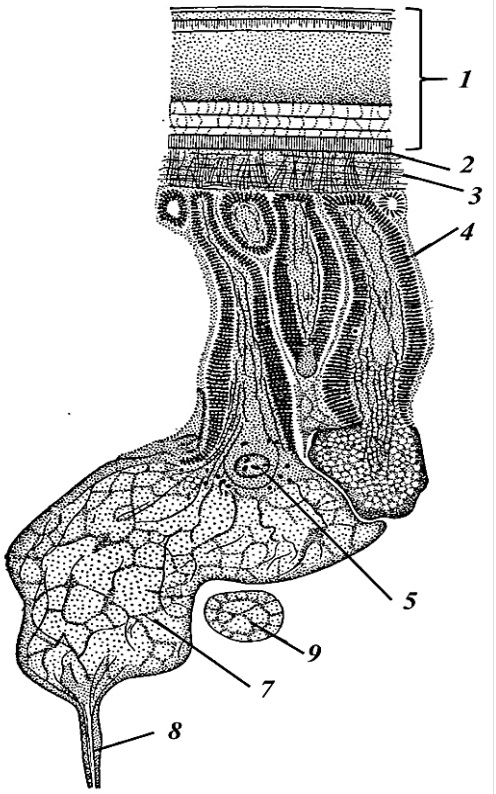
Рис. 6.8. Схема життєвого циклу ехінокока – *Echinococcus granulosus*

Таблиця 6.1. Цестоди – паразити людини і тварин

Види цестод	Дефіні-тивний хазяїн	Проміжний хазяїн	Довжина тіла	Кількість члеників	Органи прикріп-лення	Тип фіни	Шляхи інвазії людини
Бичачий ціп'як *(Taenia saginata)*							
Свинячий ціп`як *(Taenia solium)*							
Ехінокок *(Echinococcus granulosus)*							
Альвеокок багатокамерний *(Alveococcus multilocularis)*							
Стьожак широкий *(Diphyllobothrium latum)*							
Гарбузовий ціп`як *(Dipylidium caninum)*							

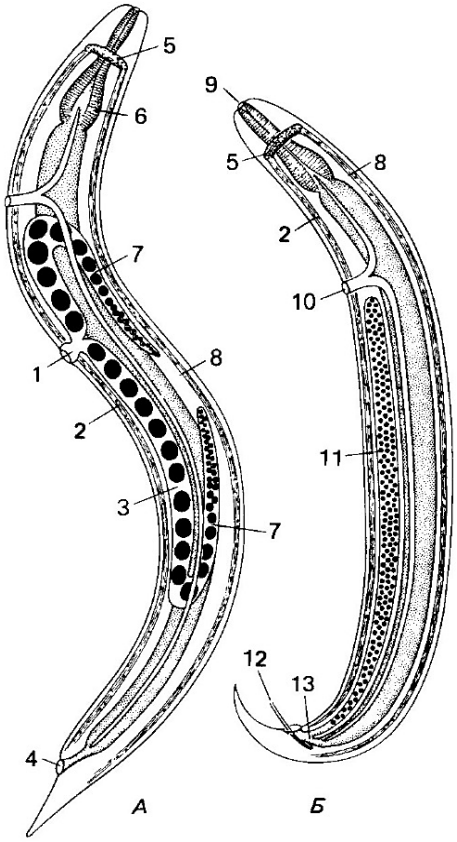
Лабораторна робота 7. Тип Нематоди (Nematoda)

Клас: **Chromadorea**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

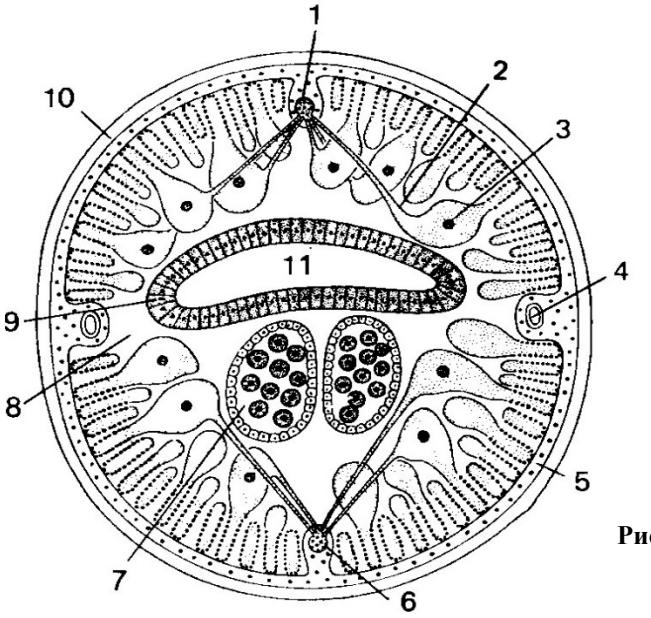
Рис. 7.1. Шкірно-м`язовий мішок *Parascaris equorum* (поперечний переріз)



А._____
Б._____

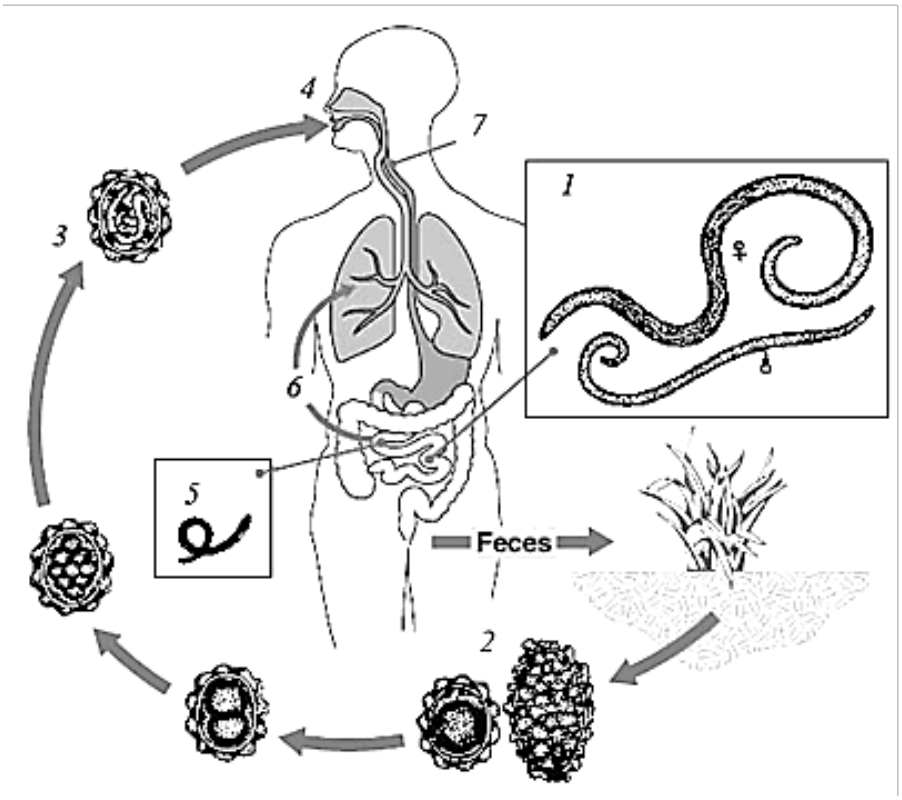
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____

Рис. 7.2. Схема будови самки і самця нематоди



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

Рис. 7.3. Схема поперечного перерізу акариди



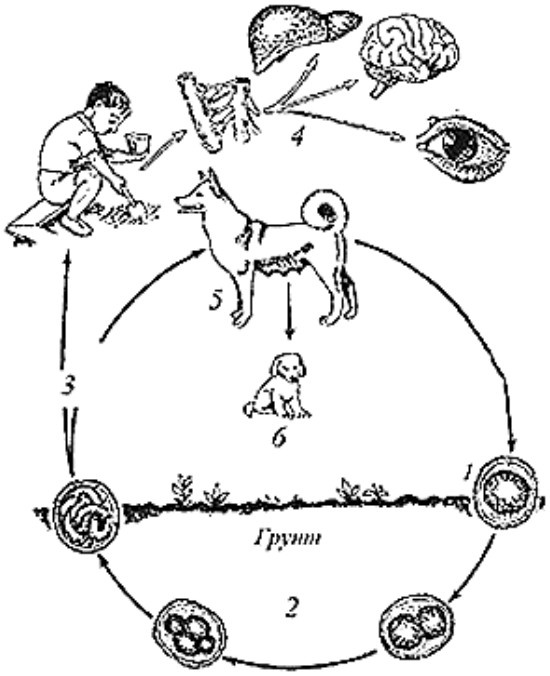
1._____ 5._____

2._____ 6._____

3._____ 7. _____

4._____

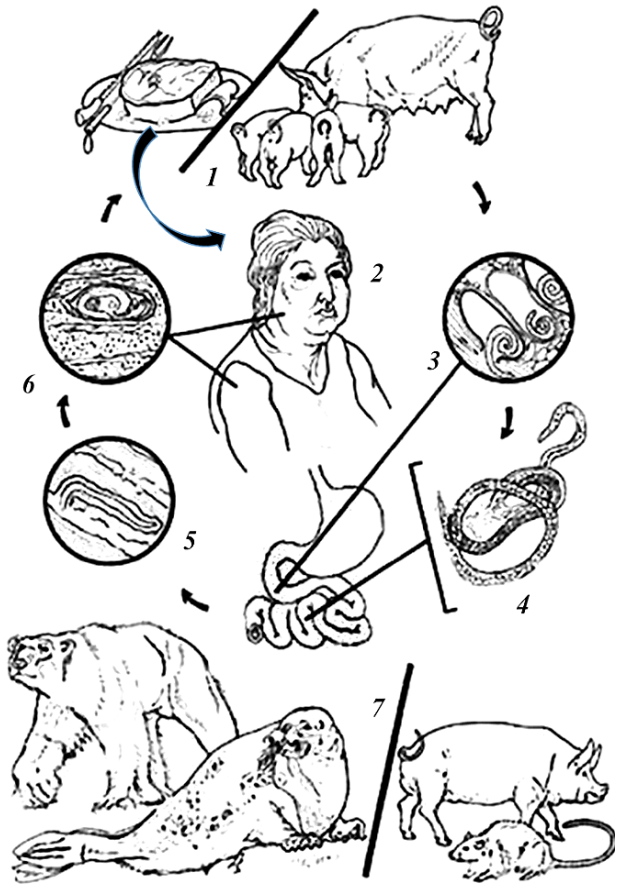
Рис. 7.4. Схема життєвого циклу аскариди людської – *Ascaris lumbricoides*



1. _____
_____
2. _____
_____
3. _____
_____
4. _____
_____
5. _____
_____
6. _____
_____

Рис. 7.5. Схема життєвого циклу токсокари – *Toxocara canis*

Клас: **Secernentea**



1. _____
_____
2. _____
_____
3. _____
_____
4. _____
_____
5. _____
_____
6. _____
_____
7. _____
_____

Рис. 7.6. Схема життєвого циклу трихінели – *Trichinella spiralis*

Таблиця 7.1. Нематоди – паразити людини та тварин

Види	Захворю-вання	Дефінітивні хазяї	Проміжні хазяї	Яйця чи живо-народжені личинки	Шляхи інвазії	Заходи профілактики
Волосоголовець *(Trichocephalus trichiurus)*						
Свайник дванадцятипалої кишки *(Ancylostoma duodenale)*						
Гострики *(Enterobius vermicularis)*						
Аскарида людська *(Ascaris lumbricoides)*						
Ришта *(Dracunculus medinensis)*						
Нитчатка банкрофта *(Wuchereria bancrofti)*						

УЗАГАЛЬНЮЮЧА ТАБЛИЦЯ ДО РОЗДІЛУ

	Тип, клас	Зовнішня будова	Покриви	Порожнина тіла	Травна система
	1	2	3	4	5
Тип Placozoa					
Тип Spongia					
Тип Receptaculita					
Тип Orthonectida					
Тип Dicyemida					
Тип Coelenterata	1. Кл. Hydrozoa				
	2. Кл. Siphonophora				
	3. Кл. Anthozoa				
Тип Ctenophora					
Тип Plathelminthes	1. Кл. Turbellaria				
	2. Кл. Xenoturbellida				
	3. Кл. Gnathostomulida				
	4. Кл. Trematoda				

«АЦЕЛОМІЧНІ ТВАРИНИ»

Видільна система	Тип ЦНС	Органи чуття	Розмноження і розвиток	Спосіб життя та с-ще існування
6	7	8	9	10

	1	2	3	4	5
	5. Кл. Aspidogastrea				
	6. Кл. Monogenoidea				
	7. Кл. Gyrocotylida				
	8. Кл. Cestoda				
	9. Кл. Amphilinoidea				
Тип Nemertini					
Тип Rotifera					
Тип Acanthocephales					
Тип Nemathelminthes	1. Кл. Gastrotricha				
	2. Кл. Nematoda				
Тип Cephalorhyncha	1. Кл. Priapulida				
	2. Кл. Kinorhyncha				
	3. Кл. Nematomorpha				
	4. Кл. Loricifera				

6	7	8	9	10

ПОРОЖНИНА ТІЛА

Будова тварин, яку ми спостерігали в плоских червів, вважається ***ацеломічною***, тобто позбавленою порожнин. Дійсно, єдина внутрішня порожнина в них представлена ***первинною кишкою*** – ***архентероном***. Ця порожнина сполучається з навколишнім середовищем як мінімум одним отвором (ротовим) і тому справжньою внутрішньою порожниною не вважається.

В усіх тварин, які в системі стоять вище за плоских червів, формується дійсна внутрішня порожнина. Вона буває різною. У круглих червів це ***псевдоцель***, або ***схізоцель*** – залишок порожнини бластули (бластоцеля), яка виникає на ранніх етапах ембріогенезу. Ззовні він обмежений клітинами периферичного фагоцитобласту, або мезодерми, яка на цьому рівні організації ще не організована в епітелій, а зсередини – ентодермальною стінкою травного тракту. На відміну від нього бластоцель, від якого походить схізоцель, ззовні обмежений базальними частинами ектодермальних клітин. Внутрішні органи розміщені в порожнині вільно, а простір між ними заповнений великими вакуолізованими мезодермальними клітинами. Отже, органи просторово розмежовані і функціонують незалежно один від одного. Тварина може швидко змінювати форму тіла завдяки тому, що клітини мезодерми легко деформуються. Псевдоцель є ніби попередником появи внутрішньої порожнини тіла іншого типу – ***целома*** (рис. 6).

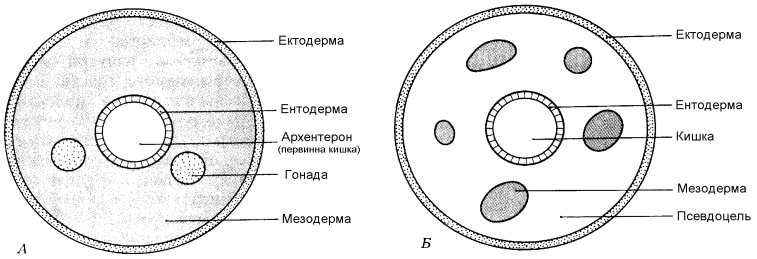


Рис. 6. Схема будови ацеломічних (А) та псевдоцеломічних (Б) тварин

Целом ми називаємо ***вторинною порожниною тіла***, оскільки в ході ембріогенезу він утворюється після бластоцеля. З розвитком целома бластоцель редукується і поступово перетворюється на низку заповнених кров'ю порожнин, обмежених мезодермальними стінками. Целом утворюється як щілина між мезодермальними клітинами і вистелений відповідно власним епітелієм мезодермального походження – ***целомічним епітелієм*** або ***целотелієм***, який утворює ***очеревину***. Ділянка очеревини, розміщена вертикально, називається ***брижейкою***. Травний тракт, відокремлений від стінок тіла, виявляється підвішеним на брижейці. Целом заповнений ***целомічною рідиною***. Функції целому:
1) він є гідростатичним скелетом; 2) дає можливість травному тракту та стінкам тіла функціонувати незалежно; 3) дає можливість значного збільшення розмірів тіла без обов'язкового збільшення розмірів внутрішніх органів; 4) забезпечує транспорт поживних речовин, кінцевих продуктів обміну та газів, який здійснюється за допомогою рідини, що заповнює целом; 5) тимчасово може накопичувати кінцеві продукти обміну та надлишок рідини; 6) дає можливість збільшення внутрішніх органів без обов'язкового збільшення розмірів тіла; 7) бере участь в осморегуляторних процесах в організмі;

За даними ембріологічних досліджень целом у різних тварин виникає неоднаково. Розрізняють 3 способи його утворення (рис. 7):

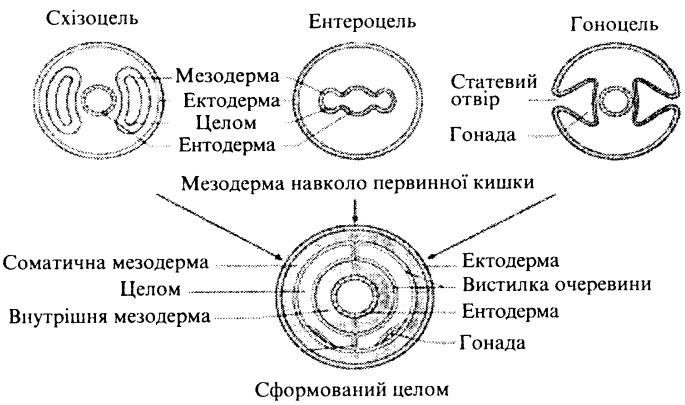


Рис. 7. Схема утворення целому

1) ***схізоцельний*** – притаманний молюскам, членистоногим, кільчастим червам (ларвальні сегменти), більш розвинутим хордовим. Порожнина виникає внаслідок утворення щілини в мезодермі зародка;

2) ***ентероцельний*** – притаманний голкошкірим, напівхордовим, примітивним хордовим. При ньому мезодерма відокремлюється від ентодерми в результаті утворення виростів кишки;

3) ***гоноцельний*** – притаманний кільчастим червами (постларвальні

сегменти), в яких посегментно розміщені порожнини гонад разом утворюють постійну порожнину – целом; прилеглі передні та задні стінки сусідніх порожнин утворюють перетинки – диссепименти, які розділяють сегменти кільчастих червів. При його утворенні мезодерма оточує архентерон. Досі незрозуміло, який з цих способів найдавніший.

У результаті розвитку целому шар мезодерми, який прилягає до ектодерми й називається ***соматичним***, або ***соматоплеврою***, входить до складу стінки тіла, а шар мезодерми, який прилягає до ентодерми травного тракту – ***нутрощевий (вісцеральний)***, або ***спланхноплевра***, утворює мускулатуру кишечника. Відносно нерухома целомічна рідина відділяє травний тракт від стінок тіла, а органи, які видаються в порожнину, утримуються очеревиною.

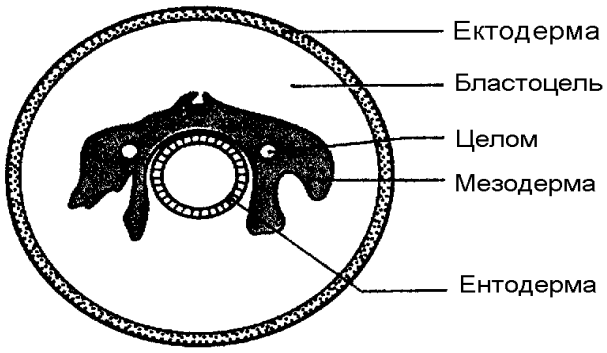


Рис. 8. Схема будови гемоцеля

Порожнина тіла членистоногих називається ***міксоцелем***. Це – дуже збільшений бластоцель, який майже повністю витісняє целом, при цьому обидві порожнини зливаються. Представлений синусами, в яких циркулює кров. У молюсків існує водночас і дуже велика первинна порожнина – ***гемоцель***, представлена системою лакун та синусів, у яких циркулює гемолімфа, і ***целом***, залишками якого є ***порожнина перикарда*** та ***гоноцель*** – порожнина гонад. Стінки гемоцеля ніколи не беруть участі в утворенні гонад, тому й целом зберігається тільки у видільних органах та протоках статевих залоз (рис. 8).

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ – *ANNELIDA*
Підтип Безпояскових – *Aclitellata*
Клас Багатощетинкові- *Polychaeta*

Переважно, це морські черви, характерні розміри яких коливаються від міліметрів до метрів. Ззагальний план будови поліхет: передротова лопать – простоміум – на передньому кінці тіла; анальна лопать – пігідіум – на задньому та низка гомоном них сегментів між ними. По боках тіла посегментно розміщені парні параподії – по 1 парі на кожному сегменті тулуба. Вони пронизані щетинками, які стирчать назовні. Загалом параподії поділяються на 2 гілки, спинну та черевну, з пучком щетинок на кожній з них (рис.), проте від цієї будови є значна кількість відхилень. На параподіях можуть сидіти ***цири***, ***зябри*** та ***елітри*** (плескаті кришечки, які вкривають спину поліхети). Головна лопать часто має очі та різні придатки.

Тіло вкрите тонкою кутикулою, в ектодермі не залишається розсіяного нервового плетива.

Рот розміщений позаду головної лопаті й веде в глотку. В численних поліхет глотка має парні щелепи та інше кутикулярне озброєння.

Порожнина тіла – целом. Органи виділення (в різному групуванні в різних видів) прото- та метанефридії, целомодукти та нефроміксії, або ж тільки нефроміксії.

Гонади розвиваються пізніше за целомічні порожнини, у тісному зв'язку з ними, але не в середині целома, а на зовнішньому боці целотелію. Статеві клітини потрапляють у целом крізь розриви цього епітелію. Поліхети роздільностатеві, запліднення в них зовнішнє.

Внаслідок дроблення утворюється типова ***трохофора***, а в процесі її розвитку – сегментована стадія з ларвальними параподіями – ***мета трохофора (нектохета)***. Істотно, що серед усіх трохофорних тварин саме серед поліхет зустрічаються найбільш примітивні метатрохофори. У них бластопоральна поверхня тіла розміщена примітивно, а саме – утворює прямий кут з первинною віссю тіла, яка проходить через аборальний орган та середину бластопора. В інших примітивних метатрохофор цей кут уже перевищує 90^0, але повної регуляції осей ще немає.

Регуляція викликана суто біомеханічними причинами: невідрегульованим личинкам важко було б плавати. Тому серед поліхет такі личинки зустрічаються лише у випадках, коли ця складність у будь-який спосіб усувається.

Підтип Пояскових – *Clitellata*
Клас Малощетинкових червів – *Oligochaeta*

Майже виключно прісноводні та грунтові форми; паразити серед них рідкісні. Характерний розмір – від міліметрового до метрового. Кількість сегментів варіює від кількох штук до кількох сотень. Передні є ларвальними, але це видно переважно з їх здатності до регенерації, оскільки молода олігохета одразу формується з повним числом сегментів і зона росту між ларвальними сегментами та анальною лопаттю не утворюється. В олігохет не лише відсутні параподії, але рідкісні також інші придатки.

Шкірно-м'язовий мішок і целом олігохет істотних відмінностей від відповідних структур поліхет не мають. Органи виділення – метанефридії (вони мають ектодермальну природу, але відкриваються в целом лійкою, а не закінчуються термінальною клітиною). Метанефридії є в усіх сегментах, крім ларвальних. Інколи метанефридії не відкриваються назовні самостійними отворами, а вливаються у спільний поздовжній канал, який впадає в кишку. У цій системі всмоктується вода, що веде до її економії в наземних форм.

Нервовий та кровоносний апарати олігохет в принципі побудовані, як у поліхет. Слід відзначити, що необхідність у транспортній системі як утворі, що зв'язував би розділені целомом ділянки та забезпечував обмін поживними речовинами, газами та кінцевими продуктами метаболізму між кишкою та довкіллям, з'явилась вперше у вториннопорожнинних тварин у зв'язку з утворенням целому. Саме тому вперше у тваринному світі на рівні вториннопорожнинних з'являється кровоносна система, яка забезпечує зв'язок між травною трубкою та стінками тіла. У дощового черва є добре розвинена замкнена кровоносна система. Найбільшою судиною є ***поздовжня спинна***, яка має м'язові стінки й розміщена над кишкою. Перистальтичні скорочення, які виникають на задньому кінці цієї судини, женуть кров до переднього кінця тіла тварини, а рухові крові у зворотному напрямі заважає серія клапанів, утворених складками ендотелію. У спинну судину збирається кров від стінки тіла, кишки, нервового стовбура та нефридіїв. Спинна судина з'єднується з меншою за розмірами ***черевною***, яка володіє більшою скоротливою активністю, через 5 пар пульсуючих ***"кільцевих сердець"***, розміщених у 7–11-му сегментах. Кожне "серце" має по 4 клапани, які пропускають кров тільки в бік черевної судини. По черевній судині кров тече до заднього кінця тіла і через серію ***сегментарних судин*** потрапляє до нефридіїв, нервового ланцюжка, кишки та стінок тіла по ***приносних судинах***. Нервовий ланцюжок додатково постачається кров'ю через розміщену під ним ***поздовжню субневральну судину***. Усередині всіх органів черва є сітка капілярів, в яких відбувається обмін речовинами між кров'ю та тканинами. Поступово по ***виносних судинах*** кров знову збирається до спинної судини і починає свій шлях по замкненій кровоносній системі. Кров дощового черва червона завдяки розчиненому в плазмі ***гемоглобіну***. У крові також циркулюють безколірні ***амебоїдні клітини***, які виконують захисну функцію. В інших представників кільчастих червів виявлені також інші пігменти: ***гемеритрин***, ***хлорокруорин*** тощо. Органи чуття олігохет слабо розвинені. Це шкірні органи дотику, війчасті ямки, органи нюху, статоцисти та очі. Кишечник олігохет буває складно розчленованим. Ектодермальна передня кишка може диференціюватися на мускулисту глотку, стравохід та "шлунок" (воло). Ентодермальна середня кишка також може утворювати розширення, яке називають шлунком. Для олігохет характерний ***тифлозоль*** – поздовжній валик, який вдається в середню кишку зі спинного боку. В нечисленних видів описані печінкові придатки кишки. Найістотніші відмінності від поліхет спостерігаються в будові статевого апарату. Олігохети – гермафродити. Гонади розміщені лише в небагатьох сегментах тіла. Яйця багаті на жовток. У деяких водних форм вони просто випадають в целом і виводяться через целомодукти. У грунтових видів ця система працює складніше і будова статевого апарату в деталях різноманітна. Сім’яники розміщені у двох сегментах, наприклад, у 10-му та 11-му; крім них є резервуари та вивідні протоки – целомодукти (гонодукти), які відкриваються на 15-му сегменті. Яєчники в такому випадку перебувають у 13-му сегменті і відкриваються на 14-му. Крім гонад є сім'яприймачі (9 – 10-й сегменти), куди потрапляє сперма при перехресному запліднені. На відміну від плоских червів, з сім'яприймачів сперма нікуди не надходить, а зберігається на місці до моменту відкладання яєць. Яйця відкладаються в слизисту ***муфту***, яку виділяють сегменти ***пояска*** (***клітелюма***). Запліднення яєць відбувається в цій муфті: на них витискується сперма з сім'яприймачів. Отже, запліднення по суті залишається ***зовнішнім***, незважаючи на виникнення ***копуляції***. Зі слизистої муфти із заплідненими яйцями утворюється ***кокон***, де відбувається розвиток молоді.

Олігохети – одні з найбільш масових мешканців прісних вод та суші; в середньому сукупна маса дощових червів сягає кількох грамів на квадратний метр – ця величина значно переважає сумарний показних для всіх інших грунтових тварин разом.

АЛГОРИТМ РОЗТИНУ П’ЯВКИ

Для розтину беруть великих тварин, зафіксованих 4% розчином формаліну. Для вивчення зовнішньої морфології розглянути п’явку під лупою. Тіло черва сплющене в дорзо-вентральному напрямку, черевний бік плескатіший за спинний. Поверхня тіла вузькокільчаста, причому зовнішня кільчастість не відповідає справжній сегментації (1 сегмент = 5 зовнішнім кільцям). Щетинки відсутні (характерна риса класу). Друга особішвість – наявність 2 присосків: переднього (ротового) та заднього. Заглибина ротового присоска обернена до черевного боку, на його дні міститься тригранний ротовий отвір.

Задній присосок більший за розмірами, заокруглений, також обернений до черевного боку, використовується лише для прикріплення до субстрату. На спинному боці в основі заднього присоска міститься анальний отвір (малий і погано помітний). На черевному боці недалеко від переднього кінця тіла, медианно, один за одним містяться непарні статеві отвори – чоловічий (передній) та жіночий (задній). З чоловічого статевого отвору іноді випинається назовні орган злягання.

Покласти п’явку у препарувальну ванночку черевним боком (світлішим) донизу. Передній та задній кінці приколоти голками до дна ванночки, несильно розтягуючи його при цьому. Булавку на передньому кінці вколоти трохи збоку, щоб не пошкодити надглотковий нервовий ганглій. Дуже обережно, щоб не пошкодити внутрішні органи, зробити розріз довжиною 1-2 см вздовж середньої лінії на спинному боці тіла в середній його ділянці і провести його вперед. При розтині розриваються перегородки (дисепименти), які відокремлюють сегменти один від одного. Далі розріз продовжити до заднього кінця тіла, намагаючись не пошкодити кишечник, шкіру і м'язи. Шкіру з м'язами відігнути в один і другий бік, приколоти до дна ванночки і ознайомитись з внутрішньою будовою.

Травна система починається ротовим отвором. Ротова порожнина має 3 щелепи, вкриті ороговілою кутикулою з зубчастими краями. В порожнину відкриваються протоки ***слинних залоз***, які виділяють ***гірудин***. ***Глотка*** виконує функції насосу; за нею іде ентодермальна ***середня кишка,*** або ***шлунок***, з парними бічними виростами – кишенями (11 пар, з яких перша – рудиментована). В напрямку до заднього кінця тіла розмір кишень зростає. Між виростами останньої пари тягнеться трубчаста ***задня кишка***, де відбувається зсідання та травлення крові. Перед анальним отвором задня кишка розширюється в ектодермальну ***пряму кишку*** у вигляді невеликого міхурця.

Видільна система представлена 17 парами метанефридіїв (у 6-22 сегментах), лійки яких на препараті непомітні. Добре видно головні канали видільної системи підковоподібної форми та невеликі розширення – сечові міхурці.

П'явки – гермафродити. Між нервовим ланцюжком та меганефридіями лежить 9 пар кулястих ***сім'яників***; їх вивідні протоки впадають з кожного боку в спільний ***сім'япровід,*** який проходить ззовні від сім'яників до переднього кінця тіла, в 10-му сегменті сім'япроводи з'єднуються по середній лінії в непарний ***сім'явипорскувальний канал***. Тут сім'япроводи скручуються у клубочки – придатки сім'яників (***сім'яні міхурці*** або ***епідидимус***). Сьм'явипорскувальний канал переходить у м'язистий орган злягання з розширеною основою – ***передміхуровою запозою (простатою)***. Жіноча статева система складається з 1 пари кулястих дуже маленьких яєчників в 11-му сегменті тіла (позаду копулятивного органа). Від них ідуть короткі ***яйцепроводи*** (на розітненій тварині непомітні), які зливаються у непарний. Він переходить у добре видну м'язисту петлеподібно скручену ***піхву***, яка відкривається назовні на 11-му сегменті.

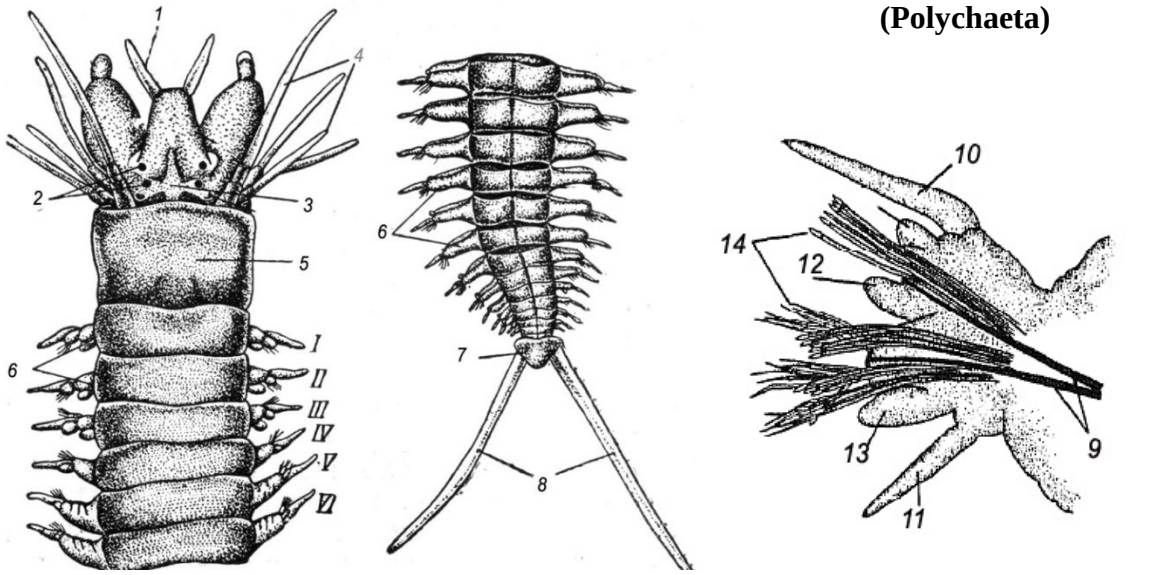
З елементів кровоносної системи можна побачити ***бічні судини*** – наповнені кров'ю лакуни по боках тіла та ***черевний синус***, який (як і спинний, на розтині невидимий) є ділянкою целома, наповненою кров'ю. В ньому міститься черевний нервовий ланцюжок (побачити його можна лише на тварині з відпрепарованою нервовою системою). Детальніше внутрішню будову вивчають на поперечному перерізі через тіло п'явки (постійний мікропрепарат), який слід зорієнтувати піл лупою і вивчити під мікроскопом, Целом у п'явок редукований, простір між органами заповнений паренхімою, в якій проходять дорзо-вентральні пучки м'язових волокон. Середину перерізу займає кишечник та його бічні кишені. ***Рудиментами целома*** є розміщені в паренхімі ***лакуни*** – спинна, черевна та 2 бокових. які володіють м'язистими стінками і виконують функцію редукованих у п'явок кровоносних судин. Всередині черевної лакуни видно переріз ***нервового ланцюжка***. Під кишечником – зрізи різних ділянок видільних та статевих органів.

Розглянути на перерізі будову ***шкірно-м'язового мішка***. Ззовні тіло вкрите одношаровим епітелієм, під ним міститься шар кільцевих м'язів, глибше – шар діагональних, а ще глибше – потужний шар поздовжніх м'язів. Мускулатура може складати до 65 % об'єму тіла п'явок.

Ознайомившись з елементами травної та статевої систем на розітненій тварині, обережно видаляють їх, відкриваючи черевний нервовий ланцюжок, який розглядають під бінокуляром.

Лабораторна робота 8. Тип Кільчасті черви (Annelida)

Клас: **Багатощетинкові (Polychaeta)**



А. _____ Б. _____ В. _____:

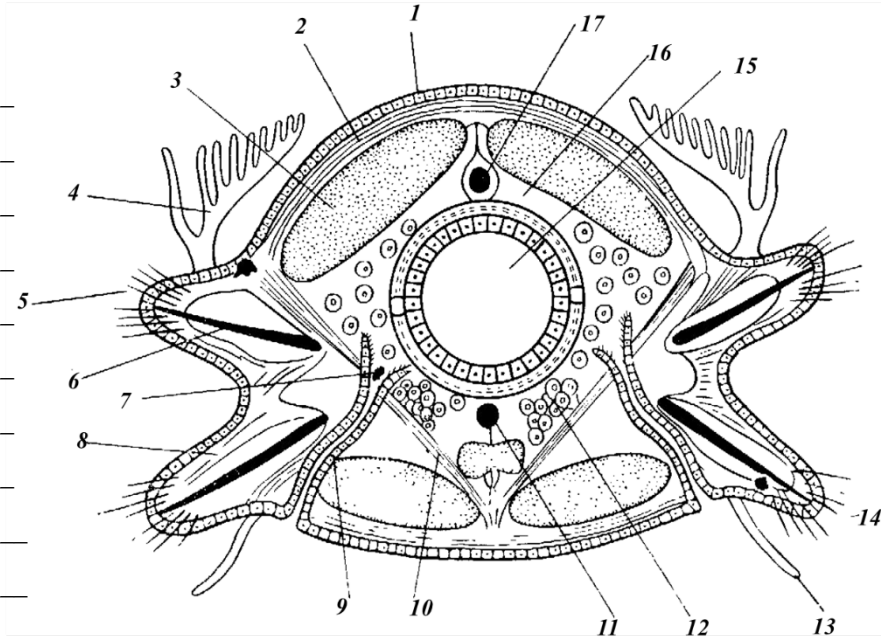
1._____ 2._____ 3._____ 4._____

5._____ 6._____ 7._____ 8._____

9._____ 10._____ 11. _____ 12._____

13._____ 14._____ I-VI. _____.

Рис. 8.1. Будова багатощетинкового черв'яка *Nereis pelagica*



1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

9._____

10._____

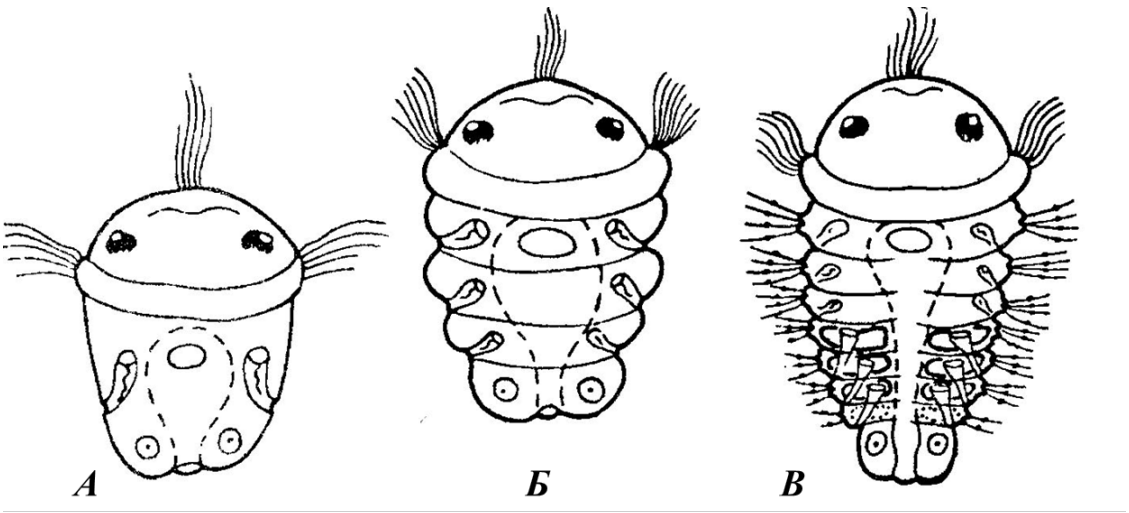
11._____

12._____

13._____ 14._____ 15._____

16._____ 17._____.

Рис. 8.2. Схема поперечного перерізу багатощетинкового черва

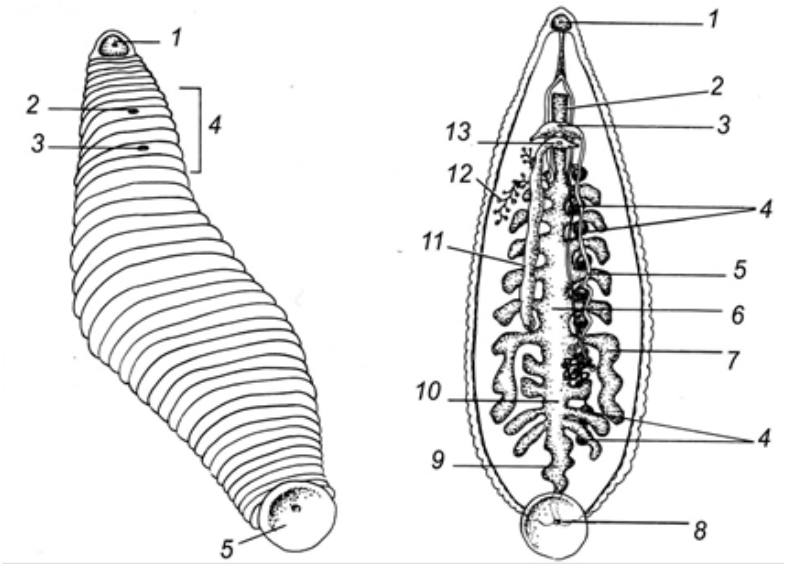


А. _____ Б. _____ В. _____

Рис. 8.3. Послідовні стадії розвитку поліхет

Клас: **Пояскові (Clitellata)**

Підклас**: П`явки (Hirudinea)**



А. _____

1._____ 4._____

2._____ 5._____

3._____

Б. _____

1._____ 8._____

2._____ 9._____

3._____ 10._____

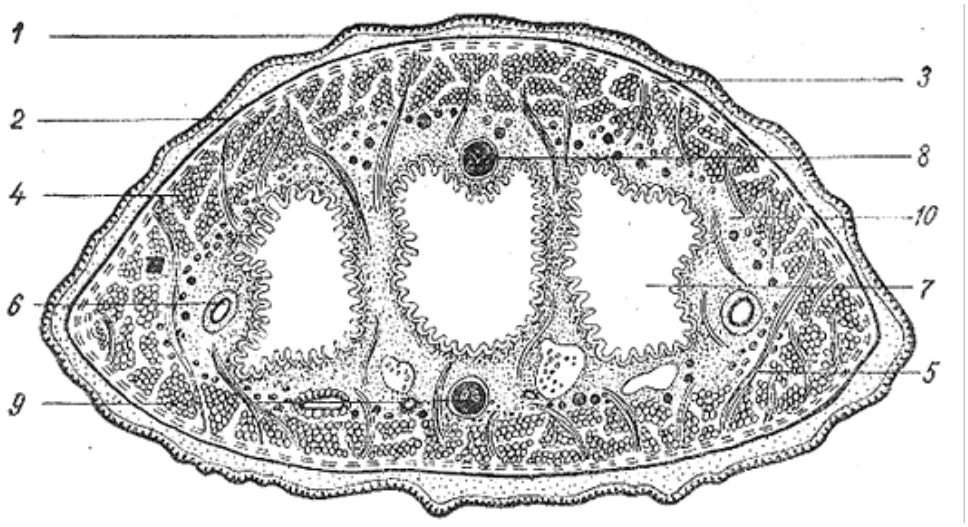
4._____ 11._____

5._____ 12._____

6 _____ 13. _____

7._____

Рис. 8.4. Схема будови п`явки



1._____ 6._____

2._____ 7._____

3._____ 8._____

4._____ 9._____

5._____ 10._____

Рис. 8.5. П'явка (*Hirudo sp.*): поперечний переріз (схема)

Підклас**: Малощетинкові (Olygochaeta)**

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

9._____

10._____

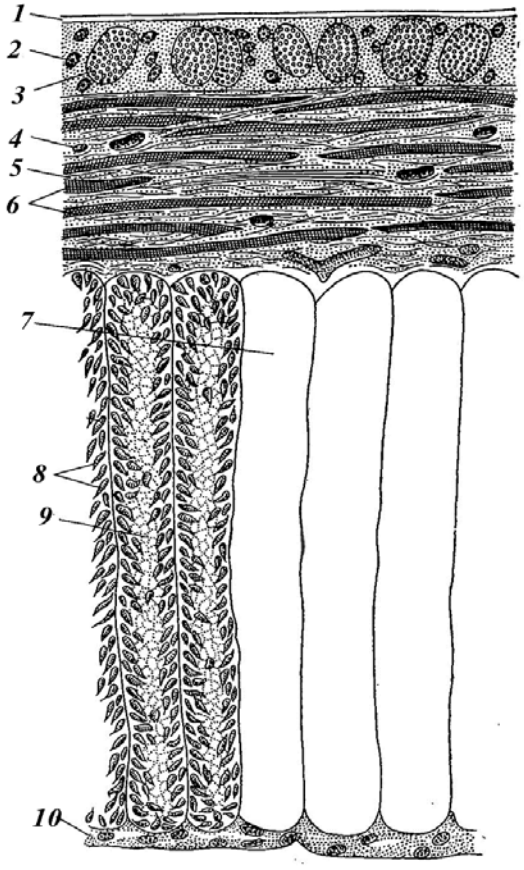


Рис. 8.6. Поперечний розріз стінки тіла *Lumbricus terrestris*

Таблиця 8.1. Порівняльна характеристика різних класів та підкласів кільчастих червів

Ознаки	Клас Багатощетинкові Polychaeta	Клас Пояскові (Clitellata)	
		Піклас Малощетинкові Oligochaeta	Підклас П'явки Hirudinea
Середовище існування			
Чи чітко відокремлена голова			
Роздільностатеві чи гермафродити			
Розміщення гонад			
Особливості розмноження: - тип запліднення - наявність коконів			
Розвиток: - прямий чи з метаморфозом - наявність личинки			
Значення в природі та господарській діяльності людини			
Представники - вільноживучі			
- паразитичні			
Види, занесені до Червоної книги України			

ТРОХОФОРНІ ТВАРИНИ, ВТОРИННОРОТІ БЕЗХРЕБЕТНІ ТА ПРОМІЖНІ ТИПИ

ТИП МОЛЮСКИ – *MOLLUSCA*

Другий за чисельністю тип тварин (після Членистоногих), який налічує більше 80000 нині існуючих видів та понад 35000 – вимерлих.

Поява в різних представників типу захисної черепашки, механізмів, що забезпечують зовнішнє або внутрішнє запліднення, а також спеціалізованих органів дихання (легень та зябер) дозволили їм опанувати і воду, і суходіл, зайняти найрізноманітніші екологічні ніші.

Діагностичні (специфічні) ознаки типу

1. Несегментовані целомічні тришарові тварини.
2. Білатерально симетричні або вторинно асиметричні.
3. Целом значною мірою редукований і представлений лише порожнинами перикарду (обмежена навколосерцевою сумкою, в ній міститься серце) та гонад (гоноцель). Внутрішній простір (лакуни та синуси) представлений первинною порожниною, в якій циркулює гемолімфа - *гемоцелем*.
4. Тіло несегментоване та доволі мінливе за формою, але переважно – закручене і часто конічне, зазвичай витягнуте у дорзо-вентральному напрямі (у зв'язку з чим утворюється вісцеральний мішок). У більшості форм тіло вкрите дорзальним захисним утвором – черепашкою і складається з *голови (*яка несе очі та сенсорні щупальця), черевної м'язистої частини – *ноги* та спинної частини – *тулуба чи вісцерального (нутрощевого)* мішка. Мантійна порожнина первинно розміщена ззаду. В окремих випадках черепашка, голова чи нога можуть втрачатися.
5. Черепашка складається з білку – *конхіоліну*, зміцненого вапняковими спікулами, або ж з 1-8-ми вапнякових пластин, які секретує епідерміс дорзальної та латеральних боків тіла – *мантія*. Така черепашка в типових випадках складається з трьох шарів: зовнішнього – *периостракуму* - з органічної речовини *конхіоліну* (захищає тварину від хімічного впливу довкілля); найкраще розвиненого середнього чи проміжного – *остракуму* – з карбонату кальцію, кристалічна решітка якого – у вигляді призм, орієнтованих перпендикулярно до поверхні; внутрішнього – *гіпостракуму* - з вапняку у вигляді пластин, розміщених паралельно до поверхні та з'єднаних конхіоліном; він може бути перламутровим або порцеляно подібним. Іноді черепашка вторинно редукована, вкрита м'якими тканинами чи зовсім втрачена або ж, навпаки, розвинена настільки, що вкриває все тіло.
6. Зовнішні покриви м'які й утворюють навколо тіла (між ногою та вісцеральним мішком) *мантію* – складку, яка секретує черепашку. Простір між мантією та тулубом називають *мантійною порожниною*. Органи, які містяться в ній, називаються *мантійними органами* або *мантійним комплексом*. В мантійній порожнині містяться органи дихання - *ктенідії* (первинні зябра), органи хімічного чуття - *осфрадії*, *гіпобранхіальні залози*, анальний отвір; в неї відкриваються протоки видільної та статевої систем.
7. Кровоносна система незамкнена, розвинене справжнє серце, розміщене в перикардіальній порожнині, оточеній *перикардом* – мезодермальним епітелієм (целотелієм). Скрізь перикардіальну порожнину проходить кишка. Серце яке складається з *передсердь* (до чотирьох) та *шлуночків* (1-2). Кількість камер у серці до певної міри залежить від кількості зябер. Дихальний пігмент – *гемоціанін*, у деяких двостулкових та черевоногих молюсків – гемоглобін. В гемолімфі багато клітинних елементів - гемоцитів, але дихальні пігменти завжди розчинені в плазмі.
8. Дихальна система у водних форм представлена однією чи кількома парами *первинних зябер* - *ктенідіїв* пірчастої будови (іноді вони видозмінюються у зв'язку зі зміною способу життя чи харчодобуваючою діяльністю або ж редукуються), в наземних форм – *легенею*, яка являє собою склепіння мантійної порожнини, густо пронизане сіткою кровоносних судин.
9. Травна система складається з глотки, стравоходу, шлунку та кишки, яка відкривається анальним отвором у мантійну порожнину. Особливість – наявність травних залоз, найбільша з яких – *гепатопанкреас*. У більшості молюсків у глотці розміщений особливий язикоподібний хітиновий орган – *радула* (тертка), яка несе зуби та може висуватися з ротової порожнини назовні. За її допомогою тварина зчищає водорості або перетирає часточки їжі, які потрапляють на слизистий тяж, що втягується у шлунок за допомогою стебельця, розміщеного у спеціальній піхві. Для активного захоплення їжі слугують рогові *щелепи*, в деяких груп молюсків вони досить розвинені.
10. Видільна система представлена *нирками*, близькими за будовою до мета нефридіїв; вони з одного боку відкриваються в порожнину перикарду, з іншого – в мантійну порожнину.

11. Статева система, як правило, гермафродитна, але є й роздільностатеві види. Типова одна пара гонад з протоками, що впадають до мантійної порожнини. У примітивних форм статеві продукти виводяться через перикардіальну порожнину та целомодукти (нирки).
12. Добре розвинена центральна нервова система, представлена нервовими гангліями та стовбурами (первинно – навкологлоткове нервове кільце та 2 пари гангліонізованих поздовжніх стовбурів). У зв'язку з відсутністю сегментації тіла спостерігається концентрація нервових вузлів та *цефалізація* (виокремлення голови як окремого відділу тіла). Молюскам притаманний високий рівень організації органів чуття.
13. Розмноження статеве. Зазвичай відкладають яйця. Дроблення спіральне, нерівномірне, детерміноване (у більшості випадків). Розвиток з перетворенням, а у наземних видів – прямий. Типові личинки – трохофора та *велігер* (метатрохофора).

За особливостями будови м'якого тіла та черепашки тип ділять на 10 класів, 3 з яких повністю вимерлі. Нині існують:

Панцирні, або Хітони – Loricata
Борозенчасточеревні – Aplacophora seu Solenogastres
Моноплакофори – Monoplacophora
Черевоногі – Gastropoda
Лопатоногі – Scaphopoda
Двостулкові, або Пластинчастозяброві – Bivalvia seu Lamellibranchia
Головоногі – Cephalopoda

Еволюційний успіх молюсків пов'язаний не стільки з якимись особливими морфологічними чи екологічними властивостями, скільки з виключною пластичністю та адаптаційними можливостями основного плану будови. За формою тіла молюски варіюють від циліндричних, дуже витягнутих вздовж передньо - задньої осі, позбавлених ноги та черепашки форм, які живуть у ходах, збудованих ними самими, до майже кулястих тварин без голови, повністю захованих у двостулкову черепашку. Довжина тіла складає від 2 мм у планктонних та інтерстиціальних видів до понад 20 м у гігантських кальмарів. Молюскам властива значна екологічна диверсифікація. Вони опанували усі основні типи місцеіснувань та включають представників усіх відомих типів живлення. До типу належать як найбільш, так і найменш рухливі вільноживучі безхребетні. Сюди належать, поряд з «найрозумнішими» безхребетними, тварини з майже не розвиненими органами чуття та мозком. Так, представники класу Хітонів (близько 1000 видів) опанували, переважно, зону прибою, у зв'язку з чим їм властиві: значний розвиток черепашки та мантії; розвинені пластинки для прикріплення шкірної мускулатури, яка дозволяє протистояти дії хвиль і присмоктуватися до поверхні каміння і скель (при цьому нога та нижній бік мантії щільно притискаються до поверхні та відіграють роль присоска); здатність згортатися у кульку і довгий час перебувати у такому стані, у разі, якщо хвиля відірве від субстрату. Багато видів живуть у схованках (щілинах між камінням, заглибинах коралових рифів, заростях водоростей) та мають маскувальне забарвлення; більшість здатні без ушкоджень переживати перебування над водою.

Надзвичайна різноманітність пристосувань до умов довкілля характерна для Черевоногих молюсків. В океанах вони зустрічаються від поверхневих вод до максимальних глибин; у прибережних водах ними опановані усі біотопи: зона макролітів, рифи, кам'янисті, галькові та піщані пляжі, які заливаються приливами. Розрізняють 4 основних екологічних групи морських черевоногих: форми приливно-відливної зони, донні малорухомі або нерухомі (прикріплені), донні глибоководні та пелагічні форми. До першої групи належать морські блюдечка, риссої, літорини. Їм властиві низько-конічні, міцні, товстостінні черепашки, здатні щільно притискатися до субстрату (молюски присмоктуються за допомогою м'яза ноги). Ці тварини живляться водоростями, які зшкрябують з поверхні скель дуже міцною радулою, здатною швидко відновлюватися. Тіло молюсків може глибоко втягуватися у черепашку, а між краєм устя та субстратом утворюється шкіряста плівка 9не дає обсихати м'якому тілу). Водночас, вони здатні запасати повітря у мантійній порожнині, що дозволяє їм здійснювати газообмін під час відливу.

Молюски другої групи, як правило, мають низько-конічні, овальні, видовжено-овальні з дуже низьким завитком черепашки або ж, навпаки, видовжені, іноді – напівзкручені (верметус). Поверхня черепашок гладенька (дозволяє вільно перекочуватися під дією хвиль) або, навпаки, масивна та дуже скульптурована (протистояти їм). Сидячі форми прикріплюються до субстрату вапняковою пластинкою, яку виділяє нога (крепідула) або присоском на черевному боці тіла (тіка – ектопаразит морських зірок).

Донні глибоководні черевоногі дуже різноманітні, оскільки рухи води в зоні їх проживання мінімальні.

До пелагічних форм належать киленогі, голозяброві, крилоногі молюски (рис.). У киленогих нога перетворена на кулеподібний плавець; вони плавають спинним боком догори. Тіло цих тварин склисто-прозоре, у більшості черепашка редукована або відсутня. Для забезпечення успішного відтворення – висока синхронізація розмноження. Частина голозябрових також пристосована до планктонного існування. Їм властиві рибоподібна форма тіла, редукція ноги, накопичення повітря у кишечнику тощо. Усі крилоногі молюски є планктонними та мають розвинену пару бічних відростків ноги, які виконують функцію плавців, добре розвинені статоцисти; забезпечення ефективного розмноження досягається гермафродитизмом. За способом живлення виділяють 2 групи: 1) планктоноїдні – з черепашкою, слабо розвиненою радулою та добре розвиненими пластинками у шлунку для перетирання їжі; 2) – хижаки – без черепашки, зі складно побудованим ротовим апаратом, пристосованим до захоплення та вбивання жертви.

Окрему, п’яту групу складають паразитичні черевоногі, яким, як і паразитам з інших таксономічним груп, властиве загальне спрощення організації.

У прісний водоймах черевоногі молюски також поширені майже без обмежень, зустрічаючись навіть у водоймах, що пересихають на тривалий час (занурюючись для переживання сухого періоду глибоко у грунт). Частина прісноводних молюсків – ставковики, котушки, витушкові - є вторинноводними формами, їм властиве легеневе дихання, що дозволяє вести амфібіонтний спосіб життя (жити біля берега, нормально сприймаючи як тривале занурення у воду, так і її тривалу відсутність).

У наземних біотопах поширені представники підкласу Легеневих. У вологих тропіках та субтропіках зустрічаються також Передньозяброві (незначна їх кількість зустрічається і в помірних широтах); основною умовою їх існування є висока вологість повітря, що не дає висихати епітелію зябер, окрім цього, устя їх черепашок може щільно закриватися кришечкою, що запобігає надлишковому випаровуванню вологи. Усі наземні молюски за несприятливих умов впадають у стан діапаузи, закупорюючи устя щільною перетинкою – *епіфрагмою*, яка просякається вапном. Як пристосування до життя у наземно-повітряному середовищі, у таких видів виробилося внутрішнє запліднення.

Двостулкові молюски поширені у прісних та солоних водоймах. Виділяють наступні екологічні групи: вільноживучі (лежать на дні або закопуються у грунт); плаваючі; прикріплені (за допомогою біс усних ниток або ж цементуванням однією зі стулок); камене- та деревоточці (мають здатність до свердління відповідного субстрату). Зі способом життя корелює довжина сифонів: у вільно лежачих та прикріплених форм вони короткі, а у тих, що занурюються у грунт –дуже довгі. Товщина стінок черепашки залежить від глибини оселення видів, субстрату та інтенсивності руху води. У глибоководних океанічних, а також у прісноводних, що живуть у стоячих та повільно текучих водах на м’яких ґрунтах черепашки тонкостінні, часто – майже прозорі, а у видів прибійної зони, кам’янистих ґрунтів, швидкоплинних річок – товсті, міцні, твердостінні. У двостулкових - коменсалів часто мантія обростає черепашку, стулки робляться тонкими і можуть редукуватися.

За способом живлення більшість двостулкових є фільтраторами, деякі представники Первиннозяброві збирають харчові частки з дна за допомогою придатків ротових лопатей. Каменеточці (наприклад, буравчик – фолас) здійснюють свердління субстрату механічним шляхом. Вони мають міцні стулки складної форми з різкими шипуватими ребрами на передній частині черепашки, дуже рухливу, сильну ногу. М'язи-аддуктори у них скорочуються не одночасно, як у всіх інших двостулкових, а почергово. Деревоточці (зокрема, тередо – корабельний черв’як, рис.) мають червоподібне тіло, Інструментом свердління також є черепашка, яка складає 1/30 – 1/40 частину тіла. Стулки черепашки спереду трикутні, виступаючі, із зазубреними гребенями. Середня частина стулок озброєна грубо зубчастими гребенями, розміщеними під прямим кутом до передніх. Нога при свердлінні виконує роль фіксатора. Деревоточці здатні до перетравлення целюлози.

Серед Головоногих молюсків, які є виключно морськими тваринами, виділяють 3 основних екологічних групи: активні пелагічні тварини, що плавають у товщі води (кальмари, каракатиці, восьминоги); активні придонні тварини (інші види тих самих родин) та малорухомі, які ширяють в товщі води та пасивно дрейфують з течіями (мегапланктон). У деяких представників цієї групи тіла драглисті, подібні до медуз, в інших – тонкі шкірясті напівпрозорі або прозорі мантії, майже без м'язів. Усім глибоководним головоногим молюскам притаманна нейтральна плавучість, для досягнення якої вони виробили низку пристосувань: 1) за допомогою черепашок, камери яких заповнюються газом (сепія, спірула, наутилус); 2) шляхом максимального обводнення тіла (глибоководні пелагічні восьминоги); 3) за рахунок накопичення великої кількості легких жирів у печінці (представники родини гонатид): 4) завдяки присутності в тілі легкої рідини – розчину NH_4Cl в порожнині тіла у кальмарів – кранхіїд або ж у тканинах голови, мантії та кінцівок – у інших аміачних кальмарів.

Більшість головоногих є найбільш високоорганізованими тваринами серед молюсків. про це свідчать складна будова та високий розвиток нервової, травної, кровоносної (яка є майже замкненою, з добре розвиненою капілярною сіткою) систем; високорозвинені органи чуття, насамперед, очі, які за складністю не поступаються очам вищих хребетних тварин, а за деякими оптичними характеристиками навіть переважають. У головоногих є інтуїція і пам'ять, вони легко піддаються емоціям: гніву, страху, здивуванню. Цим молюскам властива складна поведінка та розвинена турбота про потомство. Вищі головоногі володіють низкою пристосувань для пасивного та активного захисту, серед яких потужні присоски та кігті на „руках" (яких може бути 8 або 10); вміння „ширяти" над морем, запас води „за пазухою" (в мантійній порожнині); який дозволяє певний час переміщуватися по суходолу; реактивний спосіб руху; здатність до люмінесценції та найдосконалішого у світі камуфляжу. Головоногі можуть викидати „чорнильні бомби", виділяють отруйні речовини та сполуки, які діють на хижих риб як наркотики, володіють здатністю відкидати окремі щупальця та швидко регенерувати нові.

Молюски відіграють помітну роль у ланцюгах живлення, велику їх кількість вживають у їжу, велике промислове значення мають морські та прісноводні перлівниці.

АЛГОРИТМ РОЗТИНУ ДВОСТУЛКОВИХ

Для розтину беруть зафіксовану тварину, її кладуть у препарувальну ванночку Після цього розкривають черепашку, розглядають її будову, м'язи і молюска в мантії. Щоб розкрити стулки черепашки, закладають скальпель (або лезо) між стулками і прилеглими до них згортками шкірного покриву тіла молюска – мантією (спочатку з переднього кінця черепашки, а потім із заднього) і обережно перерізують передній і задній м'язи-замикачі (аддуктори). Потім скальпелем відділяють мантію від стулок. Для цього обережно проводять ручкою скальпеля між внутрішньою поверхнею черепашки та мантією і відхиляють мантію до тіла молюска; так роблять з обох боків черепашки. Тоді м'яке тіло молюска легко виймається з черепашки.

Розглядають будову черепашки, її стулки на спинному боці з'єднуються товстим поперечним утворенням – зв'язкою (лігаментом). На внутрішньому краї черепашки помітні сліди прикріплення м'язів-аддукторів (переднього і заднього). Черепашка молюсків складається з трьох основних шарів. Внутрішня її поверхня вистелена перламутровим шаром. Зовнішній шар буро-жовтого або буро-зеленого кольору – роговий, або конхіновий темний. Його легко зіскоблити скальпелем, після чого стає помітним розташований під ним призматичний або порцеляноподібний шар білого кольору, що складається з вапна.

Потім розглядають молюска в мантії. Це найкраще робити збоку, прикріпивши його шпильками до дна ванночки. Шпильки треба втикати спереду і ззаду молюска в м'язи-аддуктори. На передньому кінці тіла з мантії висувається мускулиста нога. Над нею розташований ротовий отвір. Щоб його краще розглянути, треба, провести сірничком або тоненькою трісочкою між переднім м'язом-аддуктором і переднім краєм основи ноги. По боках ротового отвору лежать з кожного боку по два трикутні шкірні листочки – ротові лопаті. Звертають увагу на те, що голови у цих молюсків немає. На задньому кінці мантії легко відшукати два сифональні отвори: зябровий (нижній) і клоакальний (верхній). У передній частині тіла біля переднього м'яза-аддуктора крізь стінку тіла й мантію просвічують сіруватого кольору велика травна залоза – печінка, а за нею ззаду темно-коричнева перикардіальна залоза, або орган Кебера, і нирка. Як і нирка, орган Кебера виконує видільну функцію.

Потім пінцетом відгортають мантію і шпильками прикріплюють її до дна ванночки. Після цього в задній частині тіла помітні зябра (ктенідії), які мають вигляд двох пар (по парі з кожного боку) жовтувато-коричневих листочків. Кожна пара зябер складається з двох листочків – зовнішнього і внутрішнього, що зростаються між собою знизу і утворюють внутрішньозяброву щілину. Внутрішній листочок зовнішньої зябри зростається з зовнішнім листочком внутрішньої зябри біля їх основи. Порожнина між цими листочками має назву міжзябрової порожнини. Передня частина зябер доходить до заднього кінця верхньої частини ноги.

Потім розглядають серце, вкрите перикардом (навколосерцевою сумкою.). Його можна помітити і при огляді збоку на спинному боці тіла молюска. Щоб краще його роздивитися, треба прикріпити молюска до дна ванночки спиною догори. За допомогою препарувальних голок відпрепаровують серце в перикарді. Коли обережно розрізати і відпрепарувати перикард, можна побачити, що серце складається з трьох частин: з видовженого шлуночка, через який проходить кишка, і з двох тонкостінних передсердь трикутної форми, які знаходяться справа і зліва від шлуночка. В передній частині перикарда лежать два видовжених органи червоно-бурого кольору. Це орган Кебера. Під серцем досить легко знайти парні нирки – орган Боянуса. Вони лежать перед заднім аддуктором між ногою і зябрами. Найкраще помітні

задні частини нирок, що мають вигляд темної смуги. Під лупою на передньому кінці нирки помітні два маленькі зближені отвори: нижній – отвір статевої залози, над ним – зовнішній отвір нирки.

Після ознайомлення з будовою органів травлення і статевою системою роблять гострим скальпелем поздовжній розріз через всю ногу від нижньої її частини. Кишечник розташований в паренхімі ноги, тому його важко повністю відпрепарувати. Він починається від ротового отвору коротким стравоходом, що переходить у досить великий шлунок. У шлунок відкривається печінка. Від шлунка починається середня кишка, яка проходить у верхній частині ноги, утворюючи кілька петель. Піднімаючись на спинний бік тіла молюска, середня кишка у перикарді переходить у задню (або пряму) кишку, що проходить через серце і відкривається недалеко від клоакального сифона у мантійну порожнину анальним отвором.

Статеві залози (гонади) лежать у верхній частині ноги між петлями кишечника. До того, як зроблено розтин ноги, їх можна помітити через стінки її верхньої частини: вони просвічують жовтуватим кольором крізь її покрив. Ці молюски роздільностатеві. Чоловічі і жіночі статеві органи побудовані однаково і відрізнити їх можна лише при мікроскопічному дослідженні. Складаються вони з ряду залозистих утворень, що лежать у паренхімі в петлях кишки.

Нервову систему розглянути досить важко. Для цих молюсків, як і взагалі для всього класу, характерна нервова система розкидано вузловою типу. Вона складається з трьох пар нервових вузлів (гангліїв), сполучених між собою. Головні (церебро-плевральні) ганглії лежать по боках рота біля закінчення ротових лопатей. Вони вкриті тонким шаром шкіри і мають блідо-оранжеве забарвлення, їх слід обережно відпрепарувати голками. У товщі ноги знизу розташовані ніжні (педальні) ганглії. Вони мають вигляд двох оранжевих або жовтуватих плямочок. Під задньою кишкою на черевному боці заднього аддуктора лежать вісцеропарієтальні ганглії.

АЛГОРИТМ РОЗТИНУ ВИНОГРАДНОГО СЛИМАКА

Після спостережень над живими слимаками переходять до розгляду їх зовнішньої морфології і внутрішньої будови. Це найкраще робити на щойно вбитих екземплярах, можна і на фіксованих. Перед розтином слимаків слід умертвити, вміщуючи у холодну кип'ячену воду в закритій посудині приблизно на 24-48 годин. Такий спосіб полегшує працю і дає змогу витягнути м’яке тіло слимака, не розбиваючи черепашки. Тіло слимака складається з таких відділів: вкритого мантією тулуба на спинному боці тіла, товстої підошвоподібної ноги на черевному боці і трохи здутої голови на передньому кінці тіла. На голові є 2 пари щупалець, ротовий отвір. Біля краю мантії праворуч міститься мантійний (дихальний) отвір, що веде в дихальну мантійну порожнину (так звану легеню). Стінки мантійної порожнини вкриті складною сіткою кровоносних судин. Загальний вигляд слимака без черепашки зарисовують, позначивши основні елементи зовнішньої будови. Щоб розглянути внутрішню будову слимака, маленькими ножицями (лезом) розрізують стінку мантії, на внутрішньому боці якої, крім кровоносних судин, помітне невелике видовжене серце, що лежить всередині перикарду та складається з передсердя і шлуночка. Від серця до легень іде досить велика судина – легенева вена. Ліворуч і вгору від перикарда лежить нирка. Через те, що тіло виноградного слимака, як і багатьох черевоногих, асиметричне – закручене спірально – препарувати його досить важко. Ця робота потребує чимало терпіння та обережності. Щоб розглянути внутрішні органи, роблять поздовжній розріз, починаючи з самого переднього кінця тіла слимака по середній лінії спини. Насамперед, треба розрізати шкіру голови і нижню стінку дихальної (легеневої) порожнини молюска, а потім ведуть розріз далі по середній лінії окремих спірально закручених кілець тулуба (наскільки це буде можливо). Обережно відводять набік і приколюють краї розрізу, відділяючи тканини, що прикріплюють печінку.

Органи травлення починаються ротовим отвором, що веде в ротову порожнину. На межі ротової порожнини і глотки на спинному боці розташована непарна ротова щелепа, що має вигляд дугоподібно вигнутої буруватої пластинки з поперечними реберцями. Вона бере участь у подрібненні їжі. Далі знаходять мускулисту розширену глотку, впоперек порожнини якої розташований рухливий язик, що несе на своїй поверхні радулу або терку, яка складається з чисельних рогових зубчиків, розміщених у кілька поперечних рядів. Язик з радулою призначений для зіскоблювання та подрібнення їжі. Глотка переходить у тонкий стравохід, який розширяється у місткий тонкостінний шлунок. По боках шлунка легко відшукати пару білуватих слинних залоз, що відкриваються в глотку. Від заднього кінця шлунка починається тонка середня кишка, яка утворює кілька петель. Середня кишка покрита коричневою печінкою. Закінчується травний апарат на краю дихальної порожнини задньою кишкою та анальним отвором. З інших органів розглядують дуже складний статевий апарат. Насамперед між лопатями печінки знаходять ясно-жовтого кольору гермафродитну залозу, де в різний час утворюються яйця і спермії. Від неї відходить тоненька покручена (немов гофрована) гермафродитна протока, яка потім

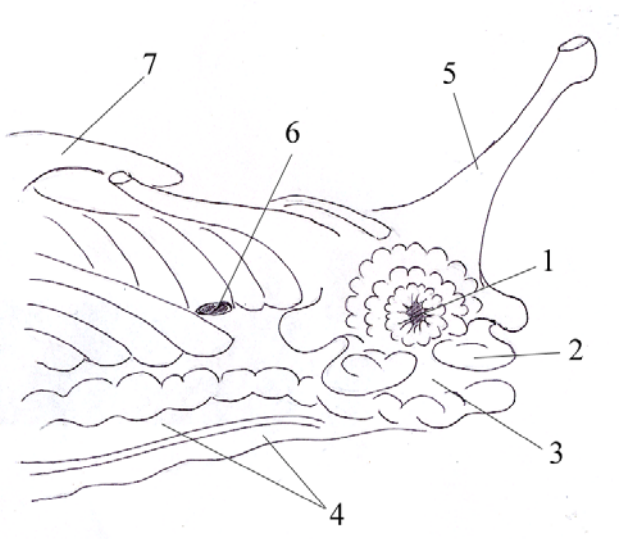
переходить у потовщений сім'яйцепровід, що далі поділяється на дві частини: тоненький прямий чоловічий провід (сім'япровід) і дуже покручену ширшу жіночу протоку (яйцепровід). Обидва вони в більшій своїй частині злиті і розділяються лише біля статевого отвору. В жіночий провід біля його початку відкривається ясно-жовтава білкова залоза, розміри якої бувають різними залежно від пори року: перед відкладанням яєць вона видовжена і досягає великих розмірів, а в інший час буває ледве помітна. Залоза виділяє білок, що є поживним матеріалом для зародка. В кінцеву частину жіночого провода (в піхву) відкривається провід сім'яприймача (довгий і тоненький трубчастий канал, що йде вгору і закінчується червонуватим розширенням) і проводи сліпих тонких трубочок - пальчастих залоз, між якими міститься товстий виріст піхви - так званий мішок вапнякових стріл. Тоненький чоловічий сім'япровід переходить у мускулистий вигнутий чоловічий копулятивний орган або пеніс, до якого збоку прикріплений тонкий ниткоподібний придаток – джгут, який бере участь у формуванні пакетів сперміїв – сперматофорів, Піхва і провід пеніса відкриваються в невелику порожнину – статеву клоаку. Зовнішній її отвір розташований з правого боку слимака біля основи очного щупальця. Нервова система черевоногих складніша, ніж у пластинчатозябрових Вона складається з п'яти пар вузлів (гангліїв). Відпрепарувати їх нелегко. Якщо перерізати стравохід і відвести його набік, то можна добачити над глоткою пару злитих церебральних (головних) гангліїв. Крім них *у* слимака розвинені ще чотири пари. Внутрішню будову слимака зарисовують. Розгляд будови слимака показує, що на відміну від двобічносиметричних пластинчатозябрових молюсків (наприклад беззубки і перлівниці), його тіло асиметричне. Завдяки цьому багато внутрішніх органів (щелепа, нирки, легені, передсердя, всі частини гермафродитного статевого апарата) непарні. В зв'язку з активним способом життя органи травлення слимака та інших черевоногих складніші, ніж у пластинчатозябрових у них є радула, слинні залози.

АЛГОРИТМ РОЗТИНУ ГОЛОГО СЛИМАКА

Асиметрія тіла, характерна для черевоногих молюсків, у голих слимаків проявляється не дуже різко: асиметрично лежать лише отвори мантійної порожнини (пневмостом) та статевий, а черепашка редукована. Це позначається на специфічності внутрішньої будови, хоча в-цілому *Limax* володіє всіма основними ознаками внутрішньої будови, які вказують на його приналежність класу черевоногих.

І. Зовнішня морфологія голих слимаків.

Для вивчення зовнішньої морфології слимака кладуть у ванночку. Знаходять ***голову*** з розміщеними на ній очима ***(омматофорами)*** та губними щупальцями, ***рот***, ***шию*** (ділянка тіла між аммофорами), ***мантію***, яка вкриває черепашку, та ***ногу*** з підошвою. Ділянку верхньої (дорзальної) частини тіла, розміщену позаду мантії, у голих слимаків називають ***спиною***. Вздовж середньої лінії спини часто тягнеться м’язистий ***кіль*** (у численних видів помітний лише в задній частині спини).



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 9. Повздовжній переріз голови голого слимака – *Limax sp.* (схема)

Мантія цих молюсків, на відміну від равликів, не повторює формою нутрощевий мішок та черепашку і має вигляд плоского потовщення на верхньому боці тіла. У багатьох голих слимаків вона утворює своєрідний ***капелюх***, тобто не приростає до стінок тіла, а закінчується вільною лопаттю. З правого боку мантія пронизана ***пневмостомом*** (дихальним овором), зв’язаним з її краєм за допомогою мантійної щілини. Поряд з дихальним отвором в мантійній щілині можна побачити ***анус*** та ***видільну пору***. Між головою та переднім кінцем тіла є ***педальна щілина***, а в деяких (наприклад, у аріонів) на задній частині тіла міститься трикутна ямка, що лежить під ногою і вкрита невеликою лопаттю –

каудальна ямка. Характерною особливістю тіла молюсків є також наявність ***рельєфу***. На шиї він утворений сукупністю радіальних і поздовжніх борозенок та зморшок. Основними тут є 1 потилична та 2 бічні борозни. На нозі завдяки ***перипедальній*** та розташованій над нею ***супрапедальній*** борознам утворюється невелика складка шкіри – ***облямівка*** (крім представників родин Arionidae та Philomicisciae).

На мантії рельєф може бути представлений зморшками (які часто зникаюгь після фіксації), сосочками (теж можуть зникати після фіксації; тіло при цьому набуває зернистого рельєфу), однією-двома борозенками.

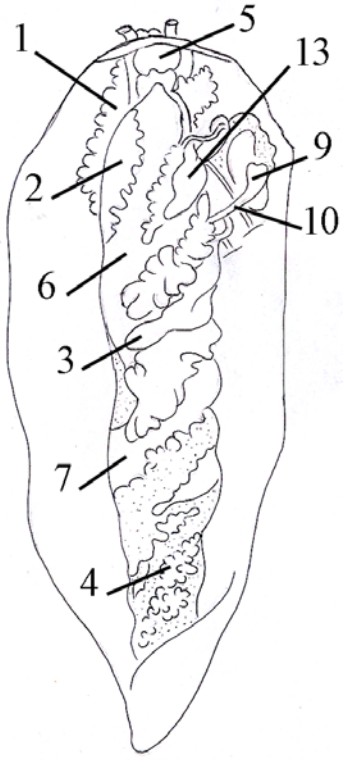
На підошві 2 пари борозен (***педальні***) поділяють її на серединну та 2 бічних ділянки. У деяких голих слимаків є ще кілька менш чітких додаткових борозн. Після фіксації часто з'являються ще численні поперечні борозни.

Забарвлення цих тварин також буває різноманітним як за кольоровою гамою, так і за малюнком. Тому часто характер забарвлення має таксономічне значення. Молоді особини, переважно, світліші за статевозрілих представників виду.

II. Внутрішня морфологія голих слимаків

1. Розтин починають, взявши молюска в руки лівим боком до себе. *Перший надріз* (можна препарувальними голками) слід провести від голови по перипедальній борозні, трохи не доводячи до кінця тіла.

2. Потім зробити *поперечні надрізи* шкірного покриву з правого на лівий бік ноги: один – позаду очних щупалець, другий – на задньому кінці тіла. Пінцетом *відігнути праворуч* верхню стінку тіла, підрізаючи дрібні мезентеріальні м'язи, нерви та судини.



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____

Рис. 10. Топографія внутрішніх органів голого слимака при знятій шкірі

3. *Розмістити* молюска ногою донизу та прикріпити відігнуту верхню частину тіла до ванночки за допомогою булавок. На внутрішньому боці верхньої відігнутої стінки скрізь діафрагму просвічуються ***органи мантійного комплексу*** (для зручшусті слід *надрізати діафіагму* зліва та відігнути її праворуч):

- легенева сітка судин;
- серце (краще видно шлуночок);
- нирка (жовтувата, широка, плеската та розміщена під серцем)
- анальний отвір

Позаду мантійного комплексу міститься колумелярна ***система мязів-ретракторів тіла***.

4. *Підрізати мантійний комплекс ззаду,* щоб відкрити доступ у ***черепашкову сумку***, звідки можна виокремити редуковану черепашку.

5. Продовжити розглядати внутрішні органи*:*

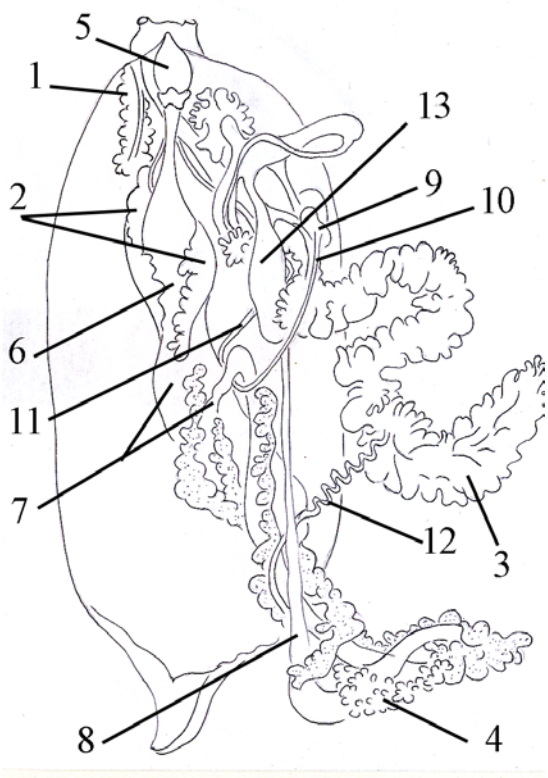
У передній частині тіла тіла видно білу м'язисту глотку, позаду якої знаходяться ***елементи ЦНС*** (у представників підкласу легеневих це – сукупність гангліїв, надзвичайію зближених один з одним: буккальних, церебральних, педальних, плевральних, парієтальних, вісцеральних), збоку до неї можуть

прилягати ***слинні залози***. В передній частині тіла по обидва боки глотки помітні темно-червоні тоненькі смужечки – ***м'язи-ретрактори очних щупалець***. Правий (у *Limax maximus*) може перехрещуватись зі статевими органами.

Печінка буруватого кольору розміщена позаду кишечника, наповненого рідким вмістом жовтуватого чи зеленкуватого кольору. Його довгий, найбільш розширений відділ називається ***волом*** і добре помітний на розітненій тварині. Кишечник утворює петлі (2-3), які можуть бути приховані під іншими органами, і закінчується анусом.

Більшість ***статевих органів*** голого слимака у вигляді звивистих товстих залозистих м'язистих утворень (іншого забарвлення, ніж печінка та кишечник) містяться в передній частині тіла. ***Пальцеподібна залоза*** та ***мішок любовних стріл***, характерні для виноградникхї слимаків, у лімаксів відсутні. Жовтувата ***білкова залоза*** прилягає до задньої кишки спереду від печінки.

6. *Розсунути* печінку та петлі кишечника і *знайти* ***гермафродитну гонаду*** з тоненькою ***гермафродитною протокою***, часто дуже звивистою. При підході до білкової залози гермафродитна протока може утворювати V-подібний згин (талон), який переходить у товстий масивний, звивистй ***сімя'яйцепровід***, що тягнеться вздовж кишечника вперед, а потім розгалужується на яйцепровід та сім'япровід (у дєяких помітно потовщується, утворюючи ***епіфалюс*** – своєрідний видовжений пакет з хітиноподібними стінками). Сім'япровід впадає в ***копулятивний орган***, що відкривається у ***статеву клоаку*** (***атріум***). Атріум закінчується ***статевим отвором*** на поверхні тіла.



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____

Рис. 11. Вигляд внутрішніх органів голого слимака при знятій шкірі та розкрученій травній і статевій системах

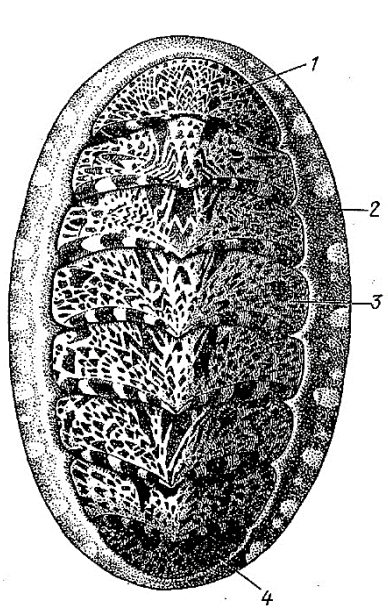
За допомогою статевого ретрактора – м'яза, який кріпиться одним кінцем до стінки тіла поблизу мантійного комплекса. а іншим – до пеніса або (якщо його немає) до епіфалюса, яйцепровода чи сім'яприймача, статеві органи втягуються всередину.

Віддаляючись від сім'яяйцепроводу, яйцепровід переходить у матку, яка також впадає в атріум. Неподалік від статевого отвору знаходиться ***сім'яприймач***, протока якого може відкриватися в основу пеніса, безпосередньо в статевий атріум або в яйцепровід. В останньому випадку ділянка жіночих шяхів між сім'яприймачем та атріумом називається ***піхвою***.

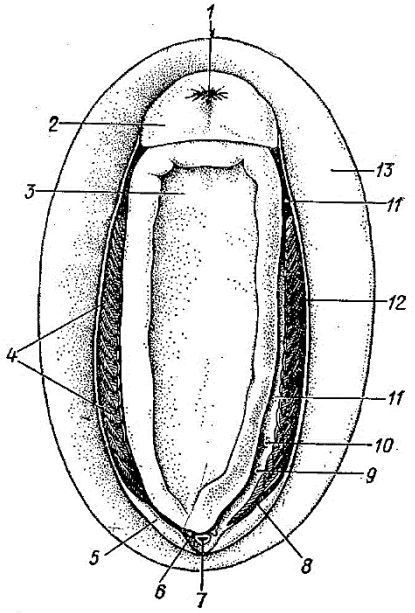
7. *Позначити елементи внутрішньої будови голого слимака на схемах.*

Лабораторна робота 9. Тип Молюски (Mollusca)

Клас: **Панцирні (Polyplacophora)**



А.



Б.

А. *Зі спинного боку*

1._____ 3._____

2._____ 5._____

Б. *З черевного боку*

1._____ 6._____

2._____ 7._____

3._____ 8._____

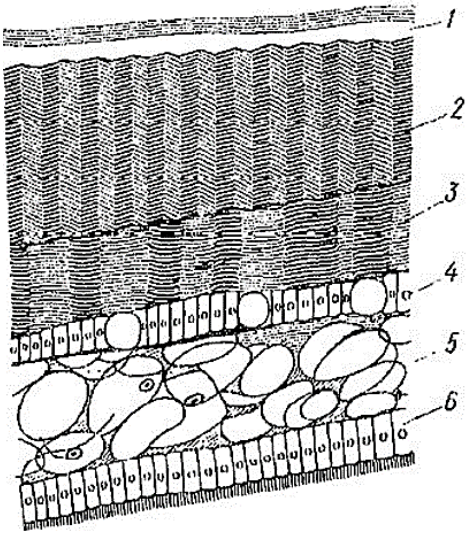
4._____ 9._____

5._____ 10._____

11._____ 12._____

13._____

Рис. 9.1. Хітон *Tonicella marmorea*



1. _____

2. _____

3. _____

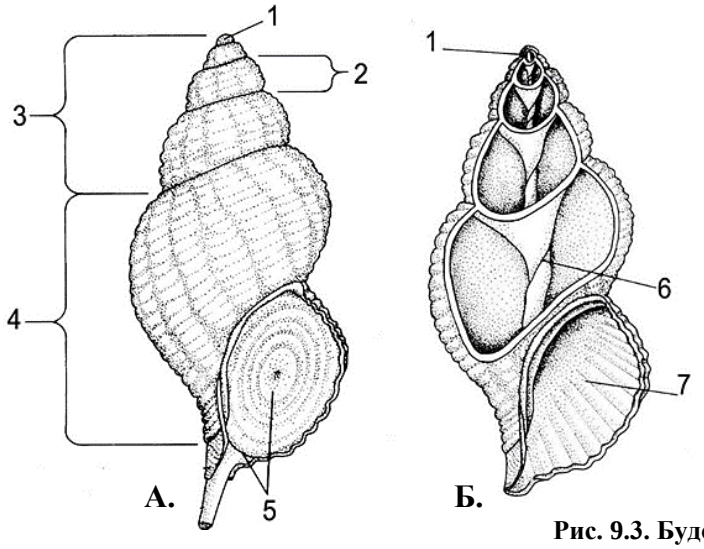
4. _____

5. _____

6. _____

Рис. 9.2. Розріз черепашки і мантії молюска

Клас: **Черевоногі (Gastropoda)**

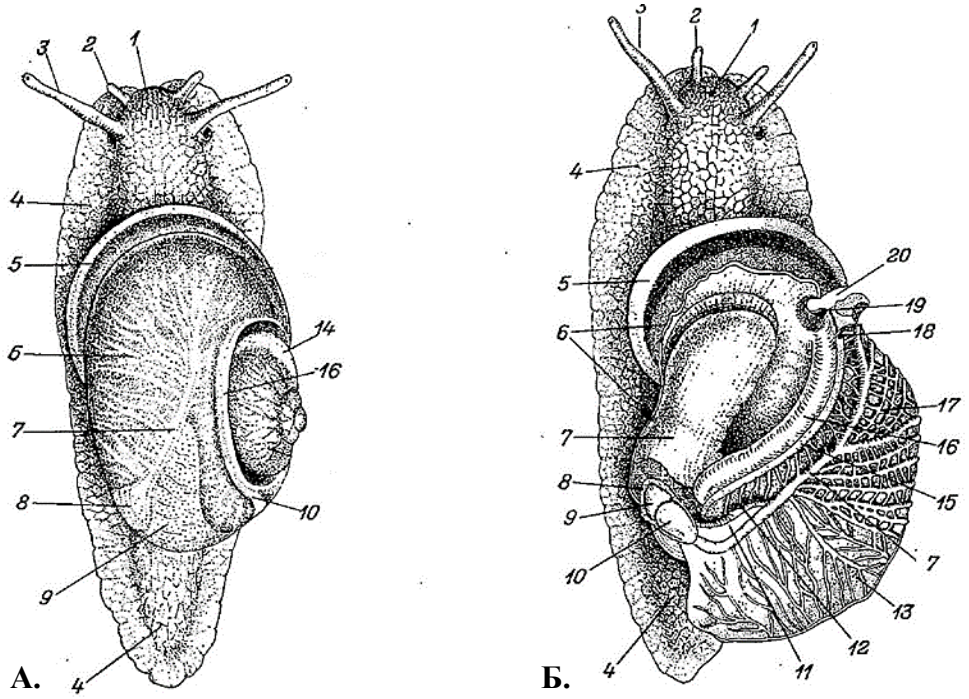


А. *Загальний вигляд;*

Б. Поздовжній переріз

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 9.3. Будова черепашки черевоногого молюска



А. *Молюск із видаленою черепашкою* Б. *Молюск із розітненою та відхиленою мантією*

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____
14. _____
15. _____
16. _____
17. _____
18. _____
19. _____
20. _____

Рис. 9.4. Внутрішня будова черевоногого молюска *Helix pomatia*

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____
14. _____
15. _____
16. _____
17. _____
18. _____

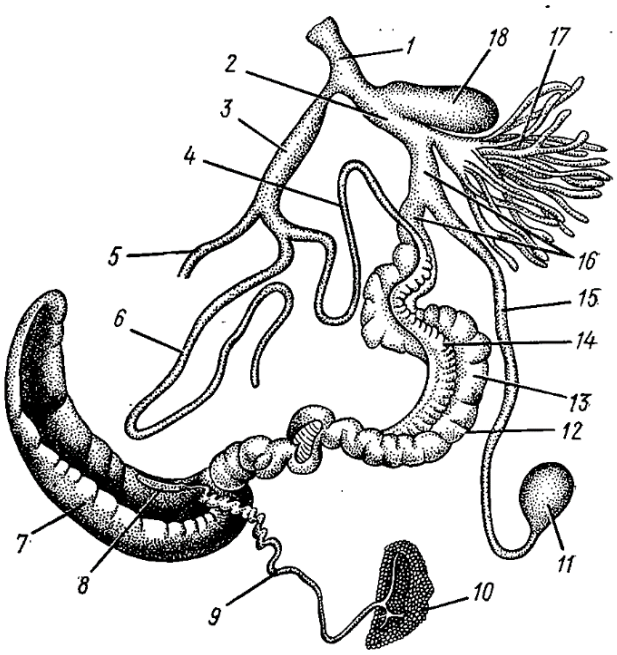
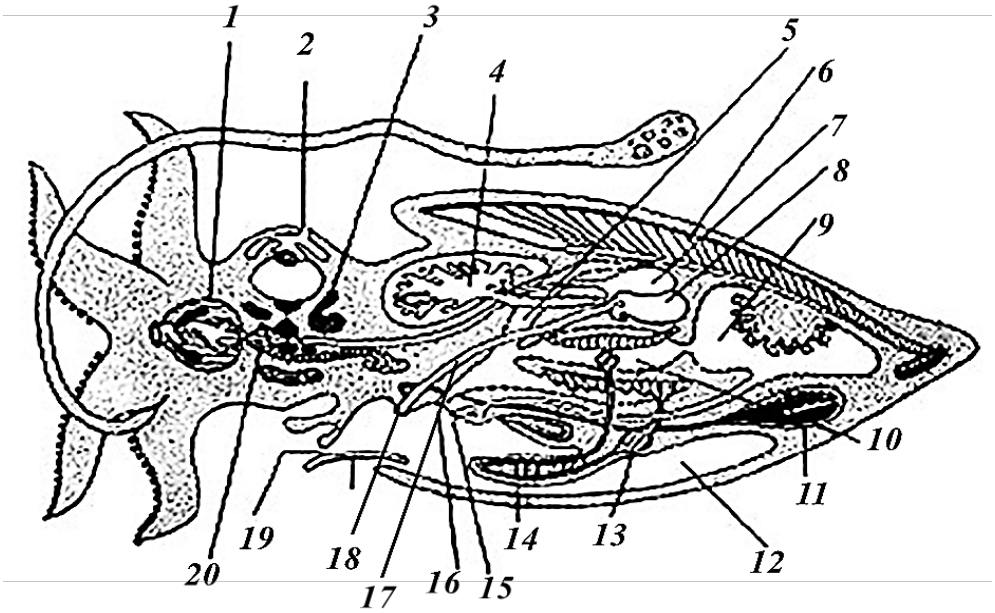


Рис. 9.5. Статева система виноградного слимака – *Helix pomatia*

Клас: **Головоногі (Cephalopoda)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____
14. _____
15. _____
16. _____
17. _____
18. _____
19. _____
20. _____

Рис. 9.6. *Sepia officinalis*: поздовжній переріз

Таблиця 9.1. Порівняльна характеристика класів типу Mollusca

Ознака	Класи						
	Gastropoda	Bivalvia	Polyplacophora	Cephalopoda	Scaphopoda	Aplacophora	Monoplacophora
Середовище існування							
Особливості будови черепашки							
Відділи тіла							
Наявність голови, очей, чутливих щупалець							
Наявність глотки, радули, щелеп							
Особливості будови ноги							
Кровоносна система Будова серця							
Органи виділення та їх кількість							
Нервова система Особливості органів чуття							
Статева система Тип запліднення							
Розвиток							
Значення в природі та в господарській діяльності людини							
Представ-ники							
Види, занесені до Червоної книги України							

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ – *ARTHROPODA*

Найчисленніший тип, представниками якого опановані всі місцеіснування на суходолі та у воді, зустрічаються на усіх широтах та різних глибинах Світового океану. В межах кожного класу є численні приклади *адаптивної радіації* (розвитку будь-якої гомологічної структури в різних представників даної групи в різних напрямках, у відповідності до різноманіття функцій, які вони виконують). План будови тіла типу розглядають як вдосконалений план будови сегментованого тіла аннелід. Ймовірно, у давніх членистоногих сегменти тіла несли прості кінцівки, які виконували різні функції (газообмін, добування їжі, локомоція, сприйняття подразнення).

Процес перетворень, які мали наслідком процвітання членистоногих – *артроподизація* – полягає у використанні потенційних можливостей, закладених у плані будови аннелід.

Найважливіші перетворення:

1. Поява твердого ***екзоскелету*** (кутикули), яку виділяє епітелій; кутикулярний шар у членистоногих значно товщий за епітелій та зазвичай твердий. Кутикула є складним, багатошаровим утвором; її внутрішні шари товщі за зовнішні. Складність будови різноманітна в різних таксонах артропод; найвищим ступенем організації та складнішою будовою володіє екзоскелет комах,який складається з 2-х основних шарів – епікутикули та протокутикули, в свою чергу розшаровиних наступним чином:

• *Епікутикула* складається із зовнішнього цементного шару, воскового водонепроникного шару, ліпідного шару, кутикулінового шару товщиною 3-6 мкм та гомогенного шару. Епікутикула – основний водовідштовхуючий шар, практично непроникний, що дозволило частині членистоногих опанувати суходіл. Вона забезпечує також захист від проникнення мікроорганізмів до тіла тварини.

• *Протокутикула,* розміщена під епікутикулою, утворена хітином, артроподином та резиліном. *Хітин* – азотовмісний гомополісахарид, який надає кутикулі певної гнучкості. *Артроподин* – це білок, зв'язаний з хітином. Ступінь міцності комплексу хітин-артроподин зростає в процесі дубіння (дублення), тобто взаємодії з фенолами; в результаті такої взаємодії утворюється багато додаткових поперечних зв'язків, що веде до збільшення жорсткості молекули і перетворення артроподина на *склеротонін*, позбавлений гнучкості. *Резилін* – еластичний білок (природній каучук), який складається з різнонаправлених амінокислотних ланцюгів, з'єднаних випадковим чином. Зовнішній скелет розділений на окремі щитки – *склерити*, з'єднані між собою тонкими мякими перетинками – зчленовними мембранами. Кожний сегмент тіла вкритий, як правило, чотирма склеритами: спинним – *тергітом*, черевним – *стернітом*, лівим та правим бічними – *плейритами*. Окремі сегменти або членики з'єднуються між собою ділянками видозміненої кутикули, яка в цих місцях стає тонкою та гнучкою. Це дозволяє членикам рухатись незалежно від прикріплених до них структур.

У зв'язку з наявністю екзоскелету у членистоногих виникає новий тип руху – з опорою на зовнішній скелет, а не на гідроскелет. Вважають, що ця риса навіть важливіша, ніж рух за допомогою придатків. Згадаємо, що такий рух зустрічається і при мязовій системі типу шкірно-м'язовий мішок (наприклад, у поліхет).

2. М'язова система зазнає істотних перетворень. У членистоногих вже немає ні суцільного шкірно-м'язового мішка, ані довгих м'язових стрічок. У відповідності до сегментарного розділення кутикули мускулатура також розділена на окремі пучки, які з'єднують сегменти. У сегментах є пари *м'язів-антагоністів*, які забезпечують рухи окремих кінцівок або сегментів. Місцем прикріплення м'язів є внутрішня тверда поверхня екзоскелету. Залишки шкірно-м'язового мішка є лише у найпримітивніших форм з найтоншою кутикулою.

3. М'язи в членистоногих поперечно-смугасті. Це зумовлює збільшення швидкості їх скорочення, а відповідно – і збільшення швидкості, точності й складності рухових реакцій.

4. Поява екзоскелету, який не дозволяє змінювати форму тіла, привела до виникнення *системи важелів*. У більшості випадків між ними утворюються суглоби і в результаті оформлюється кілька типів членистих кінцівок. Кінцівки переважно складаються з низки трубчастих склеритів, рухомо з'єднаних між собою за допомогою м'язів-антагоністів: згиначів, розгиначів, обертачів тощо. Такі кінцівки можуть здійснювати надзвичайно складні та точні рухи; вони використовуються для бігу, плавання, хапання, жування, відчувають дотик тощо.

5. Певні ділянки екзоскелету, в тому числі різноманітні придатки, видозмінюються для виконання певних функцій. При цьому групи розміщених поблизу один одного придатків можуть виконувати подібні функції. Це додатково ускладнює різні види активності тварин і підвищує їх ефективність. Гетерономність сегментації відіграла істотну роль в еволюції членистоногих, яка значною мірою визначалася змінами їх скелету.

6. Розподіл функцій у членистоногих привів до виокремлення певних ділянок тіла – тагм, а саме *голови* - *цефалона* і, у більшості випадків, *грудей* - *торакса* та *черевця* - *абдомена*. На відмінностях у тагмозисі базується, значною мірою, система типу.
7. На голові розміщені органи чуття (очі, антени, статоцисти тощо) та ротові придатки. Мозок у членистоногих значно більший, ніж в аннелід і *цефалізація* більш виражена.
8. Жорсткий екзоскелет не розтягується і обмежує ріст тварини. Збільшення розмірів можливе лише у випадку, коли він час від часу скидається. У зв'язку з цим виникають механізми линяння, або *екдизиса*. Коли в організмі накопичується достатня кількість продуктів синтезу, кутикула відстає від епітелію та лопається, частково перетравлюючись секретом линяльних залоз. Епітелій в цей час секретує нову кутикулу, яка спочатку мяка та розтяжна. В цей період і відбувається ріст членистоногих: він не безперервний, а *ритмічний* (нерівномірний, пульсуючий). екдизис підпорядкований складній гормональній регуляції.
9. Порожнина тіла – не целом, а *міксоцель*. Він дозволяє тварині значно збільшувати об'єм тіла при линянні. Це веде до розриву старої кутикули. В ембріогенезі закладається сегментований целом, потім стінки целомічних мішків руйнуються, целомічні мішки зливаються між собою і з залишками бластоцеля, формується *міксоцель – гемоцель*.

Характерні риси організації членистоногих:

1. Тришарові целомічні багатоклітинні тварини.
2. Двобічносиметричні, гетерономно сегментовані. Сегменти можуть зливатися.
3. Кожний сегмент несе, як правило, по парі членистих кінцівок, які являють собою багатоколінні важелі, здатні до складних рухів, і виконують функції руху, здобування їжі, сприйняття подразнень, дихання.
4. Секретують хітиновий екзоскелет, іноді з вапняковими включеннями.
5. Мускулатура представлена окремими м'язами, які не утворюють шкірно-м'язового мішка.
6. Порожнина тіла – міксоцель.
7. Центральна нервова система складається з пари преоральних гангліїв – головного мозку, який поділяється на *прото-, дейто-* та *тритоцеребрум*. Головний мозок з'єднаний комісурами з черевним нервовим ланцюжком. Ланцюжок об'єднує розміщені посегментно ганглії та нерви. Часто спостерігається концентрація гангліїв ланцюжка і утворення за їх рахунок (при злитті) великих нервових вузлів.
8. Нефридіїв немає. У примітивних випадках органами виділення є целомодукти, що відходять від кінцевого мішечка (залишка целомуз незхруйнованими стінками). В міксоцель целомодукти не відкриваються. В різних группах членистоногих такі видільні органи носять різні традиційні назви: антенальні залози раків, крксальні залози деяких павукоподібних тощо. Видільна система більшості членистоногих представлена *мальпігієвими судинами або трубками*, що є відгалуженнями кишки. З одного кінця мальпігієві судини сліпо замкнені, другим відкриваються у кишку. Розміщені мальпігієві судини на межі середньої та задньої кишок, але у хеліцерових мають ентодермальне, а у більшості неповновусих – ектодепмальне походження. Вважається, що мальпігієві судини виникли внаслідок підсилення видільної функції кишечника і її концентрації на певних ділянках кишки. Поступово поверхня таких ділянок збільшувалася за рахунок утворення сліпих виростів. У механізмі функціонування мальпігієвих судин відсутня ультрафільтрація; виділення здійснюється виключно за рахунок активної секреції. У деяких видів зустрічаються і мальпігієві судини, і целомодукти.
9. В тілі відсутній миготливий епітелій – це пов'язано із значною кутикулізацією. У членистоногих не лише покриви, але й частина кишечника, статевих протоків та інших органів вистелена кутикулою.
10. Травна система складається з трьох відділів: передньої, середньої та задньої кишки. Є залози, що секретують травні ферменти.
11. В кровоносній системі (незамкненій) є центральний пульсуючий орган – *серце* трубчастої будови. Воно розміщене на спинному боці тіла. *Гемолімфа* – рідина подвійної природи – частково відповідає крові бідьшості аннелід, а частково є целомічною рідиною. Гемоцель членистоногих є сіткою заповнених гемолімфою незамкнених порожнин – лакун та синусів, в яких лежать внутрішні органи. Ступінь розвитку кровоносної системи залежить від типу дихальної. Вона добре розвинена у тварин, іякі дихають за допомогою зябер або легень. Газообмін у більшості членистоногих відбувається через систему трахей, тому кровоносна система не використовується для транспорту дихальних газів, а її розвиненість зворотно залежить від ступеня розвитку трахейної системи: якщо вона розвинена слабо (як, наприклад, у багатоніжок), тоді є розвинені кровоносні судини. У комах та дрібних форм інших таксономічних групп є лише серце, а інойді й воно зникає. Назад до серця гемолімфа повертається скрізь парні отвори по боках – *остії*. У видів, в яких гемолімфа виконує

функцію транспорту газів, вона містить дихальні пігменти (зазвичай, *гемоціанін*). У комах гемолімфа, як правило, безбарвна, гемоглобіну не містить і використовується для транспорту поживних речовин та подуктів катаболізму, які потрібно екскретувати. В ній циркулюють безбарвні амебоїдні лейцкоцити.

12. Органи дихання різноманітні. Іноді кінцівки цілком або лише їхня частина перетворюються на *зябри*. Первинні зябра з сучасних форм є у раків та мечохвостів; вони являють собою придатки кінцівок з великою поверхнею та тонкою кутикулою, що сприяє газообміну. Органи повітряного дихання наземних форм – *легені*, що також є видозміненими кінцівками, властиві частині павукоподібних. Вони являють собою парні тонколстінні складчасті мішки на одному або кількох сегментах черевця. У вищих членистоногих – *трахейна система*. Трахеї за походженням ектодермальні та являють собою епітеліально-кутикулярні трубки . Кутикула тоненька, але утворює всередині трахей спіральні потовщення, які пружинять та запобігають спаданню трахей чи звуженню їх просвіту. Трахеї більшості членистоногих відкриваються парними отворами – стигмами в плевральній області коджного сегменту грудей та черевця. Вони галузяться всередині тіла, огортаючи всі органи. Таким чином, трахейна система виконує також транспортну функцію, переносячи кисень, вуглекислоту та пари води. Ця риса істотно відрізняє трахеї від зябер та легень. У личинок деяких комах є вторинні трахейні зябра. Вони не володіють стигмами і газообмін відбувається скрізь тонкі покриви в замкнену трахейну сітку. У суходольних ракоподібних з ряду рівноногих раків – мокриць також є трахеї, але не по боках сегментів, а всередині дихальних ніжок. Вони не галузяться в тілі і не відіграють транспортної ролі (подібні до зябер).
13. Органи чуття надзвичайно різноманітні. Еволюційно їх розвиток був спрямований на розв'язання основної проблеми – сприйняття подразнень через товсту кутикулу. Органи хімічного чуття та деякі чутливі закінчення покривів мають локальні потоншення кутикули. Функцію рецепторів дотику виконують також рухливі волоски склеритів, в основі яких лежать особливі чутливі клітини.Органи зору – окремі прості очка (*омматидії*) або ж складні *фасеткові* (*голохроїчні*) очі, що складаються з багатьох простих. Вважається, що утворення таких очей відбувалося незалежно в різних групах членистоногих. У частини представників типу є також органи слуху – вперше у тваринному світі!
14. Розмноження у членистоногих тільки статеве (виключення складають їздці, у яких зустрічається поліембріонія); зустрічається також партеногенез. Роздільностатеві; гонади – мезодермальні, целомічні, будова їх різноманітна в різних таксономічних группах. Запліднення у більшості внутрішнє. Постембріональний розвиток може бути прямим або з перетворенням (*метаморфозом*). Спостерігається велике різноманіття личинкових форм у різних представників типу. Деяким видам властиве живо народження.

Без урахування переважної більшості викопних форм (окрім трилобітів), тип поділяють на 4 підтипи:

+ 1. Трилобітоподібні – Trilobitomorpha (3 класи)
2. Хеліцерові – Chelicerata
    кл. Мечохвости – Xiphosura (5 видів)
    + кл. Ракоскорпіони, або Гігантські щитні – Euripterida seu Gigantostraca
    кл. Павукоподібні – Arachnida
3. Зябродишні або Ракоподібні – Branchiata seu Crustacea
    кл. Цефалокариди – Cephalocarida
    кл. Зяброногі раки – Branchiopoda
    кл. Реміпедії – Remipedia
    кл. Щелепоногі раки – Maxillopoda
    кл. Черепашкові раки – Ostracoda
    кл. Вищі раки – Malacostraca
4. Трахейні – Tracheata

надклас Багатоніжки – Myriapoda
    кл. Губоногі – Chilopoda
    кл. Двопарноногі – Diplopoda
    кл. Пауроподи – Pauropoda
    кл. Симфіли – Symphyla

надклас Шестиногі – Hexapoda
    кл. Покритощелепні – Enthognatha
    кл. Відкритощелепні або Комахи – Ectognatha seu Insecta)

ПІДТИП ЗЯБРОДИШНІ - *BRANCHIATA*

У примітивних представників різних груп зберігається личинка - ***наупліус***, яка відповідає метатрохофорі. У найпримітивніших видів перед її утворенням ще можна спостерігати регуляцію осей. Часто розвиток дуже змінений, насамперед, коли в яйцях багато жовтка. Найпліус складається з головної лопаті - ***акрона,*** 2-х ларвальних сегментів та анальної лопаті - ***тельсона*** і розвивається шляхом анаморфозу. Характерні органи головної лопаті - очі, придатки (антенули) та непарна верхня губа. На ларвальних сегментах є кінцівки. В багатьох рядах після низки наупліальних стадій є вторинні личинкові стадії. Не подібні ні до наупліуса, ні до дорослих тварин.

Примітивна ознака ракоподібних - наявність кінцівок на усіх сегментах тіла (якщо вони не втрачені вторинно). Істотно, що в них є і антенули (на акроні), і антени (на першому тулубовому сегменті). Акрон + 1-й тулубовий сегмент разом називаються первинною головою - protocephalon. Іноді вони зростаються, утворюючи окрему тагму, рухомо зчленовану з наступною - Gnathocephalon , яка включає три сегмента з кінцівками, перетвореними на щелепи: мандибули, максили 1 та максили 2. Іноді й протоцефалон зростається з гнатоцефалоном, утворюючи єдину голову - cephalon. До неї ззаду може приростати один або два передніх сегменти грудей, кінцівки яких - максилоподи - беруть допоміжну участь у пережовуванні їжі; у цьому випадку утворюється складна голова -syncephalon. Перші 5 пар кінцівок гомологічні в усіх ракоподібних. Максилярна область голови дуже часто утворює щит або двостулкову черепашку у вигляді складки, яка вкриває передню частину тулуба (Notostraca, Leptostraca), весь тулуб (Cladocera) або навіть усе тіло (Conchostraca, Ostracoda).

Найбільш досконалим варіантом голови вважається синцефалон (Amphipoda, Isopoda), який є компактним, високоінтегрованим утвором, часто рухомо з"єднаним з грудьми. Зовні він нагадує голову комах (рис. 12).

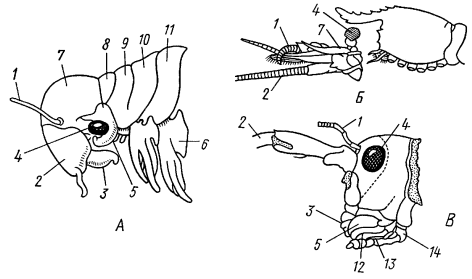


Рис. 12. Розчленування голови ракоподібних. А – жаброніг *Eubranchipus vernalis*, протоцефалон відокремлений; Б – креветка *Spirontocaris polaris*, протоцефалон відпрепарований; В – бокоплав *Orchestoidea californica*, синцефалон (за Догелем):
1 – антенула, 2 – антена, 3 – верхня губа, 4 – складне око, 5 – мандибула, 6 – грудні ноги, 7 – протоцефалон, 8 – 2-й сегмент голови, 9 – 3-й і 4-й сегменти голови, 10 – 1-й грудний сегмент, 11 – 2-й грудний сегмент, 12 – максили I, 13 – максили II, 14 – максилопода першого грудного сегменту

Тулуб ракоподібних складається з двох відділів: грудей (thorax seu paereon) та черевця (abdomen seu pleon). У різних класах, підкласах та рядах кожний з цих відділів побудований неоднаково, містить різну кількість сегментів та негомологічний або не сторого гомологічний відповідному відділу тіла в інших рядах. Наприклад, у Decapoda зливаються гнатоцефалон та торакс, утворюючи єдину тагму - gnathothorax (щелепогруди). В усіх, крім Malacostraca, ракоподібних на черевці відсутні кінцівки. Кінцівки ракоподібних найчастіше бувають двогіллястими.

Особливості розчленування тіла та диференціації кінцівок в окремих групах ракоподібних використовуються як таксономічні ознаки.

АЛГОРИТМ ПРЕПАРУВАННЯ ДЕСЯТИНОГИХ РАКІВ

І. Вивчення зовнішньої морфології.

Зовнішню морфологію річкового рака – *Astacus sp.* вивчають, починаючи з переднього кінця тіла. Тіло вкрите товстою хітинизованою кутикулою, його передній відділ зі спинного боку вкритий ***карапаксом***. Спереду карапакс утворює клиноподібний виріст – ***рострум***, по боках якого містяться фасеткові очі (розглядають під лупою). На карапаксі помітні ***борозни***: поперечна, вигнута дугою – ***потилична*** – розмежовує головні та грудні сегменти; поздовжні, які ідуть від неї назад – ***зяброво-серцеві*** – обмежовують область серця. Між зяброво-серцевими борознами карапакс зростається з стінкою тіла, поза ними – ні, і в цих ділянках між карапаксом та тілом тварини є порожнини, в яких містяться ***зябра*** (їх розглядають, *відхиливши карапакс пінцетом*). ***Черевце (абдомен)*** складається з 6 вільних сегментів та ***тельсона*** у вигляді пластинки. Зі спинного боку можна побачити деякі кінцівки (антенули, антени, переоподи, уроподи).

Вивчення морфології продовжують з черевного боку тварини. Насамперед, користуючись постійними препаратами або таблицею, знаходять межу між ***протоцефалоном*** (головою) та

гнатотораксом (щелепогрудьми): *відсунувши* максилоподи, які лежать спереду від ходильних ніг, *знаходять ротовий отвір і вводять у нього кінчик пінцету*, розсуваючи масивні мандибули. Трохи спереду впоперек тіла буде видно хітиновий рубчик – це і є межа між тагмами. Гнатоторакс злитний, про його сегментацію можна судити лише за метамерією кінцівок.

Біля основи кожної антени є випинання, на якому відкривається протока ***антенальної залози*** (видільний отвір можна знайти, користуючись препарувальною голкою).

Вивчаючи вентрально будову черевця, зазначають ***елементи статевого диморфізму***: абдомен самки ширше, ніж у самця і не вужчий за її карапакс (у самця – завжди вужчий); окрім того, 1-ша пара плеопод самки редукована (часом до повної відсутності), інші 4 пари – однакові за будовою, двогіллясті. У самця 1-ша та 2-га пари плеопод видозмінені у трубчастий копулятивний апарат, 3-5 пари типової будови. Нарешті, статеві отвори самця відкриваються на основному членику останньої пари ходильних ніг, а в самки – на основному членику 3-ї пари переопод (відповідні отвори знаходять, користуючись препарувальною голкою). На останньому членику черевця містяться ***уроподи***, які разом з ***тельсоном*** утворюють ***плавець***. На тельсоні знаходять анальний отвір у вигляді поздовжньої щілини.

ІІ. Тагми тіла та диференціація кінцівок.

Докладно кінцівки рака вивчають, відпрепаровуючи їх пінцетом. Препарування проводити, починаючи з останньої пари кінцівок черевця (уропод) і закінчуючи антенулами. Відпрепарувати сегменти черевця, обережно видаляючи зсередини м”язи. Відділити карапакс, звільнити його від залишків м’яких тканин, помістити всередину шматок вати, сформований у відповідності до форми гнатоцефалона, та залишити до повного висушування. Відпрепаровані кінцівки та частини зовнішнього скелету (сегменти черевця, карапакс тощо) ретельно розправити на пенопластовій ванночці, прикріпити за допомогою ентомологічних голок, а після повного висихання змонтувати у коробці препарат «Розчленування тіла і кінцівки річкового рака». Пронумерувати кінцівки та зробити підписи, зауваживши наступне:

а) придатками ***акрона*** є ***антенули*** (антени І, короткі вусики) – відносно короткі, складаються з 3-х основних члеників та 2-х коротких членистих ниток з густими дрібними волосками (функції дотику, нюху та рівноваги);

б) ***антени*** (антени ІІ, довгі вусики) – придатки 1-го сегмента голови; їх екзоподит має вигляд трикутної лусочки, а ендоподит – у вигляді почленованої нитки (функція дотику):

в) ***мандибули*** (верхні щелепи) – придатки 2-го сегментів тіла (1-го сегменту ***гнатоторакса***); дуже тверді зазубрені пластинки з маленьким тричлениковим щупиком (подрібнення їжі);

г) ***максили І*** та ***ІІ*** (нижні щелепи) – придатки 3-го та 4-го сегментів тіла (2-3 сегментів ***гнатоторакса***); ніжні листкуваті лопатеподібні утвори. Їх протоподити виконують функцію жування. Ендо- та екзоподит другої пари злилися, утворивши лодочку, якою рак вигрібає воду із зябрової порожнини, створюючи струм води.

д) ***максилоподи І-ші, ІІ-гі*** та ***ІІІ-ті*** – придатки 4-6 сегментів ***гнатоторакса***; найбільш розчленовані двогіллясті кінцівки; 2-3-пари несуть зябра і беруть участь у диханні, але головна функція цих кінцівок – утримання їжі та піднесення її до рота. Крім того, рух 1-2 пар ногощелеп викликає струм води через зяброву порожнину. Нарешті, ендоподити 3-ї пари (її найбільші членисті частини) є пристосуванням для очищення антенул та очей від сторонніх часток;

е) ***переоподи*** (ходильні кінцівки, 5 пар) – одногіллясті, розміщені на 7-11 сегментах гнатоцефалона. Три перші пари клешненосні (найбільш розвинені ***клешні 1-ї пари*** – орган захисту та захоплення їжі), дві останні – кігтиконосні. 2-4 пари переопод використовуються для пересування по субстрату. Основи всіх ходильних ніг несуть зябра пірчастої будови (функція дихання);

є) ***плеоподи*** (абдомінальні, або черевні ніжки) – 5 пар невеликих, двогіллястих, вкритих волосками кінцівок, розміщених на 1-5 сегментах ***плеону*** (***абдомену***, черевця); у самок використовуються для виношування яєць. Про особливості будови 1-2 пар йшлося вище;

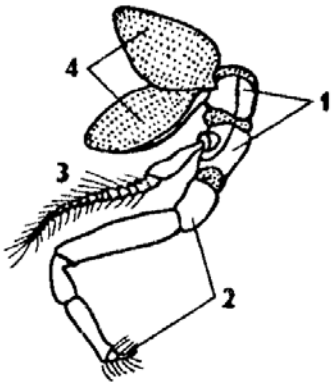
ж) ***уроподи*** – кінцівки останнього (6-го) сегмента черевця; двогіллясті, кожна гілка розширена в пластинку і по краю несе численні волоски (функція плавання).

Тип: Членистоногі (Arthropoda)

Підтип: **Зябродишні *або* Ракоподібні (Brancniata *seu* Crustacea)**

Лабораторна робота 10. Особливості організації нижчих раків

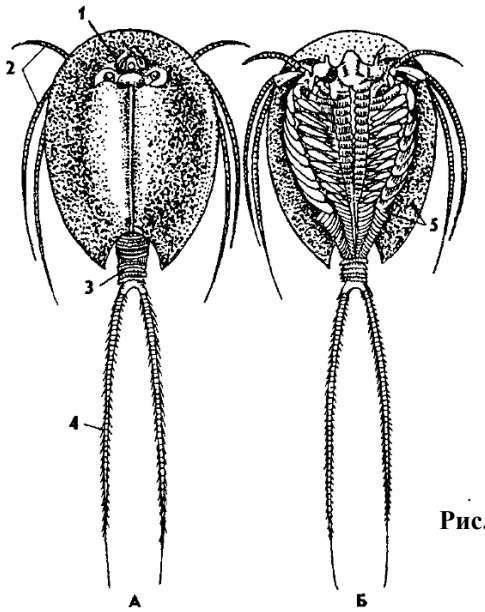
Клас: **Зяброногі ракоподібні (Branchiopoda)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____

Рис. 10.1. Двогілляста кінцівка

Ряд 1: **Щитні (Notostraca)**



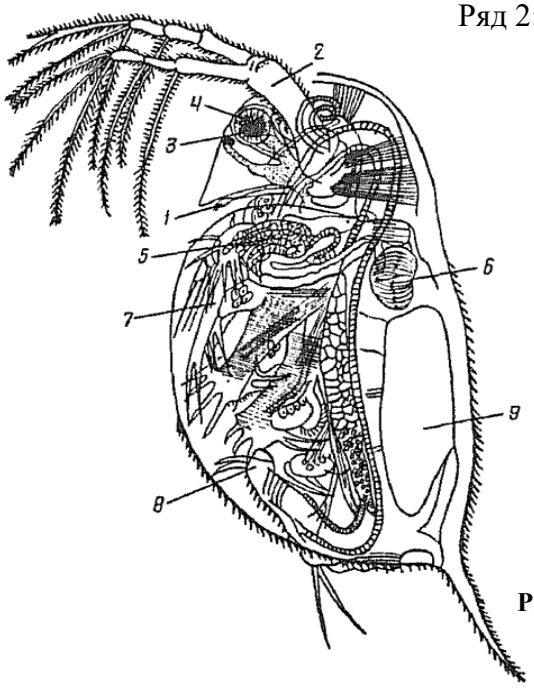
А._____

Б._____

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

Рис. 10.2. Щитень *Triops cancriformis*

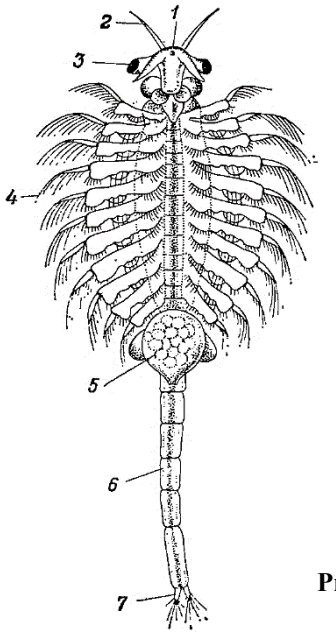
Ряд 2: **Гіллястовусі (Cladocera)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____

Рис. 10.3. Будова дафнії – *Daphnia pulex*

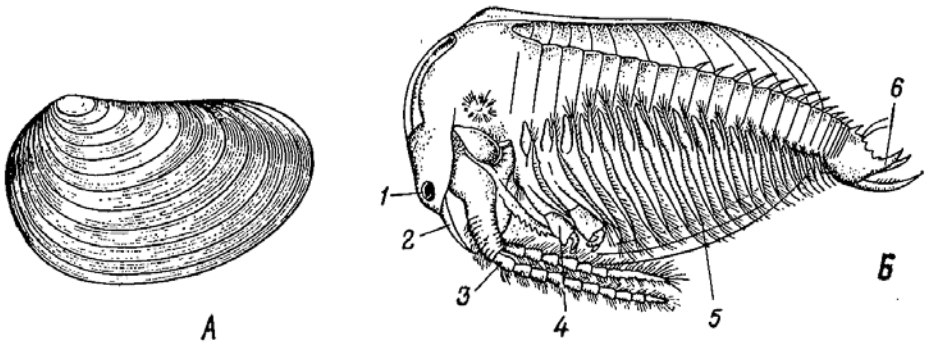
Ряд 3: **Безчерепашкові (Anostraca)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 10.4. Схема будови *Artemia salina*

Ряд 4: **Двостулкові листоногі (Conchostraca)**



А. _____; Б. _____

1._____ 2._____

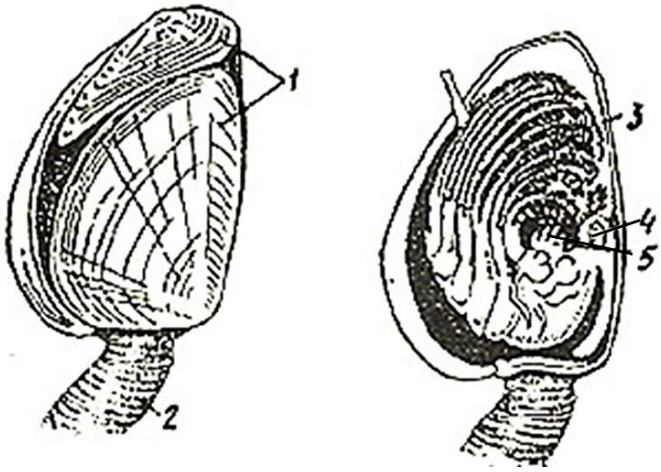
3._____ 4._____

5._____ 6._____

Рис. 10.5. Схема будови самця *Estheria obliqua*

Клас: **Щелепоногі (Maxillopoda)**

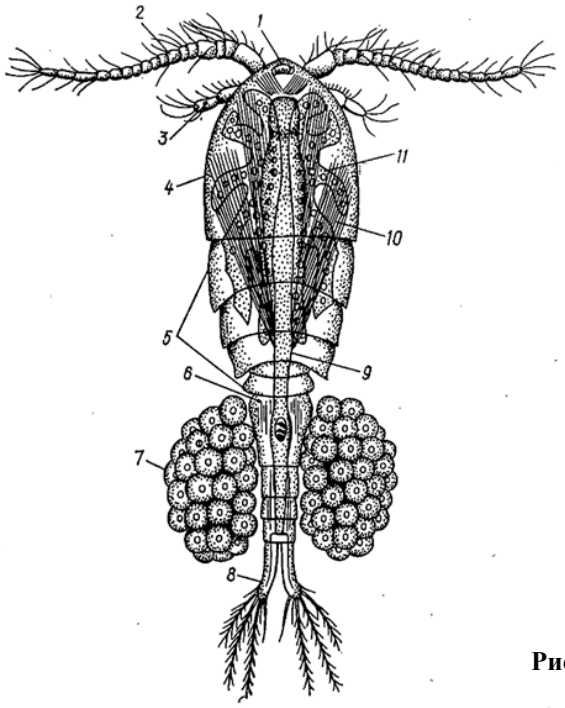
Підклас 1: **Вусоногі (Cirripedia)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

Рис. 10.6. Схема будови *Daphnia pulex*

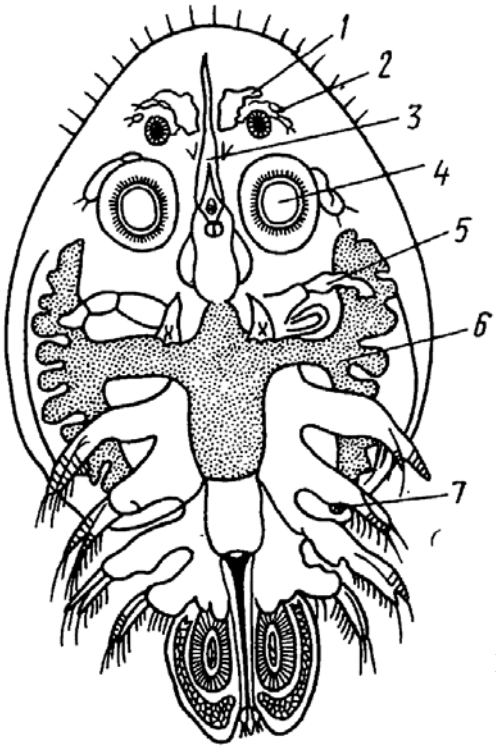
Підклас 2: **Веслоногі (Copepoda)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____

Рис. 10.7. Будова циклопа – *Cyclops* sp.

Підклас 3: **Зяброхвості, або Коропоїди (Branchiura)**

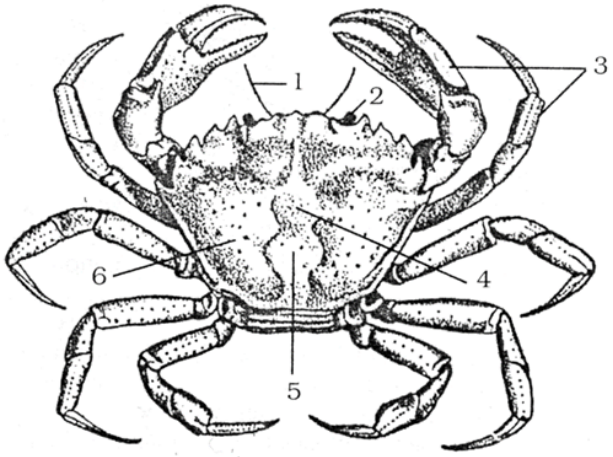


1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 10.8. Коропова воша – *Argulus foliaceus*

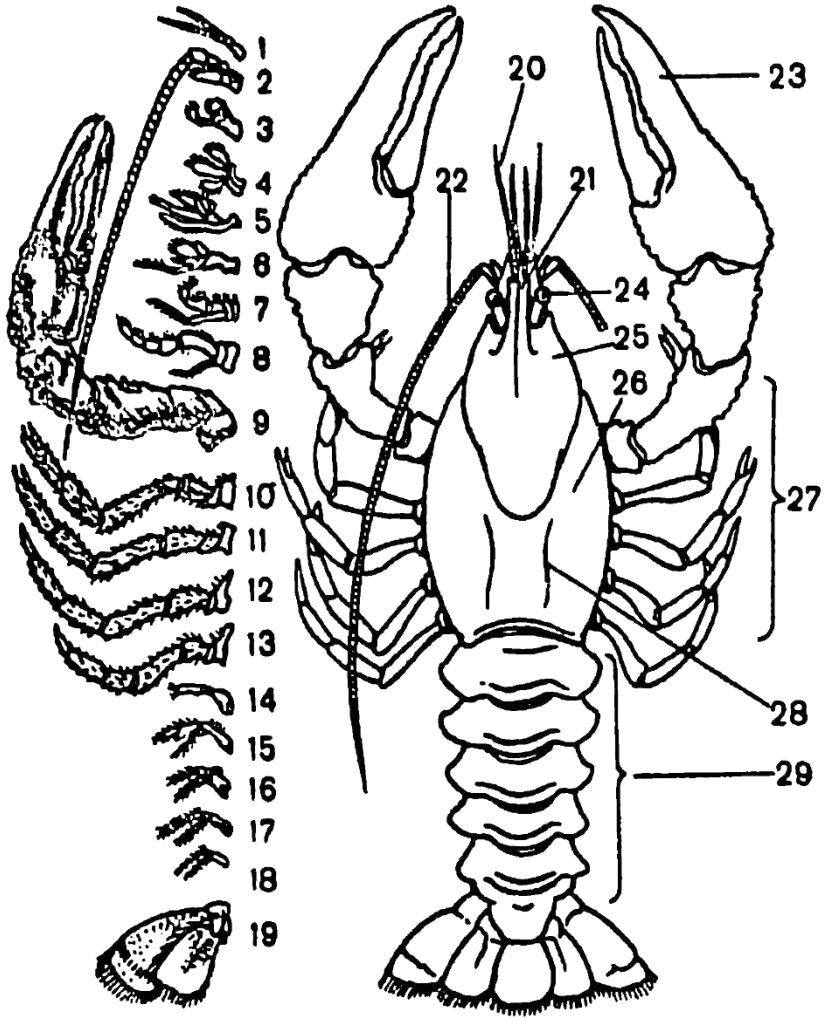
Лабораторна робота 11. Вищі раки (клас Malacostraca)

Ряд 1: **Десятиногі (Decapoda)**



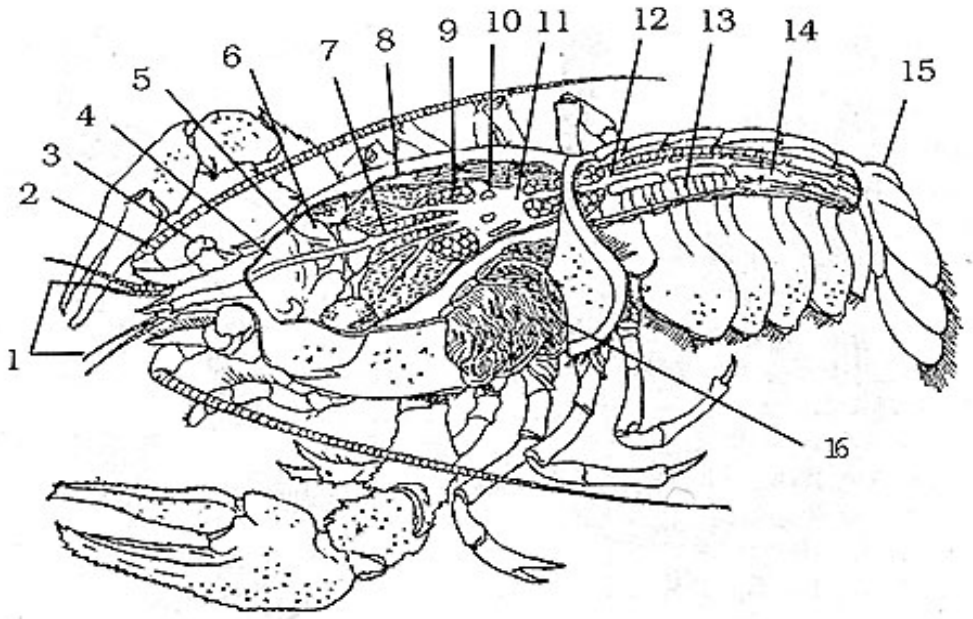
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____

Рис. 11.1. Будова трав'яного краба – ***Carcinus mediterraneus***



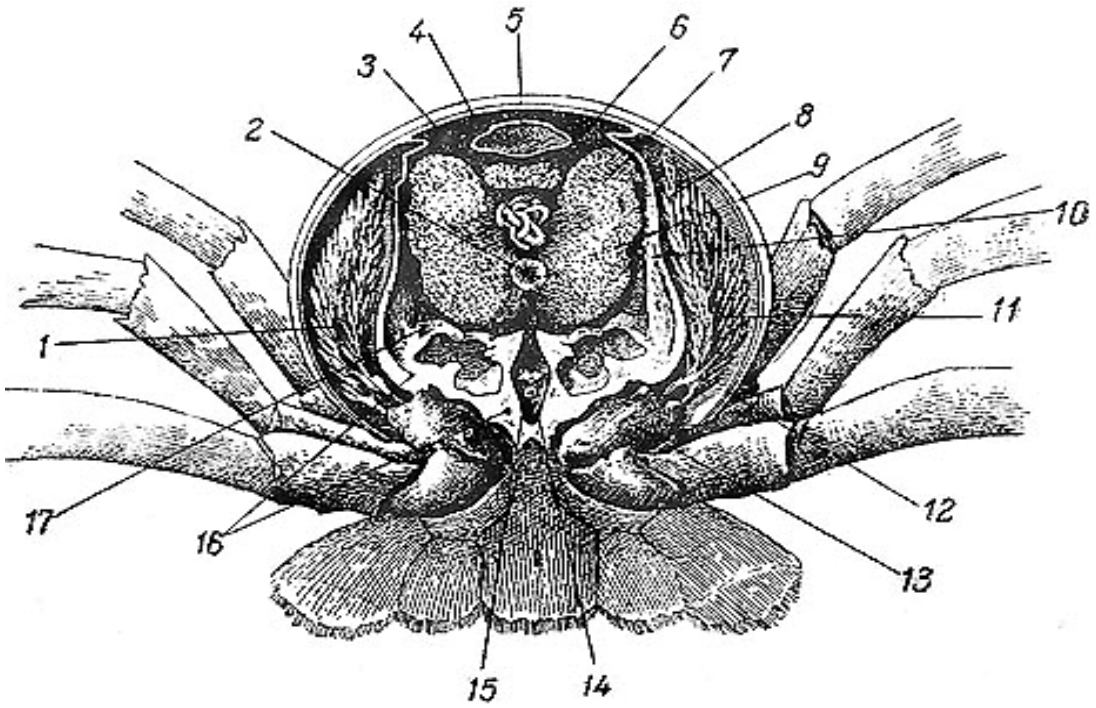
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6.-8. _____
9. _____
10.-13. _____
14.-15. _____
16.-18. _____
19. _____
20. _____
21. _____
22. _____
23. _____
24. _____
25. _____
26. _____
27. _____
28. _____
29. _____

Рис. 11.2. Розчленування річкового рака – ***Astacus astacus***



1._____ 5._____ 9._____ 13._____
2._____ 6._____ 10._____ 14 _____
3._____7._____11._____15._____
4._____ 8._____; 12._____ 16._____.

Рис. 11.3. Внутрішня будова річкового рака – *Astacus* sp.

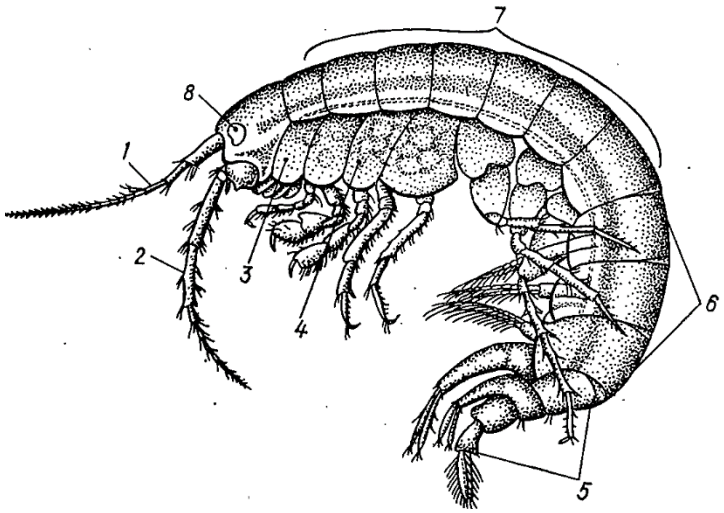


1. _____ 9._____
2. _____ 10._____
3. _____ 11._____
4. _____ 12._____
5. _____ 13._____
6. _____ 14. _____
7. _____ 15. _____
8. _____ 16. _____

17. _____

Рис. 11.4. Поперечний переріз річкового рака – *Astacus astacus*

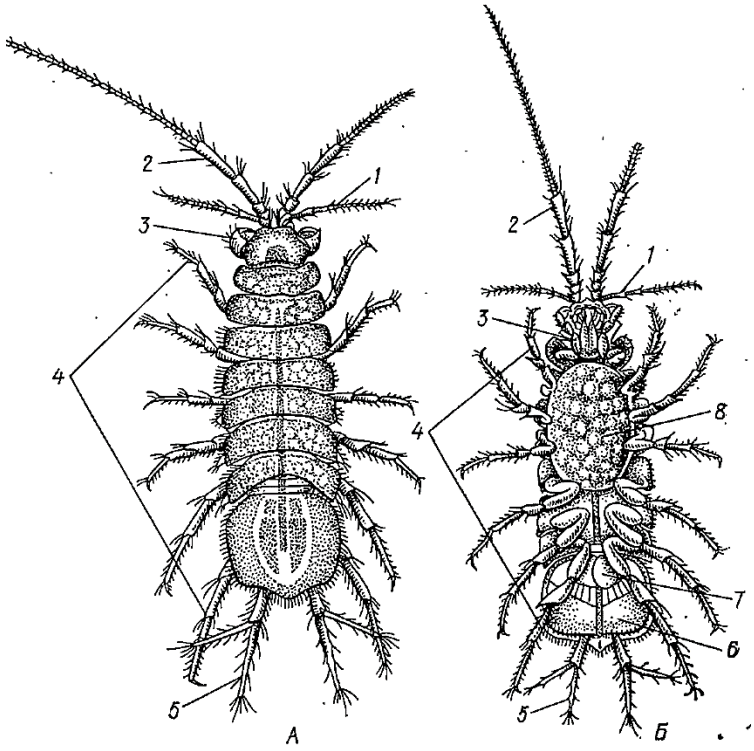
Ряд 2: **Різноногі (Amphipoda)**



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 11.5. Бакоплав-блоха – *Gammarus pulex*: зовнішній вигляд

Ряд 3. **Рівноногі (Isopoda)**



А. *Самець зі спинного боку*

Б. *Самка з черевного боку*

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 11.6. Водяний віслючок (*Asellus aquaticus pulex*)

ПІДТИП ТРАХЕЙНОДИШНІ - *TRACHEATA*

В усіх представників підтипу є 4 ларвальних сегмента, наявні антенули (антени 1) і немає антен (антен 2). Усім притаманна ***головна капсула***, яка складається з акрона (з антенулами) та трьох або чотирьох ларвальних сегментів. Постларвальні сегменти можуть бути гомономними або об'єднаними в які-небудь тагми. Дихання трахейне; кінцівки одногіллясті.

У нижчих форм дефінітивне тіло ще утворюється у вегетативній півкулі зародка (гіпосфері) і його вісь перпендикулярна до осі яйця. У високоорганізованих представників підтипу відбувається повертання зародкової смужки і у вищих форм її вісь паралельна до осі яйця.

КЛАС ПАУРОПОДИ - PAUROPODA

Характерний розмір тварин – міліметровий. Голова складається з акрону + 3 ларвальних сегменти. Четвертий сегмент ("шийний") – вільний і придатків не несе (тобто, немає максил 2). Постларвальних сегментів - 10. Максили 1 злиті і утворюють gnathochilarium (гнатохілярій).

Молодь вилуплюється з яєць з шістьма ногами (3 пари), розміщеними на трьох перших постларвальних сегментах (як у комах). Є анаморфоз. Половина тергітів на тулубі редукована, внаслідок чого кожний тергіт вкриває спинний бік одразу двох сегментів.

КЛАС ДВОПАРНОНОГІ або КІВСЯКИ - DIPLOPODA

Характерні розміри – сантиметрові. Голова складається з акрона + 3 ларвальних сегмента. Максили 1 відсутні, а максили 2 утворюють гнатохілярій.

Тулубові сегменти (за винятком трьох перших) злилися попарно, тому під кожним тергітом міститься 2 пари ніг, у кожному сегменті - 2 ганглія черевного нервового ланцюжка та 2 пари остій. Стерніти редуковані і плевральна частина скелету з основами ніг зміщена майже на осьову лінію вентральної частини тіла. Личинки шестиногі, розвиток – з анаморфозом.

КЛАС ГУБОНОГІ - CHILOPODA

Характерний розмір – сантиметровий. Голова складається з акрона + 4 ларвальних сегмента. Є мандибули, максили 1 та максили 2, причому ендити правої та лівої максил зливаються, утворюючи специфічну будову.

Перша пара постларвальних кінцівок не використовується для ходіння, а перетворена на отруйні максилоподи. Загальна кількість кінцівок часом дорівнює 19 парам (як у примітивних Malacostraca та Chelicerata), а часом сягає понад 100 пар. Кількість тулубових сегментів - від 15 до 180, при чому вони не завжди однакові за розмірами. У деяких рядах (Кістянкоподібні, Скутигероподібні) чергуються великі та малі тергіти, при чому посередині тіла розміщені 2 великих. У частини губоногих є анаморфоз. Його особливість полягає у тому, що зона росту розміщена не на краю анальної лопаті, а перед третім з кінця сегментом тіла. Відокремлені у такий спосіб задні сегменти менші за розмірами і є статевими.

У Сколопендроподібних остання пара ніг гачкоподібно зігнута, дуже потовщена і часто несе шипоподібні відростки. Це – органи нападу, захисту та утримання на субстраті.

КЛАС СИМФІЛИ - SYMPHYLA

Характерний розмір – міліметровий. Голова складається з акрона + ларвальних сегмента. Кінцівки закладаються на усіх сегментах, але зачатки антен з часом зникають. Максили 2 зливаються, утворюючи нижню губу – labium, як у комах. Є анаморфоз. Зона росту зміщена вперед – на передній край другого ззаду сегмента. У личинок – 9 тулубових сегментів, у дорослих тварин - 14, як у комах. Перший з них буває недорозвиненим. У частині сегментів відбувається подвоєння тергітів. Представники цього класу найближчі до комах з усіх "багатоніжок".

КЛАС ВІДКРИТОЩЕЛЕПНІ або КОМАХИ - ECTOGNATHA seu INSECTA

Справжні наземні безхребетні з характерними сантиметровими чи міліметровими розмірами. Тіло чітко розділене на три відділи: голову, груди та черевце.

Голова утворена акроном та чотирма ларвальними сегментами. На ній розміщені пара членистих вусиків або сяжок (антени 1), ротові органи, фасеткові та прості очі. Деякі вчені вважають, що акрон комах – складна структура, утворена з власне акрона та двох сегментів – антенального й губного (у цьому випадку йдеться про 6 ларвальних сегментів). Форма вусиків є важливою таксономічною ознакою. Вони бувають: нитко-, щетинко-, булаво-, веретеноподібні, пластинчасті, колінчасті, пірчасті і т.д.

Ротові органи складаються з ***верхньої губи*** у вигляді непарної складки покривів, яка є єдиною частиною ротового апарата, що не походить від кінцівок. Верхня губа прикриває пару ***верхніх щелеп*** – мандибул (кінцівки другого головного сегмента). Максили 1 – придатки третього сегмента – утворюють

нижню щелепу (labrum); максили 2 – кінцівки четвертого сегмента – зливаються, утворюючи ***нижню губу (labium***). До складу ротового апарату функціонально може належати також ***гіпофаринкс,*** або "язичок" – непарний виріст глотки. Перший сегмент голови – *інтеркалярний*, або вставочний – слаборозвинений і кінцівок не несе.

Ротові апарати неоднакові у різних комах; їх зміни в еволюції відбувалися у зв"язку з пристосуванням до певного способу живлення. Виділяють наступні основні типи ротових апаратів:

- ***гризучий*** – типової (описаної вище) будови, пристосований до живлення твердою їжею (твердими органічними залишками, частинами живих рослин, іншими комахами тощо). До його складу входять мандибули жувального типу з зубцями на внутрішній поверхні; максили, що складаються з двох базальних члеників (кардо), стволика (стипеса), щелепних щупиків та двох жувальних лопатей (зовнішньої та внутрішньої) та лабіум, який складається зі зрослої другої пари максил. Базальна пластинка нижньої губи - підпідборіддя - гомологічна до кардо максил, а причленоване до підпідборіддя підборіддя відповідає їх стипесу. Нижньогубні щупики відповідають нижньощелепним, а дві пари язичків - жувальним лопатям максил. Вважається найпримітивнішим, еволюційно першим. Притаманний тарганам, твердокрилим, прямокрилим, личинкам лускокрилих тощо. Від гризучого ротового апарату з найбільш повним складом ротових частин прослідковуються морфологічні переходи до усіх інших спеціалізованих типів, пов"язані з переходом до живлення рідкою їжею;

- ***гризучо-лижучий, або хлебтальний*** – найменш змінений і притаманний комахам, які живляться рідкою їжею (нектаром квітів), але в життєдіяльності пов"язані з необхідністю пережовувати тверді речовини. Функцію висмоктування нектару виконує довгий хобіток, утворений витягнутими максилами та нижньою губою. Жувальні лопаті максил перетворені на витягнуті, загострені до верхівки лопаточки, а нижньощелепні щупики редуковані. Основну функцію злизування нектара виконує довгий язичок, утворений внутрішніми парними язичками нижньої губи. Нижньогубні щупики довгі, прилягають до язичка. Хобіток функціонує за типом капілярної системи. Верхні щелепи – гризучого типу; ними тварини пережовують пилок та віск. Такий ротовий апарат притаманний бджолиним (Apidae);

- ***колючо-смоктальний, або колючо-сисний*** – притаманний комахам, що живляться рідкою їжею, захованою під тверду оболонку; містить усі елементи типового ротового апарату;

- ***смоктальний, або сисний*** – притаманний метеликам, які висмоктують нектар з квітів з глибокими нектарниками. Один з найбільш спеціалізованих. Від усіх ротових частин залишилися лише нижні щелепи, які утворюють довгий хобіток, спіральн закручений у стані спокою. Мандибули редуковані, а нижня губа з опущеними донизу щупиками перетворилася на орган нюху;

- ***лижучий*** – притаманний частині мух, які живляться рідкою їжею, розміщеною безпосередньо на поверхні; один з найспеціалізованіших. Основний елемент – хоботок, утворений нижньою губою з фільтруючими лопатями на кінці, яким комахи злизують рідину або відфільтровують її з суміші з твердими частками. На хобітку є жолобок, прикритий верхньою губою. У жолобку міститься язичок – гіпофарингс, який сприяє смоктанню. Решта ротових придатків рудиментарні. У хижих та кровосисних мух окрім лижучої губи є також ріжучі щелепи.

Груди складаються з трьох сегментів: передньо-, середньо- та задньогрудей. Це – локомоторний відділ, до кожного з сегментів якого причленовується по парі ніг, а у крилатих комах на 2-му та 3-му сегментах є крила. Кожний грудний сегмент складається із склеритів та ділянок мембран, які чергуються, забезпечуючи міцність та рухливість. Хітинові покриви грудей утворюють внутрішні вп"ячування – *ендоскелет*, до якого прикріплюються м"язи ніг та крил.

Кінцівки комах складаються з 5-ти відділів: базального членика – тазика (соха), вороті (trochanter), стегна (femur), гомілки (tibia) та 3-5-ти членикової лапки (tarsus), на останньому з члеників якої є 1 або 2 кігтика. Нога комах – найдосконаліша з усіх членистоногих. Причленування кінцівок зміщене на вентральний бік, що забезпечує піднімання тіла над субстратом. Багаточленистість кінцівок та наявність 4-5-ти суглобів забезпечують ефективний рух по складному мікрорельєфу. Велика перевага – багаточленикова лапка, яка функціонально відповідає стопі хребетних. Опушеність нижнього боку лапки та наявність удеяких видів присосків під кігтиками забезпечують переміщення комах по вертикальних субстратах, а також униз спиною та догори ногами. У межах класу спостерігається поступовий перехід від примітивних кінцівок, які ледь піднімають тіло над субстратом, до високоспеціалізованих.

В залежності від способу життя та виконуваної функції розрізняють окремі типи кінцівок, кожний з яких характеризується специфікою морфологічних особливостей. Вихідний з них ***– ходильні та бігальні*** – мають типову будову. Властиві жукам, тарганам, бабкам, метеликам. Від таких кінцівок походять усі більш спеціалізовані. ***Стрибальні*** - великих розмірів, з видовженими стегном та гомілкою.

Їх головна функція - відштовхування від субстрата під час стрибка. Класичні приклади – третя пара ніг коників, кобилок, дибок тощо. ***Плавальні*** – мають сплющені членики та розвинені щетинки, набувають форми весла (3-тя пара ніг жуків-плавунців). ***Хапальні*** – мають збільшені стегно та гомілку із зазубреним краєм. Їх основна функція - захоплення та утримання жертви (1-ша пара ніг богомола). ***Копальні (риючі)*** – характеризуються значним розвитком лопатоподібно сплющених лапки та гомілки (1-ша пара ніг вовчка). ***Присмоктувальна*** - володіє присоском на гомілці (на 1-й парі ніг у самців жука-плавунця) або лапці (у мух). ***Причеплювальна*** – зі специфічною будовою лапки (у вошей). ***Кошиконосна*** - з розширеною гомілкою з "щіточками" та "кошиками" для збирання та переносу пилку.

Крила - характерне пристосування до польоту в комах. Зазвичай їх є 2 пари – на середньо- та задньогрудях. Це – складки стінки тіла, які складаються з двох шарів шкіри, вкритих кутикулою, та вузької порожнини між ними. У товщі крила проходять канали з трахеями, нервами та лакунами міксоцеля. Вони утворюють жилки, які виконують функції опорної конструкції. Розрізняють поздовжні та поперечні жилки, які відмежовують ділянки крила, що називаються комірками. Будова та жилкування крил – важлива таксономічна ознака. В деяких рядах передня пара крил перетворюється на тверді пластинки - ***елітри (надкрила)***, які прикривають у спокої задні функціонуючі крила. Комах, які літають на задніх крилах, називають "задньомоторними". Двокрилі належать до "передньомоторних" - вони літають на передній парі крил, а задня – редукована і перетворена на ***дзюрчальця (дзижчальця).*** У вищих комах з рядів перетинчастокрилих та лускокрилих передні та задні крила скріплюються між собою, утворюючи пару функціональних крил.

За способом прикріплення крил до тіла та типом руху розрізняють *давньокрилих та новокрилих* комах. У перших крила рухаються лише у вертикальній площині (вгору-униз). У другої групи крила обертаються навколо осі, описуючи фігуру, що нагадує цифру 8.

На **черевці,** яке складається з 6-12 сегментів, у дорослих комах кінцівок немає, але в деяких груп є їх рудименти, які виконують інші функції. У Thysanura на усіх сегментах є придатки - грифельки, на яких черевце тягнеться по субстрату. Одна пара задніх грифельків є в тарганів. Членисті придатки заднього сегмента – церки, яйцеклади самок багатьох комах, жало на кінці черевця, на якому відкривається протока отруйної залози – також похідні кінцівок.

Диференціація та спеціалізація сегментів позначилася на будові ***м"язової системи.*** Кількість окремих м"язових пучків сягає 1,5 - 2 тисяч. Проміжки між внутрішніми органами заповнені ***жировим тілом***, яке є запасом поживних речовин (жиру, глікогену), а також депо продуктів метаболізму (зокрема, сечової кислоти).У деяких комах в жировому тілі міститься білок *люциферин* та фермент *люцифераза*, яка каталізує приєднання кисню до названого білка, що викликає світіння тварини.

Нервова система набула значно вищого рівня розвитку та спеціалізації, ніж у інших членистоногих. ЦНС включає парний надглотковий ганглій (*церебрум*, "головний мозок"), який поділяється на *прото-, дейто- та тритоцеребрум*, підглотковий ганглій та ганглії черевного нервового ланцюжка. Від них відходять нерви до різних органів.Протоцеребрум іннервує акрон та розміщені на ньому очі, дейтоцеребрум – антени, тритоцеребрум – верхню губу. На протоцеребрумі розвинені *грибовідні тіла* – важливі асоціативні центри мозку, до яких підходіть нерви від органів зору. Розвиток церебрума і, зокрема, грибовидних тіл, корелює зі складністю поведінки комах. Навкологлоткові коннективи зв'язують мозок з рідглотковим гангліем, який складається зі злитих трьох пар ганглії та іннервує ротовий апарат і передній відділ кишечника. Черевний нервовий ланцюжок іннервує груди та черевце. Максимально до його складу входить 11-13 пар гангліїв: 3 – торакальних та 8-10 – абдоменальних. У межах класу спостерігається тенденція до олігомеризації гангліїв черевного нервового ланцюжка пов'язаної з концентрацією та централізацією його елементів.Поряд з нервовою системою, регулюючу та координуючу функції виконують також ***залози внутрішньої секреції (ендокринна система).*** У комахвиділено 4 види таких залоз: ***нейросекреторні клітини протоцеребрума*** виділяють *мозковий гормон*, який контролює та активізує діяльність ***передньогрудних залоз***. Коли його виділення припиняється, у личинок та лялечок гальмується ріст і розвиток, виникає *діапауза*. ***Прилеглі або додаткові тіла*** у вигляді пари заокруглених утворів розміщені над передньою кишкою, позаду мозку. Вони виділяють *ювенільний гормон, або неотенін*, який сприяє розвитку личинкових органів та запобігає метаморфозу. У зв'язку з відставанням росту цих залоз від росту тіла личинки дія неотеніну поступово слабшає та припиняється після останнього линяння комахи, оскільки його концентрація в гемолімфі різко зменшується. При цьому в комах з неповним метаморфозом розвивається доросла форма, а у тварин з повним перетворенням – формується лялечка. ***Кардіальні тіла*** подібні за формою та розміщенням до прилеглих (прилягають до них спереду), зв'язані з мозком. Їх роль в організмі вивчена найгірше. Вважається, що вони регулюють діяльність передньогрудних залоз та обмінні процеси в організмі. ***Передньогрудні залози***, розміщені на черевному боці передньогрудей,

виділяють у гемолімфу *гормон линяння, або екдизон*. Він припиняє діапаузу, викликає в личинок линяння та, відповідно, регулює розвиток личинок.

Скоординована діяльність ендокринних залоз та нервової системи забезпечує *нейрогуморальну регуляцію* життєдіяльності комах. Ця система регуляції істотно залежить від факторів довкілля, зокрема, від періодичних явищ у природі. Так, короткий світловий день пригнічує нейросекрецію, що призводить до гальмування діяльності прилеглих тіл та передньогрудних залоз і спричиняє зупинку розвитку та перехід до стану діапаузи перед зимівлею. Тривалий світловий день, навпаки, активізує секрецію екдизона та неотеніна і цим спричиняє акивний весняний ріст личинок.

Органи чуття комах дуже складні та різноманітні й поділяються на механо-, хемо-, термо- та гігро- і фоторецептори. Елементарним елементом усіх органів чуття комах є сенсила, яка має чутливий периферійний відросток та центральний відросток, який веде до нервової системи. На кінці чутливого відростка є видозмінений джгутик без центральних фібрил, вміщений у кутикулярну трубочку. Сенсили комах різноманітні за будовою у зв'язку з спеціалізацією до виконання певних функцій.

Фоторецепцію забезпечують фасеткові очі та 2-3 простих очка. Фасеткові очі містяться по боках голови і складаються з окремих *омматидіїв*, кількість яких може сягати кількох тисяч (до 28000 у бабок). Кожний омматидій має *оптичний та чутливий відділи*. Оптичний складається з хітинової прозорої фасетки шестигранної форми та розміщеного під нею криштального конуса, утвореного чотирма видовженими прозорими клітинами. По периферії конус оточений пігментними клітинами. Чутлива частина складається з 4-12 зорових ретинальних клітин, розміщених радіально. У центрі торкання усіх ретинальних клітин утворюєтья зоровий стрижень - *рабдом*. Центральні відростки зорових клітин переходять у зоровий нерв. Ретинальні клітини також оточені пігментними. Отже, кожний омматидій вміщений у двоярусний пігментний бокал, який ізолює його від сусідніх омматидіїв. У комах з денним зором пігментні клітини перенасичені пігментом і надійно ізолюють сусідні очки, а у комах з присмерковим зором пігмента менше і його зерна можуть переміщуватися та концентруватися у верхній частині, що сприяє проникненню променів світла до сусідніх омматидіїв; при цьому спостерігається зрушення ефекта мозаїчності зору. Денний зір комах називають *аппозиційним*, присмерковий - *суперпозиційним*.

Прості очки є не в усіх комах, зазвичай розміщені на тім'ї та відмінні за будовою від омматидіїв: під однією великою лінзою ока містяться численні групи ретинальних клітин з рабдомами. У простих очок немає криштального конуса; вони іннервуються не від грибоподібних тіл, а від переднього відділа протоцеребрума. У личинок комах по боках голови міститься від 1 до 6 простих очок - *стемм*. Прості очки доповнюють основну зорову функцію фасеткових очей, розрізняючи лише ступінь освітленості.

У багатьох комах зір кольоровий: вони сприймають жовто-зелені, сині, фіолетові та ультрафіолетові промені. Чіткість зору зберігається до відстані 10 см, рух комахи бачать за 1,5 - 2 метри.

Механорецептори сприймають механічні подразнення. До цієї групи належать органи дотику, слуху та сейсмічного чуття з контактним або дистпнційним сприйняттям.

Органи дотику – сенсили з контактним сприйняттям, розміщені біля основи тоненьких рухливих волосків, які густо вкривають членики антен. Найпростіша дотикова сенсила складається з однієї клітини з центральним та периферичним відростками. Кінець джгутика периферичного відростка підходить до основи чутливого волоска і передає усі дотикові подразнення на чутливу клітину.

У багатьох комах розвинені ***органи слуху та сейсмічного чуття***, які володіють дистанційним сприйняттям різного роду коливань середовища. Спеціалізовані сенсили цих органів називають *сколпофорами*. У них периферійний відросток чутливої клітини з джгутиком, вміщеним до кутикулярної трубочки, оточений обкладочними клітинами з фібрилярним чохлом - *сколопоїдним тільцем*. Чутливий джгутик зверху прикритий шапкоподібною клітиною, за рахунок якої утворюється кутикулярна трубочка навколо дистального кінця джгутика. Сколпофори входять до складу ***хордотональних*** (сприймають механічне гапруження, внутрішній тиск, механічні вібрації; сприяють регуляції розміщення тіла у просторі, насамперед, при польоті) та ***тимпанальних органів***, або власне органів слуху, розвинених найкраще у комах, в яких є звукові органи. Вони можуть міститися накінцівках (у коників), на черевці (у саранових), по боках грудей (у саранових) тощо. Деякі комахи здатні до відтворення звуків за допомогою крил (коники), тертя стегна задніх ніг об верхні крила (саранові), вібрації мембрани тимпанальних органів (співочі цикади).

Хеморецептори комах **– *нюхові та смакові сенсили*** – сприймають хімічні подразнення контактно або ж дистанційно. Нюх – дистантна хеморецепція. Кутикулярні утвори нюхових сенсил - щетинки, конуси, пластинки – розміщені переважно на вусиках та щупиках. У мух їх - до 2-4-тисяч, у бджіл - до 10000. Хеморецепція є своєрідною "мовою" комах, сприймаючи *феромони* (тривоги, оборони, слідові та ін.), які виділяють інші особини. Статеві феромони - *атрактанти* – допомагають у пошуках

статевого партнера (метелики відчувають запах атрактантів самки за 10 км). Смакові сенсили є контактними хеморецепторами з кутикулярними придатками, пронизаними порами. На відміну від нюхових, вони містять більшу кількість чутливих клітин з диференціацією сприйняття смаку (гіркий, солодкий, кислий). При цьому смакосприйняття комах не ідентичне людському. Ці сенсили містяться на ротових органах та лапках передніх ніг.

Термо- та гігрорецептори сприймають сприймають режим вологості та температури, діючи контактно та дистантно. Сенсили з такою спеціалізацією у вигляді кутикулярних горбків та ямочок містяться, переважно, на антенах та щупиках.

Розмноження завжди статеве; часто є партеногенез. Роздільностатеві, у багатьох є статевий диморфізм. Запліджения внутрішнє, рідше - зовнішньо-внутрішнє. У самок часом є сім"яприймачі, де сперма зберігається 4-5 років. Форма, розміри та кількість яєць – різноманітні: сарана відкладає 500-900 яєць, бджолина матка – 1,5 млн, цариця термітів – до кількох мільйонів за рік. Яйця вкриті шкаралупою, клейдоїчні.

Розвиток прямий або ж з перетворенням (метаморфозом). Ембріональний розвиток комах має свої особливості. Яйцеклітини багаті на жовток, який займає усю центральну частину яйця (центролецитальні яйця). Тому дробіння часткове, поверхневе, внаслідок нього утворюється поверхневий шар однакових клітин - *бластодерма,* яка покриває центральну масу жовтка. На майбутньому вентральному боці зародка клітини бластодерми починають інтенсивніше ділитися, бластодерма потовщується - утворюється *зародкова смужка*, за рахунок якої потім утворюється більша частина зародка. У зародковій смужці відбувається гаструляція (інвагінацією або епіболією), причому спочатку утворюються лише екто- та мезодерма. Ентодерма у різних комах може утворюваися двома шляхами: або за рахунок ядер, що залишилися у товщі жовтка й мігрували до зародкової смужки, або з невеликих зачатків на дні передньої та задньої кишок, які розростаються назустріч один одному, доки не утвориться суцільна трубка - кишечник. Водночас із диференціацією зародкових листків над зародком виникають 2 оболонки - зовнішня (сероза) та внутрішня (амніон). Паралельно з розростанням зародка в оболонках починається його сегментація. На головному кінці з"являються зачатки очей, відокремлюються сегменти голови, грудей та черевця, зачатки кінцівок, в тому числі й на черевці, де вони пізніше зникають. Мезодерма сегментується з утворенням кількох целомічних мішків, які потім розпадаються. Коли жовток вичерпується, сформований зародок прогризає чи прориває зародкові оболонки і виходить назовні. Починається постембріональний розвиток. При *прямому* розвитку (без личинкової стадії) з яйця виходить повносегментна тварина з нерозвиненою статевою системою (примітивні первиннобезкрилі). Постембріональний розвиток відкритощелепних відбувається з метаморфозом і має епіморфний характер (тобто, з яйця виходить личинка з усіма сегментами, яка більш або менш істотно відрізняється від імаго). При *неповному метаморфоз або геміметаболії* комаха проходить 3 стадії розвитку: яйце, личинка, імаго. Личинка, яка вилуплюється з яйця, подібна до дорослої форми, але менша, з недорозвиненими крилами та статевими органами; стадія лялечки відсутня (прямокрилі, клопи, таргани, богомоли тощо). При *повному метаморфозі або голометаболії* комахи проходять 4 стадії розвитку: яйце, личинка, лялечка, імаго. Личинка не подібна до дорослої особини; на стадії лялечки відбувається *гістоліз* – розпад внутрішніх органів личинки та *гістогенез* – утворення імагінальних органів (жуки, цикади, перетинчастокрилі, двокрилі, лускокрилі). Органи дорослої комахи формуються з *імагінальних дисків* – особливих зачатків (невеликих скупчень недиференційованих клітин), розміщених у певних місцях тіла личинки. Імаго у комах не линяють і не ростуть!

У комах є 3 типа лялечок: **вільні, покриті та приховані або бочкоподібні**. У *вільних* (жуки, комарі) зачатки крил та кінцівок дорослої комахи добре помітні та вільно видаються над поверхнею тіла. Деякі з них рухливі. У *покритих* лялечок зачатки крил та кінцівок щільно притиснуті й ніби приліплені до тулуба та помітні лише у вигляді неясних контурів (метелики). Рухи їх обмежуються вигинанням черевця. *Бочкоподібні* лялечки (у деяких мух) відрізняються повною нерухомістю. Схожі на барильця внаслідок того, що тіло залишається вкритим шкіркою від останнього личинкового линяння, яка відстала, але не скинута комахою.

Основні таксономічні ознаки при виділенні рядів - характер метаморфозу, будова ротових органів та крил.

ПІДТИП ХЕЛІЦЕРОВИХ - CHELICERATA

Виникли від трилобітів і в ранньому палеозої населяли моря, дихаючи зябрами. У девоні вийшли на суходіл.

Тіло хеліцерових чітко поділене на дві тагми: ***просому*** та ***опістосому***. Просома складається з акрона та шести сегментів, які несуть 6 пар кінцівок. Антенул (антен 1) немає. Передні придатки тіла -

кінцівки першого тулубового сегмента (антени 2) у цій групі називають ***хеліцерами або щупальцежувальцями*** з клешнями або гачками, які використовуються для захоплення їжі. Друга пара кінцівок – ***педипальпи, або ногощупальця*** - гомологи мандибул**.**. Кожне з них складається з основного членика – ***кокси*** з жувальним відростком - ***коксоендитом*** та членистого щупальця, яке іноді також закінчується клешнею і використовується для захоплення їжі, дотику, переміщення. Наступні чотири пари кінцівок – ***ходильні ноги***; використовуються для переміщення; іноді перша пара їх змінена і використовується для дотику. У кліщів третя й четверта пари ходильних ніг можуть редукуватися.

Опістосома поділена на дві частини: широку ***мезосому*** та вузьку ***метасому***. Мезосома несе зяброві ніжки, перетворені в наземних форм на органи повітряного дихання; метасома кінцівок не несе. У багатьох представників підтипу метасома редукується і може бути повністю відсутньою (павуки, кліщі) іноді частково зливається з тельсоно, утворюючи довгу хвостову голку.

Просома та метасома з"єднуються за допомогою *передстатевого* (сьомого) сегмента, позбавленого кінцівок і, зазвичай, редукованого. З"єднання може відбуватися по усій ширині сегментів або ж за допомогою вузького *стебельця*. Перший сегмент мезосоми (восьмий у загальному рахунку) - *статевий*, в ньому розміщений статевий отвір, а його кінцівки перетворені на ***статеві кришечки.***

Нервова система у вигляді черевного нервового ланцюжка. У процесі еволюції у межах підтипу відбувалася централізація нервові системи шляхом злиття гангліїв: у сучасних мечохвостів гангліїпросоми злиті в єдину нервову масу; у скорпіонів гангліїпросоми злиті також з чотирма гангліями мезосоми; в усіх інших представників хеліцерових усі гангліїзлиті в єдиний "мозок".

Хеліцерові - дуже природна група і її система відображає швидше еволюційні рівні, досягнуті в межах підтипу: водні зябродишні форми - наземні легеневі форми - наземні трахейнодишні форми.

КЛАС ПАВУКОПОДІБНІ - ARACHNOIDEA

Типово наземні форми, пристосовані до життя у наземно-повітряному середовищі; види, що мешкають у воді - вторинноводні. Характерні розміри - від 0,1 мм до 10-15 см. Тіло сегментоване, але що більш високоорганізована група, то менш виражені межі між окремими сегментами. Взагалі для павукоподібних характерна еволюційна тенденція до злиття окремих сегментів та утворення більш або менш цілісних, монолітних відділів тіла. Окрім цього, у зв"язку з наземним способом життя відбулася редукція частини кінцівок, насамперед у черевному відділі. Будова тіла відповідає загальному плану організації членистоногих, але поділ тіла на три добре відокремлених відділа, який існував у ракоскорпіонів, притаманний лише деяким найпримітивнішим формам (наприклад, сольпугам). У більшості ж павукоподібних голова та груди морфологічно невіддільні й утворюють єдину тагму - ***просому, або головогруди***. Вона утворена шістьма злитими сегментами з кінцівками і ніколи не поділяється на відділи з ротовими та ходильними придатками (як голова і груди в комах). З усіх павукоподібних лише у *сольпуг* і деяких нижчих форм є відмінності у будові переднього відділу тіла: акрон + 4 передніх сегмента зливаються, утворюючи окрему тагму – ***пропельтидій***, який за сегментарним складом відповідає голові трилобітів. За ним розміщуються два вільних грудних сегмента з ходильними ногами та десятичленикове сегментоване **черевце**. Педипальпи схожі на ходильні ноги і беруть участь у русі.

Опістосома, або черевце у більшості павукоподібних, як правило, добре розвинена, а кількість сегментів та ступінь їх злиття дуже варіабельні. У *скорпіонів* - перших тварин, які в силурі перейшли до суходольного життя, опістосома складається з 13-ти сегментів, з яких п"ять останніх - метасома, як і у вимерлих ракоскорпіонів, мають вигляд вузьких кілець і несуть на кінці тельсон з отруйним пухирем та шипом. Опістосома *псевдоскорпіонів* уже не поділена на мезо- та метасому, не мають вони й тельсона з отрутоносною голкою та отруйних залоз. У *павуків* опістосома нерозчленована, але дослідження ембріогенезу та наявність метамерних поздовжніх дорзальних м"язів свідчать про те, що вона утворена з 12-ти злитих сегментів. Рухливість опістосоми збільшена завдяки перетворенню першого її сегмента на тонке ***стебельце.*** Найхарактернішою ознакою *кліщів* є відсутність сегментації та поділу тіла на тагми. У ньому можна виділити лише ротовий апарат - ***гнатосому*** та усе інше тіла - ідіосому.

Сегменти тіла павукоподібних, як і інших хеліцерових, несуть членисті кінцівки. Біля ротового отвору розміщені хеліцери, у пазуроподібних члениках яких розміщені канали отруйних залоз, що містятся біля основи хеліцер. Основна функція хеліцер - вбивання жертви та захист. Друга пара кінцівок – педипальпи – складаються з основного членика та членистого щупальця. У скорпіонів та псевдоскорпіонів педипальпи несуть сильні клешні; в інших павукоподібних вони мають пластинчасте розширення базальних члеників, яке замикає ззаду присінок ротової порожнини. Їх основна функція - утримання здобичі. Щетинки педипальп запобігають потраплянню твердих часток до рота.

Ходильних ніг, також членистої будови, – чотири пари. Нога складається з семи члеників: ***тазика***, який утворює основу ноги; ***обороті;*** двочленикового ***стегна;*** двочленикової ***гомілки*** та ***лапки,***

яка закінчується кігтиком. На опістосомі звичайно є пара дихальних кінцівок, так званих ***легень***, та 3 пари ***павутинних бородавок*** – також видозмінених кінцівок. Концентрація сегментів тіла у два відділи супроводжується паралельною конденсацією внутрішніх органів. Концентрація нервової системи згадана вище. Інші органи, які також закладаються сегментарно, зменшуються у кількості. Статевий отвір в усіх хеліцерових розміщений на вентральному боці другого сегменту опістосоми. Природньо, таке "незручне" його розміщення (посередині тіла) ускладнює обов"язкове для наземних тварин внутрішнє запліднення. Тому в павукоподібних виробилась низка пристосувань для полегшення цього процесу: у *сінокосців* розвинений довгий орган злягання (penis), інші павукоподібні відкладають ***сперматофори*** або ж переносять сперму за допомогою педипальп.

Видільні органи – **коксальні залози** – розміщені в одному або двох сегментах просоми. Додатково секреторні функції виконують мальпігієві судини. Дихальні органи павукоподібних, утворені ектодермальними вп"ячуваннями (легені та трахеї) обмежені одним-чотирма сегментами опістосоми. При цьому філогенетично найдавніші легені з"являються біля заднього краю зачатків опістосомальних кнцівок, що доводить їх гомологію з зябрами водних форм.

У хеліцерових немає жувальних придатків (мандибул), а їх хеліцери використовуються тільки для захоплення здобичі. До того ж, рот павукоподібних надзвичайно вузький. У зв'язку з цим у них виробилося зовнішнє – ***преоральне, або позакишечне*** травлення їжі, яка потім всмоктується за допомогою спеціально побудованої екодермальної передньої кишки.

Клас Комахи – *Insecta*

АЛГОРИТМ ПРЕПАРУВАННЯ ЖУКІВ

І. Вивчення зовнішньої морфології

Розмоченого травневого хруща помістити у ванночку та розглянути зовнішній вигляд. Тіло вкрите хітинізованою кутикулою і поділяється на 3 тагми: ***голову, груди*** та ***черевце***. Голова (злиті акрон та 4 сегменти) несе ***антенули*** (сяжки, або вусики) – органи дотику та нюху, які закінчуються пластинчастою булавою, фасеткові очі та ротові кінцівки (вивчаються в процесі препарування та на окремому препараті). За будовою антен спостерігається статевий диморфізм: у самця булава складається з 7 довгих, а в самки – з 6 коротких пластин. Груди складаються з трьох сегментів (зі спинного боку видно лише ***передньогруди*** та невелику трикутну ділянку ***середньогрудей – щиток***), кожний несе по парі кінцівок (1 -ша – риючого типу, 2-3 – ходильні). ***Середньо-*** та ***задньогруди*** несуть по парі крил (видно лише 1-шу пару – щільні хітинізовані ***елітри***, або надкрила, які вкривають середньо-, задньогруди та частково черевце. Піднявши їх, розглянути будову 2-ї пари крил – перетинчасті власне крила. На середньо-, задньогрудях та перших 6-ти сегментах черевця містяться ***стигми*** (їх знаходять на спинному боці черевця, користуючись лупою).

ІІ. Розчленування тіла та будова кінцівок.

Повернути жука черевним боком догори та за допомогою лупи розглянути будову ротового апарату. Знайти ***верхню (лабіум)*** та ***нижню (лабрум)*** губи, ***верхні (мандибули)*** та ***нижні (максили)*** щелепи. Відпрепарувати елементи ротового апарату за допомогою препарувальноїголки та леза, закріпити для висихання у пенопластовій ванночці. Для вивчення будови кінцівок відокремити їх і розглянути під бінокулярною лупою. ***Ходильна кінцівка*** типової будови, складається з ***тазика*** (ним кінцівка причленовується до черевного боку сегмента грудей), дуже короткої ***обороті***, довгого ***стегна***, довгої та тонкої ***гомілки*** і 5-членикової ***лапки***, яка закінчується 2-ма розвинутими кігтиками. За будовою така нога близька до ***бігальної*** і відрізняється відносно коротшими частинами та розширеними члениками лапки. Перша пара ніг хруща має характер ***риючої кінцівки*** – вона міцна, відносно коротка, гомілка широка з характерними зубцями, кігтики лапок надзвичайно розвинені. Проте, на відміну від типової риючої кінцівки, в якої всі елементи вкорочені і розширені, а лапка редукована (часом до повної втрати), в нозі травневого хруща добре розвинені всі елементи.

Відпрепаровані кінцівки закріпити на ванночці для висушування.

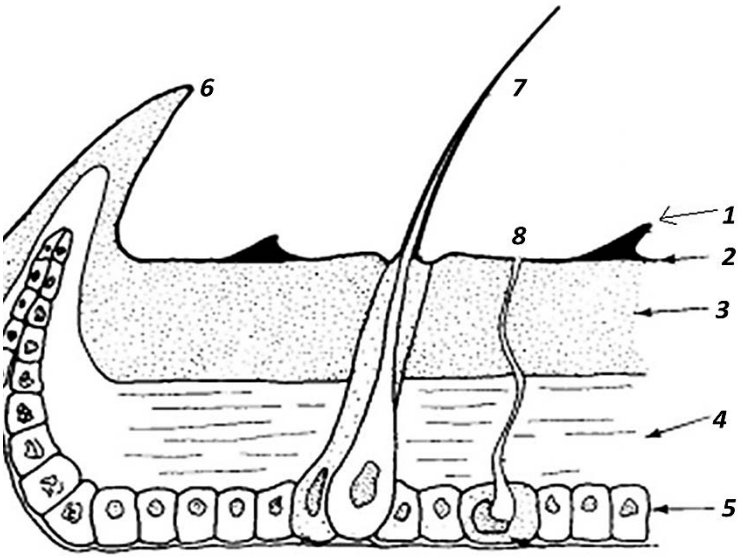
Відпрепарувати за допомогою леза елітри та крила, розглянути їх будову під бінокуляром та, розправивши, закріпити для висушування.

Відокремити головну капсулу з антенами, сегменти грудей та черевце. Відділити залишки м'яких тканин та закріпити для висушування.

Змонтувати у коробці препарат «Розчленування тіла травневого хруща», позначивши на ньому елементи зовнішньої морфології.

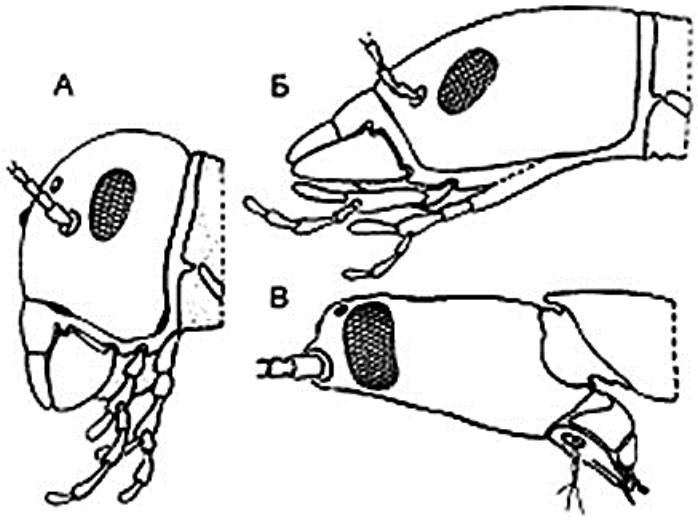
Лабораторна робота 12. Підтип Трахейні (Tracheata)

Клас Відкритощелепні або Комахи (Ectognatha *seu* Insecta): покриви та зовнішня морфологія



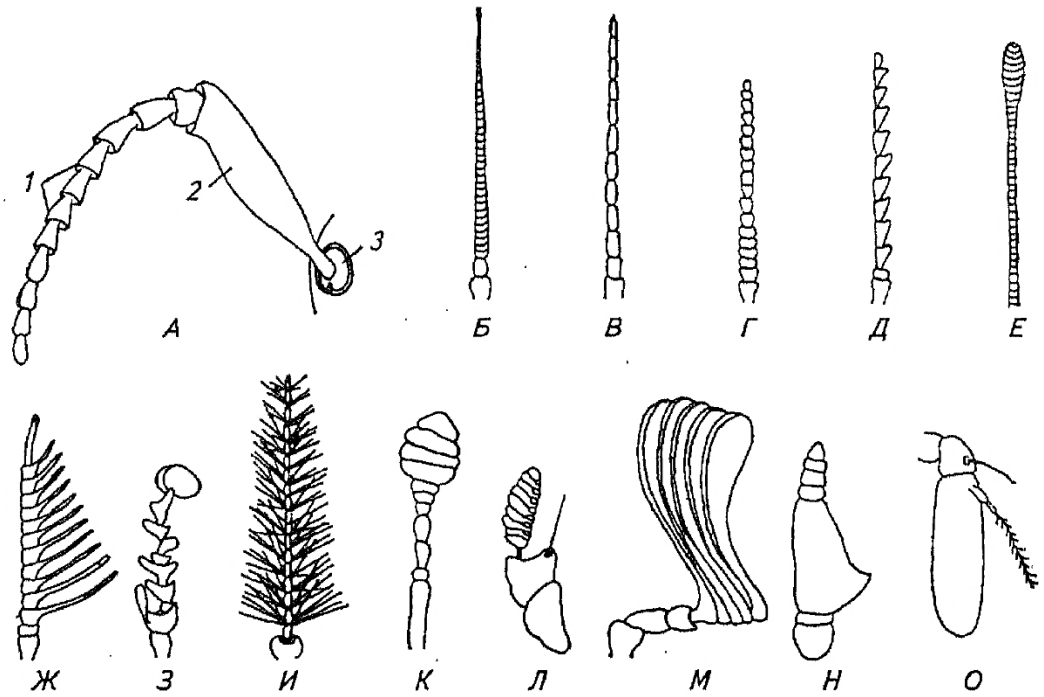
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 12.1. Покриви тіла комах та їх похідні



А. _____ Б. _____ В. _____

Рис. 12.2. Типи постановки голови у комах



А. *будова вусика:* 1. _____ 2. _____ 3. _____

Б. _____ В. _____ Г. _____

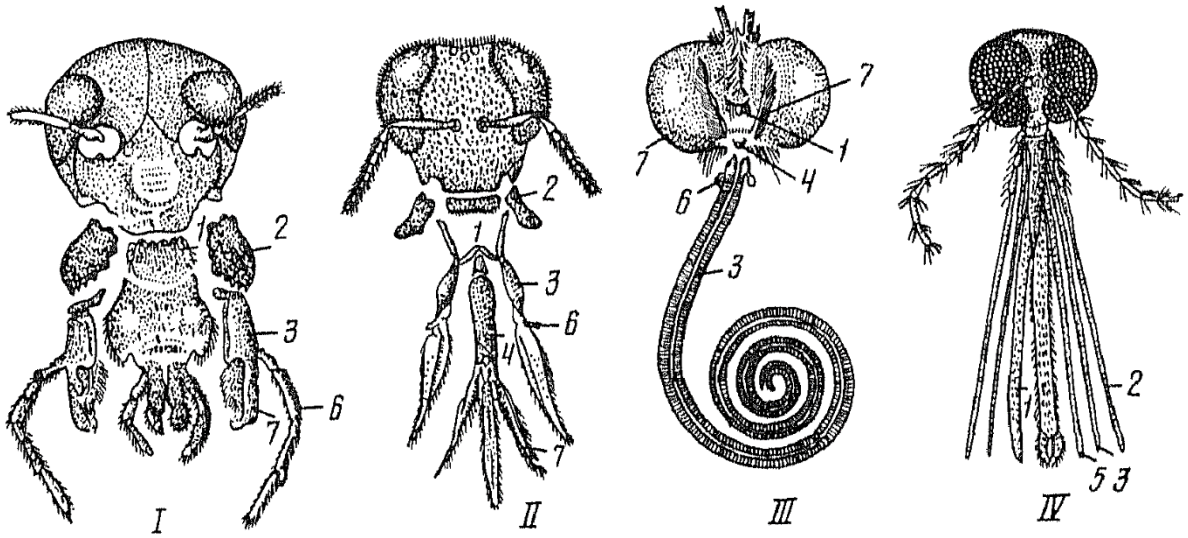
Д. _____ Е. _____ Ж. _____

З. _____ И. _____ К. _____

Л. _____ М. _____ Н. _____

О. _____

Рис. 12.3. Будова та морфологічне різноманіття антен



I._____ II._____ III._____ IV._____

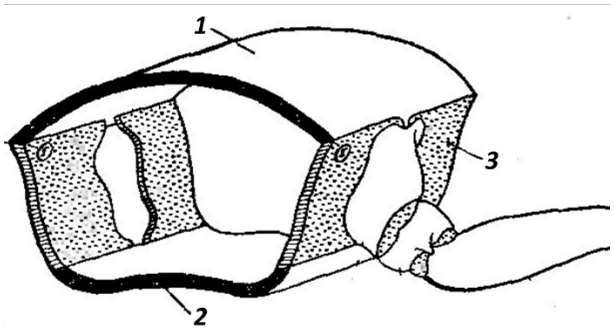
1. _____ 4._____

2. _____ 5._____

3. _____6._____

7. _____

Рис. 12.4. Основні типи ротових апаратів комах

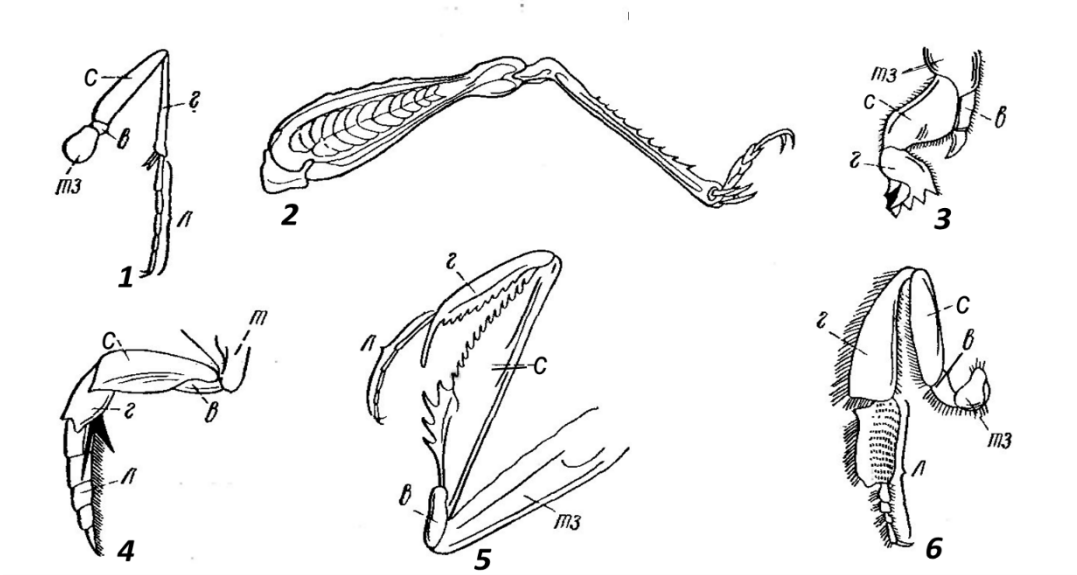


1. _____

2. _____

3. _____

Рис. 12.5. Схема будови грудного сегменту комахи



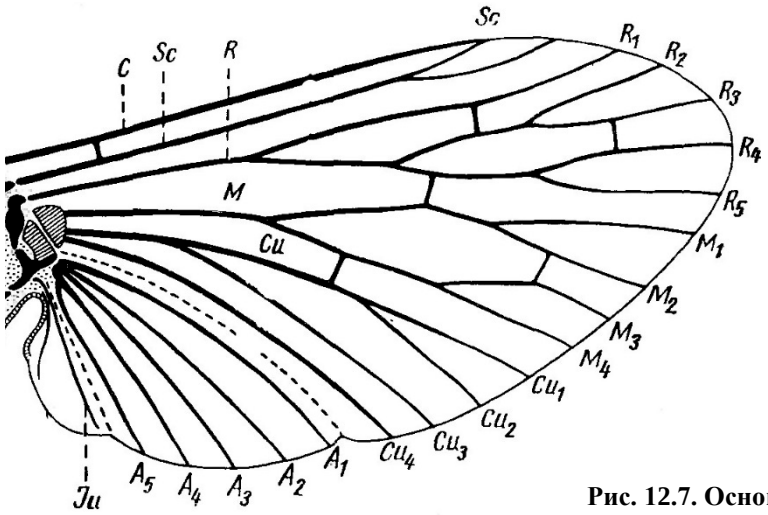
1._____; 2._____; 3._____

4._____; 5._____; 6._____;

тз._____; *в*._____; *с*. _____

г._____; *л*._____.

Рис. 12.6. Будова і типи ніг



C. _____

Sc. _____

R. _____

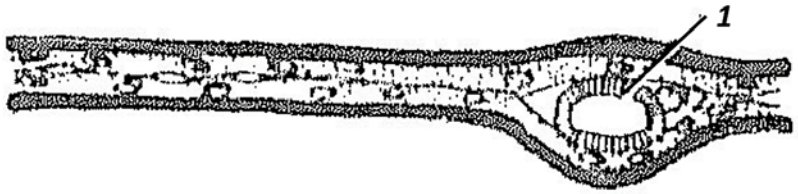
M. _____

Cu. _____

A. _____

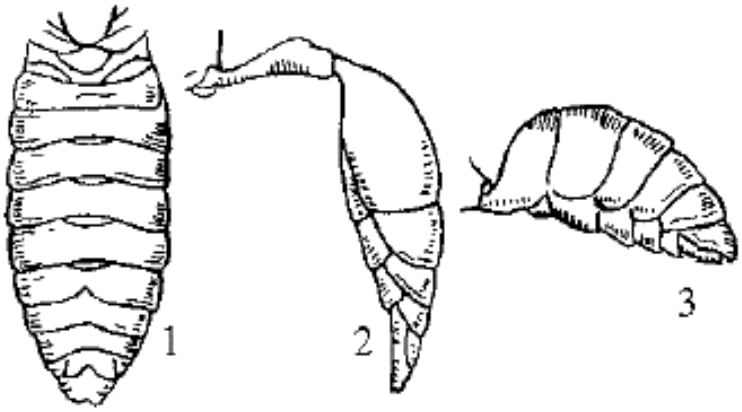
Ju. _____

Рис. 12.7. Основні жилки передніх крил



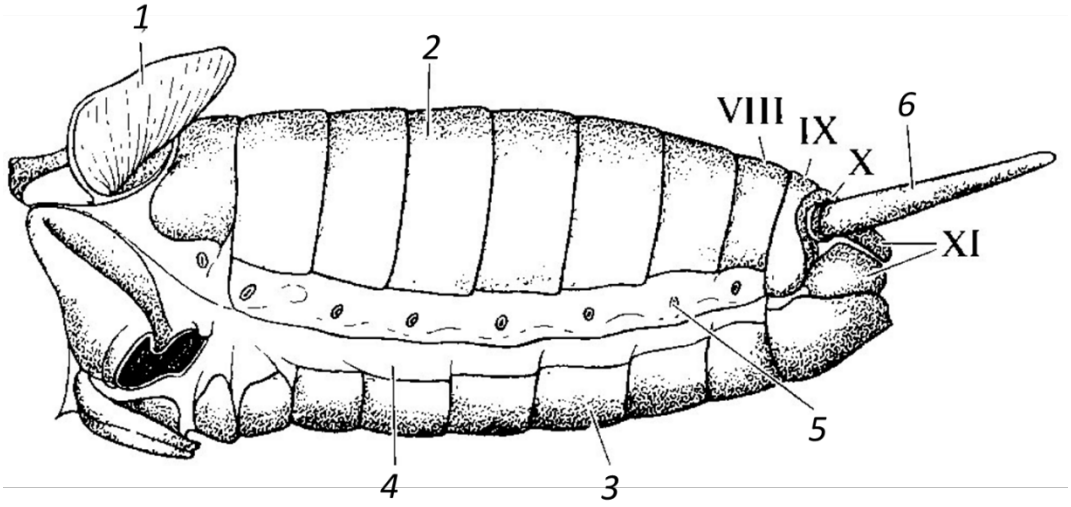
1. _____

Рис. 12.8. Переріз крила



1. _____ 2. _____ 3. _____

Рис. 12.9. Типи розташування черевця



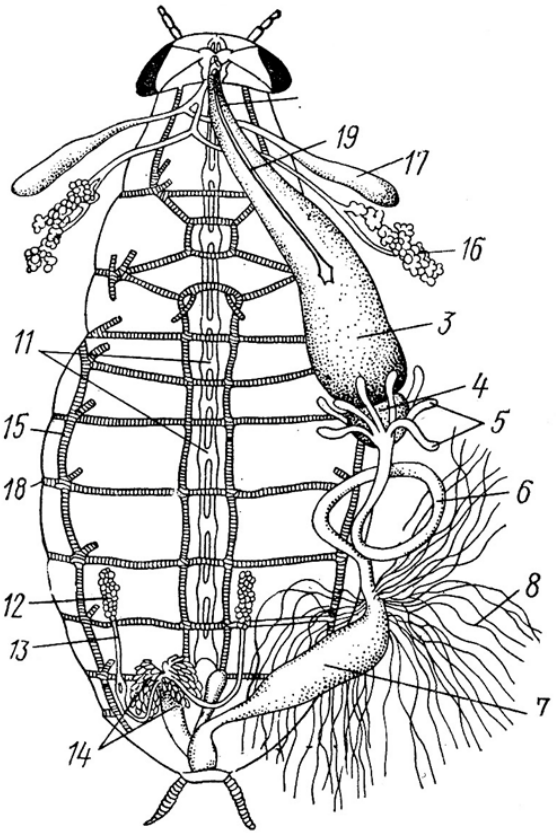
1._____; 2._____; 3._____

4._____; 5._____; 6._____;

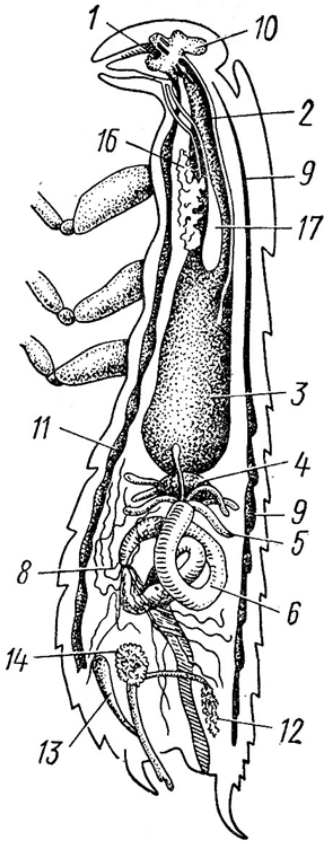
VIII –XI. _____

Рис. 12.10. Черевце самця цвіркуна (вигляд збоку)

Лабораторна робота 13. Внутрішня морфологія, розмноження та розвиток комах



А.

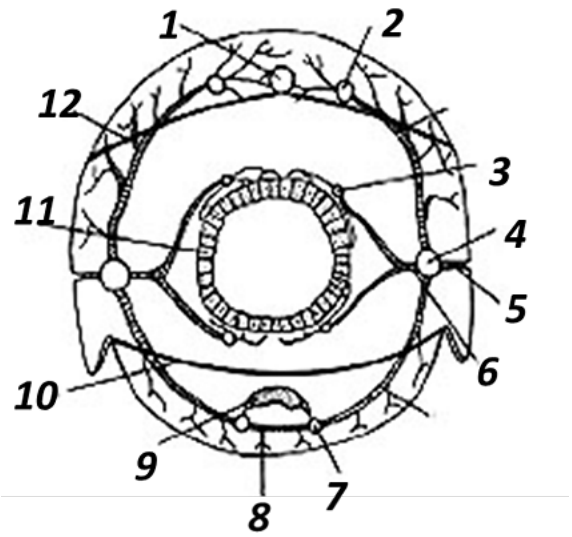


Б.

А. _____*фронтальний перерiз*_____ Б. _____*сагітальний перерiз*_____

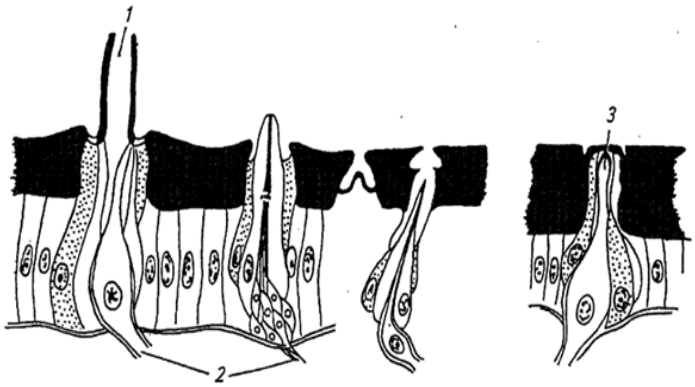
1. _____;
2. _____;
3. _____;
4. _____;
5. _____;
6. _____;
7. _____;
8. _____;
9. _____;
10. _____;
11. _____;
12. _____;
13. _____;
14. _____;
15. _____;
16. _____;
17. _____;
18. _____;
19. _____

Рис. 13.1. Внутрішня будова хруща травневого – *Melolontha melolontha*



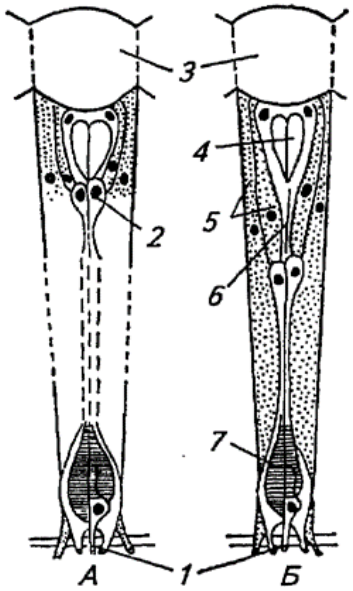
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12._____

Рис. 13.2. Схема поперечного перерізу комахи



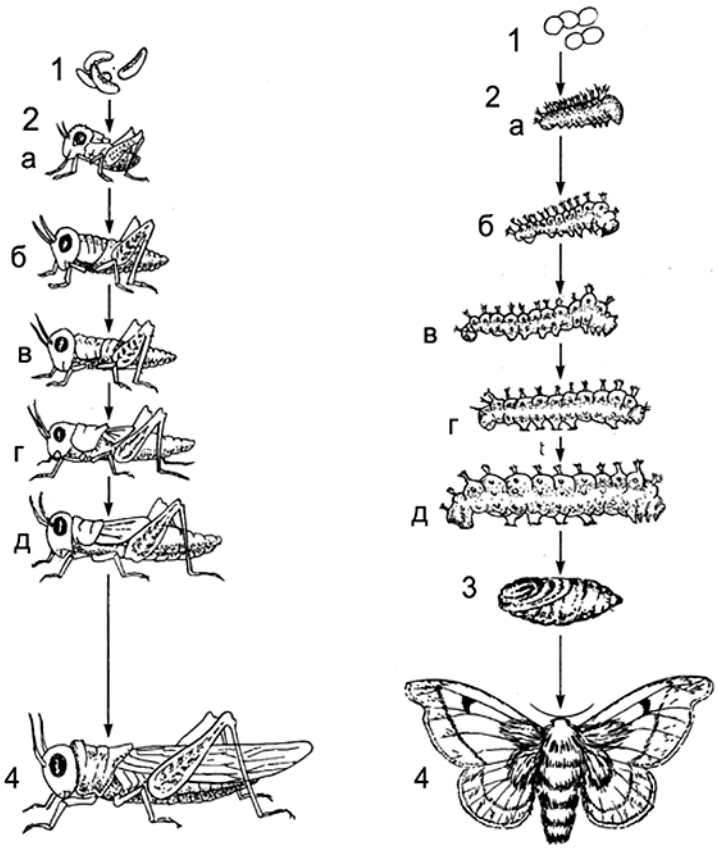
1. _____
2. _____
3. _____

Рис. 13.3. Трихоїдна сенсила та її похідні



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 13.4. Будова апозиційного та суперпозиційного оматидіїв



А. _____

Б. _____

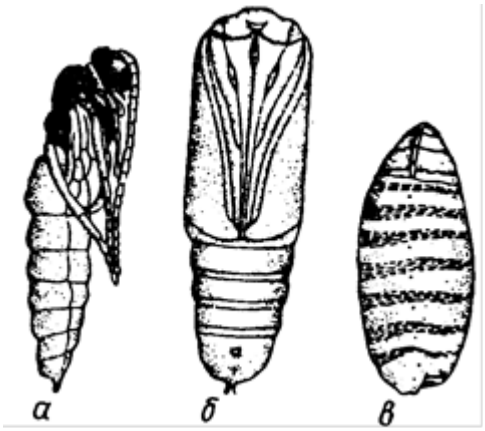
1. _____

2 (а-д). _____

3. _____

4. _____

Рис. 13.5. Типи метаморфозу комах



а. _____

б. _____

в. _____

Рис. 13.6. Типи лялечок комах

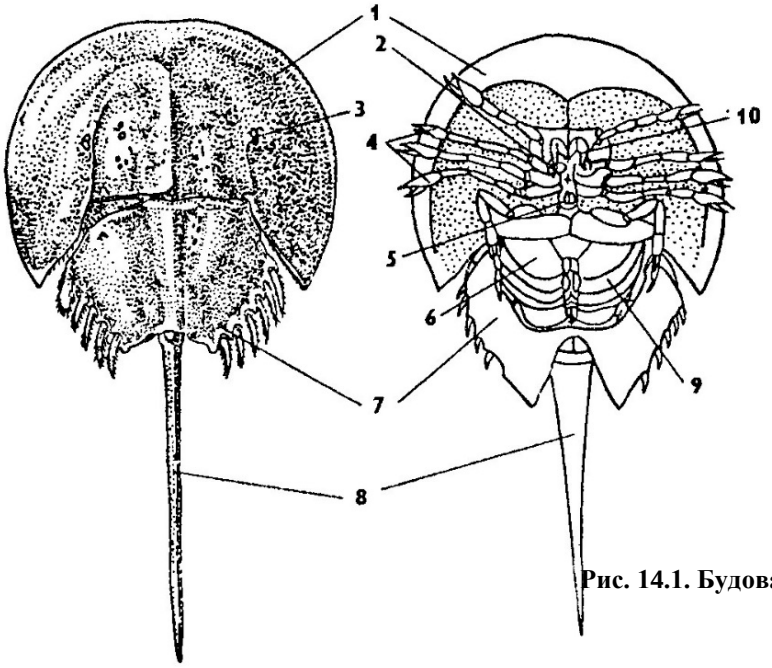
Таблиця 13.1.

Порівняльна характеристика основних рядів комах

Ряди комах, типовий представник	**Тип ротового апарату імаго**	**Особливості будови крил**	**К-сть сегментів черевця і його придатки**	**Спосіб життя імаго**	**Розвиток (прямий / з ПП чи НПП)**	**Тип ротового апарату личинки**
П/кл. Pterygota 1.Ряд Веснянки Ephemeroptera						
2. Ряд Тваргани Blattoptera						
3. Ряд Богомоли Mantoptera						
4. Ряд Терміти Isoptera						
5. Ряд Прямокрилі Orthoptera						
6. Ряд Блохи Siphonaptera						
7. Ряд Напівтвердокрилі Hemiptera						
8. Ряд Бабки Odonata						
9. Ряд Твердокрилі Coleoptera						
10. Ряд Сітчастокрилі Neuroptera						
11. Ряд Волохокрильці Trichoptera						
12. Ряд Лускокрилі Lepidoptera						
13. Ряд Двокрилі Diptera						
14. Ряд Пухоїди та Воші Phthiraptera (Anoplura)						
15.Ряд Перетинчастокрилі Hymenoptera						

Лабораторна робота 14.

Підтип: **Хеліцерові (Chelicerata)**
Клас: **Мечохвости (Xiphosura)**



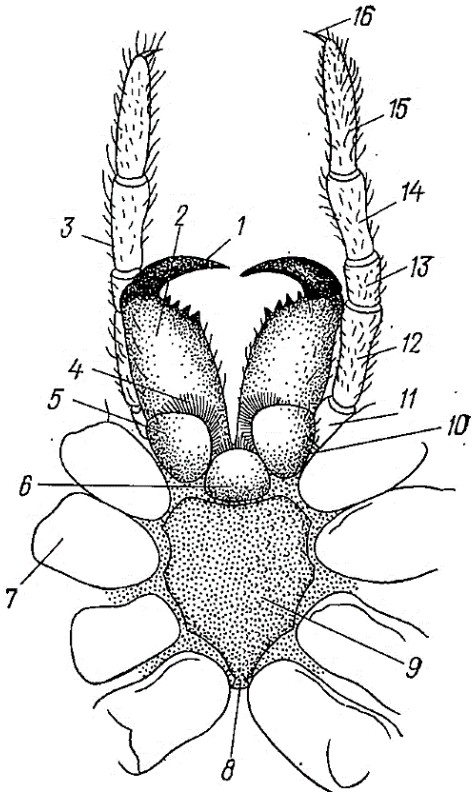
А. *Вигляд зі спинного боку*

Б. *Вигляд з черевного боку*

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____

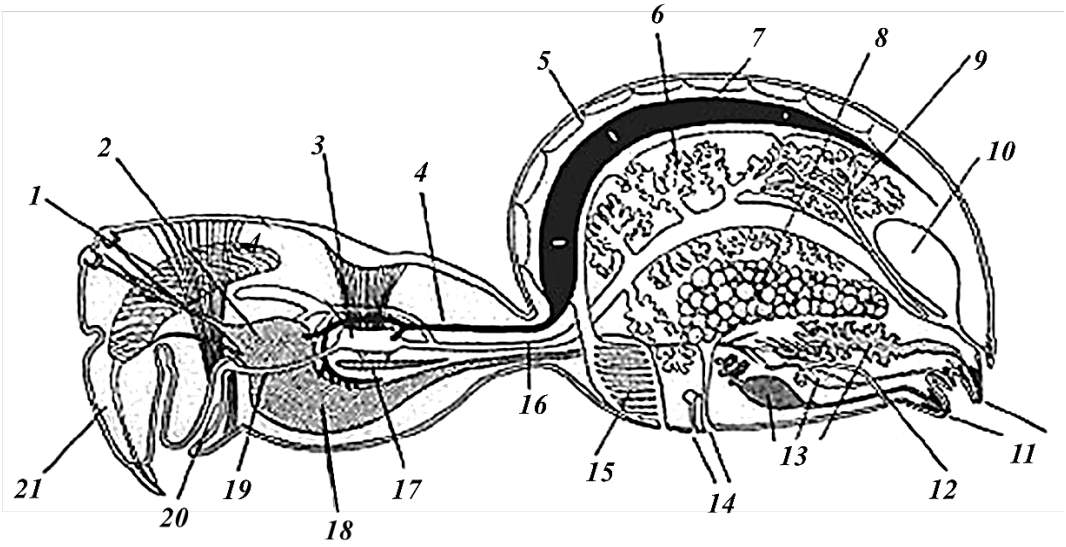
Рис. 14.1. Будова мечохвоста

Клас: **Павукоподібні (Arachnida)**



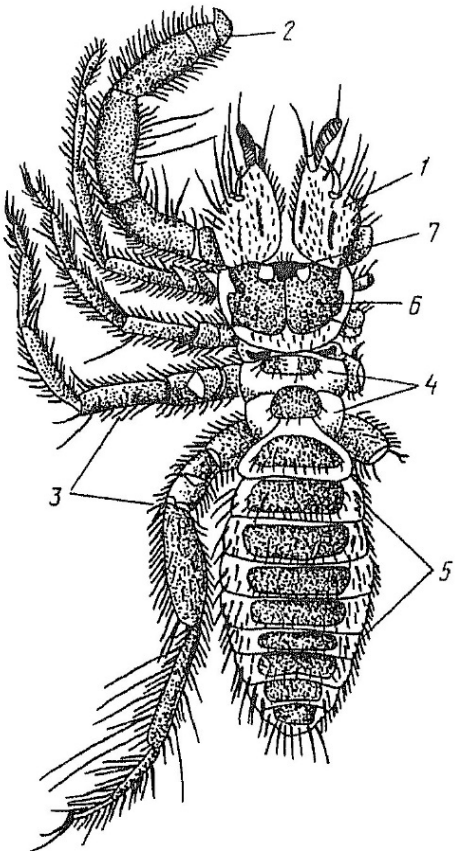
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____
14. _____
15. _____
16. _____

Рис. 14.2. Головогруди самки павука – *Araneus diadematus*



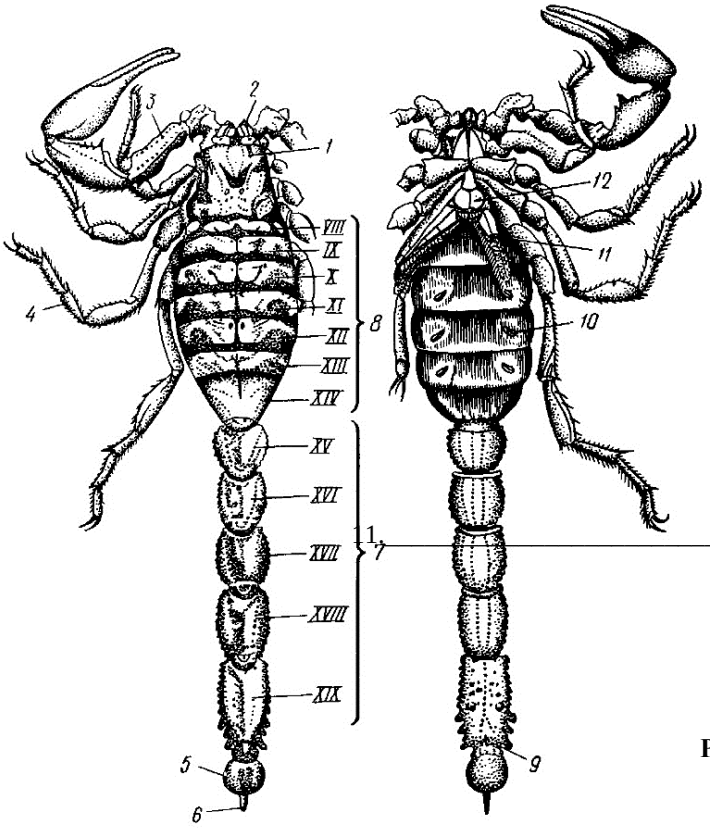
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____
13. _____
14. _____
15. _____
16. _____
17. _____
18. _____
19. _____
20. _____
21. _____

Рис. 14.3. Схема внутрішньої будови павука



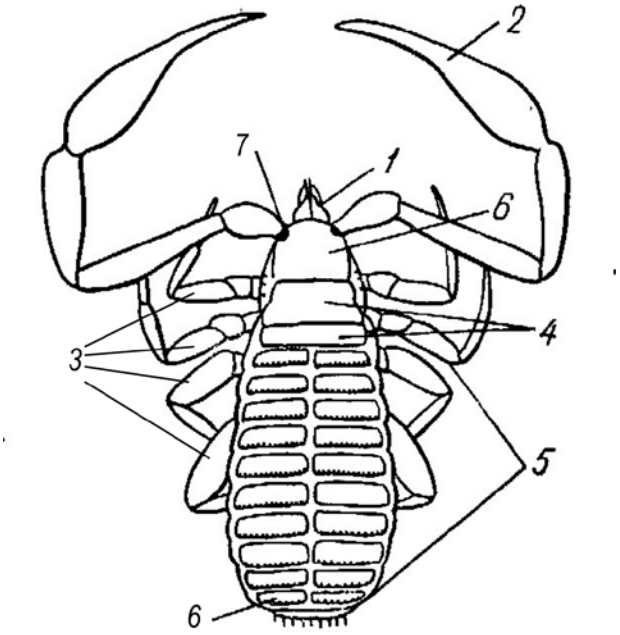
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7._____

Рис. 14.4. Схема внутрішньої будови павука



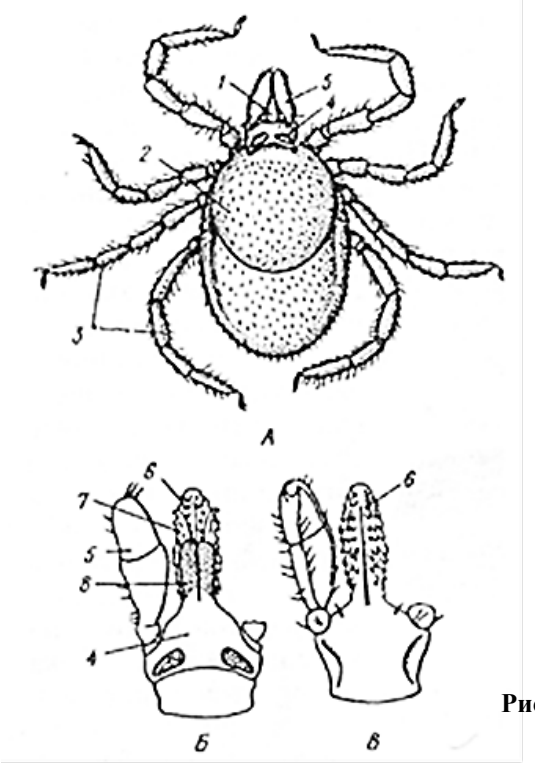
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
12. _____
VIII-XIX. _____

Рис. 14.5. Схема морфології скорпіона



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____

Рис. 14.6. Схема морфології псевдоскорпіона



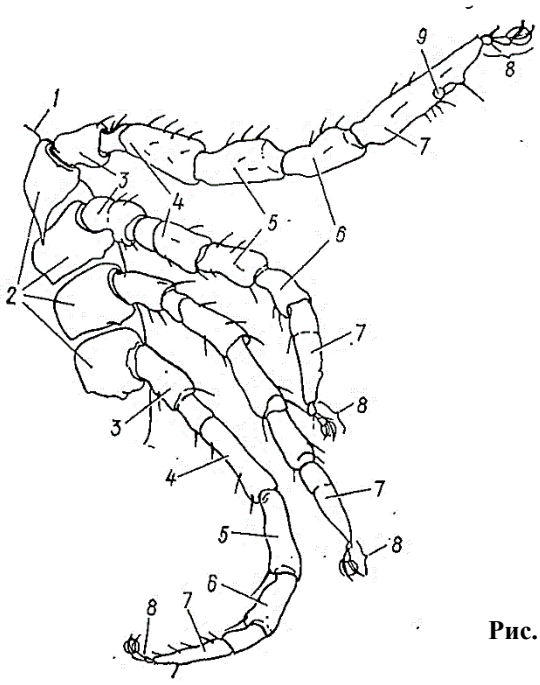
А. _____

Б. _____

В. _____

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____

Рис. 14.7. Схема будови кліща



1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____

Рис. 14.8. *Ixodes ricinus*. Ноги самця з різного боку.

УЗАГАЛЬНЮЮЧІ ТАБЛИЦІ ДО РОЗДІЛУ"*ARTHROPODA*"

Порівняльна характеристика Класів членистоногих

Класи, підкласи членистоногих	Середовище існування	Органи руху, їх кількість	Місце прикріплення органів пересування	Характер рухів
1	2	3	4	5
П/Тип Crustacea **Кл. Cephalocarida**				
Кл. Brachiopoda 1. Ряд Notostraca				
2.Ряд Conchostraca				
3. Ряд Cladocera				
4. Ряд Anostraca				
Кл. Remipedia				
Кл. Maxillopoda 1.п/кл. Mystacocarida				
2. п/кл. Cirripedia				
3. п/кл. Copepoda				
4. п/кл. Branchiura				
Кл. Ostracoda				
Кл. Malacostrca 1. Ряд Leptostraca				
2. Ряд Stomatopoda				
3. Ряд Bathynellacea				
4. Ряд Mysidacea				
5. Ряд Amphipoda				

1	2	3	4	5
6. Ряд Isopoda				
7. Ряд Tanaidacea				
8. Ряд Cumacea				
9. Ряд Euphausiacea				
10. Ряд Decapoda				
П/Тип Chelicerata **Кл. Merostomata** П/кл. Xiphosura				
Кл. Arachnida 1. П/кл. Scorpiones				
2. П/кл. Pseudo-scorpiones				
3. П/кл. Solifugae				
4. П/кл. Opiliones				
5. П/кл. Aranei				
6. П/кл. Acarina				
П/Тип Tracheata **Кл. Chilopoda**				
Кл. Diplopoda				
Кл. Pauropoda				
Кл. Symphyla				
Кл. Entognata				
Кл. Ectognata				

Порівняльно-морфологічна характеристика членистоногих

Класи членистоногих	Сегментація тіла тагми та їх придатки	Покриви тіла	Органи дихання	Органи виділення
1	2	3	4	5
П/Тип Crustacea **Кл. Cephalocarida**				
Кл. Brachiopoda 1. Ряд Notostraca				
2.Ряд Conchostraca				
3. Ряд Cladocera				
4. Ряд Anostraca				
Кл. Remipedia				
Кл. Maxillopoda 1.п/кл. Mystacocarida				
2. п/кл. Cirripedia				
3. п/кл. Copepoda				
4. п/кл. Branchiura				
Кл. Ostracoda				
Кл. Malacostrca 1. Ряд Leptostraca				
2. Ряд Stomatopoda				
3. Ряд Bathynellacea				
4. Ряд Mysidacea				
5. Ряд Amphipoda				

1	2	3	4	5
6. Ряд Isopoda				
7. Ряд Tanaidacea				
8. Ряд Cumacea				
9. Ряд Euphausiacea				
10. Ряд Decapoda				
П/Тип Chelicerata **Кл. Merostomata** П/кл. Xiphosura				
Кл. Arachnida 1. П/кл. Scorpiones				
2. П/кл. Pseudo-scorpiones				
3. П/кл. Solifugae				
4. П/кл. Opiliones				
5. П/кл. Aranei				
6. П/кл. Acarina				
П/Тип Tracheata **Кл. Chilopoda**				
Кл. Diplopoda				
Кл. Pauropoda				
Кл. Symphyla				
Кл. Entognata				
Кл. Ectognata				

Порівняльна характеристика типів членистих тварин

Ознаки	Тип *Annelida*	Тип *Onychophora*	Тип *Arthropoda*	Тип *Tardigrada*	Тип *Pentastomida*
Відділи тіла					
Сегментація тулуба					
Голова (склад)					
Придатки голови					
Тулубові кінцівки					
Покриви					
М'язи					
Порожнина тіла					
Закладка мезодерми					
Кровоносна система					
Органи дихання					
Видільна система					
Нервова система					
Органи чуття					

ВТОРИННОРОТІ – DEUTEROSTOMIA

Вторинноротi – це група типів тварин, яку деякі вчені вважають надтипом. Притаманні їм спільні риси будови та розвитку істотно відрізняють цю групу від первинноротих, вже розглянутих нами. Відмінності стосуються, переважно, комплексу ембріологічних особливостей.

Дробіння яйця у вторинноротих ніколи не буває ні спіральним, ні детермінованим. В принципі, воно радіальне, але у вищих форм радіальність може порушуватися, детермінованість – виникати вторинно. Внаслідок дробіння виникає бластула, відтак – інвагінаційна гаструла. Бластопор перетворюється на анус, або ж анус виникає на місці, де замкнувся бластопор. Рот утворюється на передній частині вентрального боку тіла між першою та другою парами целомів. Це, власне, і є явище вторинноротості. Порожнина тіла – целом, який у примітивних випадках утворюється ентероцельно; у вихідному варіанті утворюється три пари целомічних мішків. Для вторинноротих надзвичайно характерних слабший розвиток правих целомів, ніж лівих і тенденція до розділення третього (заднього) целому на вторинні метамери. Вважається, що давні предки вторинноротих рухалися або прикріплювалися до субстрату правим боком, у зв'язку з чим праві целоми частково редукувалися. Метамеризація третього целому, найвірогідніше, пов'язана з тим, що відповідний відділ тіла у нижчих вторинноротих (кишководишних, крилозябрових) та близьких до них типів (погонофор) є локомоторно – прикріплювальним. Найкраще тримірність целомів виражена у напівхордових; у хордових розвивається переважно остання, третя пара целомів, а у голкошкірих целоми зазнають найбільшої перебудови, їх тримірність властива лише личинкам.

Скелет (якщо він є) – мезодермальний за походженням і ззовні вкритий хоча б одношаровим ектодермальним епітелієм.

Шкіра вторинноротих складається з одношарового ектодермального епітелія – *епідермісу* та мезодермального (сполучнотканинного) *кутису, або дерми*.

Нервові тракти закладаються у вигляді епітеліальних смужок, які у ряді випадків занурюються під епітелій, утворюючи нервові трубки. При цьому можуть залишатися також розсіяні плетива в епітеліях. Мозок ніколи не походить від тім"яної пластинки личинки, а утворюється заново (як розширення переднього кінця нервової трубки).

Характерна личинка вторинноротих – ***диплуврула*** ("двобока") – білатерально симетрична, планктонна; має наскрізний кишечних із вторинним ротом, 3 пари целомічних мішків, тім'яну пластинку (аборальний орган) з відповідною іннервацією та звивистий війчастий шнур, який оперізує її тіло.

До вторинноротих належить 3 типи тварин: Напівхордові (Hemichordata), Голкошкірі (Echinodermata) та Хордові (Chordata).

ТИП НАПІВХОРДОВІ – *HEMICHORDATA (BRANCHIOTREMATA)*

Морські донні тварини з характерними розмірами від міліметрових до метрового, серед яких зустрічаються як поодинокі риючі, так і прикріплені сидячі форми, що утворюють своєрідні колонії. Відомо біля 100 сучасних та понад 1000 викопних видів.

Представники класу Кишководишних – ***Enteropneusta*** (близько 70 видів) живуть, переважно, у донних осадах; довжина їх тіла складає від кількох см до 2 м. Кишководишним притаманний тривалий розвиток з метаморфозом, з планктотрофною личинкою – ***торнарією*** або ж з нетривалою еволюційно продвинутою пелагічною стадією. Представники Крилозябрових – ***Pterobranchia*** (близько 15 видів) мають пірчастий щупальцевий апарат, утворюють колонії, секретують будиночки й трубки, в яких та на яких живуть окремі особини – фільтратори – мікрофаги, розміри яких складають близько 1 мм. Розвиток у крилозябрових також з метаморфозом; мають війчасту личинку, яка нетривалий час вільно плаває (розселення!).

Тіло представників обох класів морфологічно та функціонально поділене на 3 сегменти: ***просому, мезосому*** та ***метасому***, яким у внутрішній будові відповідає тримірна (тричленна) організація целомічних порожнин (протоцель, мезоцель, метацель). ***Просома (хоботок)*** у кишководишних диференційована як короткий м'язистий риючий орган, що зовні нагадує жолудь. Просома крилозябрових – дископодібний ***головний (ростральний) щиток***, який бере участь у локомоції тварини, а також в утворенні трубочки (його залозистий епітелій секретує речовину, з якої утворюється

трубочка). ***Мезосома (комірець)*** у кишководишних утворює коротке м'язисте муфтове потовщення, багате на залози; у крилозябрових мезосома клиноподібна та несе щупальцевий апарат на розширеному дорзальному боці. ***Метасома*** кишководишних – витягнута, червоподібна, складає більшу частину тіла; на її задньому кінці міститься анальний отвір. Метасома крилозябрових поділяється на мішкоподібний ***тулуб***, на якому з дорзального боку, безпосередньо позаду щупалець, відкривається анальний отвір, та тоненький м'язистий ***хвостовий відросток***. У представників Рабдоплеврид хвостовий відросток продовжується у вигляді ***столону***, який з'єднує усі зооїди колонії один з одним. ***Протоцель*** переднього відділу непарний; целоми мезо- та метасоми – парні. Протоцель та мезоцелі відкриваються назовні порами. В обох групах від ротової покрівлі в просому вдається кишковий виріст (дивертикул) – ***стомохорд (нотохорд)***. Безпосередньо над його верхівкою розміщене серце, тісно пов'язане з ***гломерулюсом***. Кровотік на дорзальному боці тіла спрямований уперед, а на вентральному – назад. У кишководишних в передньому відділі тулуба за комірцем розвивається ***зябровий відділ кишки***; серед карликових крилозябрових лише у Цефалодискусів є пара зябрових пор.

Молода личинка – ***торнарія*** (за будовою – типова диплеврула) – має у примітивному випадку аборальний орган, бластопор на оральному полюсі та ентодермальну кишку без ануса, тобто побудована подібно до кишковопорожнинних. Потім на кишці утворюються 3 пари виростів, з яких 1-ша може зливатися в один мішок. З цього моменту диплеврула за будовою нагадує план будови примітивних реброплавів: у неї, як у в них, від кишки відходять парні сліпі вирости, причому кожна пара має в обох групах спільні ознаки. Пара, найближча до аборального полюсу, відкривається назовні порами (отвори других целомів з'являються у напівхордових пізніше). 2-га пара зв'язана у реброплавів з щупальцями, у дорослих напівхордових щупальця також належать до 2-го целому. 3-тя пара особливих прикмет не має.

Базуючись на описаних рисах подібності, І.І. Мєчніков вважав, що більшість вториннороти відділилася від кишковопорожнинних, які мали ентодерму, побудовану за типом такої реброплавів, але не від самих реброплавів, як відомо, високоспеціалізованих тварин. На думку В.М. Бєклємішева, деякі кишковопорожнинні з гастроваскулярною системою, подібною до такої реброплавів, почали повзати по дну на боці, подібно до сколецид. Органом руху, очевидно, був передній кінець тіла, як у сучасних напівхордових (це, можливо, й призвело до втрати аборального органу).

Батесон (1885) вперше припустив спорідненість напівхордових з хордовим та запропонував назву типу, яка підкреслює ідею, що їх глотка є гомологом глотки хордових тварин, стомо хорд – еволюційний попередник хорди, а занурена нервова трубка у комірці (яка є лише у кишководишних) являє собою початок розвитку трубчастої нервової системи хордових. З того часу донині питання є дискусійним. Останні молекулярно-біологічні дослідження рРНК свідчать на користь цього припущення.

З іншого боку, ранній розвиток, диференціація целома, личинка торнарія, утворення пор протоцеля та бази епітеліальна нервова система свідчать про близьку спорідненість напівхордових з голкошкірими.

ТИП ГОЛКОШКІРІ - *ECHINODERMATA*

Нині відомо до 6000 рецентних та понад 20000 палеозойських представників цього, колись надзвичайно численного та поширеного, типу. Усі вони – морські форми, більшість – стеногалінні, переважно – з придонним способом життя в прибережній зоні або на морських мілинах (проте голкошкірі зустрічаються на усіх глибинах, аж до ультраабіссалі). Характерні розміри – сантиметрові, рідше – метрові.

Основними ознаками голкошкірих є вапняковий мезодермальний скелет (іноді втрачається) з пластинок, які щільно прилягають одна до одної та ***амбулакральна система*** – сукупність системи каналів (похідних другого лівого целомічного міхура) та каналів щупалець чи "ніжок", які ними обслуговуються.

Дорослим формам притаманна ***пентамерія*** (п'ятипроменева симетрія). Проте цей тип симетрії, завдяки якому голкошкірі, без перебільшення, є найбільш своєрідним та найбільш відокремленим типом серед безхребетних, розвинувся у них вторинно. Вважається, що предками голкошкірих були білатерально-симетричні тварини. Такою і нині є личинка голкошкірих, яка в процесі онтогенезу перетворюється на радіально-симетричну дорослу особину. Цей метаморфоз, а також численні викопні знахідки свідчать про вторинність пентамерії голкошкірих, яка сформувалась у зв'язку з переходом до сидячого способу життя. Найдавніші з відомих нам, кембрійські представники прикріплювалися до субстрату *стебельцем*, а їхній оральний бік був обернений у товщу води. За особливостями будови

вимерлих форм встановлено, що вони були ***мікрофагами,*** тобто живилися зваженою у воді органікою. Сучасні морські лілеї, в яких хоча б ранні стадії прикріплюються до субстрату, також живляться планктоном. По оральному боку вздовж 5-ти розгалужених рук морської лілеї тягнуться амбулакральні борозни з війками, які з кожного боку облямовані рядом щупалець. Таким чином, розвиток цих елементів у голкошкірих пов'язаний з мікрофагією. Решта рецентних груп цього типу – рухливі й обернені оральним боком до ґрунту.

Після встановлення пентамерії привідних борозенок та скелету вона розповсюдилась на функціонально зв'язані з цими структурами нервову та кровоносну системи і, частково, на целомічні порожнини, а іноді – і на гонади. В усіх сучасних голкошкірих спостерігаються подібні плани будови целомів (таблиця, плівка). Тричленний целом личинки, який складається з *прото-, мезо- та метацеля*, зазнає наступних перетворень. ***Протоцель (аксоцель)*** перетворюється на багаті на лакуни ***аксиальні залози***, які оточують каменистий канал, та ***війчасті канали*** мадрепорової пластинки. Таким чином, похідні протоцеля проходять вздовж орально-апікальної осі тіла. ***Метацель (соматоцель)*** утворює ***2 кільцевих канали***: *оральний* з 5-ма радіальними каналами, які розміщені під відповідними каналами амбулакральної системи та *аборальний,* зв"язаний з аксіальними залозами, який містить у п'яти міхуроподібних вп'ячуваннях гонади. ***Мезоцель***, розростаючись, утворює порожнину тіла дорослої тварини, оральну частину скелету та частину перигемальної системи.

З целомами голкошкірих зв'язані певні відділи нервового апарату. Кожний епітелій тіла має свій відділ (таблиця): ектодерма – ектоневральний; мезодерма (епітелій целома 1) – гіпоневральний, який міститься у перигемальному кільці; мезодерма (епітелій целома 3) – ендоневральний (апікальний, або аборальний); ентодерма – нервове плетиво середньої кишки (або шлунку). Усі вони з'єднані і діють як єдине ціле. Відсутність будь-якої цефалізації обумовлена радіальною симетрією, успадкованою від сидячого способу життя, та відсутністю переднього локомоторного полюсу.

Симетрія тіла голкошкірих стає зрозумілою, якщо дослідити їх постембріональний розвиток, який у загальних рисах відображає певні філогенетичні тенденції. Крихітна личинка диплеврула володіє, як і всі тварини, пристосовані до самостійного пересування, білатеральною симетрією та тричленною целомічною організацією. Протягом кількох тижнів личинка плаває в морі за допомогою війок, розміщених у вигляді звивистого ряду ("шнура") по виступаючих частинах тіла, а відтак - прикріплюється до субстрату навколоротовою головною лопаттю. При цьому рот зміщується вбік від місця прикріплення – завжди ліворуч! Лівий бік тіла росте все швидше, а правий, разом із своїми щупальцями, редукується. На кінцевому етапі *оральна площина* дорослої тварини відповідає вихідному *лівому боку* її тіла. Анус залишається на тому ж боці, що й рот, тільки у морських лілей, а в решти голкошкірих зміщується на протилежний бік тіла.

В процесі личинкового розвитку диплеврула в різних класах набуває своїх характерних особливостей і отримує відповідну назву. Личинка Crinoidea – ***доліолярія*** спочатку живе у планктоні, а відтак – прикріплюється до дна черевним боком, втрачає війки, видовжується, диференціюється на *стебельце й чашечку* з ротом на верхівці – ***цистоідейна стадія***, наступна за нею – ***пентакринусова стадія***, яка перетворюється на дорослу лілею.

Личинка Asteroidea – ***біпіннарія*** - планктонна, планктотрофна форма; коли у неї утворюється 3 вирости, вона перетворюється на ***брахіолярію,*** осідає на дно і прикріплюється. Передня частина брахіолярії використовується на утворення провізорного органа – прикріплювального стебельця, а дефінітивне тіло зірки утворюється із задньої частини личинки, причому анус і рот закриваються, а нові потім виникають на інших місцях.

Личинки морських їжаків та офіур – ***плутеуси*** – побудовані, в-принципі, однаково і мають 12 довгих відростків (рук) і розвинений вапняковий скелет; деякі відмінності у будові знайшли відображення у назвах личинок – ***ехіноплутеус*** (Echinoidea) та ***офіоплутеус*** (Ophiuroidea). Розвиток плутеусів подібний до розвитку личинок морських зірок, але прикріпленою стадії немає і відбувається некротичний метаморфоз зі скиданням личинкових покривів та скелету.

Личинка Holothuroidea – аурикулярія – лягає на бік і повністю перетворюється на дорослу особину. Рот і анус личинки переходять у рот та анус дорослої тварини. Метаморфоз здійснюється через стадії ***доліолярії*** та ***пентакули***, у якої вже є зачатки навколоротових щупалець та амбулакральних ніжок. У форм з багатими на жовток яйцями з яйця виходить псевдодоліолярія або безпосередньо ***пентакула.***

Основи внутрішньої будови найкраще виявляються на прикладі зірок або їжаків. У них чітко розрізняється оральна поверхня з ротом, напрямлена до субстрату, та аборальна з анусом, спрямована до відкритої води. Всі внутрішні органи розміщені в порожнині, утвореній 3-м целомом. Кишечник іде наскрізь від рота до ануса і так само розміщений перший лівий целом (аксоцель), який відкривається

назовні на аборальному боці мадрепоровою пластинкою. Від неї ж, паралельно до аксоцеля, іде каменистий канал (2-й лівий целом), який подає воду у навколоротове кільце амбулакральної системи. Аксоцель, у свою чергу, подає воду у навколоротове кільце перигемальної системи, яке лежить під амбулакральним. Всередині перигемального кільця, у спеціальній перегородці міститься оральна кільцева кровоносна судина. На аборальному боці також є кільцева судина і вони з'єднуються за допомогою "осьового органа", який є сплетінням судин. Осьовий орган проходить поруч з аксоцелем та кам"янистим каналом і разом вони складають *осьовий комплекс (набір) органів*. До осьового комплексу прилягає перший правий целом (осьовий синус), гомологічний до перикарду напівхордових і також здатний до пульсації; він же утворює порожнину гонад. Усі "кільця" (перигемальне, амбулакральна та обидва кровоносних) дають радіальні вирости відповідно до симетрії скелету. За таким самим планом побудовані усі рівні нервової системи. Білатеральності внутрішній будові голкошкірих надає те, що осьовий комплекс у них, переважно, один, але в деяких зірок кількість осьових наборів відповідає кількості променів і цим досягається повна пентамерія. В інших групах (їжаки, голотурії), навпаки, з екологічних причин часто спостерігається вторинна її заміна на білатеральну.

Найоригінальніша риса будови голкошкірих, безумовно, амбулакральна (водносудинна) система. Її появу пояснюють тим, що вихідний сидячий спосіб життя голкошкірих привів до втрати їх целомом функції гідроскелету, необхідного при поступальному русі. Ця функція не відновилася навіть у вторинно рухливих форм. Натомість лівий личинковий мезоцель перетворюється у дорослих тварин на заповнену рідиною ***амбулакральну систему (гідроцель***), яка складається 1 кільцевого та 5-ти радіальних каналів (у відповідності до загальної пентамерної будови). Ця система зв"язана із зовнішнім середовищем *кам"янистим каналом*, який іде до аборального боку і там відкривається назовні *мадрепоровою, або ситовидною пластинкою*. Від радіальних каналів попарно відходять *бічні канали*, які утворюють дрібні щупальця - *амбулакральні ніжки*; ці ніжки морські зірки, їжаки, маргаритки та голотурії використовують для локомоції. Мадрепорова пластинка розміщується ближче до краю диска (у морських зірок), між основами двох сусідніх променів. За кольором та формою вона відрізняється серед покривів тіла і її присутність порушує повну пентамерію: дві абсолютно однакові частини утворюються лише у випадку, коли площина симетрії перетинає мадрепорову пластинку та протилежний їй промінь.

Скрізь мадрепорову пластинку морська вода потрапляє всередину тіла тварини, наповнює канали та пухирці амбулакральної системи (такі скоротливі пухирці є в порожнині тіла напроти кожної амбулакральної ніжки). При скороченні стінок пухирця рідина з нього виштовхується всередину ніжки і вона видовжується. Коли усі ніжки, розміщені на певній ділянці тіла, прикріплюються своїми присосками до якогось підводного предмету, мускулатура їх стінок скорочується і рідина знову потрапляє у відповідні пухирці. Ніжки вкорочуються, а тіло тварини переміщується уперед.

Травна система займає осьове положення. У зв'язку зі сплющеною формою тіла тварин, довжина їх кишечника від рота до ануса невелика, проте її ємність та травна здатність збільшуються завдяки складчастому мішкоподібному шлунку та сліпим виростам, які попарно розходяться у кожний промінь і виділяють багато травних соків. Морські зірки - хижаки, проте їх рот не має пристосувань для подрібнення та пережовування їжі і не може розтягуватися для проковтування великої здобичі (його оточують тверді пластинки скелету). Тому дрібних молюсків зірка ковтає, а якщо їх трапляється великий – піднімається над ним на променях, за допомогою амбулакральних ніжок розкриває стулки черепашки, випинає через рот шлунок назовні, обгортає ним жертву і перетравлює її – всередині шлунку, але назовні, не в тілі!

Кровоносна система характеризується доволі примітивною організацією; в ній відсутні центральний пульсуючий орган, спеціальна мускулатура та клапани і немає регулярної циркуляції рідини. Основу системи становлять навколоротове лакунарне кільце, 5 радіальних лакун, лакуни осьового органа, кишечника та гонад. Лакуни залягають у сполучній тканині і не мають власних стінок. Лише спинна і черевна судини кишечника голотурій та морських їжаків, які відходять від навколоротового кільця, мають характер справжніх кровоносних судин. Рідина, що циркулює, місить гемоглобін, але в-цілому близька до целомічної.

У газообміні беруть участь амбулакральні ніжки. Крім того, в різних групах голкошкірих розвиваються абсолютно різні органи дихання: придатки ротового боку, які вивертаються назовні – у морських їжаків; "водні легені" (розгалужені випинання клоаки) – у голотурій; "шкірні зябра" – у зірок; тонкостінні мішкоподібні камери-бурси – у офіур.

Спеціальна видільна система у голкошкірих відсутня. Розчинені секрети можуть виводитись через амбулакральні ніжки або мадрепорові пластинки. Очевидно, обмежені осморегуляторні можливості не дозволили, незважаючи на колишній розквіт голкошкірих, заселити їм ні прісні води, ані

суходіл. Зате вони обіймають усі морські біотопи.

В усіх голкошкірих, крім голотурій, вздовж каналів мезо- та метацеля утворюються мезодермальні скелетні пластинки, які своїм розміщенням повторюють радіальну симетрію. Поверхня тіла представників типу, насамперед, морських їжаків, несе різні типи рухомих голок, які кулястими зчленівними голівками встромлені у скелетні пластинки, що й дало назву типу. Крім того, у них можуть бути спеціальні хапальні органи – *педицелярії*, які охороняють скелетний панцир від забруднення та поселення сидячих тварин – коменсалів.

Голкошкірі роздільностатеві. Яйця і сперматозоїди у великій кількості вкидаються у воду, де й відбувається запліднення (зовнішнє). Описані численні випадки автотомії з наступним відтворенням – регенерація, яку у випадку фрагментації тварини на декілька частин і утворення з кожної повноцінної тварини можна вважати нестатевим розмноженням. Здатність до регенерації розвинена настільки, що з однго променя може утворитися ціла зірка.

Рецентні голкошкірі об'єднуються у 6 класів, які представляють 3 підтипи: Crinozoa (Crinoidea); Echinozoa (Holothuroidea, Echinoidea); Asterozoa (Asteroidea, Ophiuroidea, Concentricycloidea.

Сидячі морські лілеї, голотурії та більшість офіур – мікрофаги. Більшість морських їжаків можна порівняти з пасовищними травоїдними. Вони володіють складним зубощелепним апаратом, так званим "аристотелевим ліхтарем", за допомогою якого зшкрябують водоростеві обростання з прибережних скель. Морські зірки, як уже говорилося, хижаки. Що стосується способу живлення єдиного відомого нині представника морських маргариток – ксилоплакса – існує думка, що він живиться шляхом зовнішнього травлення, наповзаючи черевною мембраною на скупчення бактерій або інших дрібних організмів, оскільки травної системи у цієї тварини немає.

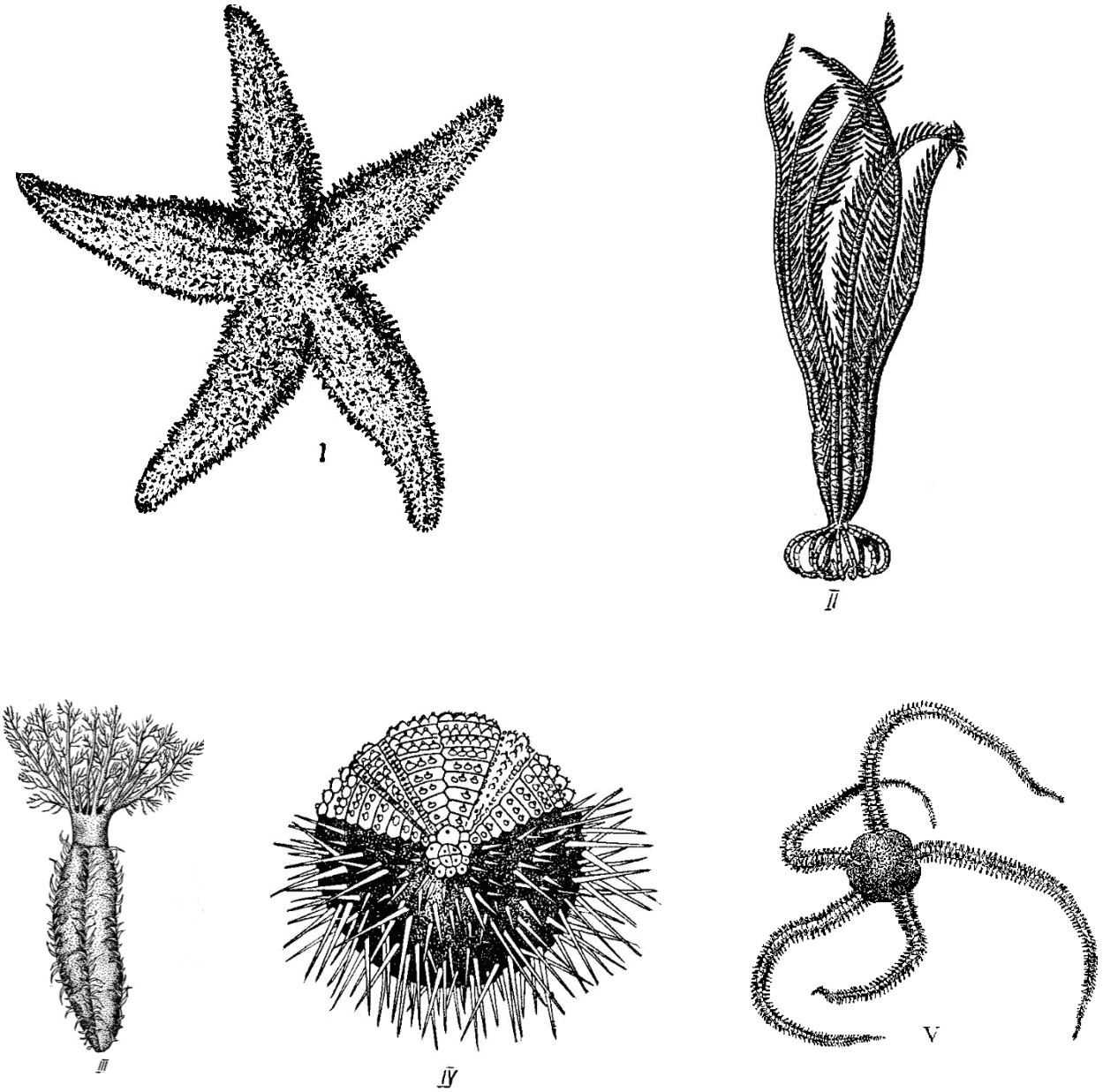
З усіх голкошкірих лише у морських лілей променева симетрія дійсно відповідає життєвим потребам тварини, яка веде прикріплений спосіб життя. Незвична для рухливої тварини пентамерна будова морських зірок, їжаків та офіур перебуває у явному протиріччі зі способом їх життя і може бути пояснена лише минулим цієї групи. У голотурій вторинно виробилася білатеральна симетрія.

Завдяки вапняковому скелету голкошкірі добре зберігаються у викопних залишках і у великій кількості відомі ще з раннього кембрію. Проте серед палеозойських форм істотно переважали прикріплені організми, переважно, вже вимерлі. Значно пізніше починають переважати форми, здатні до активних рухів, які, проте, вперто зберігають променевий тип будови, успадкований від сидячих предків. Вважається, що першими до активного життя перейшли голотурії: у кембрійській системі вони відомі вже у наближеному до сучасного плані будови, тобто процес їх поступового переходу від сидячого до рухливого способу життя завершився ще у до палеозойський час. А у морських лілей він триває і досі.

Незважаючи на відносну повноту палеонтологічного літопису щодо голкошкірих, він нічого не говорить нам про походження цієї групи тварин: вони вже існують як встановлений тип у палеозойських морях. Вважається, що потомки примітивних до палеозойських вториннороти тварин розвивалися у двох напрямках: 1) у бік вдосконалення пристосувань до вільного переміщення - і ця гілка привела до хордових; 2) у бік переходу до донного сидячого життя, у зв'язку з яким розвинулася променеа симетрія та вапняковий скелет як надійний захист від хижаків - так виник тип голкошкірих, основні ознаки якого склалися вже в кінці протерозою.

Невідповідність способу життя та організації голкошкірих урівноважується захисними пристосуваннями, які виникли в них внаслідок природного добору: міцний панцир та голки (їжаки, зірки); високорозвинена здатність до регенерації (зірки, офіури та голотурії); наявність педицелярій (їжаки, зірки) тощо. Отже, голкошкірі пішли у своєму розвитку шляхом вироблення пристосувальних змін більш спеціального, часткового характеру, які поставили їх в один ряд з іншими малорухомими донними тваринами (бівальвіями, гастроподами, аннелідами), де їх будова достатньо відповідає способу життя "донних бродяг" і дозволила типу зберегтися донині.

Лабораторна робота 15. Особливості організації голкошкірих



I. _____;

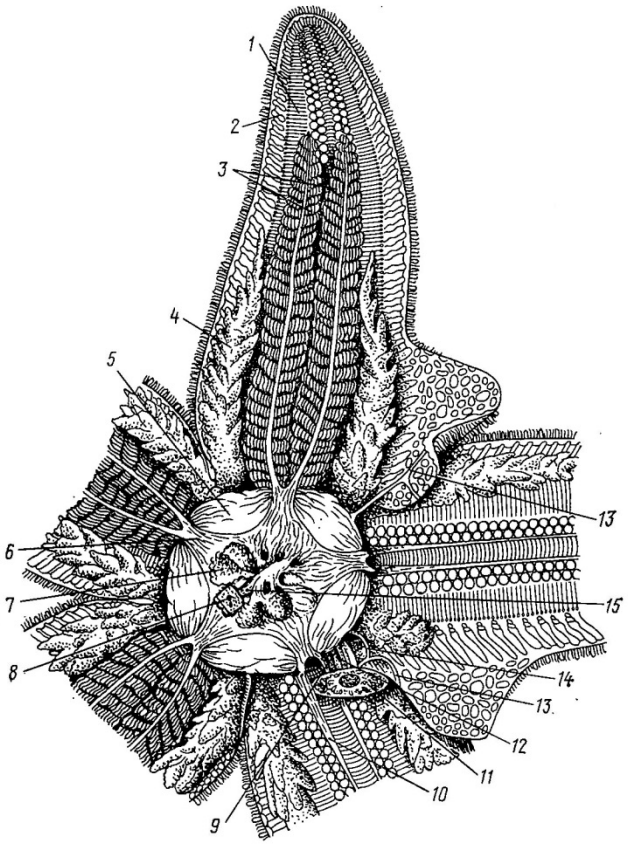
II. _____;

III. _____;

IV. _____;

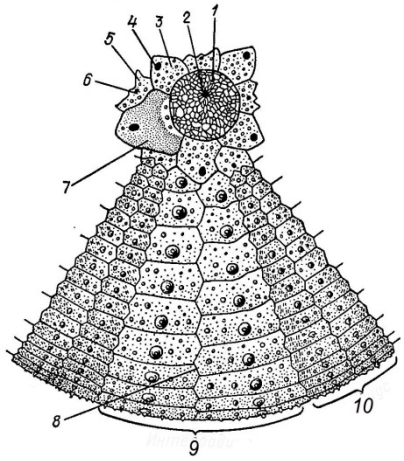
V. _____.

Рис. 15.1. Різноманіття Голкошкірих (*вказати клас і представників*)



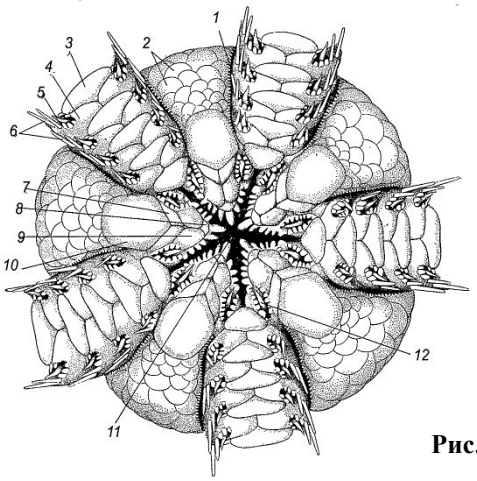
1. _____;
2. _____;
3. _____;
4. _____;
5. _____;
6. _____;
7. _____;
8. _____;
9. _____;
10. _____;
11. _____;
12. _____;
13. _____;
14. _____;
15. _____

Рис. 15.2. Розітнена морська зірка *Asterias rubens*



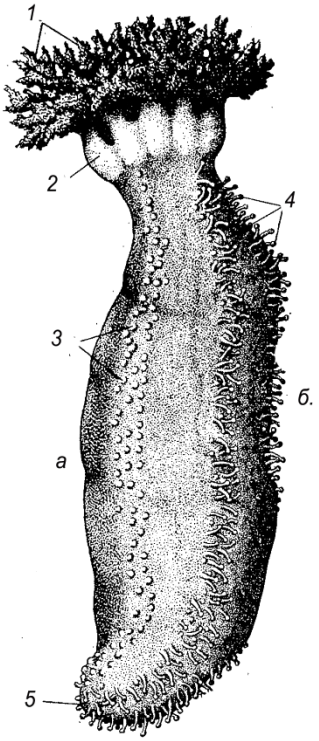
1. _____;
2. _____;
3. _____;
4. _____;
5. _____;
6. _____;
7. _____;
8. _____;
9. _____;
10. _____;

Рис. 15.3. Шкаралупа морського їжака *Strongylocentrotus droebachiensis* (з аборальнго боку)



1. _____;
2. _____;
3. _____;
4. _____;
5. _____;
6. _____;
7. _____;
8. _____;
9. _____;
10. _____;
11. _____;
12. _____

Рис. 15.4. *Ophiura sarst* (зовнішній вигляд з орального боку)



1. _____;

2. _____;

3. _____;

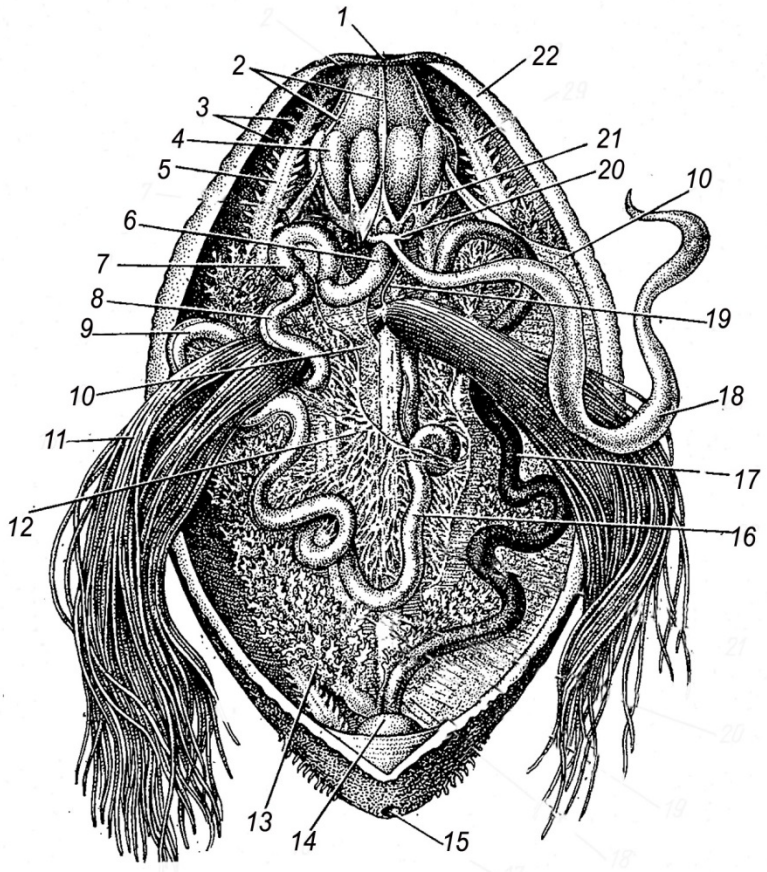
4. _____;

5. _____;

а. _____;

б. _____

Рис. 15.5. Зовнішній вигляд голотурії *Cucumaria frondosa*



1. _____;
2. _____;
3. _____;
4. _____;
5. _____;
6. _____;
7. _____;
8. _____;
9. _____;
10. _____;
11. _____;
12. _____;
13. _____;
14. _____;
15. _____;
16. _____;
17. _____;
18. _____;
19. _____;
20. _____;
21. _____;
22. _____

Рис. 15.6. Розітнена *Cucumaria frondosa*

«ПРОМІЖНІ» ТИПИ

Існують різні погляди на систематичне положення та таксономічні ранги «проміжних» типів тварин. Так, К.В. Бєклємішев виділяє надтип Actinotrochozoa з єдиним типом Podaxonia, який включає два класи: Phoronoidea (Фороніди) та Bryozoa (Моховатки), вважаючи, що представники форонід значно більш примітивні, ніж моховатки. До окремого розділу з єдиним типом з однойменною назвою вчений відносить клас Плечоногих – Brachiopoda. Згідно класичних уявлень (за В.О. Догелем, В.Ф. Наталі тощо) три згадані класи об'єднуються у тип Tentaculata – Щупальцеві, оскільки всі вони мають війчасті щупальця та характеризуються фільтраційним способом живлення. За сучасними уявленнями кожна з цих груп є окремим типом: ***Phoronida*** (з єдиним класом Phoronidea), ***Bryozoa*** (з класами Покриторотих – Phylactolaemata та Голоротих – Gymnolaemata) та ***Brachiopoda*** з єдиним однойменним класом або ж двома – Замкових (Articulata) та Беззамкових (Inarticulata).

І форонідам, і моховаткам, і плечоногим властива низка спільних рис організації. Щупальцеві утворюють групу виключно водних вторинно порожнинних, олігомерних (малосегментних) тварин не зовсім зрозумілого походження з сидячим способом життя, який глибоко вплинув на їх організацію. Нині відомо близько 5000 видів тентакулят, більшість з них – моховатки (≈4500 видів) – колоніальні організми, які заселяють усі зони морського дна; є серед них і прісноводні форми. Фороніди (10 або 18 видів) а плечоногі (≈380 рецентних видів та понад 3000 – викопних) ведуть одиночний спосіб життя, але часто утворюють щільні поселення. Усі 3 групи володіють характерними личинками (тобто, характеризуються двофазним життєвим циклом, який вважається первинним).

Характерні ознаки:

1. Як і більшість сидячих організмів, щупальцеві мають захисні зовнішні утвори: трубка з муко полісахаридів та піску у форонід, щільний кутикулярний будиночок у моховаток та кутикула і двостулкова (вентральна і дорзальна стулки) черепашка – у плечоногих. Фороніди мають добре розвинений шкірно-м'язовий мішок і переміщуються у трубках перистальтичними рухами; вони можуть також висовуватися з трубки чи втягувати всередину неї щупальцевий апарат. Рухи моховаток зазвичай обмежуються висуванням переднього кінця тіла з щупальцями з будиночка чи втягуванням його всередину. Плечоногі здатні розтуляти та затуляти черепашку.
2. Тіло неясно розчленоване і складається з 3 відділів (***тримерія, архімерія***): за загальною термінологією – про-, мезо- та метасоми. Тримерія більш-менш явно виражена у форонід та покриторотих моховаток (Phylactolaemata). Просому форонід називають передротовою лопаттю – ***епістомом*** (функції – верхня губа та орган ковтання); у моховаток просома дуже редукована або ж злита з мезосомою; у плечоногих її немає. Другий сегмент (мезосома) несе ротовий отвір, нервовий центр та війчасті щупальця, які служать для підгону живильних часток до рота та дихання. Щупальця сидять на шупальценосії – ***лофофорі***, який в основі має форму підкови (первинно), або ж розмішені по колу. У форонід та брахіоподи кінці обох рук лофофору спірально закручені; це дає можливість розмістити значно більшу кількість щупалець. І лофофор, і щупальця підтримує скелет з міжклітинного матриксу, розміщений між епідермісом і целотелієм; окрім цього, гідроскелетну функцію виконує целомічна рідина. У плечоногих цей відділ розміщений безпосередньо на передньому кінці тіла. Третій сегмент (метасома) – власне тулубовий, є найбільшим у щупальцевих. Редукція першого сегменту вважається вторинною.
3. Порожнина тіла – целом, який у відповідності до сегментації поділяється на 3 відділи: передній (протоцель) *епістомальний*, середній – порівняно вузький, який віддає канали до лофофору та шупалець, і задній, найбільший – тулубовий. Відокремленість відділів целому може бути невираженою (у моховаток та брахіоподи протоцель і мезоцель більшою чи меншою мірою зливаються).
4. Анальний отвір лежить недалеко від рота (на передньому кінці тіла, оберненому до води); кишечник утворює петлю, що властиво багатьом сидячим тваринам із фільтраційним способом живлення. При цьому рот розміщується всередині лофофору, а анус – за його межами.
5. Є замкнена, розгалужена кровоносна система, яка у моховаток вторинно редукується. Кровоносні судини лежать всередині мезентерієв.
6. Нервова система, у зв'язку із сидячим способом життя, доволі проста, представлена, переважно, нервовим плексусом (інтраепідермальним або бази епідермальним). Згущення плексуса є в мезосомно-лофофоральній частині тіла. Описані також багатоклітинні органи чуття.
7. Органи виділення (нефридії) представлені 1 або 2 парами війчастих лійок, які відкриваються в целом. Чи ці утвори є метанефридіями чи целомодуктами, поки що невідомо. Іноді органи виділення редуковані.
8. Статеві клітини розвиваються в тулубовому целомі на целотелії, поблизу кровоносних судин.

Структурованих виокремлених гонад немає. Гамети виводяться частково через мета нефридії, які відкриваються поруч з анальним отвором. Більшість плечоногих є роздільностатевими, фороніди та моховатки, переважно, – гермафродити.

9. Дроблення яйця повне, не спірального типу (часто – радіальне), гаструляція відбувається шляхом інвагінації; мезодерма – ентероцельно або ж виселенням клітин архентерону (телобластично); щупальцевим властива первинноротість (***простомія***). З яйця у форонід та морських моховаток розвивається планктонна личинка, яка нагадує трохофору. Це – первинні личинки (***актинотроха*** – у форонід та ***цифонаутес*** – у моховаток), які при перетворенні на дорослу тварину зазнають катастрофічного метаморфозу (радикального перетворення). Прісноводним моховаткам та плечоногим властиві вторинні личинки. Черевний бік первинних личинок Подаксоній гомологічний черевному боку трохофори. Після метаморфозу тіло дорослих Подаксоній виявляється виростом, перпендикулярним до черевного боку личинки, а відповідно – і трохофорних тварин. Нова вісь тіла називається ***фороноїдною віссю***. Фороніди виношують потомство між руками лофофору, плечоногі – у мантійній порожнині, а моховатки – у спеціальних зооїдах.

10. Моховаткам властиве безстатеве розмноження шляхом зовнішнього і внутрішнього брунькування.

ТИП (І КЛАС) ФОРОНІДИ – *PHORONIDA*

Морські червоподібні тварини, які живуть у трубках. Характерний розмір - сантиметровий. Дроблення нестале: радіальне або ж спіральне, але простіше, ніж у трохофорних. У Форонід немає типової мозаїки бластомерів. Наприкінці дроблення, як і в трохофорних, відбувається підсилене розмноження клітин на спині, яке веде до вигину осі тіла у личинки, яка утворюється. Личинка називається ***актинотрохою*** і характеризується значним розвитком верхньої півкулі з первинними щупальцями по її нижньому краю та наявністю протонефридіїв. Актинотроха прикріплюється до дна ніжкою, яка виникає посередині черевного боку. Ця ніжка надзвичайно розростається, в неї заходе петля кишки, і вона стає тілом фороніди. Верхня півкуля та анальна лопать залишаються придатками на його передньому кінці, рот та анус стають зближеними. Потім на передньому кінці розвивається віночок щупалець - лофофор у вигляді 2 спіралей, які стирчать з трубки. Лофофор оточує рот, але анус залишається збоку, за його межами. Метаморфоз актинотрохи відбувається швидко і, до певної міри, носить катастрофічний характер: уся верхня частина личинки відкидається, дефінітивні щупальця утворюються заново, протонефридії перетворюються на целомодукти. Целом утворюється шляхом осідання мезодермальних клітин на стінці тулуба та кишки (септа утворюється пізніше).

Будова дорослої тварини характеризується наявністю дифузного нервового плетива та відсутністю нервових стовбурів. Така будова нервової системи є примітивною, значно нижчою порівняно з трохофорними і наближує форонід за висотою організації до кишковопорожнинних, нижчих турбелярій та нижчих немертин. Мозок форонід - це просто згущення плексусу. В дорослих форонід є двороздільний целом (щупальцевий та тулубовий) з нефроміксіями та кровоносні судини, але немає серця. Циркуляція крові здійснюється скороченням стінок поздовжніх судин, судин щупалець та капілярів (скорочуються автономно). Кровоносна система незамкнена, оскільки навколо шлунка міститься кровоносний синус. Ектодермальної задньої кишки немає. Розмноження статеве та нестатеве. Майже всі представники – гермафродити. Запліднення – зовнішнє. Поширене явище автотомії переднього кінця тіла з наступною регенерацією; з цією здатністю пов’язане й нестатеве розмноження (архетомія – багаторазовий поперечний поділ).

Вважається, що фороніди відокремились від спільного стовбура з трохофорними тваринами ще до того, як останні набули свого сучасного вигляду: мозаїки бластомерів, гангліолізації нервової системи, метамерії. Крім наведених, у них є також низка більш спеціальних рис подоби з первинноротими. Ряд вчених, спираючись на особливості утворення целому, зближує форонід з вторинноротими. Як ми бачили, целом актинотрохи утворюється з пухких мезодермальних клітин, які плавають в бластоцелі. До бластоцеля вони потрапляють, виселяючись по одній з середньої кишки. Ці клітини осідають зсередини на ектодермальний шкірний покрив личинки і утворюють другий шар епітелію, але вже мезодермальний і обернений досередини. Внаслідок цього бластоцель перетворюється на целом. Цей процес нагадує утворення целома в немертин. Целом актинотрохи ділиться поперечною перетинкою на великий тулубовий целом, який оточує кишку, та на маленький щупальцевий, який заходе в післяротовий віночок шупалець. При цьому в деяких видів описують ще одну перетинку в фронтальній площині, яка поділяє целом головної лопаті на спинний та черевний. В такому випадку целомів є 3, але метамерні (такі, що лежать вздовж осі тіла) лише 2, з яких перший поділений на спинну

та черевну частини. Тобто целом у форонід утворюється завдяки 2 послідовним процесам: целомічній епітелізації бластоцеля тулуба та розповсюдженню целомічного епітелію в головну лопать.

Подібним чином відбувається целомоутворення в низки трохофорних тварин (ехіурид, аннелід, членистоногих). У вторинноротих, на відміну від них, передній целом в принципі не відрізняється від двох інших.

Форонід відомо 18 видів, один з яких – *Phoronis euxinicola* – знайдений в Чорному морі. Більшість форонід зустрічається на дні прибережної смуги тропічної та помірної зон усіх океанів та морів (на глибині до 50 м).

ТИП МОХОВАТКИ – *BRYOZOA*

Колоніальні водні тварини міліметрового та ще дрібнішого розміру. Виникли від форонід шляхом спрощення та спеціалізації. Личинка - ***cyphonautes*** при метаморфозі також прикріплюється ніжкою, яка виникає на черевному боці тіла. Целом, як і у форонід, поділений на 2 нерівних частини. В дорослих є лофофор; кишка петлеподібна, рот та анус зближені. Тіло зооїда поділяється на ***цистид*** - задню половину, одягнуту потовщеною кутикулою, яку виділяє зовнішній епітелій, у вигляді глибокої чашечки або мішечка, та ***поліпід*** - передню половину, ніжну, без щільної кутикули, яка при подразненні втягується всередину цистида. Втягування відбувається за допомогою 2 м'язів-ретракторів. Характерні карликові розміри особин в колоніях, які виникають шляхом нестатевого розмноження. В колоніях буває поліморфізм зооїдів. Кутикула морських моховаток містить вапно, і тоді в них зникає шкірно-м'язовий мішок, наявний у форонід та прісноводних моховаток. Віссю тіла моховаток є форонойдна вісь, яка деколи набуває вигинів. Нервовий апарат гангліонізований; кровоносна система відсутня. Органи виділення – пара целомодуктів – є лише у прісноводних форм.

Прісноводні моховатки (клас Phylactolaemata) володіють підковоподібним лофофором. Усі вони, за виключенням роду *Monobryozoon* є мономорфними колоніями. Колонії звичайно прикріплені, проте в цікавої моховатки *Cristatella* колонія рухлива. Всі її цистиди злилися докупи і утворили єдину повзальну підошву, а поліпіди абсолютно незалежні. Колонія повзає, як єдиний організм, а в разі ушкодження регенерує і відтворює вихідну правильну витягнуту форму. Така інтегрована колонія у досить високоорганізованих тварин - надзвичайно рідкісне явище. В колоніях Покриторотих немає поліморфізму. Поряд зі звичайними індивідами в них можуть існувати ще лише ***оеції***, які утворюються за рахунок молодих бруньок, розвиток яких рано припиняється. Така брунька спочатку являє собою невелике вп'ячування покривів, в яке потім потрапляє яйце. Оецій із зародком, який в ньому розвивається, до кінця виглядає просто мішечком.

У морських моховаток (переважна більшість видів класу Gymnolemata) поліморфізм виражений значно істотніше. Розрізняють 2 групи особин: ***автозооїди***, або ***живильні зооїди*** (ті, що забезпечують колонію їжею) та ***гетерозооїди*** - видозмінені особини, які втратили функцію живлення та статевого розмноження і виконують в колонії функції захисту, прикріплення тощо. До гетерозооїдів відносять гонозооїди, авікулярії, вібракулярії, кенозооїди та наннозооїди. ***Оеції*** голоротих моховаток мають вигляд виступаючих горбків, які володіють порожниною, що сполучається із зовнішнім середовищем. В ній відбувається формування личинки.

В деяких видів окремі особини колонії різко збільшуються в розмірах, набувають характерної глечикоподібної форми, їх поліпід дегенерує і утворюються ***гонозооїди***. В порожнині гонозооїдів яйця зазнають складного розвитку, який включає поліембріонію: запліднене яйце в результаті нерівномірного дроблення дає спочатку великий ***первинний зародок***, від якого потім відділяються дрібні вторинні зародки (їх кількість яких може перевищувати сотню). Частина особин колонії спеціалізується на виконанні захисних функцій. Це, насамперед, ***авікулярії*** - особини, які нагадують пташину голову з шиєю та міцним дзьобом. „Голова" являє собою цистид, змінений та витягнутий у нерухомий відросток, який відповідає верхній частині "дзьоба". Крім того, на "голові" є рухомий кутикулярний гачок (нижня частина "дзьоба") - це видозмінена кришечка, яка є в багатьох моховаток на передньому краї цистида і захлопується при втягуванні поліпіда. Гачок може приводитись до нерухомого відростка та відводитись від нього. Авікулярії захоплюють дрібних тварин, які потрапляють до колонії, вбивають їх або проганяють. Різновид авікулярій - ***вібракулярії***, які не мають нерухомого виросту, а їх кутикулярний гачечок витягується в довгий рухливий джгут. В колоніях можуть бути також безполіпідні опорні особини - ***кенозооїди***, які утворюють кореневі нитки та ***столони***, що стеляться по субстрату і виконують прикріплювальну та опорну функції. ***Наннозооїди*** - тоненькі трубочки (втричі тонші за поліпіди автозооїдів); поліпід, який сидить в них, володіє редукованим кишечником, 1-м щупальцем, але нормально розвиненою мускулатурою; їх функціональне значення в колонії досі

незрозуміле. Наявність розвиненої диференціації - ознака підсилення колоніальності порівняно з Філактолематами. Зооїди морських моховаток взагалі дрібніші і лофофор в них редукований до простого кільця щупалець. У представників ряду Гімнолемат звичайні зооїди володіють різною формою, часто коробчастою, і розмножуються брунькуванням. В ряді Stenolaemata зооїди трубчасті й колонія росте спільним краєм від ценосарка, а приросла частина розпадається потім на окремі зооїди.

Моховатки відрізняються великим різноманіттям нестатевого розмноження. Насамперед, утворення колоній є результатом не доведеного до кінця брунькування. Деталі процесу досить складні в зв'язку з відносною складністю будови організмів. У прісноводних моховаток наявне також внутрішнє брунькування – утворення ***статобластів*** – особливих, зовні подібних до сочевиці багатоклітинних утворів, вкритих міцною оболонкою; з'являються переважно восени. Взимку при руйнуванні колонії статобласти звільняються. Особливі повітроносні камери дозволяють їм плавати у воді, а хітиновими гачечками вони закріплюються на водоростях, дні тощо. Зимою вони перебувають у спокої, а навесні оболонка лопає, вміст її прикріплюється до дна і зовнішнім брунькуванням утворює нову колонію. Тобто, процес внутрішнього брунькування за характером перебігу та біологічним змістом дуже нагадує утворення гемул у прісноводних губок. Серед статобластів розрізняють ***пайптобласти*** – прості овальні чи бобоподібні бруньки; ***флотобласти*** – бруньки з особливим хітиновим комірчастим кільцем, наповненим повітрям (пристосування до пасивного плавання та перенесення течіями) та ***спінобласти*** – найскладнішої будови, з хітиновими гачечками на на зовнішній оболонці чи плавучому кільці (для прикріплення до рухомих предметів чи тварин і перенесення на великі відстані). Нарешті, в окремих представників гімнолемат зимують особливі ***„зимові" зовнішні бруньки*** – вкриті щільною оболонкою окремі цистиди. Від статобласта вони відрізняються наявністю зачатка кишечника, м'язів та статевих клітин, в той час як внутрішній вміст статобласта повністю представлений недиференційованою масою мезодермальних клітин. Моховатки відомі з ордовіку, сучасних видів відомо близько 4000, вимерлих - значно більше, проте великого практичного значення група не має.

ТИП ПЛЕЧОНОГІ – *BRACHIOPODA*

1. Білатерально симетричні, тришарові багатоклітинні морські донні тварини, нерухомі або майже нерухомі в дорослому стані. Характерний розмір - сантиметровий.

2. Тіло вкрите мантією епідермального походження та заховане в черепашку (окрім стебельця) – продукт секреції мантії, яка складається з 2 стулок - спинної та черевної. Черепашка по-різному прикріплюється до субстрату: за допомогою цементування, приростання до каміння, занурення стебельця у м'який субстрат або просто лежати на ньому.

3. Тіло олігомерне, складається з 2-х відділів, кожний з яких має єдиний целом. Просома відсутня, мезосома дрібна, але з великим лофофоромальним комплексом, часто значно складнішої організації, ніж у актинотрохних. Він підтримується мезоцеолем, а в численних випадках лофофор підтримує спеціальний скелет – ***ручний апарат***. Метасома дрібна. Лофофор займає значну частину черепашки, а невелике тіло міститься в її задній частині.

4. Целом заходить в мантію, чого ніколи не буває в молюсків. Він може мати складну будову, але рідко буває поділений суцільними перетинками і не несе слідів метамерії.

5. Є незамкнена кровоносна система з одним чи більше серцями.

6. Видільна система – одна чи дві пари органів, близьких до мета нефридіїв, є целомодукти.

7. ЦНС: навкологлоткове нервове кільце, яке складається з над- та підглоткового гангліїв, з'єднаних по боках стравоходу. Надглотковий походить від аборальної чутливої тім'яної пластинки.

8. Кишечник наскрізний, U-подібної форми, або (вторинно) замкнутий на кінці. Є печінка.

9. Більшість представників типу роздільностатеві, без оформлених гонад, але з чотирма скупченнями статевих клітин, зв'язаних з перитонеумом. Гамети надходять у метацель та виводяться у довкілля через целомодукти.

10. Ембріональний розвиток неоднаковий в 2 відомих класів, так само різниться він в різних видів одного класу. У всіх випадках дроблення ***радіальне***, гаструла ***інвагінаційна***. Бластопор у багатьох видів надовго замикається, перед тим витягуючись в щілину, і личинка перетворюється на сліпо замкнений двошаровий міхур. Рот потім утворюється на місці переднього краю бластопоральної щілини. Анус, якщо він є, утворюється ззаду, часто - на боці. Личинки плечоногих володіють 2 відділами тіла, зачатками мантії, яка утворює черепашку, і не схожі ні на чиї личинки. Мезодерма утворюється різними шляхами:

1) виселенням клітин з кишки;

2) деламінацією;

3) відшнуровуванням целомічних мішків.

11. Безстатевого розмноження немає.

Всі плечоногі - мешканці морів, відносно дрібні бентосні тварини з фільтраційним способом живлення. Нині відомо 335 рецентних видів видів, які є представниками понад 70 родів, та понад 26000 вимерлих. Перші представники відомі з початку кембрію, розквіт брахіопод відносять до палеозою, протягом якого вони посідали панівне положення серед бентосної фауни, але наприкінці ери багато з них вимерло і в мезозої роль плечоногих в складі бентосу значно скоротилася, поступившись двостулковим. Сучасні плечоногі розповсюджені широко і зустрічаються на різних глибинах, живляться різноманітними дрібними тваринами та органічними залишками. Більшість абсолютно нерухомі; відома *Lingula* має довге м'ясисте вільне стебельце, яке занурюється до м'якого ґрунту. За особливостями будови черепашки тип поділяють на 2 класи - ***Беззамкові - Inarticulata*** (2 ряди, 47 видів) та ***Замкові – Articulata*** (3 ряди, близько 300 видів).

Черепашка Беззамкових, відомих з докембрію, утворена фосфатом кальцію та хітином; її стулки з'єднуються лише за допомогою м'язів. Анальний отвір є. В задній частині тіла між стулками виходить стебельце (воно формується як частина тіла з личинкової мантії), яке має виріст метацеля та власні м'язи та слугує для занурення у субстрат. Форми, які не мають стебельця, цементуються з субстратом за допомогою вентральної стулки. Ручного апарату немає.

Мезодерма утворюється з архентерона у вигляді суцільних (не порожнистих) мезодермальних клітинних мас; целом всередині неї утворюється схізоцельно. Личинка вільно плаваюча, будовою нагадує дорослу тварину; має черепашку та лофофор і плаває завдяки руху його війок. Личинка осідає на дно і не зазнає метаморфозу.

Черепашка Замкових, які виникли в ордовику, утворена карбонатом кальцію, її стулки зчленовуються за допомогою замка, який складається з зубів на вентральній стулці та заглиблень - на дорзальній. У форм, які мають стебельце, воно виходить через спеціальний отвір у вентральній стулці. Стебельце не має ні целому, ні власних м'язів; на відміну від Беззамкових, воно утворюється за рахунок одного з трьох відділів тіла личинки. Дорзальна стулка у більшості представників класу несе ручний апарат; особливості будови його та лофофору покладені в основу виділення рядів.

Личинка різко відмінна від дорослих форм і дещо нагадує трохофору; розвиток – з метаморфозом.

ТИП ЩЕТИНКОЩЕЛЕПНІ – *CHAETOGNATHA*

Невелика одноманітна група дрібних вільноживучих, переважно - планктонних хижих морських тварин з витягнутим прозорим м'язистим тілом і горизонтальними плавцями по боках та хвостовим плавцем. Представники роду *Spadella* (ряд Phragmophora) ведуть бентосний спосіб життя. Характерний розмір - сантиметровий (до 10 см). Живляться різними тваринами – від найпростіших до мальків риб та інших тварин близького розміру і часом є домінуючою групою планктонних хижаків.

1. Багатоклітинні, тришарові білатерально симетричні червоподібні тварини.
2. Тіло олігомерне і складається з 3-х відділів, розділених септами: голови, тулуба та хвоста (постанального відділу), кожний з яких володіє власним целомом (голова) чи парними це ломами (інші відділи). Целом утворюється ентероцельним шляхом, проте постювенільні стадії розвитку не мають перитонеального епітелію (целотелію). Окрім цього, вважається, що хвостові целоми (один або два) є вторинними похідними від парних тулубових порожнин, а не утворюються у вигляді окремих кишень з первинної кишки (як у інших олігомерних тварин з трьома відділами тіла).
3. Тулуб та хвіст несуть, відповідно, латеральні та каудальний нем'язисті плавці.
4. На голові праворуч та ліворуч розміщені 2 групи міцних гачкоподібних хапальних щетинок.
5. Тіло вкрите не хітиновою кутикулою; стінка тіла містить пучки поздовжніх м'язів. Покрив – багатошаровий епітелій.
6. Нервова система включає навкологлоткове нервове кільце (над- та підглотковий ганглії, з'єднані навкологлотковими коннективами), від яких відходять окремі нерви, та підшкірне нервове плетиво.
7. Кровоносна, дихальна та видільна системи відсутні
8. Гермафродити; мають великі парні сім'яники та яєчники з гонодуктами.
9. Дробіння яйця радіальне.

Тип містить єдиний клас Щетинкошелепних чи Морських стрілок з 70 видами, розподіленими між двома рядами. В основу поділу покладена наявність поперечної вентральної мускулатури: види, які її мають, об'єднуються в ряд Phragmophora, а ті, що не мають – в ряд Aphragmophora. Це - швидкі

тварини які плавають поштовхами, що обумовлено швидким биттям хвоста та характерними вигинаннями їх тіла в дорзо-вентральному напрямі; латеральні плавці при цьому виконують функцію стабілізаторів. Головний відділ тіла зверху та з боків вкритий подвійною шкірною складкою каптуром або відлогою (капюшоном). Здобич тварини захоплюють за допомогою низки рухливих не хітинових щетинок, розміщених спереду та по боках вентральної камери, яка веде до ротової порожнини (назва типу!). Коли тварина не живиться, голова з щетинками ховається під каптур, який, таким чином, виконує функцію зниження лобового опору воді при рухах та, можливо, захисту голови. На голові розміщена також пара очей, кожне з яких утворене внаслідок злиття простих очок з фоторецепторами циліарного типу, як у вториннороtих. Тіло вкрите багатошаровим епітелієм, під яким міститься шар поздовжніх поперечносмугастих м'язів. М'язи підстелені перітонеальним епітелієм, який обмежує целом. Кишечник прямий, підвішений на дорзо-вентральному мезентерії, який поділяє тіло на лівий та правий боки.

З органів чуття є інвертовані очі, кожне з яких утворилося з 3-х простих очок, потилична площинка миготливого епітелію, яку вважають органом нюху та численні органи дотику - епітеліальні горбки з чутливими волосками на верхівках. Тварини - гермафродити. Розмноження виключно статеве. Розвиток прямий. Повне рівномірне радіальне дроблення; гаструла інвагінаційна. На стадії 32 бластомерів закладаються статеві залози. В ще незапліднену яйці є невелике скупчення особливих зерен ***статевий детермінант***, який на стадії 32 бластомерів опиняється в одній клітині і надалі поділ цієї клітини відбувається так, що одна з дочірніх клітин отримує повністю весь детермінант і стає статевим зачатком, а друга позбавлена детермінанта і дає всю ентодерму. Статевий бластомер ділиться надвоє, а надалі, в гаструлі, має вигляд 2 пар клітин: з однієї утворюються сім'яники, з другої -яєчники. Мезодерма утворюється ***ентероцельно***: 2 перетинки по боках первинної кишки вростають спереду назад, відшнуровуючи 2 бічних вип'ячування, порожнина яких є ***целомом***. Утворюється 2 целомічних міхура, кожний з яких перешнуровується впоперек і стає дворозділ ьним, складаючись з маленького головного та великого тулубового целому. Пізніше від тулубового відокремлюється хвостовий. Потім целом заростає, і в дорослих тварин порожнина тіла позбавлена вистилки з целотелію. Бластопор на якийсь час закривається, а відтак на цьому місці виникає анус, а на передньому кінці тіла утворюється рот (отже, дефінітивний рот є вторинним). Метамерія невиражена.

Узагальнюючи, слід підкреслити, що за низкою ознак, зокрема за способом закладки мезодерми та характером виникнення рота, щетинкощелепні наближені до вториннороtих; в той же час, целом їх дво-, а не трироздільний, як має бути у вториннороtих. Таким чином, в системі вони посідають проміжне положення між первинно- та вториннороtими і походження їх досі незрозуміле.

Нещодавно (2000 рік) у науковій пресі з'явилось повідомлення при виявлення рецентної тварини з описаного дещо раніше (1997 рік) як повністю вимерлий типу ***Euconodontophyles***. Показана спорідненість еуконодонт з щетинкощелепними та запропоновано об'єднати їх у надтип ***Chaetodonta.***

ТИП ПОГОНОФОРИ – *POGONOPHORA*

Донні, дуже довгі (довжина перевищує діаметр тіла у 100-500 разів) морські тварини, що живуть у трубках. Перший вид виявлений у 1900 р., перший цілісний екземпляр (із телосомою) отримано у 1964 р., а першого представника Вестиментифер знайдено лише у 1969 р. Нині відомо понад 100 видів. Більшість погонофор – глибоководні тварини, які заселяють глибини від 100 до 4000 м та мешкають біля гідротермальних виходів – фумарол або ділянок просочування холодних вод. Характерний розмір – сантиметровий (діаметр – 0,5 мм – 3 см; довжина – 5 см – 3 м).

1. Тришарові, білатерально симетричні, метамерно сегментовані.
2. Постійно перебувають у хітинових або білкових трубках, всередині яких можуть пересуватися.
3. Тіло складається з 4-х відділів: передньої ***«головної лопаті»***, короткого ***«залозистого відділу»***, дуже довгого ***«тулуба»*** з клейкими чи секреторними папілами та короткої ***телосоми***, яка складається з близько 30 сегментів та служить для прикріплення. Сегменти утворюються відбруньковуванням від термінальної зони росту та несуть щетинки. На спинному боці в області переднього целому розміщено від 1 до понад 1000 щупалець з гідростатичним скелетом.
4. Кожний відділ має власний целом. Передній целом непарний, утворює порожнину перикарду, видільні целомодукти та заходить у щупальця. Другий та третій целоми парні. Другий у своїй порожнині органів не містить; іноді він значною мірою заповнений м'язовою тканиною. Третій целом функціонує як гідростатичний апарат, містить гонади та утворює статеві целомодукти (гонодукти), порожнини прикріплювальних папіл, целом телосоми представлений непарними або парними порожнинами в кожному метамері (щетинконосному сегменті).

5. Стінка тіла має епідерміс з розміщеними під ним шарами кільцевих та поздовжніх м'язів. Епітелій виділяє кутикулу; деякі частині поверхні тіла несуть війчасті смужки.
6. Целомодукти відкриваються на спинному боці тіла.
7. Є замкнена кровоносна система з серцем в головній лопаті. Кров містить гемоглобін, розчинений у плазмі. Поруч з серцем розміщений перикард.
8. Вважається, що газообмін відбувається за допомогою щупалець (зябер); вірогідно, вони беруть участь також у живленні.
9. ЦНС: черевний нервовий стовбур – у вигляді епітеліальної смужки, яка спереду розширюється у скупчення нейронів – мозок або має переднє нервове кільце. Гангліїв немає. В деяких частинах тіла може бути по декілька нервових стовбурів.
10. Ентодерма личинки повністю використовується на утворення периферичного фагоцитобласта, і дорослі тварини не мають кишечнику, рота та анального отвору. В принципі, ротовий та анальний отвори відсутні на всіх стадіях розвитку, так що питання щодо первинно- чи вториннороотості розв'язати неможливо. Живляться вони продуктами хемосинтезу (вступаючи у симбіотичні відносини з сіркоокиснюючими бактеріями) або всмоктуючи розчинені органічні речовини з морської води.
11. Роздільностатеві; пара видовжених гонад міститься, як зазначалося вище, в тулубовому відділі. Чоловічі особини утворюють сперматофори. Запліднення зовнішнє.
12. Розвиток вивчений лише у кількох видів; він мало примітивний та відбувається з метаморфозом. Розвиток личинок здійснюється у трубці материнської особини. У видовжених яйцях (напр., *Siboglinum caulleryi*) на одному з полюсів зосереджена світла безжовткова цитоплазма і там утворюється дефінітивний передній кінець тіла тварини. Очевидно, це – аборальний полюс. Отже, вісь яйця співпадає з віссю тіла дорослої тварини. Але редукційні тільця відділяються не на аборальному полюсі, а на середині яйця, тому що саме там міститься ядро. Найцікавіше, що полярність яйця у таких видів починає змінюватися: перед початком дроблення безжовткова плазма переміщується з аборального полюса на середину яйця, де надалі буде анімальний полюс дроблення. Тобто, у форм з видовженими яйцями поступово виникає перехрест осей яйця та дефінітивного тіла. Дроблення яєць повне, нерівномірне, спіральне, на ранніх етапах – асинхронне. Гаструляція в одних видів відбувається шляхом деламінації та епіболії (*Siboglinum*), в інших – інвагінацією (*Oligobrachia*). В ембріогенезі погонофор на короткий час виникає бластопор. Він розміщений на черевному боці тіла, трохи вперед від його заднього кінця та веде до ентодермальної паренхіми. Целомічні мішки у личинки утворюються у фагоцитобластичній паренхімі по боках тіла, а вже пізніше розділяються на окремі целоми. При цьому першими утворюються целоми щетинконосного відділу. Вважають, що це пов'язано з тим, що задній кінець тіла погонофор активно функціонує від самого початку їх життя: молода особина одразу занурюється ним у ґрунт. Зона росту міститься на задньому кінці тіла.
13. Тип поділяють на 2 класи: Вуздечкових - Frenulata (2 ряди, 95 видів) та Безвуздечкових або Вестиментифер - Afrenulata seu Vestimentifera (1 ряд, 13 видів). Останньому іноді надають рангу окремого типу з двома класами та 3-ма рядами.

Клас Вуздечкових – Frenulata

Об'єднує більшість відомих нині видів, що мешкають, переважно, на глибинах понад 3000 м у морях з нормальною солоністю (температура води -3^0 - $+13^0$ C^0). Це – типові, відносно дрібні (до 85 см завдовжки, менше 3 мм у діаметрі) погонофори, які відповідають наведеному опису. Відділи тіла: щупальцевий (передній, найкоротший; зябер - від 1 до 250); другий – довший, з двома кутикулярними реберцями – ***вуздечкою***; третій, найдовший – тулубовий; четвертий – короткий, сегментований, з метамерно розміщеними щетинками. У тулубовому відділі розрізняють 2 частини: передню ***преанулярну*** та задню – ***постанулярну,*** розділені поясками, що складаються з 2-3 рядів зубчастих щетинок. Трубки заякорюються у м'який осад; вони різноманітні, але їх передній кінець завжди ширший і скрізь його отвір назовні висувається щупальцевий відділ тіла. Через задній вузький отвір висувається четвертий відділ: він перистальтично скорочується, завдяки чому тварина закопується у ґрунт. Задній кінець тіла надбудовується та заглиблюється у ґрунт протягом усього життя. Кожний відділ тіла має власний целом. У першому він непарний і відгалуження заходять у кожне щупальце. Целоми інших відділів – парні.

Клас Безвуздечкових або Вестиментифер – Afrenulata seu Vestimentifera

Великі погонофори (до 2 м та 1-3 см у діаметрі). Описано 13 видів з 8 родів. Живуть на дні морів біля виходів термальних джерел чи, навпаки, холодних вод, насичених сірководнем чи метаном. Трубки одним кінцем прикріплені до твердого субстрату, іншим – відкриті у довкілля, прямі або ледь вигнуті;

рівномірні чи з розширенням. Часто утворюють зростки з десятків особин. Основні компоненти трубок – білок та хітин. Білок за амінокислотним складом близький до білка трубок вуздечкових та матрикса черепашок молюсків (конхіоліну). У ньому багато аспартату (11,3 – 12,6 %) та гліцину (10,4 – 13,91 %); він також збагачений цистеїном, вміст якого коливається від 3 до 10 %. Вміст хітину в речовині трубок у різних вестиментифер складає від 24 до 46 %, але для одного виду та в межах однієї трубки він сталий. Хітин являє собою β-форму, виявлену ще в скелетах кальмарів, щетинках однієї родини поліхет (Aphroditidae), шипах деяких діатомових водоростей та трубках вуздечкових. Вважається, що трубки ростуть апікально і діаметр їх у більшості форм поступово зростає. Відділи тіла: ***обтюракальний (обтюракулярний), вестиментальний, тулубовий*** та сегментована ***опістосома***. Перший підтримується парою центральних лопатей – ***обтюракул***, оточених щупальцевими намелами. Ламели складаються з окремих щупалець (=зябрових філаментів), спаяних одне з одним від основи до половини – двох третин довжини. Кількість щупалець в ламелі та самих ламел – ознаки діагностичні (їх може бути понад 200000). Вестиментальний відділ характеризується наявністю пари бічних виростів тіла, які загинаються на спинний бік – ***вестиментальних крил***. Порожнина між стінкою тіла та крилами – ***вестиментальна порожнина***. На задньому кінці вестиментального відділу ця порожнина широко відкрита на дорзальному боці тіла. Найдовший відділ (до 80 % довжини тіла) – тулубовий. Він має потужну поздовжню мускулатуру і здатний до скорочення. Значну частину цього відділу займає ***трофосома*** – орган симбіотрофного живлення. Опістосома складається з численних дуже коротких сегментів, кількість яких з віком зростає.. Передні сегменти несуть щетинки. Опістосома здатна роздуватися та стискатися, завдяки чому задній кінець тварини заякорюється у трубці.

За своєю екологією вестиментифери є характерними представниками так званого ***„хемобіоса” – сульфофільної фауни***. Це – екологічне групування багатоклітинних організмів-гетеротрофів, орієнтованих на використання органічної продукції хемосинтетичного походження. Ступінь спеціалізації таких організмів до використання бактеріальної органіки різноманітна: від факультативного використання бактеріопланктона фоновими сестонофагами на периферії гідротермальних полів через екзогенне живлення бактеріальним обростанням чи зваженими бактеріями поблизу джерела до облігатної симбіотрофії. Така симбіотрофія властива вестиментиферам і пов’язана з найбільш глибокими морфологічними та фізіологічними адаптаціями.

УЗАГАЛЬНЮЮЧІ ТАБЛИЦІ ДЛЯ ПЕРЕВІРКИ ЗНАНЬ ПРИ ПІДГОТОВЦІ ДО ПІДСУМКОВИХ КОНТРОЛІВ

Які ступені еволюційного розвитку ряду груп безхребетних тварин характеризуються наявністю первинної порожнини тіла? У чому особливості будови цієї порожнини?

Назва таксономічної групи	Ступінь розвитку схізоцеля у даній групі	Утворення схізоцеля в ембріогенезі	Системи органів, пов'язані з схізоцелем	Фізіологічне значення схізоцеля
Тип Nemertini				
Тип Rotifera				
Тип Acanthocephales				
Тип Nemathelminthes 1. Кл. Gastrotricha				
2. Кл. Nematoda				
Тип Cephalorhyncha 1. Кл. Loricifera				
2. Кл. Priapulida				
3. Кл. Kinorhyncha				
4.Кл. Nematomorpha				
Тип Kamptozoa				
Тип Mollusca				
Тип Chaetognatha				

Які ступені еволюційного розвитку ряду безхребетних тварин характеризуються наявністю целома? Що характерно для цієї порожнини?

Назва таксономічної групи	Ступінь розвитку целома у даної групи тварин	Утворення целома в ембріогенезі	Системи органів, зв'язані з целомом	Фізіологічне значення целома
1	2	3	4	5
Тип Sipunculida				
Тип Onychophora				
Тип Annelida				
Тип Echiurida				
Тип Chaetognatha				
Тип Phoronida				
Тип Bryozoa				
Тип Brachiopoda				

1	2	3	4	5
ТИП POGONOPHORA				
ТИП HEMICHORDATA				
ТИП MOLLUSCA 1. Кл. Loricata				
2. Кл. Aplacophora				
3. Кл. Bivalvia				
4. Кл. Monoplacophora				
5. Кл. Gastropoda				
6. Кл. Scaphopoda				
7. Кл. Cephalopoda				
ТИП ECHINODERMATA				

Які ступені еволюційного розвитку ряду безхребетних характеризуються наявністю міксоцеля?

Типи і класи тварин	Ступінь розвитку міксоцеля у даній групі	Утворення міксоцеля в ембріогенезі	Системи органів, пов'язані з міксоцелем	Фізіологічне значення міксоцеля
1	2	3	4	5
Тип Arthropoda **П/Тип Crustacea** 1.Кл. Cephalocarida				
2. Кл. Brachiopoda				
3. Кл. Remipedia				
4. Кл. Maxillopoda				
5. Кл. Ostracoda				
6. Кл. Malacostrca				
П/Тип Chelicerata 1. Кл. Merostomata				
2. Кл. Arachnida				

1	2	3	4	5
II/Тип Tracheata 1. Кл. Chilopoda				
2. Кл. Diplopoda				
3. Кл. Pauropoda				
4. Кл. Symphyla				
5. Кл. Entognata				
6. Кл. Ectognata				
Тип Tardigrada				
Тип Onychophora				

З яким типом порожнини тіла пов'язана протонефридіальна система? У чому особливості її будови?

Типи і класи тварин	Порожнина тіла	Будова типових протонефридіїв	Будова змінених протонефридіїв	Функції протонефри-діальних органів
Тип Plathelminthes				
Тип Nemertini				
Тип Rotifera				
Тип Acanthocephales				
Тип Nemathelminthes Кл. Gastrotricha				
Кл. Nematoda				
Тип Cephalorhyncha 1.Кл. Loricifera				
2.Кл. Priapulida				
3.Кл. Kinorhyncha				
4.Кл. Nematomorpha				
Тип Annelida 1. Кл. Polychaeta				
2. Кл. Dinophilida				
Тип Kamptozoa				

З яким типом порожнини тіла пов'язана метанефридіальна система? У чому особливості її будови?

Типи і класи тварин	Порожнина тіла	Будова типових метанефридіїв	Будова змінених метанефридіїв	Функції метанефри-діальних органів
1	2	3	4	5
ТИП ANNELIDA 1. Кл. Polychaeta				
2. Кл. Oligochaeta				
ТИП ECHIURIDA				
ТИП SIPUNCULIDA				
ТИП ONYCHOPHORA				
ТИП ARTHROPODA **П/Тип Crustacea** 1.Кл. Cephalocarida				
2. Кл. Brachiopoda				
3. Кл. Remipedia				

1	2	3	4	5
4. Кл. Maxillopoda				
5. Кл. Ostracoda				
6. Кл. Malacostrca				
П/Тип Chelicerata 1. Кл. Merostomata				
2. Кл. Arachnida				
П/Тип Tracheata 1. Кл. Chilopoda				
2. Кл. Pauropoda				
3. Кл. Symphyla				
Тип Mollusca 1. Кл. Loricata				

1	2	3	4	5
2. Кл. Bivalvia				
3. Кл. Monoplacophora				
4. Кл. Gastropoda				
5. Кл. Scaphopoda				
6 Кл. Cephalopoda				
Тип Phoronida				
Тип Bryozoa Кл. Phylactolaemata				
Тип Brachiopoda				
Тип Pogonophora Кл. Frenulata				
Тип Hemichordata				

Будова кровоносної системи різних груп безхребетних тварин. Чи залежить її будова від способу дихання?

Таксономічна група тварин	Середовище існування	Спосіб дихання	Будова серця	Основні кровоносні судини	Основна схема руху крові	Тип кровоносної системи
1	2	3	4	5	6	7
Тип Nemertini						
Тип Echiurida						
Тип Onychophora						
Тип Annelida 1. Кл. Polychaeta						
2. Кл. Hirudinea						
3. Кл. Oligochaeta						

1	2	3	4	5	6	7
Тип Arthropoda П/Тип Crustacea						
П/Тип Chelicerata						
П/Тип Tracheata						
Тип Mollusca 1. Кл. Loricata						
2. Кл. Aplacophora						
3. Кл. Bivalvia						
4. Кл. Monoplacophora						

1	2	3	4	5	1	2
5. Кл. Gastropoda						
6. Кл. Scaphopoda						
7 Кл. Cephalopoda						
Тип Phoronida						
Тип Brachiopoda						
Тип Pogonophora						
Тип Hemichordata						
Тип Echinodermata						

Охарактеризуйте будову переднього відділу ЦНС безхребетних тварин та з′ясуйте вплив способу життя тварин та ступінь їх еволюційного розвитку на будову переднього відділу ЦНС

Таксономічна група тварин	Спосіб життя	Будова переднього відділу ЦНС	Ступінь диференціації переднього відділу ЦНС	Наявність органів чуття, їх назви
1	2	3	4	5
Тип Plathelminthes 1. Кл. Turbellaria				
1. Кл. Xenoturbellida				
2. Кл.Gnathostomulida				
3. Кл. Trematoda				
Тип Nemertini				
Тип Rotifera				
Тип Acanthocephales				
Тип Nemathelminthes Кл. Gastrotricha				
Кл. Nematoda				

1	2	3	4	5
Тип Cephalorhyncha 1. Кл. Loricifera				
2. Кл. Priapulida				
4. Кл. Kinorhyncha				
5. Кл. Nematomorpha				
Тип Annelida 1. Кл. Polychaeta				
2. Кл. Hirudinea				
3. Кл. Dinophilida				
4. Кл. Oligochaeta				
Тип Kamptozoa				
Тип Echiurida				

1	2	3	4	5
Тип Sipunculida				
Тип Onychophora				
Тип Tardigrada				
Тип Pentastomida				
Тип Arthropoda П/Тип Crustacea				
П/Тип Chelicerata				
П/Тип Tracheata				
Тип Mollusca 1. Кл. Loricata				
2. Кл. Aplacophora				
3. Кл. Bivalvia				

1	2	3	4	5
4. Кл. Monoplacophora				
5. Кл. Gastropoda				
6. Кл. Scaphopoda				
7. Кл. Cephalopoda				
Тип Chaetognatha				
Тип Brachiopoda				
Тип Pogonophora				
Тип Hemichordata				
Тип Echinodermata Кл. Holothuroidea				
Тип Phoronida				

Як модифікується травна система безхребетних тварин у залежності від характеру живлення та рівня еволюційного розвитку?

Таксономічна група тварин	Спосіб життя	Передній відділ кишечника	Середній відділ кишечника	Задній відділ кишечника
1	2	3	4	5
Тип Platelminthes 1. Кл. Turbellaria				
2. Кл. Xenoturbellida				
3. Кл.Gnathostomulida				
4/Кл. Trematoda				
Тип Nemertini				
Тип Rotifera				
Тип Acanthocephales				
Тип Nemathelminthes Кл. Gastrotricha				
Кл. Nematoda				

1	2	3	4	5
Тип Cephalorhyncha 1. Кл. Loricifera				
2. Кл. Priapulida				
3. Кл. Kinorhyncha				
4. Кл. Nematomorpha				
Тип Annelida 1. Кл. Polychaeta				
2. Кл. Hirudinea				
3. Кл. Dinophilida				
4. Кл. Oligochaeta				
Тип Kamptozoa				
Тип Echiurida				

1	2	3	4	5
Тип Sipunculida				
Тип Onychophora				
Тип Tardigrada				
Тип Pentastomida				
Тип Arthropoda П/Тип Crustacea				
П/Тип Chelicerata				
П/Тип Tracheata				
Тип Mollusca 1. Кл. Loricata				
2. Кл. Aplacophora				
3. Кл. Bivalvia				

1	2	3	4	5
4. Кл. Monoplacophora				
5. Кл. Gastropoda				
6. Кл. Scaphopoda				
7. Кл. Cephalopoda				
Тип Chaetognatha				
Тип Brachiopoda				
Тип Pogonophora				
Тип Hemichordata				
Тип Echinodermata				
Тип Phoronida				

Проаналізуйте зв'язок органів дихання безхребетних з конкретним середовищем їх існування.

Таксономічна група тварин	Середовище існування	Спосіб дихання	Назва органів дихання	Будова органів дихання
Тип Arthropoda П/Тип Crustacea				
П/Тип Chelicerata				
П/Тип Tracheata				
Тип Mollusca 1. Кл. Loricata				
2. Кл. Aplacophora				
3. Кл. Bivalvia				
4. Кл. Monoplacophora				
5. Кл. Gastropoda				
6. Кл. Scaphopoda				
7. Кл. Cephalopoda				
Тип Hemichordata				
Тип Echinodermata				

МОДУЛЬ 3. Морфофізіологічні особливості хордових тварин

ТИП ХОРДОВІ – *CHORDATA*

Загальна характеристика типу Хордових – Chordata

Хордові – це вищі вториннороті тварини, кількість яких становить близько 43000 видів. Живуть на суходолі, в океанах, морях і прісних водоймах. Для плану будови хордових типові:

1. ***Хорда*** як стала або ж ембріонально-личинкова основна структура осьового скелета. У нижчих представників типу вона зберігається протягом усього життя, у більш високоорганізованих – частково або повністю витісняється та заміщується більш міцним хребтом.

2. Центральна нервова система має вигляд ***нервової трубки*** з каналом усередині (***невроцелем***), розміщеної над хордою.

3. Під хордою міститься ***травна трубка***. Вона починається ротом і закінчується задньопрохідним отвором. Передній відділ кишки – глотка у зародків пронизаний зябровими щілинами, які або зберігаються впродовж усього життя тварин (ланцетник, риби тощо), або редукуються в процесі розвитку.

Хорда, нервова і травна трубки тягнуться вздовж усього тіла і складають ***комплекс осьових органів*** або ***осьовий комплекс***.

4. Центральний орган кровообігу (серце або судина, що його замінює) міститься в черевній частині тіла. Кровотік до переднього кінця тіла здійснюється вздовж черевного боку, до заднього – вздовж спинного.

Окремі з наведених рис зустрічаються у безхребетних тварин, але їх комплекс унікальний і властивий винятково даному типу. Водночас хордові тварини, як і вищі представники безхордових, є ***тришаровими*** організмами з ***білатеральною симетрією, вторинною порожниною*** тіла і ***вторинним ротом***. Відомо, що ступінь активності тварин корелює з типом симетрії. Активність, очевидно, була однією з ключових властивостей, що зумовили прогресивну еволюцію хордових.

Тип поділяють на три підтипи:

1. Безчерепні – Acrania
2. Покривники або Личинкохордові – Tunicata seu Urochordata
3. Черепні або Хребетні – Craniota seu Vertebrata

РОБОТА: Зовнішня та внутрішня будова тунікат на прикладі асцидій

Підтип Личинкохордові або Покривники – *Urochordata seu Tunicata*

Еволюція цих тварин відбувалася шляхом морфологічного регресу і типові риси хордових у них чітко виражені лише на личинкових стадіях. Живуть виключно у морях; частина представників підтипу – сидячі тварини, інші повільно рухаються у товщі води.

Тіло вкрите оболонкою – тунікою. Живляться пасивно, фільтруючи воду. Кровоносна система незамкнена, лакунарного типу. Гермафродити; більшість здатна до брунькування. Підтип поділяють на 3 класи: Ascidiae (Асцидії), Salpae (Сальпи), Appendiculariae (Апендикулярії).

Розглянемо будову *асцидії* як типового представника покривників. Дорослі тварини – нерухомі, прикріплені підошвою до підводних скель (рис.). Тіло має вигляд довгастого, неправильної форми міхура; на його вільному кінці містяться 2 отвори – ***сифони***: трохи вище – ***ротовий***, нижче – ***атріальний*** (***клоакальний***). Вода входить скрізь ротовий, а виходить – скрізь клоакальний сифон.

Тіло вкрите одношаровим призматичним епітелієм, який виділяє на свою поверхню товсту оболонку – ***туніку***, яка може бути желеподібною, драглистою, хрящуватою, шкірястою. До її складу часто входить ***туніцин*** – близька до целюлози речовина. Під епітелієм – сполучнотканинний шар з м'язовими волокнами. М'язи складаються з поздовжніх (зовнішній шар) і кільцевих (внутрішній шар) волокон. Епітелій, коріум і м'язи утворюють стінку тіла – ***мантію***. Тіло вільно лежить у туніці та зростається з нею лише навколо ротового та атріальноо отворів.

Між стінками тіла міститься ***атріальна порожнина***, вистелена ектодермою. Вона оточує широку глотку, яка лише на черевному боці зростається з мантією. Порожнина відкривається назовні атріопором. Не можна плутати атріальну порожнину з целомом (швидше її можна уподобити мантійній порожнині молюсків)!

Ротовий отвір через широкий короткий прохід веде в об'ємну глотку; перед входом у неї – зона горизонтальних тоненьких нескоротливих щупальців. Ніжні тоненькі стінки глотки пронизані великою кількістю зябрових щілин – ***стигм***, які утворюють вертикальні та горизонтальні ряди. Краї кожної стигми несуть довгі війки, які коливаються й женуть воду послідовно з ротового отвору – у глотку – атріальну порожнину – атріопор.

Уздовж черевного боку глотки, у місці зростання з мантією, вздовж глотки тягнеться підзябровий жолобок – ***ендостиль***. Він утворений великими клітинами двох видів: *залозистими*, що виділяють клейку слизову рідину, та *війчастими*. Часточки їжі проганяються вздовж ендостиля до навкологлоткового кільця – на спинний бік глотки і далі, вздовж ***спинної борозенки*** – до стравоходу. Отвір стравоходу відкривається на дні дорзальної стінки глотки біля нижнього краю спинної борозенки. Шлунок веретеноподібний, з досить товстими стінками; кишка утворює подвійну петлю і відкривається до атріальної порожнини. Печінки немає; стінки шлунка мають залозисту будову.

Кровоносна система. Серце у формі витягнутого мішка міститься на черевному боці тіла у перикардіальній порожнині, оточеній перикардом. Від його протилежних кінців відходить 2 великих судини: від переднього – *зяброва* артерія, яка тягнеться по середині черевного боку і віддає відгалуження до рядів стигм і між ними, внаслідок чого уся зяброва ділянка володіє складною сіткою кровоносних судин. Від заднього (дорзального) кінця серця відходить *вісцерально-кишечна* артерія, яка розпадається на гілки, що несуть кров до внутрішніх органів. Тут кровоносні судини утворюють лакуни. Вся система судин і лакун відкривається у великий *зяброво-кишечний синус*, який тягнеться по середній лінії спинної частини глотки і з'єднується зі спинними кінцями поперечних зябрових судин.

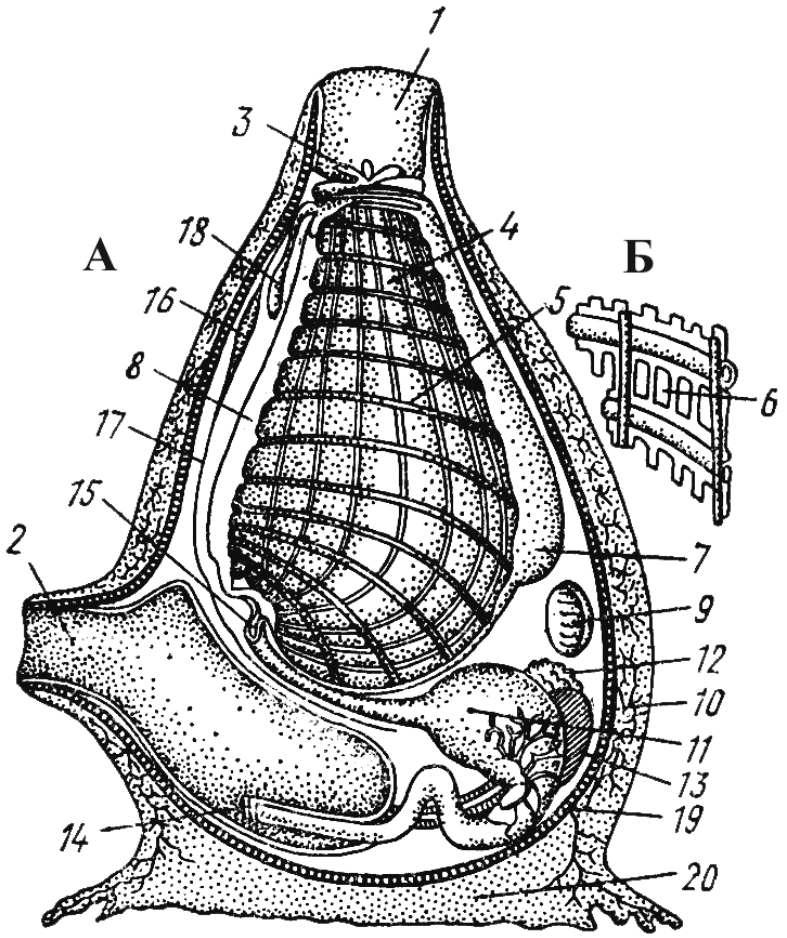
Серцеві скорочення розвиваються від одного кінця органа до іншого. Спочатку – серія скорочень від спинного до черевного кінця, після неї – пауза, відтак – серія скорочень у протилежному напрямку. Коли серце скорочується в напрямку від спинного до черевного кінця, кров по зябровій артерії тече до черевної частини глотки, потрапляє в поперечні зяброві судини, де окислюється і далі тече в кишечно-зябровий синус, звідки через лакуни і кишечні судини потрапляє до задньої (дорзальної) частини серця. Коли серце скорочується у напрямку від черевного до спинного кінця, рух крові зворотний.

Нервова система. Єдиний ***надглотковий,*** або ***мозковий ганглій*** розміщений на спинному боці тіла, між ротовим і клоакальним отворами. Від нього відходять нерви до країв ротового отвору, а також – нерв до заднього відділу тіла. Між гангліем та глоткою міститься ***субневральна залоза***, вузька протока якої відкривається у спинний відділ глотки.

Розмноження та розвиток. Запліднення – зовнішнє (у воді або в атріальній порожнині). Із заплідненого яйця розвивається хвостата личинка, різко відмінна від дорослих тварин. Зовні вона нагадує пуголовка з видовжено-овальним, стиснутим з боків тілом, витягнутим хвостиком, оточеним тоненьким плавцем – виростом туніки, яка вдягає усе тіло личинки. Вздовж осі хвоста проходить *хорда*. *ЦНС* складніша, ніж у дорослих: передній відділ *нервової трубки* помітно розширений, тут утворюється невелике *пігментоване очко* та *мозковий пухирець з отоцистом*. У глотку веде рот, розміщений на спинному боці тіла личинки. Кишечник і серце диференційовані. На цій стадії личинка розвиває яйцеві оболонки, виходить у воду і вільно плаває. На спинній частині тіла, позаду мозкового пухирця утворюються парні заглибини, які надалі зливаються разом і обростають глотку – утворюється *атріальна порожнина*. Одночасно у стінках глотки прориваються 2-6 зябрових отворів. На цій стадії личинка володіє всіма основними характерними ознаками хордових, але не живиться. Через кілька годин на передньому кінці тіла утворюються ектодермальні вирости – сосочки прикріплення, які виділяють клейкий слиз. Ними личинка прикріплюється до субстрату і починається її регресивний метаморфоз: хвіст поступово втрачається, хорда резорбується і зникає; ротовий та атріальний отвори змінюють своє положення; глотка збільшується у розмірах, у ній зростає кількість стигм; ЦНС спрощується, зокрема зникає очко, а мозковий пухирець перетворюється на компактний ганглій. Паралельно утворюються статева та кровоносна системи, а тіло набуває міхуроподібного вигляду.

Лабораторна робота 16.

Підтип Личинкохордові або Покривники – *Urochordata seu Tunicata*
Клас Асцидії – *Ascidiae*



А._____
Б._____
1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____
15._____
16._____
17._____
18._____
19._____
20._____

Рис. 16.1 Будова дорослої асцидії

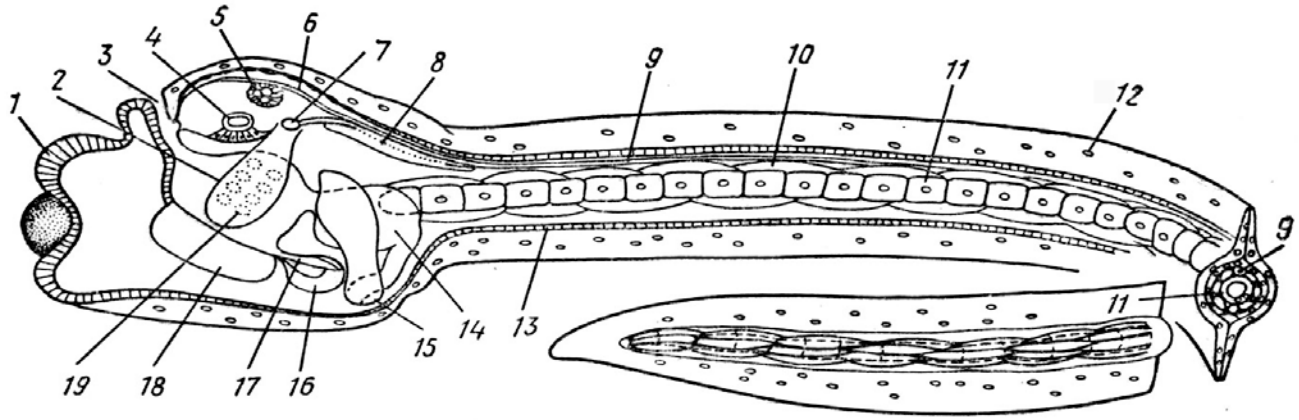


Рис. 16.2 Будова личинки асцидії *Clavelina*: 1._____; 2. _____; 3. _____; 4. _____; 5. _____; 6. _____; 7. _____; 8. _____; 9. _____; 10. _____; 11. _____; 12. _____; 13. _____; 14. _____; 15. _____; 16. _____; 17. _____; 18. _____; 19. _____

Лабораторна робота 17: Морфобіологічні особливості головохордових

Підтип Безчерепні – *Acrania*
Клас Головохордові – *Cephalochordata*

Об'єднує невелику кількість (30-35 видів) близько-споріднених форм, відомих як ***ланцетники***. Ці напівпрозорі тварини, які зовнішнім виглядом і пропорціями тіла нагадують риб, живуть на мілководді морів у різних частинах земної кулі. Плавці їх розвинені слабо, тому плавають вони погано. Більшу частину життя ланцетник проводить, занурившись у донний ґрунт так, що назовні виступає лише передня частина тіла.

Ніяких кінцівок у ланцетника немає. Зяброві перегородки, спинний плавець і ротові частини підтримуються структурами з тканини, яка нагадує хрящ. Головний скелетний утвір – хорда – зберігається протягом усього життя і, на відміну від хорди хребетних, доходить до самого переднього кінця тіла (назва класу!). За будовою хорда ланцетника не схожа на відповідний утвір хребетних: деякі клітини заміщені м'язовими, що дає тварині можливість змінювати силу напруження і, відповідно, пружність усієї структури. Функції хорди вивчені недостатньо, але точно відомо, що вона запобігає поздовжньому стисканню тіла при енергійному плаванні та є зручною центральною віссю, до якої підвішені органи тварини.

ЦНС. Від типової нервової трубки, розміщеної на спинному боці, відходять метамерні нерви. Передній кінець трубки ледь розширений, проте справжнього головного мозку в ланцетників немає. Є чутливі структури, які розглядають як органи нюху та зору.

М'язова система складається з окремих V-подібних сегментів – міомерів, які з протилежних боків тіла зміщені на півсегмента. Подібні структури ми спостерігатимемо надалі у риб. Почергові хвилі скорочень цих м'язів спричиняють плавальні рухи.

Травний тракт побудований просто. Він починається ротовим отвором, який лежить на дні ***передротової лійки***, обмеженої віночком жорстких щупальців, що стирчать. Глотка дуже велика, видовжена і простягається приблизно до середини тіла. Кишечник, розміщений за глоткою, – просто пряма трубка, без ознак поділу на послідовні відділи. Вважається, що в передній його частині відбувається травлення, а в задній – всмоктування їжі. Від передньої частини кишки відходить великий кишеноподібний виріст – ***печінка*** або ***цекум*** (сліпий виріст, сліпа кишка). Вважається, що в ньому відбувається фагоцитоз і внутрішньоклітинне травлення, як це властиво численним безхребетним. Кишечна трубка (як і в хребетних), не доходячи до самого кінця тіла, відкривається назовні анусом; отже, тіло ланцетника закінчується ***справжнім хвостом.***

Глотка високоспеціалізована для збирання їжі. Ланцетник живиться органічними частками, які вибирає з морської води; зі струменем води, який створюється рухами війок, вони потрапляють у рот, відтак – у глотку й відціджуються, коли вода виходить назовні скрізь зяброві щілини. Кількість щілин – понад 50 пар, причому кожна зябра подвійна, підковоподібна (як у напівхордових). Пара великих складок шкіри (***метаплавральних***) росте донизу, зустрічаєтсья і з'єднується на вентральному боці, утворюючи кишеню – ***атріальну***, або ***навколозяброву порожнину***, в якій і розміщується уся зяброва система і яка захищає ці ніжні органи, коли ланцетник занурюється в ґрунт. Атріальна порожнина відкривається назовні ***атріопором***, розміщеним позаду глотки.

Наявність зябрових щілин, безумовно, підкреслює тісні родинні зв'язки ланцетників з хребетними, проте ці утвори розрізняються в зазначених групах як за функціональним призначенням, так і за способом дії. Газообмін у безчерепних здійснюється переважно крізь дуже тоненьку шкіру, а зяброві перегородки, як і в інших нижчих хордових, служать для збирання їжі (у нижчих хребетних зябра є спеціалізованим органом дихання). Крім того, у хребетних вода проганяється скрізь зябра внаслідок скорочень м'язів, а в ланцетників – винятково за рахунок активності війок, надзвичайно розвинених у глотці. Характерна риса – наявність ***ендостиля***, або ***гіпобронхіальної борозенки*** – поздовжнього жолоба, розміщеного по середній лінії вентрального боку глотки й утвореного війчастими та залозистими клітинами. Ендостиль виділяє велику кількість клейкого слизу, який завдяки миготливим рухам війок переміщується на дорзальний бік, стікаючи по ходу борозенки вздовж зябрових щілин і захоплюючи часточки їжі, відфільтровані війками. Слиз збирається у ***дорзальній*** **(*спинній, надзябровій*)** борозенці, звідки війки переганяють його назад, у кишечник. Отже, тварина живиться за допомогою системи слизових транспортних стрічок.

Головні **кровоносні судини** розміщені типовим способом, який надалі спостерігатимемо у хребетних: до головного кінця тіла кров рухається по вентральному боці, а до хвостового – по дорзальному, пройшовши вздовж зябрових перегородок (де відбувається окислення крові). Серця немає;

кров рухається по судинах завдяки хвилям скорочень, які проходять по деяких великих судинах (черевній аорті, основам приносних зябрових артерій). Формених елементів і пігментів у крові немає.

Статеві залози ланцетників відрізняються від аналогічних утворів усіх інших хордових численністю та посегментним розміщенням.

Ще істотніші відмінності в будові видільної системи. Органи виділення ланцетників, як і багатьох безхребетних, – розміщені посегментно протонефридії, термінальними елементами яких є соленоцити.

Розвиток ланцетників типовий для хордових, відбувається з метаморфозом. Личинка планктотрофна, активно плаває у товщі води; личинкова стадія триває до трьох місяців.

У межах підтипу лише один клас – Cephalochordata (Головохордові). Більшість учених вважає, що сучасні ланцетники – спеціалізовані та модифіковані малорухомим способом життя тварини. Спосіб життя личинки, її активне живлення та складніша, ніж у дорослої тварини, морфологія дозволяє стверджувати, що саме вона, а не дорослі безчерепні, ближча до гіпотетичного предка хребетних тварин.

Родина Ланцетникові – *Branchiostomidae*

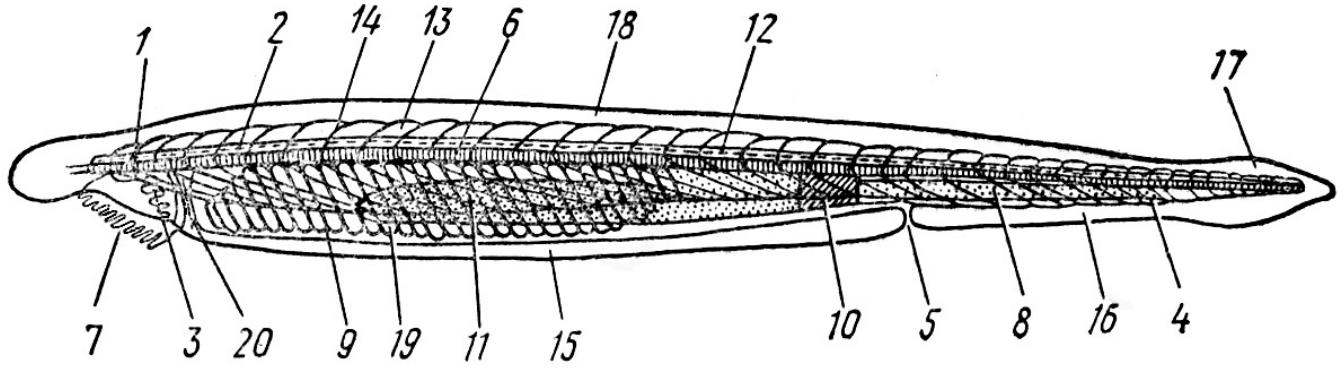


Рис. 17.1 Загальний вигляд та розташування внутрішніх органів ланцетника:

1._____; 2. _____; 3. _____; 4._____;

5._____; 6. _____; 7. _____; 8._____;

9._____; 10._____; 11._____; 12._____;

13._____; 14._____; 15._____; 16._____;

17._____; 18._____; 19._____; 20._____.

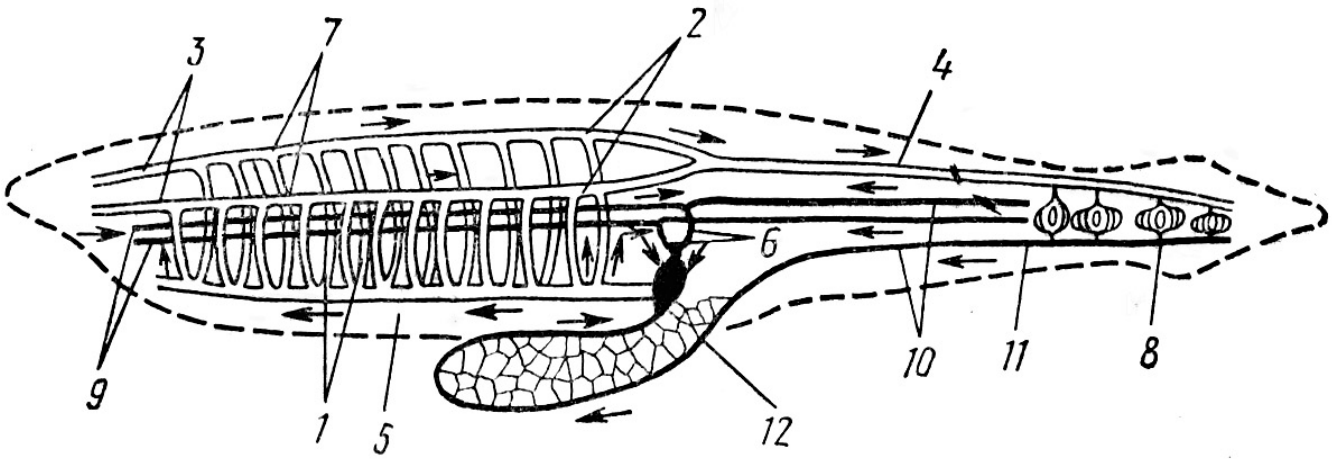


Рис. 17.2 Схема кровоносної системи ланцетника:

1._____; 2. _____; 3. _____; 4._____;

5._____; 6. _____; 7. _____; 8._____;

9._____; 10._____; 11._____; 12._____.

Таблиця 17.1

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА

	Підтип Безчерепні – *Acrania*	**Підтип Покривними –** *Tunicata*
	Клас Головохордові – *Cephalochordata* Ланцетник – *Branchiostoma lanceolatum*	**Клас Асцидії** – *Ascidiae* Асцидія – *Ascidia mentula*
Форма тіла		
Особливості шкірних покривів		
Особливості мускулатури		
Скелет		
Травна система (схема)		
Органи дихання		
Тип кровоносної системи		
Склад крові		
Центральна нервова система		
Органи чуття		
Складові видільної системи		
Типи розмноження		
Особливості розвитку		
Особливості ембріогенезу		
Значення групи у природі		
Значення групи у житті людини		

Таблиця 17.2

БУДОВИ НИЖЧИХ ХОРДОВИХ ТВАРИН

або **Личинкохордові** – *Urochordata*	
Клас Апендикулярії – *Appendicularіae* Фалія – *Falia ethiopica*	**Клас Сальпи** або **Барильцеві** – *Salpae* Сальпа – *Salpae*

Підтип Хребетні або черепні – *Vertebrata seu Craniota*

Крім загальних ознак хордових, для хребетних типові такі риси організації:

1. Розчленування тіла на голову (спостерігається сильна тенденція до ***цефалізації***), тулуб (з порожниною тіла) і хвіст. Хвіст, або хвостовий відділ складається лише зі скелета та м'язів з відповідними іннервацією та кровопостачанням і не містить внутрішніх органів. Наявність хвоста, розміщеного за анусом, – одна з найхарактерніших рис хребетних, що з'явилася на ранній стадії еволюції хордових (такий відділ властивий також ланцетникам). У примітивних водних хребетних хвіст – головний орган поступального руху, а для наземних він менш важливий, проте в численних амфібій та рептилій добре розвинений, має значну довжину і товщину біля основи. У більшості ссавців зберігається у вигляді тонкого придатка. У птахів хвіст дуже вкорочений і функціонально заміщений хвостовими перами, які відходять від його залишку – ***уростиля***. В низки хребетних (жаб, людиноподібних мавп тощо) зовнішній хвіст взагалі відсутній.

2. Хорда, яка завжди закладається в зародку, більш або менш виражено витісняється ***хребтом***, який починає виконувати функцію осьового скелета. Хребці охоплюють спинний мозок і головні кровоносні судини, до них причленовуються ребра.

3. Передній кінець осьового скелета перетворюється на ***череп,*** що складається з ***мозкової коробки***, всередині якої розташований головний мозок з 5 відділів і ***вісцеральної*** частини (вона є опорою для головної кишки). Черепна коробка захищає також парні очі, органи нюху та лабіринт.

4. Травна трубка диференціюється на ***головну*** (ротова порожнина і глотка) і ***тулубову кишки***. Тулубова поділяється на *передню* (стравохід і шлунок), *середню* (тонкий кишечник) і *задню* (товстий кишечник). З'являються додаткові залози середньої кишки – ***печінка*** (звичайно з жовчним міхуром) і ***підшлункова залоза***.

5. ***Кровоносна система замкнута***, з вентральним багатокамерним серцем, 4-7 артеріальними дугами та ворітною системою. Червоні кров'яні клітини - ***еритроцити*** містять гемоглобін. У більшості хребетних є ще ***лімфатичні*** судини, за допомогою яких рідина з міжклітинних просторів повертається до серця.

6. Є ***селезінка*** – орган кровотворення і депо крові.

7. Статеві залози розміщені на спинному боці тіла. Сечостатеві протоки і задня кишка первинно відкриваються в клоаку.

8. Покриви включають ***епідерміс*** (багатошаровий епітелій) зі шкірними залозами і сполучнотканинну ***дерму*** (***коріум, або власне шкіру***).

9. Є ***ендокринна*** система з типовим набором *залоз внутрішньої секреції.*

10. Розвинені складні органи дихання. Одна з найважливіших ознак хребетних та їх близьких родичів – наявність у зародка, а в деяких груп – і в дорослих особин ***внутрішніх зябер***, принаймні – зябрових щілин, або кишень, які ведуть з передньої частини травної трубки (глотки) назовні. У вищих хордових зябра функціонально заміщені легенями, але в зародка все одно є зяброві кишені. У нижчих водних хребетних зябра є головним органом дихання. Згадаємо, що типові зябра безхребетних – це пірчасті утвори, які виступають на поверхні тіла. Зябра хребетних – це внутрішні структури, з'єднані з травною трубкою. Вода потрапляє в глотку (звичайно через рот) і виходить назовні через зяброві щілини або іхури; на поверхні цих проходів розміщені власне зябра – мембрани, скрізь які кров поглинає з води кисень і виділяє CO_2. У деяких примітивних родичів хребетних (зокрема у ланцетників) зяброві щілини виконують зовсім іншу функцію: їм належить провідна роль у збиранні їжі. Цим, очевидно, і пояснюється досить незвичний серед тварин зв'язок органів дихання з травним трактом, який спостерігаємо у хребетних.

11. Органи виділення – ***нирки***.

12. ***Нервова система***. Поздовжні нервові стовбури розвиваються в різних безхребетних, які володіють білатеральною симетрією. Але ці стовбури часто бувають парними і розміщуються латерально або вентрально. Тільки в хордових утворюється єдиний тяж, розміщений дорзально вздовж усього тіла над хордою або тілами хребців. Нервові стовбури безхребетних – це суцільні непорожнисті утвори, які складаються з багатьох нервових волокон (та опорних клітин) і тягнуться від одного ганглія (масивного скупчення нервових клітин) до іншого. На відміну від них, у хордових нервовий стовбур є порожнистою структурою, яка не утворює гангліїв; її порожнина заповнена рідиною. У безхребетних процес цефалізації виражається в концентрації нервових центрів з утворенням структури, подібної до мозку. В хребетних (очевидно, незалежно) в процесі еволюції на передньому кінці порожнистого нервового стовбура – спинного мозку – виник порожнистий головний мозок з характерними підрозділами. На голові в хребетних розвинулась низка характерних ***органів чуття***, які не мають

точних гомологів у будь-якій групі безхребетних: парні латеральні очі, а в примітивних форм – також 1 або 2 дорзальних ока, розміщених майже по середній лінії голови; органи нюху (також звичайно парні), парні вуха (лабіринт), які первинно служать органом рівноваги.

13. Целом хребетних складається з великої ***черевної*** (***перитонеальної***) порожнини, яка займає більшу частину тулуба; в ній розміщений майже весь травний тракт та інші органи, що вдаються в неї (статеві та органи виділення). У передній частині тіла розміщена ***навколосерцева*** (***перикардіальна***) порожнина, в якій лежить серце. У ссавців ще й легені містяться у відокремлених ***плевральних*** порожнинах.

14. ***М'язи*** хребетних поділяються на 2 типи: поперечносмугасті та гладенькі. Вони різко відмінні за гістологічною будовою та розміщенням в організмі. До поперечносмугастих, грубо кажучи, належить уся довільна мускулатура голови, тулуба, кінцівок та хвоста, а також м'язи зябрової ділянки. Поперечносмугасті м'язи тулуба, на відміну від більшості інших систем органів, закладаються у вигляді ряду сегментарних зачатків. Гладенькі м'язи розміщені більш дифузно в складі стінок травного тракту та кровоносних судин. Серцевий м'яз за гістологічною будовою посідає проміжне місце між зазначеними типами.

15. ***Скелет*** майже в усіх хребетних утворений, хоча б частково, ***кістковою тканиною.*** Поверхневі частини скелета – шкірний покривний скелет - функціонально відповідають панциру деяких безхребетних і звичайно складаються з кістки; внутрішні скелетні структури – ендоскелет – у зародків складається з ***хряща,*** який у дорослому стані, як правило, заміщується кісткою. Подібні до хряща структури знайдені в деяких безхребетних (зокрема, вищих молюсків), а кісткова тканина є лише в хребетних. За текстурою та мікроструктурою вона відмінна від типових хітинових або вапнякових матеріалів скелету безхребетних. Мінеральний компонент – $Ca_3(PO_4)_2$, тоді як у більшості безхребетних – $CaCO_3$.

16. У більшості хребетних є ***2 пари кінцівок*** – передні та задні, у формі плавців або ніг. Найбільшого розвитку вони набувають у високоорганізованих представників групи, проте в нижчих хребетних (як рецентних, так і вимерлих) кінцівки розвинені слабо або відсутні, тому їх не можна вважати абсолютно характерною ознакою. В деяких аналізованих форм вони втрачаються. В кінцівках хребетних (на відміну від членистоногих) є внутрішні скелетні елементи, до яких зверху та знизу прикріплені м'язи, що забезпечують їх рух.

17. ***Сегментація*** в хребетних обмежена і виникла, очевидно, незалежно від її розвитку в тих групах безхребетних, де вона обіймає всі структури – від шкіри до кишечника (Arthropoda, Annelida). Ні шкіра, ні травний тракт хребетних не сегментовані; метамерія торкається в них, насамперед, тулубових м'язів. У зв'язку з тим, що ці м'язи прикріплюються до частин скелета й іннервуються, значна частина скелета й нервової системи також набувають сегментарного характеру.

Порівняльно-морфологічна характеристика основних системт органів хребетних

Усім живим організмам притаманний обмін речовин – сукупність процесів надходження речовин до організму, їх хімічних та фізичних перетворень у ньому, а також виділення назовні продуктів обміну. Обмін речовин забезпечує усі процеси життєдіяльності та взаємозв'язок організму з середовищем існування.

В одноклітинних організмів обмін речовин відбувається всередині клітини в **органелах**. У багатоклітинних тварин обмін речовин здійснюється на рівні клітин, органів та систем органів. **Органами** називають окремі частини тіла тварин, які характеризуються притаманною лише їм будовою, розміщенням у певному місці, і виконують специфічну функцію. Звичайно органи утворені сукупністю різних тканин. Взаємозв'язані функціонально органи утворюють **системи органів** – послідовність зв'язаних органів, які спільно забезпечують ті чи інші процеси життєдіяльності. У хордових розрізняють такі основні системи органів: покривів; опорно-рухову; нервову; органів чуття; травну; дихальну; видільну; ендокринну; кровоносну; статеву.

Покриви *(шкірна)* захищають тіло хребетних тварин від несприятливих впливів довкілля та сприймають різноманітні зовнішні подразнення, вони беруть участь у газообміні тварин і виділенні продуктів життєдіяльності, запобігають випаровуванню вологи з тіла наземних тварин та проникненню надлишкової кількості води у водні організми; похідними шкіри є органи чуття.

Шкіра складається з двох шарів: ***епідермісу і власне шкіри (коріуму,*** **або *кутису,*** або ***дерми)***. Епідерміс розвивається з ектодерми і, на відміну від безхребетних, завжди представлений багатошаровим епітелієм. Коріум походить з мезодерми, утворює основну частину шкіри; в ньому є сполучнотканинні волокна, які надають йому особливої міцності і пружності. Обидва шари можуть

давати початок різним скелетним утворенням: із коріуму утворюється плакоїдна луска, шкірні скостеніння, кісткова луска вищих риб; з епідермісу – рогова луска плазунів та її похідні (пір'я, волосся). Епідерміс дає початок шкірним залозам. Часто в тканинах покривів містяться залози або окремі залозисті клітини, які виділяють різні секрети – слиз, піт тощо. У покривах містяться рецептори органів чуття та нервові закінчення, які сприймають подразнення, що надходять з довкілля.

Опорно-рухова система складається з скелета та м'язів і здійснює захисну, опорну та рухову функції. В усіх багатоклітинних тварин рух тіла та його окремих частин здійснюється шляхом скорочення м'язів, утворених волокнами м'язової тканини і розділених сполучно-тканинними прошарками. М'язи пронизані сіткою кровоносних судин та нервів. Скелетні м'язи довільної дії здатні до швидких скорочень, розвивають велику потужність, використовують при роботі багато енергії, швидко стомлюються. На відміну від них гладенькі м'язи недовільної дії володіють повільною реакцією, здатні до підтримання тривалого скорочення з дуже малими витратами енергії. Скелетні м'язи хребетних тварин складаються, як мінімум, з волокон двох типів: "швидких" та "повільних". "Швидкі" волокна містять менше пігменту міоглобіну, і тому називаються білими волокнами. "Повільні", з великим вмістом міоглобіну, – червоними. М'яз може складатися лише з швидких, або лише з повільних, або ж з одних і других волокон.

Скелет *риб* має такі відділи: ***череп*** (мозкова коробка, щелепи, зяброві дуги, зяброві кришки), ***хребет*** (*тулубовий і хвостовий відділи*), скелет плечового і тазового поясів кінцівок, скелет парних та непарних плавців.

У скелеті ***амфібій*** у порівнянні з рибами відбуваються наступні зміни у зв'язку з частковим переходом на суходіл: ***хребет*** поділяється на 4 відділи (*шийний* – 1 хребець, *тулубовий* – 7 хребців у жаби, *крижовий* – 1 хребець, *хвостовий*). ***Плечовий пояс*** представлений парними лопатками, ключицями, коракоїдами і непарною грудиною. ***Пояс задніх кінцівок*** складається з парних тазових кісток (клубова + сіднична + лобкова). Скелет вільних кінцівок трьохважелевий. Вважається доведеним, що п'ятипала кінцівка наземних хребетних розвинулася з дуже розчленованого унісеріального плавця кистеперих риб шляхом поступового зменшення кількості кісткових елементів. У процесі перетворення плавців на кінцівки наземного типу відбулася заміна міцного з'єднання елементів скелета між собою рухливим зчленуванням у вигляді суглобів, внаслідок чого плече, передпліччя та кисть набули здатності рухатися одне відносно іншого. Скелет передньої кінцівки представлений плечем (одна плечова кістка), передпліччям (одна кістка, що утворилася внаслідок зростання ліктьової та променевої кісток) та кистю, в якій виділяють зап'ясток, п'ясть та фаланги пальців. Вільна задня кінцівка утворена стегном (одна стегнова кістка), гомілкою (наслідок зростання великої та малої гомілкових кісток) та стопою, що складається з передплесна, плесна і фаланг пальців. Кістки передплесна зростаються, а перед першим (внутрішнім) пальцем зберігається рудимент додаткового (шостого) пальця.

Скелет ***рептилій.*** У хребті рептилій диференціюються 5 відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий та хвостовий. Збільшується рухливість голови за рахунок видовження шийного відділу (7-10 хребців, які несуть невеликі ребра). Специфічної будови, яка збільшує рухливість голови, набувають 1-й (***атлант***) та 2-й (***епістрофей***) шийні хребці: тіло першого хребця, не сполучаючись з дугами, зростається з тілом другого, утворюючи на ньому зубоподібний відросток. Внаслідок цього перший хребець стає кільцеподібним і може вільно повертатися на зубоподібному відростку епістрофея.

Утворюється замкнена грудна клітка, що забезпечує ефективне легеневе дихання. Кількість хребців у груднинно-поперековій області – 16-25; крижовий містить лише 2, а хвостовий – 15-40 хребців.

У плечовому поясі коракоїди рухливо зчленовані з грудиною, є великий прокоракоїдний хрящ. Для передньої кінцівки характерний ***інтеркарпальний*** суглоб (між двома рядами кісток зап'ястка), для задньої – ***інтертарзальний*** (між рядами кісток передплесна).

Зміни скелету ***птахів*** пов'язані з пристосуванням до польоту. Кістки пневматизовані – заповнені повітрям. Хребет, в принципі, складається з 5-ти відділів: шийний – 11-25 рухомо з'єднаних хребців з повністю редукованими ребрами; грудний, хребці якого зростаються між собою, створюючи міцну опору для крил; хребці поперекового, крижового, частина хвостових, а іноді – також кілька останніх грудних зростаються, утворюючи ***складний криж*** (опору для ніг), в якому лише 2 хребці – справжні крижові; нарешті, більшість задніх хвостових хребців зростаються у плескату вертикальну пластинку – ***пігостиль***, до якого кріпляться рульові пера. Грудина знизу має високий виріст – ***кіль*** – місце для прикріплення потужної грудної мускулатури (м'язів-опускачів крила).

Характерною особливістю поясу передніх кінцівок є зростання ключиць у ***вилочку***, що укріплює кожну з них проти ротації біля своєї довгої осі та робить надійним місцем прикріплення грудного м'яза та міцної фасції; потужні довгі коракоїди та шаблеподібні лопатки поздовжньої орієнтації. Птахи набули відкритий таз у зв'язку з відкладанням великих яєць.

Скелет крила складається з плечової, ліктьової, променевої кісток, ***пряжки*** (наслідку зростання усіх кісток зап'ястка та п'ясті) і редукованих фаланг трьох пальців. Скелет ноги складається зі стегнової, великої і малої гомілкових кісток (мала – редукована, часто зростається з великою), ***цівки*** (наслідок зростання кісток передплесна і плесна) і фаланг чотирьох пальців.

Скелет *ссавців.* Хребет: стала кількість шийних хребців (7) з повністю редукованими ребрами, 9-14 грудних (частіше – 12-13) несуть ребра, більшість яких з'єднується з грудиною; у поперековому відділі – від 2 до 9 хребців з потужними поперечними відростками; криж утворений зрослими хребцями, яких може бути до 10 і навіть більше, але частіше – 3-5; кількість хвостових хребців різна в залежності від довжини хвоста (у людини – 3-5 куприкових хребців).

Пояс передніх кінцівок в однопрохідних повної архаїчної конструкції (з коракоїдами). У сумчастих та плацентарних коракоїди редуковані, їх залишки приросли до лопаток, утворивши їх коракоїдальні відростки. Ключиці є тільки у звірів, які можуть рухати кінцівками в різних площинах, а в копитних, більшості хижих та зайцеподібних вони повністю втрачені. Таз простої будови, закритий. У однопрохідних та сумчастих спереду має ***сумчасту кістку***.

Кінцівки характеризуються специфічною загальною постановкою: вони розміщені під тулубом – у парасагітальній площині (так тулуб піднімається над землею і зменшується тертя при рухах). У передній кінцівці передплічно-зап'ястний суглоб, у задній – гомілково-стоповий.

Нервова система (НС) сприймає подразнення, які надходять із зовнішнього середовища та від внутрішніх органів тварин, і зумовлює відповідну реакцію організму. Вона забезпечує злагоджену роботу всіх органів багатоклітинного організму. Органи нервової системи утворені переважно нервовою тканиною за участю різних видів сполучної тканини. У нервовій системі розрізняють центральний (ЦНС) та периферичний (ПНС) відділи. ПНС складається з *чутливих* (*аферентних*) нервів, які проводять сприйняті рецепторами подразнення до мозку, та *рухових* (*еферентних*), які передають нервові імпульси від мозку до м'язів та інших органів тіла. Зустрічаються також *змішані* нерви, які складаються з аферентних та еферентних волокон. На розгалужених кінцях аксонів містяться кінцеві бляшки. Це – *синапси* – місця контактів для передачі збудження на наступний нейрон або іншу клітину (наприклад, залозисту або м'язову). Нейрони, зв'язані синапсами, й утворюють нервову систему. До складу останньої, крім нейронів, входять також *гліальні клітини* (опорні та захисні елементи) та сполучно тканинні оболонки.

ЦНС хребетних має вигляд нервової трубки, яка лежить у спинній частині тіла. Її передня частина утворює головний мозок, а решта – спинний мозок. Такий тип НС – трубчастий – забезпечує найбільшу точність, швидкість та локальність реакцій відповіді. Для неї характерний найвищий ступінь концентрації нервових клітин. Відбувається підсилення розвитку головних відділів мозку, їх регулююча роль зростає – цей процес називають *цефалізацією*. У передньому відділі головного мозку вищих хребетних з'являється нова структура – *кора великих півкуль*. Вона збирає інформацію від усіх сенсорних та рухових систем, здійснює вищий аналіз та стає апаратом тонкої умовно-рефлекторної діяльності, а в людини – органом психічної діяльності, свідомого мислення. Цефалізації НС сприяє розвиток сенсорних та рухової систем: складність сенсорних систем, висока диференційованість рухової системи, різноманітність форм руху корелюють з вираженістю цефалізації НС. "Розплатою" за централізацію НС є її висока чутливість: пошкодження центрів, як правило, веде до порушення функцій організму в цілому.

ЦНС ***риб*** представлена спинним та головним мозком, ПНС – нервами. Спинний мозок розміщений у хребетному каналі. Тип головного мозку – ***іхтіопсидний***; він складається з 5 відділів: переднього, проміжного, середнього, заднього (мозочка) та довгастого. Передній мозок не поділений на півкулі, його покрівля не містить нервової тканини, вона утворена клітинами епітелію. Від переднього відділу відходять невеликі нюхові частки і він є нюховим центром. Проміжний мозок прикритий зверху переднім та середнім; від його покрівлі відходить епітеліальний виріст – ***епіфіз*** (верхня мозкова залоза), а від дна – змішаний епітеліально-нервовий виріст – ***гіпофіз*** (нижня мозкова залоза). Основна маса сірої речовини проміжного мозку зосереджена у бічних стінках третього шлуночка й має назву ***таламус*** (зоровий горбок). На дні в задній частині у більшості риб міститься тонкостінний ***гіпоталамус***. Його нейросекреторні клітини тісно пов'язані з гіпофізом. Добре розвинений середній мозок є вищим відділом ЦНС риб. Він складається з 2-х півкуль (зорових часток) і здійснює функції первинного аналізу зорової та слухової інформації. У мозочку локалізовані функції, які забезпечують координацію рухів. Довгастий мозок дуже подібний до передньої ділянки спинного.

Тип мозку ***амфібій*** також ***іхтіопсидний***; його прогресивні зміни виражаються збільшенням загального об'єму мозку та розвитком переднього відділу. Передній мозок розділяється на 2 півкулі, з'являється зачаток кори великих півкуль. Нюхові частки слабо відмежовані від півкуль, і в-цілому, як і в

риб, цей відділ є лише нюховим центром. Функції провідного відділу ЦНС залишаються за середнім мозком. Мозочок розвинений погано у зв'язку з малою рухливістю.

Тип мозку ***рептилій – зауропсидний***: передній мозок стає найбільшим і провідним відділом ЦНС, спереду від нього відходять добре розвинені нюхові частки. Активно розвиваються підкоркові центри переднього мозку, які визначають нервову діяльність та поведінкові реакції. З'являється добре розвинена ***давня кора*** або ***архіпаліум,*** в якому міститься вищий нюховий центр. Закладаються зачатки новітньої кори. Проміжний мозок зверху вкритий переднім та середнім і помітні лише його придатки: епіфіз, парафіз та непарне тім'яне око. Середній мозок втрачає і провідну роль, і значення зорового центру; його розміри зменшуються. Добре розвинений мозочок у зв'язку з підвищеною руховою активністю.

Тип мозку ***птахів*** також ***зауропсидний***. Добре розвинений передній мозок, у якому містяться вищі центри нервової діяльності. Нюхові частки дуже малі (через слабкий розвиток нюху) і щільно прилягають до переднього мозку. Значно розвинений гіпофіз. Середній мозок, в якому здійснюється первинний аналіз зорової інформації, має величезне значення у зв'язку з провідною роллю зору в життєдіяльності птахів. У дуже великому мозочку, значний розвиток якого зумовлений складними рухами (польотом, ходінням по субстрату на двох ногах), що вимагають точної координації, розрізняють тіло та бічні складчасті структури – півкулі. У сірій речовині довгастого мозку є серія чутливих та рухових ядер.

Тип мозку ***ссавці – мамальний***. Добре розвинена кора великих півкуль – ***новітня кора***, або ***неопаліум*** (центри ВНД). У нижчих ссавців її поверхня гладенька, а у вищих утворює численні звивини, які різко збільшують площу поверхні. Півкулі володіють функціональною асиметрією. Проміжний мозок вкритий великими півкулями і має характерні для інших хребетних придатки – епіфіз та гіпофіз. Покрівля середнього мозку редукується. Добре розвинений мозочок, кора якого складчаста, що значно збільшує її поверхню. Півкулі мозочку зв'язані між собою масою поперечних волокон, які утворюють характерний для ссавців ***варолієвий міст***. З довгастим мозком та прилеглими до нього ділянками середнього мозку зв'язані усі черепно-мозкові нерви за винятком нюхового та зорового.

Реакції організма на подразнення, що надходять із зовнішнього середовища, які здійснюються за участю НС, називають *рефлексами*. Вони бувають *безумовними* (вродженими) та *умовними* (набутими протягом життя). Стала послідовність кількох безумовних рефлексів, яка забезпечує певну життєву функцію, називається *інстинктом*.

Рефлекси здійснюються за допомогою *рефлекторних дуг*. Рефлекторна дуга починається *рецептором* – чутливим нервовим утвором, який сприймає подразнення і за яким іде певна *послідовність нейронів*, що проводять збудження від рецептора до конкретного органу через ЦНС.

Ендокринна система, або органи внутрішньої секреції – у багатьох тварин є особливі залози без вивідних протоків: їх секрет потрапляє в кров (звідси й назва). Секрет містить своєрідні речовини – гормони, які беруть участь у регуляції функцій окремих органів і життєдіяльності всього організму. До основних залоз внутрішньої секреції в хребетних належать гіпофіз, щитоподібна залоза, надниркиі, острівці Лангергарса в підшлунковій залозі тощо ***Гіпофіз*** прилягає до лійки проміжного мозку. Гормони передньої частки гіпофіза стимулюють розвиток статевих залоз, ріст всього тіла і окремих органів, впливають на правильний обмін речовин; гормони задньої частки регулюють скорочення стінок кровоносних судин. ***Щитовидна залоза*** – непарне тіло в області глотки, гомолог ендостилю ланцетника – виробляє тиреоідин, впливає на правильний обмін речовин і ріст організму. ***Тимус*** – парний утвір, розміщений у риб в зябровій області, у наземних хребетних – по боках шиї; добре розвинений у молодих особин, у дорослих зменшується. Його секрет впливає на обмін речовин, ріст і розвиток статевих залоз**.** ***Надниркові тіла*** виділяють гормон адреналін, який бере участь в обміні вуглеводів, як судинозвужувач кровоносних судин. Другий секрет – кортин – бере участь в обміні речовин. Ендокринну функцію виконують і статеві залози. Їх інкреторна діяльність полягає у формуванні вторинних статевих ознак і бере участь в регулюванні процесів розмноження.

Усі залози внутрішньої секреції функціонально взаємопов'язані: гормони, які виробляються одними залозами, впливають на діяльність інших, що забезпечує єдину систему координації між ними, яка здійснюється за принципом зворотного зв'язку. Провідна роль у цій системі належить гіпофізу, гормони якого стимулюють діяльність інших залоз. Самі ж клітини передньої частки гіпофізу перебувають під контролем ***гіпоталамуса*** – підгорбкового відділу проміжного мозку, який є одночасно і нервовим утвором, і ендокринним органом, місцем безпосередньої взаємодії нервової та ендокринної систем і верховним органом гормональної регуляції низки ендокринних функцій. Гіпоталамус і гіпофіз утворюють єдиний структурно-функціональний комплекс. Нейросекреторні клітини гіпоталамуса продукують релізинг-фактори, які відіграють стимулюючу (***ліберини***) чи інгібуючу (***статини***)

гіпофізарну роль. Отже, ендокринна система виконує регулюючі та координуючі фунції поряд із нервовою системою.

Органи чуття сприймають різні подразнення довкілля. Це – утвори, що складаються з рецепторів, які реагують на подразнення певного виду, а також з різноманітних структур, які вловлюють та підсилюють ці подразнення (сигнали). Сюди належать органи зору, слуху, смаку, дотику, нюху та ін. Їх будова істотно відрізняється в різних групах тварин.

Орган зору ***риб*** – око має кулястий кришталик: око адаптоване на бачення на близькій відстані (оскільки прозорість води невисока, здатність бачити далекі предмети неактуальна); рухомих повік немає. В органі слуху – лише внутрішнє вухо. Є органи нюху – парні міхурі, які назовні відкриваються ніздрями, та смаку – смакові бруньки (в роті, на голові, вусиках, тулубі, хвості). Органи бічної лінії – сприймають рух та тиск води. Кришталик ока ***амфібій*** сплощується (набуває форми двоопуклої лінзи); таке око дозволяє бачити більш віддалені предмети; з'являються рухомі повіки (захист ока). В органі слуху з'являється середнє вухо. Око ***рептилій*** захищене трьома повіками (верхньою, нижньою та миготливою перетинкою); в деяких форм є тім'яне око. Плазуни, що ведуть денний спосіб життя, мають кольоровий зір. Язик у багатьох використовується як орган дотику. Орган нюху: середня частина нюхового ходу диференціюється на нижній – *дихальний* і верхній – *власне нюховий* відділи. У деяких змій є надзвичайно чутливі терморецептори. Очі ***птахів*** мають декілька способів налаштування на різкість. Широке поле зору (проте переважно мала ділянка бінокулярності) і висока його гострота. Дуже великі очні яблука (в деяких – більші за мозок); зір кольоровий. Орган слуху: є зачаток зовнішнього слухового проходу. Роль зовнішніх вушних раковин виконує пір'я або складка шкіри. Нюх слабо розвинений. Органи смаку містяться на язиці та в стінках ротової порожнини. У ***ссавців*** добре розвинені нюховий, слуховий, зоровий, смаковий аналізатори. Для органу нюху характерне збільшення об'єму нюхової капсули та її ускладнення за рахунок утворення системи нюхових раковин. Орган слуху: 3 відділи (внутрішнє, середнє та зовнішнє вухо). Є вушна раковина, яка вловлює, відбирає та підсилює біологічно важливі для виду звуки – *сигнали*, ослаблюючи сторонні шуми. У середньому вусі є три слухові кісточки (молоточок, коваделко, стремінце). У внутрішньому – добре розвинений завиток. Орган дотику – чутливі волоски – *вібриси.* Зір переважно чорно-білий (у приматів – кольоровий).

Травна система. Обмін речовин в організмі тварини складається з процесів *асиміляції та дисиміляції.* В процесі асиміляції відбувається засвоєння різних речовин, які надходять до організму з довкілля та використовуються як пластичні речовини й джерела енергії. Тварини будують своє тіло та підтримують життєдіяльність за рахунок *живлення*. Органи живлення виконують такі функції: захоплення їжі, її подрібнення, поглинання, перетравлювання, всмоктування продуктів травлення та виведення назовні неперетравлених залишків. *Перетравлення їжі,* тобто її хімічне перетворення до розчинного стану, здійснюється шляхом впливу на неї секретів травних залоз. Останні містяться в стінках травного тракту або ж є окремими органами (слинні залози, печінка, підшлункова залоза тощо). Ці секрети містять комплекси ферментів, кислоти та інші речовини, які призводять до перетворення складних макромолекул на простіші, що можуть засвоюватися тваринним організмом. У хордових травна система досягла найвищого ступеня диференціації. Вона істотно ускладнилась: у більшості представників типу є щелепи, озброєні зубами, які забезпечують захоплення, утримання, а в ссавців – також механічну обробку їжі. Диференціюється *жувальна мускулатура*, яка керує рухами щелеп. На дні ротової порожнини є язик з власною мускулатурою (в риб це ще лише складка слизової оболонки). У слизовій язика розміщені смакові і дотикові тільця. Починаючи із земноводних з'являються *слинні залози*, секрет яких зволожує слизову рота і змочує їжу, полегшуючи її проковтування. У ссавців слина містить також *травні ферменти*, які розщеплюють вуглеводи (α-амілазу).

Глотка у водних хребетних пронизана зябровими щілинами, а в надземних вона зв'язана з легенями. Стравохід переходить у шлунок, який має більш або менш розвинену мускулатуру стінок, за допомогою якої відбувається перемішування, а в птахів – і перетирання їжі. Розміри, форма і деталі будови шлунка в усіх класах хребетних варіюють у широких межах, відображаючи харчову спеціалізацію окремих груп. Кишечник диференційований на 3-4 відділи: ***тонку кишку*** (в її передню частину – ***дванадцятипалу кишку*** – відкриваються протоки ***печінки*** та ***підшлункової залози***), ***товсту кишку*** та ***задню***, або ***пряму***, яка відкривається у клоаку (в земноводних, плазунів, птахів) або самостійним анальним отвором (у кісткових риб і ссавців, крім надкласу Першозвірів). На межі між тонкою та товстою кишками розвивається ***сліпа кишка***; у зачатковому стані вона є у плазунів, слабо розвинена у птахів і добре – у більшості ссавців. Епітелій кишечника містить слизові та травні залози, які виділяють слизовий секрет *муцин* (запобігає самоперетравленню тканин стінок кишечної трубки), комплекс травних ферментів та гормони, що регулюють процес травлення.

Печінка та підшлункова залоза добре розвинені в усіх хребетних тварин. У передніх відділах кишечника іде хімічна переробка їжі (***травлення***) та її всмоктування. Збільшення всмоктуючої поверхні

досягається розвитком дрібної складчастості слизової або утворенням дрібних виростів – *ворсинок*. Найчисленніші та добре розвинені ворсинки в тонких кишках птахів та ссавців. Часто слизові оболонки ротової та клоакальної порожнин утворюються з ектодерми, а решта епітелію кишкового тракту – з ентодерми. Це визначальна особливість хордових (у безхребетних весь передній та задній кишечник ектодермального походження).

У щелепоротих хордових, як ми відзначили, є зуби. У хижих хрящових риб (акул), які живляться рухливою і великою здобиччю, зуби великі, бататовершинні, з ріжучими краями, здатні відкраяти від жертви великий шматок. У скатів, які споживають переважно молюсків та ракоподібних, плескаті горбкуваті зуби сидять щільними рядами й утворюють "тертку", яка дробить і перетирає панцир голкошкірих та ракоподібних чи черепашку молюска. У кісткових риб зуби прикріплюються до передщелепних, верхньощелепних, зубних та піднебінних кісток. Зміна зубів відбувається нерегулярно протягом усього життя. Нові зуби виростають у проміжках між старими. У деяких коропових та камбалових риб розвиваються міцні ***глоткові*** зуби, які перетирають їжу. У безхвостих амфібій (жаб) дрібні конічні зуби розмішені лише на кінчиках верхньої щелепи й полегшують захоплення здобичі. У ропух зубів немає. Захоплення та утримання їжі в рептилій здійснюють щелепи, озброєні численними однотипними гострими зубами. Вони приростають до щелепних та піднебінних кісток. Лише в крокодилів основи зубів занурені у спеціальні комірки (***текодонтні зуби***). В частини змій розвинені великі отруйні зуби, які при нападі на здобич здатні висуватися вперед з ротової порожнини. Крокодили й черепахи можуть відривати від великої здобичі окремі шматки. Більшість видів ковтає здобич цілою. Наземні черепахи позбавлені зубів і зрізують рослини гострими краями рогового покриву щелеп. У птахів зуби відсутні. Органом захоплення їжі є дзьоб, а в хижих – також кігті.

Зуби ссавців відрізняються низкою істотних особливостей:

1. Вони неоднорідні й диференційовані на ***різці, ікла*** та ***кутні*** (великі й малі, або кутні та передкутні). Лише в ластоногих та зубатих китів усі зуби гострі, конусоподібні. Різці спеціалізовані для відкушування їжі, долотоподібної форми. Ікла (у вигляді гострого конуса) використовуються для захоплення, утримання та вбивання здобичі. Кутні – для її подрібнення.

2. Усі види зубів, крім великих кутніх, мають дві зміни – молочну й постійну.

3. Кількість зубів у різних групах ссавців специфічна й строго стала.

4. Зуби не приростають до кісток, як у всіх інших хордових (крім крокодилів), а сидять в окремих комірках.

5. Постійні зуби ссавців переважно володіють коренем, а великі й малі кутні мають по кілька коренів.

Склад, будова та кількість зубів різняться в різних рядах ссавців у зв'язку з адаптацією до живлення різноманітною їжею. У дрібних *комахоїдних* з довгою вузькою мордою різці витягнуті вперед у вигляді пінцета, яким вони захоплюють і утримують їжу, а горбкуваті, з гострими верхівками кутні можуть дробити хітиновий покрив. У *хижих* зуби найбільш диференційовані: гострі різці, великі ікла та горбкуваті, з гострими ріжучими краями кутні. Задній малий кутній верхньої щелепи і перший великий кутній нижньої щелепи, як правило, більші за інші й називаються ***хижими зубами***. У *гризунів* кількість різців менша (по два на кожній щелепі). Вони добре розвинені, без коренів і ростуть упродовж усього життя. Ікла відсутні, між різцями та кутніми утворюється щілина – ***діастема***. Кутні – з широкою жувальною поверхнею з невеликими гребнями емалі, або горбкуваті, в декого – гладенькі. У *хоботних* лише два різці у верхній щелепі (***бивні***) і по одному кутньому з кожного боку обох щелеп (усього – чотири), разом – шість. У *парнокопитних (ратичних)* у верхній щелепі немає різців та ікол, а кутні мають лунчасту будову – для перетирання грубої їжі.

Дихальна система – забезпечує надходження до організму тварин кисню (необхідний для окиснення органічних речовин) та видалення CO_2, накопиченого в організмі. У більшості тварин при диханні до організму надходить вільний O_2, який за допомогою спеціальних дихальних пігментів переноситься до тканин тіла, де використовується в окисненні органічних речовин у процесі дисиміляції. Одночасно з організму виводяться газоподібні продукти дисиміляції – CO_2 та інші газоподібні речовини. Таке дихання називають аеробним. Розрізняють процеси *зовнішнього* та *внутрішнього* дихання. Зовнішнє дихання забезпечує обмін газів між організмом та середовищем; внутрішнє – поглинання O_2 та виділення CO_2 у тканинах та клітинах організму. Основною рушійною силою для переміщення газів скрізь дихальні поверхні є різниця їх концентрацій (рух розчинених газів відбувається у напрямку від зони високої до зони низької концентрації). У дрібних організмів з товщиною тіла до одного міліметра дихання здійснюється всією поверхнею шляхом прямого дифузного газообміну. У більших за розмірами тварин гази повинні транспортуватися всередину тіла безпосередньо (трахейна система комах) або ж за допомогою спеціальних транспортних засобів (кров, гемолімфа) після проникнення скрізь зовнішні обмінні мембрани (дихальний епітелій). Кількість кисню,

який надходить до тканин тварини, залежить від площі дихальної поверхні та різниці концентрації O_2 в них. Тому в усіх органах дихання спостерігається розростання дихального епітелію. Для підтримання високого градієнту O_2 на обмінній мембрані необхідний рух середовища (вентиляція). Він забезпечується ритмічними дихальними рухами усього тіла тварини (трубочники, п'явки) або певних його ділянок (ракоподібні), або ж роботою війчастого епітелію (молюски, ланцетники). Шкірне дихання як допоміжне часто зустрічається у тварин, які володіють спеціалізованими органами дихання (у вугрів – до 60 % газообміну, у жаб – до 50 %). Спеціалізованими органами дихання хордових у воді є *зябра*, а в наземно-повітряному середовищі – *легені.*

Зябра – це вивернуті назовні, переважно – розгалужені, надзвичайно тонкі дихальні поверхні, пронизані густою сіткою капілярних кровоносних судин. Вторинно вони можуть міститися в порожнині (риби). Зяброве дихання притаманне нижчим хордовим, рибам, личинкам земноводних. Найефективніше вилучення O_2 з води зябрами риб, в основі якого лежить ефект протитоку: кров у капілярах зябрових пелюсток тече в напрямку, протилежному до струменя води, яка омиває зябра.

Дихальні поверхні ***легень*** занурені в тіло; це захищає їх від висихання. Розрізняють два типи легень: *дифузійні* та *вентиляційні.* У легенях першого типу газообмін здійснюється лише шляхом дифузії. Вони властиві відносно невеликим тваринам (легеневі молюски, скорпіони, павуки). Вентиляційними легенями володіють лише наземні хребетні, оскільки регулярне і значне оновлення повітря в легенях необхідне при великих розмірах тіла в поєднанні з високою інтенсивністю метаболізму. Ускладнення будови легень в ряду від земноводних до ссавців пов'язане зі збільшенням поверхні дихального епітелію. Паралельно відбувається вдосконалення механізму вентиляції легень, який, починаючи з рептилій, здійснюється за рахунок зміни об'єму грудної клітки, а у ссавців – також за участі м'язів діафрагми. Ці пристосування дали можливість гомойотермним тваринам (птахам і ссавцям) різко підвищити інтенсивність метаболізму.

Риби володіють такими способами дихання: ***зяброве*** – за рахунок зміни об'єму ротоглоткової порожнини через зяброві щілини рухається вода, яка приносить кисень і відбирає вуглекислий газ; газообмін ***через стінки травного тракту*** – риби заковтують пухирець атмосферного повітря й женуть його по травному тракту, в певних ділянках якого (ротоглотковій порожнині, окремих відрізках кишки) кисень вилучається; газообмін у ***плавальному міхурі*** (притаманний відкритоміхуровим рибам); ***легеневе*** – у дводишних риб і поліптерусів. ***Амфібіям*** властиві чотири способи дихання: ***шкірне***; ***легеневе*** – легені примітивної будови (прості *легеневі міхурі* з невеликими вп'ячуваннями), вентиляція легень неефективна через відсутність грудної клітки; скрізь ***слизову оболонку*** ротоглоткової порожнини; ***зяброве*** – переважно на личинковій стадії. Легені ***рептилій*** *губчастої* будови; легеневе дихання ефективне, оскільки з'являється замкнена грудна клітка. Розвинені повітроносні шляхи: гортань, трахея, бронхи. Дихальна система ***птахів*** складається з ніздрів, носової порожнини, гортані, трахеї, бронхів, легень *комірчастої* будови та повітряних міхурів. Вентиляція легень здійснюється за допомогою механізма ***подвійного дихання***, при якому через легені і в момент вдоху, і під час видоху проходить збагачене киснем повітря. Дихальна система ***ссавців*** представлена носовою порожниною, гортанню, трахеєю, двома бронхами, які, галузячись, утворюють бронхіальне дерево, та легенями *альвеолярної* будови. Механізм вентиляції легень подвійний: *реберне* та *діафрагмальне* дихання.

Кровоносна і лімфатична система виконує функції розподілу поживних речовин і кисню по всіх органах і тканинах. Кровоносна система – це сітка судин, по яких рухається кров. Основна функція крові – розносити по тілу засвоєні в кишечнику поживні речовини та кисень, що надійшов у процесі дихання, а також сприяти виведенню з організму продуктів дисиміляції. Отже, кровоносна система є *транспортною системою* тваринного організму. У хордових вона може бути ***замкненою*** та ***незамкненою***. У тварин із замкненою кровоносною системою кров проходить по тілу складний шлях, весь час перебуваючи в судинах. Основні визначальні ознаки такої системи – наявність механізмів підтримання високого тиску та регулювання розподілу потоків крові до різних органів, швидке повернення крові до серця (хребетні). У тварин з незамкненою кровоносною системою кров рухається не лише по судинах, але й по системі *лакун* та *синусів* – проміжків між органами, а звідти знов потрапляє до судинної системи. Її особливості: звичайно невисокий тиск крові, її нерівномірний розподіл в органах та повільне повернення до серця (нижчі хордові). Замкнений тип кровоносної системи більш динамічний, але відкритий має свої переваги:

1) завдяки безпосередньому контакту крові з клітинами оточуючих тканин досить висока ефективність виконання функцій кровообігу;

2) змішування крові з тканинною та порожнинною рідинами приводить до утворення великих об'ємів циркулюючої рідини, яка надає тургору тканинам, органам, окремим ділянкам тіла, тобто виконує функції гідростатичного скелета.

У більшості хордових тварин є центральний пульсуючий орган – ***серце***, скорочення якого сприяють рухові крові по судинах. Судини, які несуть кров від серця до органів, називають ***артеріями***, а судини по яких кров відтікає від органів до серця – ***венами***. Діяльність серця грунтується на здатності м'язів скорочуватися та розслаблятися, що веде до зміни його об'єму. У хордових зустрічаються центральні скоротливі органи двох типів:

1. ***Пульсуючі судини*** – існують у ланцетників. Кров у них рухається завдяки скороченням черевної аорти і основ приносних зябрових артерій.

2. ***Камерне серце*** хребетних. Воно має камери двох типів – передсердя та шлуночки. У шлуночку на вході та виході крові розміщені клапани, які забезпечують її однобічний рух. У первинноводних хордових одне коло кровообігу. З виходом організмів на суходіл виникає додаткове коло кровообігу – мале, або легеневе. У вищих хордових формується міжшлуночкова перегородка.

Лімфатична система – незамкнена, властива тільки хребетним; складається з лімфатичний судин, які сполучаються з венами і порожниною тіла, та лімфатичних залоз. Рух лімфи здійснюється стисканням лімфатичних судин оточуючими м 'язами та органами, а також скороченням стінок крупних лімфатичних судин (лімфатичних сердець). Лімфатична система служить посередницею в обміні речовин між кров'ю і тканинами.

Риби мають одне коло кровообігу. Серце 2-камерне, складається з ***передсердя*** та ***шлуночка***. Кров у серці венозна. Кров з шлуночка виходить у черевну аорту, яка розділяється на приносні зяброві артерії, що розпадаються на капілярну сітку в зябрах. Збагачена киснем кров збирається в спинну аорту і рухається до хвостового кінця тіла. Від аорти починаються численні артерії, які несуть артеріальну кров до всіх органів. Венозна кров від органів збирається по венах у передсердя. У ***амфібій*** два кола кровообігу: велике (тулубове) та мале (легеневе), розділені не повністю. Серце 3-камерне: 2 передсердя і один шлуночок. З шлуночка починається три пари судин: ***сонні*** артерії несуть артеріальну кров до головного мозку; ***дуги аорти*** – несуть змішану кров до більшості органів; ***шкірно-легеневі артерії*** несуть збіднену киснем кров до легень та шкіри для окиснення. У ліве передсердя збирається артеріальна кров від легень, у праве – венозна від усіх внутрішніх органів та артеріальна – від шкіри. Таким чином, у правому передсерді кров змішана. ***Рептилії*** мають два кола кровообігу: велике і мале, розділені не повністю. Серце трикамерне: два передсердя, один шлуночок. У шлуночку є неповна перетинка, яка не дає повністю змішуватись артеріальній та венозній крові. У правому передсерді збирається венозна кров з великого кола кровообігу, у лівому – артеріальна з легень. Відповідно, у лівій частині шлуночка – артеріальна, а у правій – венозна кров. ***Легенева артерія*** відходить від правого боку шлуночка й несе *венозну* кров до легень. ***Права дуга аорти*** відходить від лівого боку шлуночка і несе *артеріальну* кров у спинну аорту. Від неї відокремлюються ***сонні артерії***, які несуть *артеріальну* кров до головного мозку. ***Ліва дуга аорти*** відходить від середньої частини шлуночка і несе *змішану* кров у спинну аорту. Спинна аорта розподіляє за допомогою артерій *змішану* кров до більшості органів. ***Птахи*** мають два повністю відокремлених кола кровообігу. Серце 4 камерне: два передсердя і два шлуночка. Велике коло починається від лівого шлуночка й закінчується у правому передсерді. Мале коло починається у правому шлуночку й закінчується в лівому передсерді. Зберігається лише одна – права дуга аорти. Відмінність кровоносної системи ***ссавців*** від птахів полягає у тому, що у ссавців зберігається лише ліва дуга аорти.

Особливості будови та функціонування органів виділення. Роль органів виділення полягає у видаленні з організму регульованих кількостей надлишкових речовин, що сприяє збереженню стаціонарного стану при всіх тих впливах, які могли б його зрушити. Органи виділення виконують багато функцій, але всі вони пов'язані із забезпеченням збереження сталості внутрішнього середовища організму (гомеостазу). До цих функцій належать:

1. Підтримання належних концентрацій окремих іонів та води в клітинах.

2. Виведення кінцевих продуктів обміну (сечовини, сечової кислоти, аміаку тощо) та сторонніх речовин чи продуктів їх обміну.

При всьому різноманітті органів виділення в основі їх функціонування лежать два основних процеси: ***ультрафільтрація*** та ***активний транспорт***. При ***ультрафільтрації*** рідина під тиском проходить крізь напівпроникну мембрану, яка затримує білки та інші великі молекули, але пропускає воду та низькомолекулярні розчинені речовини. ***Активний транспорт*** – це рух розчинених речовин проти електрохімічного градієнта завдяки процесам, які вимагають витрат метаболічної енергії. Якщо ці речовини переносяться з внутрішнього середовища тварини до порожнини екскреторного органа або органели, йдеться про ***активну секрецію***. Якщо ж перенос здійснюється у зворотному напрямку, має місце ***активна реабсорбція***. Як правило, у видільних органах тварин фільтраційна система доповнюється процесами активного транспорту. Все різноманіття універсальних видільних органів багатоклітинних тварин можна звести до трьох типів: нефридії численних безхребетних та

головохордових; мальпігієві судини комах та павукоподібних; нирки хребетних. Продуктом їх екскреції є сеча. Вважається, що у примітивних хребетних в кожному тулубовому сегменті було по парі нефронів, які відкривалися в целом лійкою – *нефростомом*. Приблизно така зачаткова нирка (***голонефрос***) розвивається у личинок міксин. У процесі еволюції вона розчленовувалась на розміщену спереду головну нирку (***переднирку*** або ***пронефрос*****)** та розташований ззаду ***опістонефрос.*** У ньому пізніше можна виділити ***тулубову*** (***первинну*** або ***мезонефрос***) і ***тазову*** (***вторинну*** або ***метанефрос***) нирки. Є і переходи між цими системами (наприклад, у кісткових риб).

У головної нирки клубочки капілярної сітки – зовнішні, її протока – ***вольфів канал***. Пронефрос функціонує в личинок амфібій і частково, в акул. В ембріонів амніот він рано редукується; від нього залишається декілька нефронів (у людини – близько 7, у дорослих амфібій – 2-3 нефрони). Кожний сегмент пронефроса володіє власною миготливою лійкою; на один сегмент тіла припадає 1 нефрон.

Капілярна сітка мезонефроса – це внутрішні клубочки в ***боуменових капсулах***; лійки розвинені не у всіх нефронів, а кількість нефронів вторинно збільшена. Протока тулубової нирки – також вольфів канал. В акул (разом з пронефросом) і в амфібій після метаморфозу з мезонефросу утворюється опістонефрос. В амніот мезонефрос функціонує в ембріона та плода; у дорослих він перетворюється на придаток сім'яника, який накопичує та виділяє сім'я. Вольфів канал стає тільки сім'япроводом. У самок хребетних тулубова нирка не зв'язана зі статевим апаратом і швидко після народження (або вилуплювання з яйця) редукується.

Структурно-функціональний елемент метанефроса – нефрон – це трубочка з бокалоподібним закінченням (боуменова капсула), в яке занурений клубочок капілярної сітки (***мальпігієвий*** або ***нирковий клубочок***). Відвідна частина поділяється на ***проксимальний звивистий каналець***, вузьку, вигнуту у вигляді шпильки ***петлю Генле*** (є не в усіх нефронах) та ***дистальний звивистий каналець,*** який впадає через збираючу трубку до ***ниркової миски***. Тобто, нефрони метанефроса замкнені й починаються сліпо на відміну від нефридіїв (нефронів) про- та мезонефроса, які закінчуються розширеною війчастою лійкою (нефростомом). Нефрони, які мають петлю Генле, здатні до концентрації сечі до гіпертонічних по відношенню до плазми крові величин; їх називають нефронами ***мамального типу***, оскільки всі нефрони ссавців саме такі. Нефрони, які не мають петлі Генле, здатні концентрувати сечу лише до гіпо- або ізотонічних величин; їх називають нефронами ***рептильного типу***, оскільки в нирці плазунів інших немає. У нирках птахів представлені нефрони обох типів, а їх співвідношення залежить від середовища існування: в умовах нестачі води (аридний клімат, морські узбережжя тощо) переважають мамальні нефрони, в умовах достатньої вологості – рептильні. У людини на одну нирку припадає до 1 млн. нефронів. Вивідна протока метанефроса – система сечопровід – сечовий міхур – сечівник (і сечостатевий синус – у ссавців). Тазова нирка функціонує у дорослих амніот.

Нирки хребетних функціонують як фільтраційно-реабсорбційна нирка (в якій рідина спочатку утворюється шляхом фільтрації, а відтак її склад видозмінюється в процесі проходження по сечовому канальцю) з додаванням секреції в канальці. Така нирка здатна переробляти великі кількості рідини, і при цьому часто понад 99 % фільтрату реабсорбується, а виводиться у вигляді сечі менше 1 %.

Процес екскреції починається з проникнення продуктів виділення крізь клітинні мембрани – з капілярів ниркового клубочка в просвіт боуменової капсули. Лише зрідка при цьому відбувається дифузія, оскільки концентрація продуктів виділення в сечі звичайно вища, ніж у крові. В боуменовій капсулі сеча виділяється з ниркового клубочка за рахунок фільтрації під тиском, оскільки в цій капілярній сітці (насамперед, за рахунок неоднакових діаметрів підвідних та відвідних судин) виникає більш високий кров'яний тиск, ніж у будь-якій іншій капілярній області. Первинно утворюється ***ультрафільтрат*** крові (***первинна сеча***) з таким самим, як і в плазмі, іонним складом, але без білків. За рахунок зворотного всмоктування в канальцях нефрону вода, неорганічні іони, глюкоза та деякі інші речовини повертаються до кровоносних судин. Але в нирці хребетних іони активно виділяються в сечу й дистальними канальцями. Завдяки секреторній функції канальців з організму видаляються речовини, які з різних причин не можуть профільтруватися з клубочка капілярів до порожнини капсули нефрона. В результаті зворотного всмоктування та активної секреції у дорослої людини в сечових канальцях утворюється до 1,5-2,5 л ***вторинної*** (***кінцевої***) сечі на добу. Кількість утвореної первинної сечі визначається шляхом вимірювання концентрації речовин, які переходять до ниркових канальців з крові, але назад не всмоктуються (евприклад, інсулін). У людини ця кількість складає 170 л на добу, тобто близько 99 % первинної сечі всмоктується назад. Через нирки протягом доби проходить близько 1700 л крові. Чи вигідно мати нирку, що працює за таким принципом? Можливо, ефективнішою була б нирка, яка працює *тільки* на основі канальцевої секреції? Принципове зауваження до роботи цієї уявної нирки таке: для кожної нової речовини, яка потрапляє до організму у зв'язку зі зміною раціону, потрібний був би окремий секреторний механізм для її видалення. Це б значно ускладнило та обмежило опанування нових місцеіснувань та нового спектру живлення. За наявності ж фільтраційної нирки з організму легко,

без залучення додаткових механізмів, видаляються всі речовини, якщо тільки вони не реабсорбуються. Очевидно, саме через це серед хребетних тварин нирками секреторного типу володіють лише кілька видів морських риб, які живуть у стабільному, "консервативному" середовищі.

У **статевій системі** відбувається розвиток статевих клітин – яйцеклітин та сперматозоїдів. Роздільностатеві тварини (безчерепні, хребетні) володіють або жіночими, або ж чоловічими статевими органами, а у гермафродитних (личинкохордові) і жіночі, і чоловічі статеві органи містяться в тілі однієї особини. Основний орган жіночої статевої системи – ***яєчник,*** який продукує жіночі статеві клітини – ***яйцеклітини (яйця)***. По протоках – ***яйцепроводах*** яйця виводяться з тіла тварин. Часто ці протоки диференціюються на ***яйцепроводи, матку*** та ***піхву***. При проходженні по яйцепроводах яйця багатьох тварин вкриваються різними оболонками. У низки видів у кінцевих частинах вивідних протоків жіночої статевої системи матері відбувається початковий розвиток тварини. Основними органами чоловічої статевої системи є ***сім'яники***, в яких утворюються чоловічі статеві клітин – ***сперматозоїди***. Вони виводяться назовні по ***сім'япроводах.*** У самців численних тварин є особливий копулятивний орган, за допомогою якого сім'я вводиться у тіло самки, де відбувається запліднення яйця.

Усі хоребетні тварини роздільностатеві. ***Риби*** мають парні статеві залози. Статеві протоки хрящових риб відкриваються у клоаку, кісткових – самостійним отвором. Запліднення у хрящових риб внутрішнє, у кісткових – зовнішнє. Статеві залози ***амфібій*** парні; статеві протоки відкриваються у клоаку; запліднення зовнішнє. Протоки парних статевих залоз ***рептилій*** також відкриваються у клоаку; запліднення внутрішнє. З'являється яйце, яке має зародкові оболонки (***амніотичне***); воно вкрите водонепроникними оболонками та не обмінюється з довкіллям нічим, крім газів (***клейдоїчне***). У самців ***птахів*** статеві залози парні, а у самок є лише один (лівий) яєчник та лівий яйцепровід; запліднення внутрішнє. Яйце амініотичне, має великий запас живильних речовин. У самців ***ссавців*** парні сім'яники (яєчка) винесені за межі черевної порожнини, є сім'япроводи та сечостатевий канал. У самок – парні яєчники, яйцепроводи, матка (різної будови у представників різних таксонів), піхва. Запліднення внутрішнє. Зародок у плацентарних ссавців розвивається в матці, де через плаценту отримує від матері живлення та кисень. Однією з визначальних особливостей ссавців є здатність до вигодовування дитинчат ***молоком,*** яке секретують ***молочні залози***.

Лабораторна робота 18: Зовнішня і внутрішня будова міног

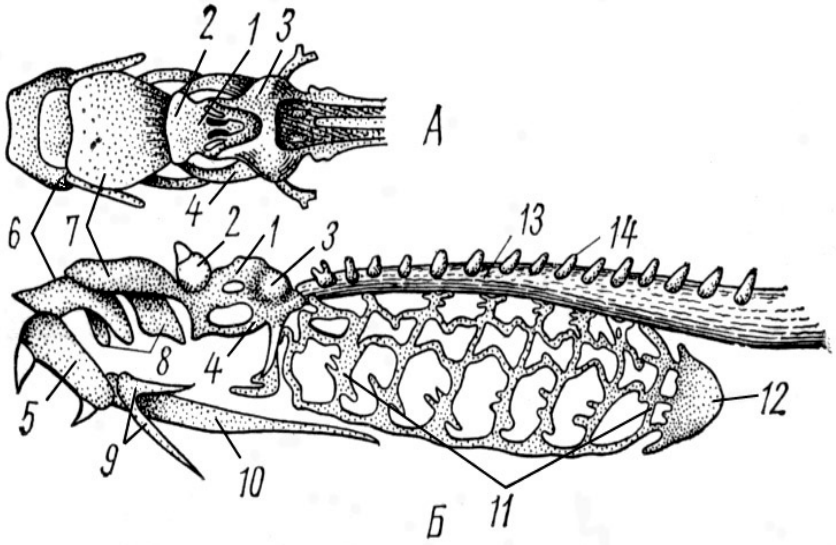
Клас Міноги – *Petromyzontida*
Ряд Міногоподібні – *Petromyzoniformes*

Примітивна група нині існуючих хребетних тварин. Зовні та за особливостями біології вони нагадують риб, але відрізняються від них низкою примітивних рис: відсутністю щелеп та парних кінцівок; наявністю непарного органу нюху з однією ніздрею; наявністю у внутрішньому вусі лише двох пів колових каналів. Тіло міног циліндричне, видовжене. Наявні непарні плавці: хвостовий (протоцеркального типу) та спинні. Органи дихання – зяброві мішки, на стінках яких є зяброві пелюстки ентодермального походження. У деяких видів добре виражені адаптивні риси до паразитичного способу життя: рот міститься в глибині великої присмоктувальної воронки, шкіра гола, багата на слизові залози.

Водночас, міноги значно активніші тварини, ніж ланцетники, у зв'язку з чим вони набули прогресивних рис організації, зокрема:

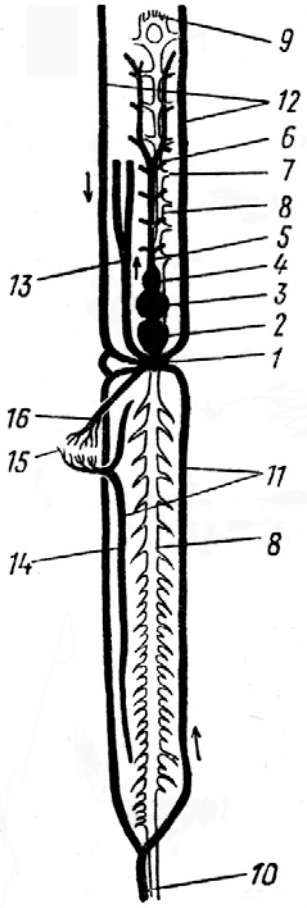
1) нервова трубка диференційована на головний та спинний мозок, що забезпечило більш досконалий контроль над функціонуванням організму;
2) розвиток головного мозку зумовив появу захисного утвору – хрящового черепа; спинний мозок захищають зачатки верхніх дуг хребців, які лежать над хордою;
3) виник вісцеральний череп у вигляді хрящів, що підтримують передротову лійку та глотку, що сприяло переходу до більш активного живлення (міноги) та інтенсифікації дихання (разом з появою зябрових мішків);
4) виокремилося серце, скорочення якого прискорюють ток крові по судинах; це сприяло інтенсифікації обміну речовин;
5) виник новий тип органів виділення – мезонефрична (тулубова) нирка.

Клас Міноги включає 38 рецентних видів тварин.



А._____Б._____
1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____

Рис. 18.1 Скелет міноги



1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____
15._____
16._____

Рис. 18.3 Кровоносна система міноги

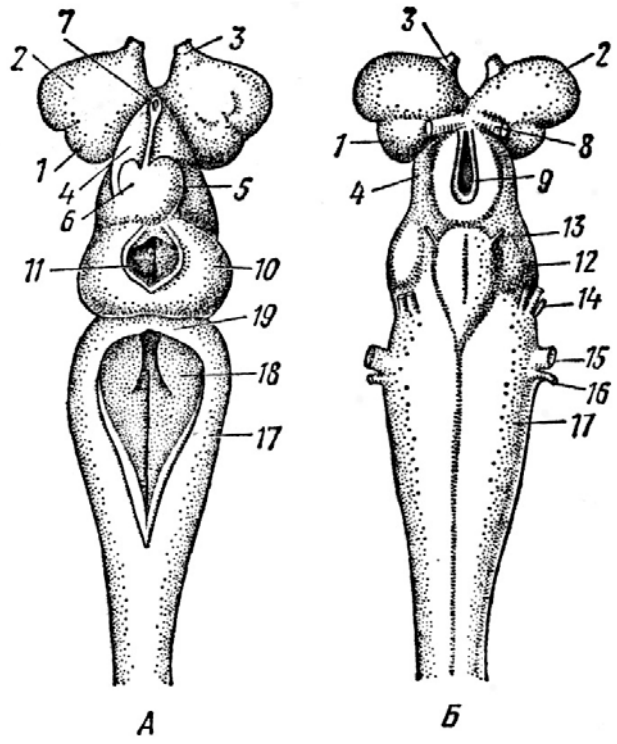


Рис. 18.2 Головний мозок міноги: 1._____;
2._____; 3._____; 4._____;
5._____; 6._____; 7._____;
8._____; 9._____; 10._____; 11._____;
12._____; 13._____; 14._____; 15._____;
16._____; 17._____; 18._____; 19._____.

ОСОБЛИВОСТІ ЗОВНІШНЬОЇ ТА ВНУТРІШНЬОЇ БУДОВИ МІНОГ І МІКСИН

	Клас Міноги *Petromyzontida*	**Клас Міксини** *Myxini*
	Мінога українська *Eudontomyzon mariae (Berg)*	Міксина атлантична *Myxine glutinosa L.*
1	**2**	**3**
Форма тіла		
Плавці		
Покриви		
Осьовий скелет		
Мозковий череп		
Вісцеральний череп		
Характер живлення		
Травна система (схема)		
Органи дихання		
Механізм дихальних рухів		
Тип кровоносної системи		
Будова серця		

1	2	3
Артеріальні судини		
Венозні судини		
Складові видільної системи		
Кінцеві продукти обміну		
Центральна нервова система		
Відділи головного мозку		
Органи чуття (найважливіші в орієнтації)		
Тип запліднення		
Особливості розвитку		
Представники		
Види з Червоної книги України		
Значення групи у природі		
Значення групи у житті людини		

Особливості будови та життєдіяльності риб у зв'язку з водним способом життя

Уся еволюція риб перебігала у водному середовищі: морях, солонуватих та прісних водах. Тому вся їх організація несе на собі ніби відбиток пристосування до життя в щільному середовищі ($\rho_{води}/\rho_{повітря} = 800$). Вичленимо ці особливості:

1. ***Обтічна торпедоподібна форма тіла***, сплющена в латеральному (у пелагічних риб) або в дорзо-вентральному (в придонних) напрямку. Передня частина голови (рострум) – клиноподібної форми – допомагає розсікати товщу води. У більшості активно плаваючих форм поздовжня вісь тіла видовжена. Відділи тіла (голова, тулуб, хвіст) плавно переходять один в одний, що створює навколо тіла риби, що пливе, ламінарний потік води (без турбулентних завихрінь). Спинна поверхня тіла опукла й широка, а черевна – плоска та вузька. Щоб риба не завалювалась на бік, грудні та черевні, а також спинні плавці своїми рухами підтримують тіло спиною догори. Грудні плавці розміщені під певним кутом до руху. Вони, рострум, а також черевні та хвостові плавці створюють підйомну силу (як крило літака). Описані особливості складають комплекс ***гідродинамічних пристосувань.***

2. Комплекс ***гідростатичних пристосувань***, які підвищують плавучість (здатність підтримувати тіло у воді, не витрачаючи особливих зусиль). У променеперих та лопатиперих риб розвинений ***плавальний міхур*** – спеціальний гідростатичний орган – порожнинний виріст на початку стравоходу, заповнений сумішшю газів (O_2, CO_2, N_2). У його стінках розвинена густа сітка капілярів, яка поглинає або виділяє газову суміш. Як наслідок змін об'єму міхура змінюється плавучість риби. В хрящових цей орган відсутній. У них плавучість тіла досягається накопиченням у великій печінці або в інших органах запасів жиру (маса їх печінки до 25 % від маси тіла, в кісткових – 1-8 %).

3. ***Особливості скелета***. Череп нерухомо з'єднаний з хребтом, утворюючи єдиний клин, який входить у товщу води. Хребет має лише два відділи – тулубовий та хвостовий. Двояковигнуті хребці з'єднуються за допомогою суглобових відростків, забезпечуючи міцність осьового скелета та його рухливість переважно в горизонтальній площині.

4. ***Шкіра*** риб гола, багата на залози, які виділяють слиз для зменшення тертя тіла об воду.

5. ***Мускулатура*** кісткових риб складається з одноманітних сегментів, розділених перетинками зі сполучної тканини. Диференціювання м'язів перебуває на початковому етапі становлення і наявне лише в м'язах, які керують рухами очей, зябер та щелеп.

6. Органи дихання – ***зябри*** – розміщені на 4-х зябрових дугах. Газообмін здійснюється в численних зябрових капілярах, в яких кров тече назустріч воді, що омиває зябра. Цим досягається високий ступінь добування з води розчиненого кисню (істотно в зв'язку з наявністю двокамерного сердця та одного кола кровообігу).

7. Більшість риб – ***амоніотелічні*** тварини (особливо прісноводні), при цьому значна частина NH_3 виводиться безпосередньо через зяброві пелюстки.

8. ***Органи чуття*** риб пристосовані до функціонування у воді. У зв'язку з низькою прозорістю середовища (для Байкалу – 40 м) орган ***зору*** не еволюціонував на далеке бачення. Плоска роговиця та майже кулястий кришталик дають змогу розрізняти лише предмети на відстані до 10-15 м. ***Нюх*** гострий, допомагає у пошуках їжі та утриманні в зграї. Важливий також нюх та хімічна пам'ять для мігруючих риб, які за запахом води знаходять "свої" річки. Велика швидкість поширення звукових хвиль у воді та висока звукопровідність тканин тіла риб дозволяють їм досить добре сприймати звуки при відносно простій будові органу ***слуху*** (внутрішнє вухо). Виняткове важливе значення ***органу бічної лінії*** – це поздовжні канали, які лежать по боках тіла в шкірі і сполучаються із зовнішнім середовищем через велику кількість отворів, розміщених лінійно. На дні каналів напроти отворів розміщені чутливі клітини з війками. Вони сприймають зміни тиску води. За допомогою цього органа риби орієнтуються в потоках води, сприймають наближення чи віддалення хижака, здобичі або партнера по зграї, уникають зіткнення з підводними предметами як вдень, так і вночі.

9. У променеперих риб (за рідкісними виключеннями), як і в усіх ***первинноводних хордових тварин,*** запліднення ***зовнішнє.***

Таким чином, морфологічні, анатомічні та фізіологічні особливості риб, насамперед костистих, забезпечили їм панівне положення у водному середовищі, яке вони зберігають донині. Їх еволюцію можна вважати успішною, оскільки кількість їх видів більша, ніж у будь-якої групи хребетних. Але в зв'язку з тим, що жили вони (майже всі) в сталих умовах, з точки зору загального ходу еволюції хребетних вони не отримали надалі стимулів до розвитку, як це сталося з тваринами, які вийшли на суходіл.

Лабораторна робота 19: Зовнішня і внутрішня будова акул

Надклас	**Щелепороті**	**– *Gnathostomata***
Клас	**Хрящові риби**	**– *Chondrichthyes***
Підряд	**Пластинозяброві**	**- *Elasmobranchii***

Найпримітивніші сучасні риби, у яких протягом усього життя зберігається хрящовий скелет. Між зябровими щілинами є широкі міжзяброві перегородки. У більшості зяброві щілини відкриваються назовні окремими зябровими отворами. Шкіра вкрита плакоїдною лускою або гола. У самців на черевних плавцях є копулятивні органи; запліднення внутрішнє. Загальна чисельність – 650-700 видів, які об'єднуються у 2 підкласи: Суцільноголові (Holocephali) з одним рядом Хімероподібних (Chimeriformes, близько 30 видів) та Пластинозяброві (Elasmobranchii) з двома надрядами – Акул (Selachomorpha, близько 350 видів) та Скатів (Batomorpha, 300-340 видів). Серед хрящових риб бачимо достатньо велику різноманітність життєвих форм.

Акули – рухливі пелагічні хижаки, яким властива висока швидкість та маневреність плавання, з обтічним, торпедоподібним тілом, потужним хвостовим плавцем та гострими, спрямованими назад зубами. Вони живляться різноманітною рухливою здобиччю, а найбільші за розмірами – китова та гігантська акули – планктоноїдні тварини. Тіло видовжене, веретеновидне. Зябрових щілин переважно 5 пар (6-7). Бризкальце не приймає активної участі в процесі дихання. Скелет поясу передніх парних плавців незрощений з спинного боку. Є анальний плавець (крім катранових). Основним органом чуття є нюховий аналізатор.

Скати ведуть придонний спосіб життя та живляться малорухомими донними тваринами. Лише найбільший з відомих скат – гігантська манта – полює на рачків та дрібну рибу в товщі води. Їх тіло сплющене у спинно-черевному напрямку, ромбо- чи дископодібне; хвостовий плавець перетворився на тонкий джгут. край грудних плавників зростається з боками тіла і голови. анального плавника немає. Зуби шипоподібної форми або сильно сплощені і закруглені. Бризкальця розвинені значно краще, ніж в акул, що пов'язане з їх більшою роллю в процесі дихання (саме через бризкальця лежачі на дні скати набирають воду в зяброву порожнину). Лише скати-рогачі, що живуть в товщі води, подібно до акул, захоплюють воду ротом. Відповідно до цього вони мають помітно редуковані бризкальця. Очне яблуко зверху приросщене до орбіти, чого не буває в акул. Миготлива перетинка відсутня. Розміри від кількох см до 6 - 7 м в довжину, а вага досягає 2,5 т. Переважна кількість - донні, незначна кількість — пелагічні. Широко поширені у всіх морях і океанах. Вони зустрічаються як в холодних водах Арктики і Антарктики, так і на прогрітих мілководдях тропічних морів в дуже широкому діапазоні температур — від 1,5 до 30°С. Сильно варіює глибина проживання. Багато скатів живуть біля самого берега на глибині менше метра, але відомі і глибоководні види, що мешкають на глибині 2500—2700 м. 16 родин, в яких об'єднується близько 50 родів з 300—340 видами Скати плавають, хвилеподібно рухаючи зрослими грудними плавцями. Їх зуби плескаті, без гострих верхівок – пристосовані для подрібнення черепашок молюсків та панцирів ракоподібних.

Химери – переважно, глибоководні придонні риби (зустрічаються на глибинах до 2500 м), плавають повільно, більш активні вночі; живляться донними безхребетними (молюсками, крабами, офірами, морськими їжаками), зрідка – дрібною рибою Мають потужні зубні пластинки, якими відкушують чи подрібнюють їжу. Поєднують в своїй будові ознаки як пластинозябрових так і променеперих та лопатиперих риб. Рисами подібності з пластинозябровими є: наявність плакоїдної луски; відсутність окостеніння; наявність артеріального конуса, спірального клапана та птеригоподій; плавці підтримуються еластотрихіями. Риси подібності з Променеперими та Лопатеперими: верхня щелепа злилась з черепом; відсутність клоаки; немає брязкальця; 1 пара зябрових отворів, прикритих шкірястою складкою; голова приєднана до хребта за допомогою мищелків; жувальний апарат – жувальні пластинки (2 пари зверху, 1 – знизу), як в дводишних

Всі групи риб характеризуються особливою організацією покривів тіла, що пов'язано з утворенням луски. В шкірному покриві риб розрізняють два шари: зовнішній шар епітеліальних клітин, або епідерміс, і внутрішній шар сполучнотканинний — власне шкіра, дерма, коріум, кутіс.

Шкіра підстилається пухким сполучнотканинним прошарком (підшкірна сполучна тканина, підшкірна клітковина). У багатьох риб в підшкірній клітковині відкладається жир.

Епідерміс захищає організм від проникнення, в нього речовин ззовні. Він складається з багатошарового епітелію, форма клітин і кількість шарів якого варіюють у різних риб. Самий зовнішній шар епітеліальних клітин зроговілий, але на відміну від наземних хребетних у риб він не відмирає,

зберігаючи зв'язок з живими клітинами. Протягом життя риби інтенсивність зроговіння .епідерміса не залишається незмінною, найбільшого ступеня воно досягає у деяких риб перед нерестом; так, у самців коропових і сигових на деяких ділянках тіла (особливо на голові, зябрових кришках, боках і ін.) з'являється так званий перлинний висип — маса дрібних білих горбиків, що додають шкірі шорсткість. Після нересту вони зникають.

Шкіра риб відрізняється від шкіри інших хребетних великою кількістю слизу. Слиз утворюється в спеціалізованих залозистих клітинах, що лежать в епідермісі. Це клітини трьох форм: келихоподібні, колбовидні і зернисті. Присутність всіх форм визначає найбільшу кількість слизу, за наявності лише одного виду клітин слизу виділяється значно менше; Інтенсивність виділення слизу у різних риб різна. Як правило, риби з добре розвинутим лусковим покривом виділяють слизу менше (лососеві, окуневі). Риби, позбавлені луски або луска яких редукована (круглороті, деякі соми, лин, в'юн), виділяють слизу дуже багато. З бактерицидними властивостями слизу лина пов'язують підвищену стійкість його до зараження паразитами, тоді як інші представники родини коропових такою стійкістю не володіють.

Роль слизу в риб дуже велика: він зменшує тертя тіла об воду (механічний захист), запобігає попаданню в організм паразитів і бактерій (бактерицидний захист), прискорює згортання крові у випадках поранення, сприяє виведенню речовин з організму, регулює проникнення, води і солей (осмотична регуляція), осаджує муть, склеюючи частинки суспензії, у разі наявності у воді солей важких металів (мідь, цинк; свинець. хром) слиз, що коагулює, утворює на шкірі захисний шар і, нарешті, виділяє специфічний видовий запах. Слиз деяких риб отруйний. Слиз міног викликає у хижаків порушення травлення.

В одноклітинних залозах шкіри утворюються феромони — леткі (пахучі) речовини, що виділяються в оточуюче середовище і впливають на рецептори інших риб. Вони специфічні для різних видів, навіть близькоспоріднених; в деяких випадках визначено їх внутрішньовидове диференціювання (вікове, статеве).

У багатьох риб, у тому числі у коропових, утворюється так звана речовина страху (іхтіоптерин), яка виділяється у воду з тіла пораненої особини і сприймається іншими рибами даної групи як сигнал про небезпеку.

Отруйні залози деяких риб, що містяться біля основи шпильок і плавникового променя (морський дракон), є залозистими утвореннями епідермісу.

Серед акулових і костистих (здебільшого глибоководних) риб багато хто володіє здібністю до люмінесценції. Це свічення особливого роду, при якому світловипромінювання (на відміну від звичайного — яке виникає при тепловому випромінюванні — заснованому на тепловому збудженні електронів і тому супроводжується виділенням тепла) пов'язане з генерацією холодного світла (необхідна енергія утворюється в результаті хімічної реакції). Деякі види генерують світло самі, інші своїм свіченням зобов'язані симбіотичним бактеріям, які знаходяться на поверхні тіла або в спеціальних органах, що світяться. В обох випадках клітини або органи, що світяться, розташовуються в основному в епідермісі, й лише іноді у внутрішніх: органах, наприклад в кишечнику.

В нижніх шарах епідермісу і в прикордонних з ним шарах коріума залягають пігментні клітини -- хроматофори. Це зірчасті клітини з великою кількістю відростків, які містять зернятка пігменту. Вони й визначають всю різноманітність забарвлення риб, особливо яскравого в тропіках. Відмінність в забарвленні досягається поєднанням різних хроматофорів: меланофори мають зерна чорного пігменту, ксантофори —жевтого, еритрофори — червоного; гуанофори або іридоцити не мають пігментних зерен, але містять кристали гуаніну, завдяки яким риби набувають сріблястого забарвлення.

Інтенсивність забарвлення визначається станом хроматофорів: при їх розширенні пігментні зерна розтікаються на більший простір і забарвлення тіла стає яскравим. Якщо хроматофори скорочуються, пігментні зерна зосереджуються в центрі, залишаючи велику частину клітини незабарвленою, і забарвлення тіла бліднішає.

Форма пігментних клітин постійна, а в близьких видів схожа. Стан хроматофорів міняється залежно від різних факторів: температури, газового режиму водойми, віку, статі, стану організму (голод, розмноження і т. п.), емоцій (збудження, страх) риби та ін.

Забарвлення тіла часто має пристосувальне значення. У пелагічних риб зазвичай спина темна, а черевце сріблисто-біле, через що риба мало помітна. Загальновідомо пристосувальне забарвлення тіла до кольору дна у камбал, бичків, морських голок: вони можуть повторювати навіть малюнок шахівниці, покладеної на дно. При цьому основну роль відіграє нервова система, відтворюючи зорові подразнення, що і викликає відповідну реакцію пігментних клітин (у осліплених риб шкіра не змінює забарвлення).

Зміна забарвлення в період розмноження (поява шлюбного наряду) відбувається під впливом гормональних чинників.

Власне шкіра забезпечує міцність покриву. Вона складається з декількох шарів сполучної тканини

(у костистих риб, наприклад, з трьох), пронизаних, нервами і капілярами. В цьому ж шарі залягають спеціалізовані клітини — склеробласти, що виділяють секрет, який, застигаючи, утворює луску (шкірний скелет), основним призначенням якої є механічний захист тіла. Наявність луски полегшує пересування риби: потоки оточуючої рибу води утворюються у відповідності з рядами лусок.

Всі справжні риби мають луску, але ступінь розвитку її у різних видів різний. Деякі, наприклад соми, скати, втратили її в процесі еволюції, тому відсутність луски є вторинним явищем.

Розмір лусок сильно варіює — від мікроскопічних у вугрів до декількох сантиметрів у індійського вусача. Розрізняють три типи луски: плакоїдна, ганоїдна і кісткова.

- Плакоїдна — найстародавніша, збереглася у хрящових риб (акули, скати). Складається з пластинки, на якій підноситься шипик. Старі луски скидаються, на їх місці виникають нові.
- Космоїдна – кісткова пластинка вкрита більш щільною кісткоподібною речовиною – косміном (видозміна дентину). За походженням космоїдна луска являє собою комплекс злитих між собою плакоїдних лусок. Притаманна латимерії, викопним кистеперим і дводишним рибам.
- Ганоидна — переважно у викопних риб. Луски мають ромбічну форму, тісно зчленовуються одна з іншою, так що тіло виявляється одітим в суцільний панцир. Луски з часом не міняються. Назвою своєю луска зобов'язана ганоїду (дентиноподібній речовині), який товстим шаром лежить на кістковій пластинці. Серед сучасних риб її мають панцирні щуки і багатопери. Крім того, вона є в осетрових у вигляді пластинок на верхній лопаті хвостового плавника (фулькри) і жучок, розкиданих по тілу (модифікація декількох ганоїдних лусок, що злилися.
- Кісткова. Поступово видозмінюючись, луска втрачала ганоїн. У сучасних костистих риб його вже немає, а луски складаються з кісткових пластинок (кісткова луска). Ці луски можуть бути *циклоїдними* - округлими, з гладкими краями (коропові) *і ктеноїдними* — із зазубленим заднім краєм (окуневі.). Обидві форми споріднені, але циклоїдна як більш примітивна зустрічається у низкоорганізованих риб. Бувають випадки, коли в межах одного виду самці мають ктеноїдну, а самки—циклоїдну луску (камбали роду Liopsetta), або навіть у однієї особини зустрічаються луски обох форм.

Кожна така луска починає утворюватися в лусковій кишеньці — поглибленні в коріумі, потім вільний кінець її виходить з кишеньки і накладається на наступну луску. Таке черепицеподібне розташування лусок дозволяє тілу риби вільно згинатися.

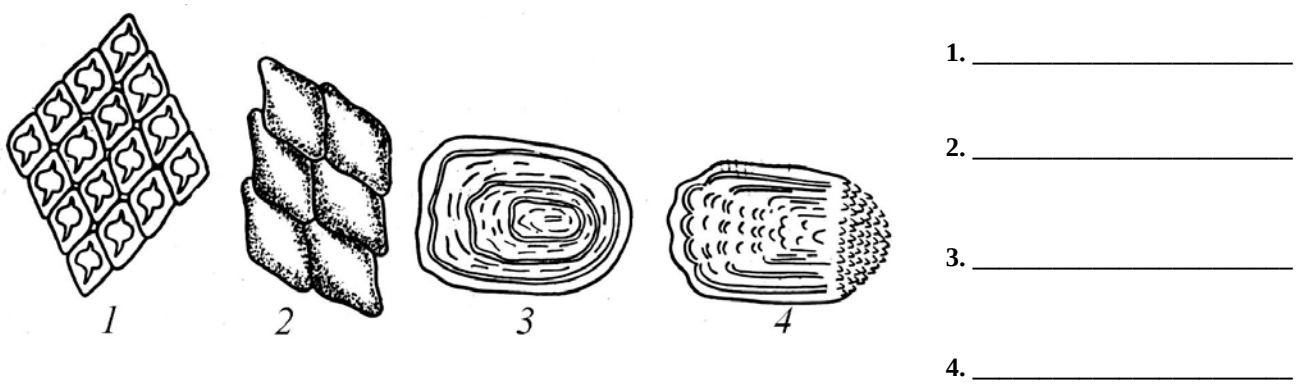


Рис. 19.1 Луска риб

Луска розміщуються рядами. Число рядів і кількість луски в повздовжньому ряді не змінюються з віком риби, тому вони служать показниками при систематичному визначенні.

В розрізі на кожній лусці розрізняються зовнішній покришковий шар (переважно неорганічного складу) і нижній базальньй (кістковий). На покришковому шарі концентричними кільцями розташовуються реберця — склерити. Утворення склеритів відбувається періодично, тому їх ряди підраховують при визначенні віку риб (річні кільця) і зворотного обрахунку темпу росту.

Шкіра риб швидко регенерує. Через неї відбувається, з одного боку, часткове виділення кінцевих продуктів обміну речовин, а з іншою — поглинання деяких речовин із зовнішнього середовища (кисень, вугільна кислота, вода, сірка, фосфор, кальцій і інші елементи, що грають велику роль в життєдіяльності). Велику роль відіграє шкіра і як рецепторна поверхня; в ній розташовуються термо-, баро-, хемо- і інші рецептори. В товщі коріума утворюються покривні кістки черепа і пояса грудних плавників. Шкіра бере участь в роботі тулубово-хвостової мускулатури через м'язові волокна міомерів, які сполучені з її внутрішньою поверхнею.

Ряд Катраноподібні – *Squaliformes*

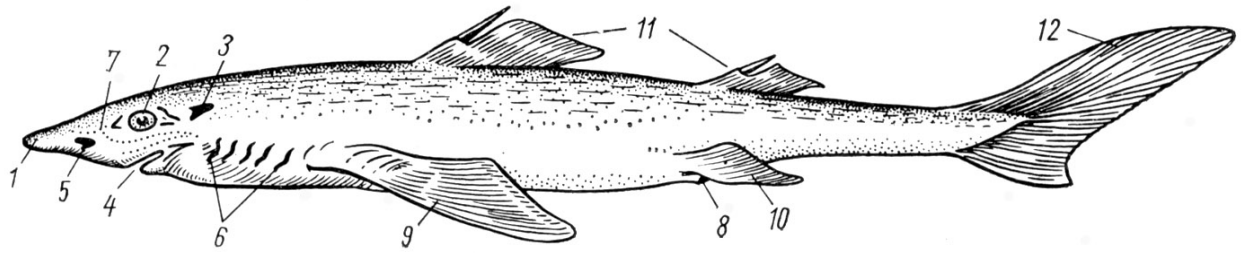
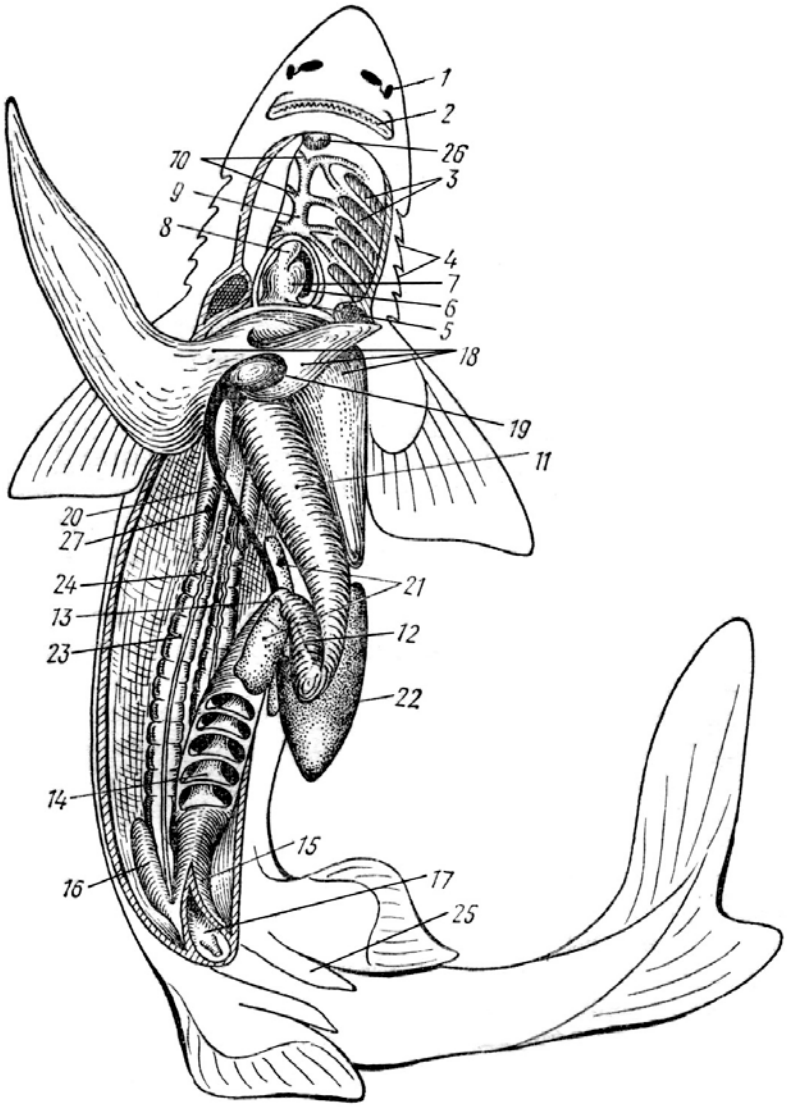


Рис. 19.2 Зовнішня будова чорноморського катрана – *Squalus acanthias*

1._____; 2._____; 3._____; 4._____; 5._____; 6._____;
7._____; 8._____; 9._____; 10._____; 11._____; 12._____.



1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____
15._____
16._____
17._____
18._____
19._____
20._____
21._____
22._____
23._____
24._____
25._____
26._____
27._____

Рис. 19.3 Розташування внутрішніх органів в чорноморського катрана – *Squalus acanthias*

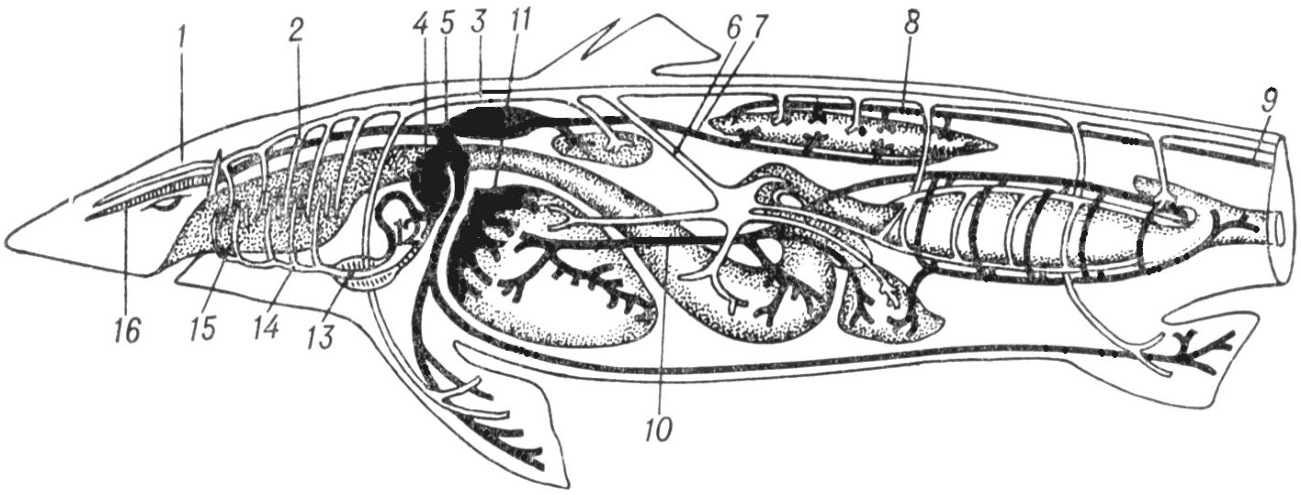
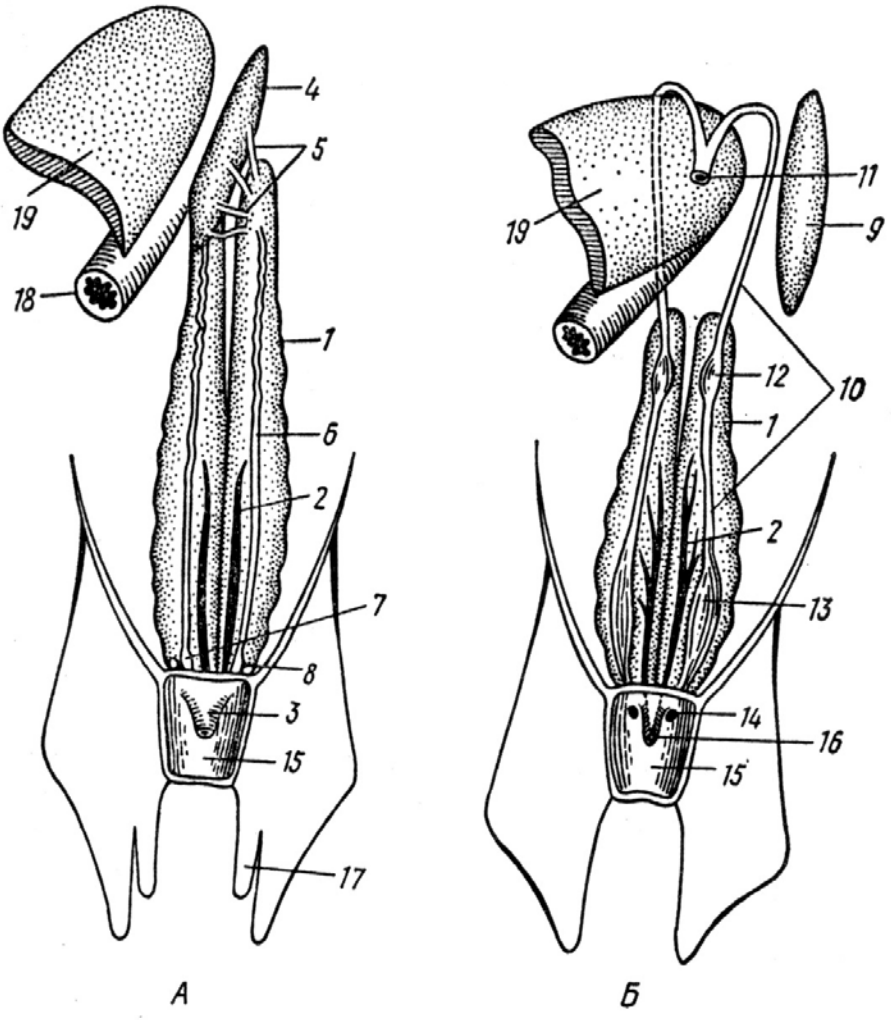


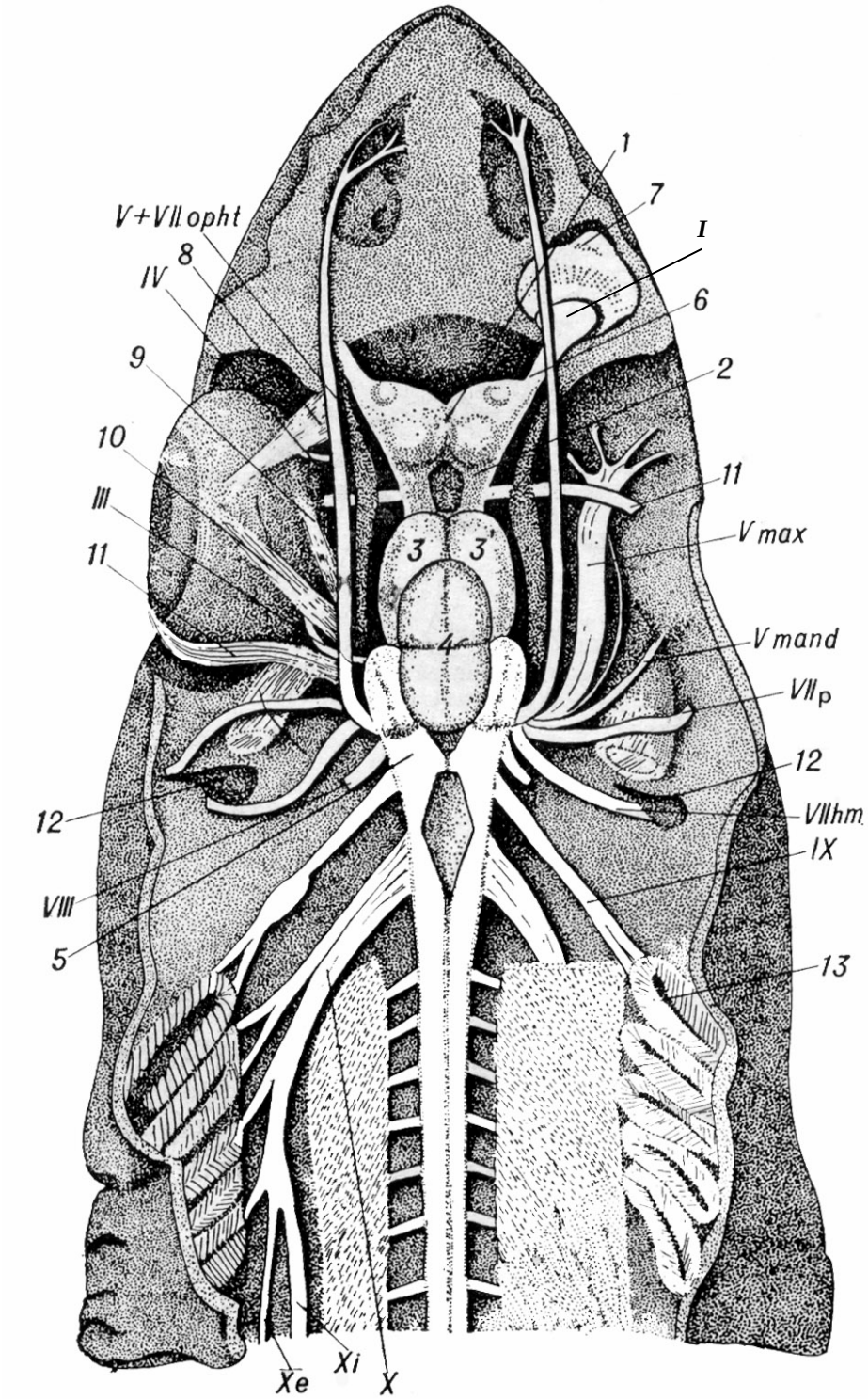
Рис. 19.4 Кровоносна система акули

1._____; 2. _____; 3. _____; 4._____;
5._____; 6. _____; 7. _____; 8._____;
9._____; 10._____; 11._____; 12._____;
13._____; 14._____; 15._____; 16._____.



А._____
Б._____
1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____
15._____
16._____
17._____

Рис. 19.5 Сечостатева система акули



1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

9._____

10._____

11._____

12._____

13._____

Рис. 19.6 Головний мозок та черепно-мозкові нерви акули

I._____; II._____; III._____;

IV._____; $V_{max.}$_____; $V_{mand.}$_____;

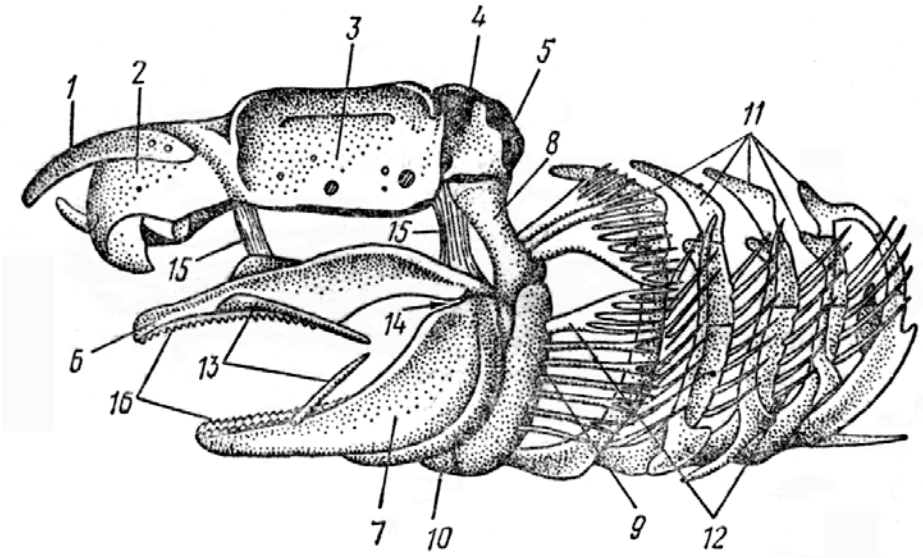
$V+VII_{opht.}$_____; V._____;

VII._____; VII_{p}._____; VII_{hm}._____

_____; VIII._____; IX._____;

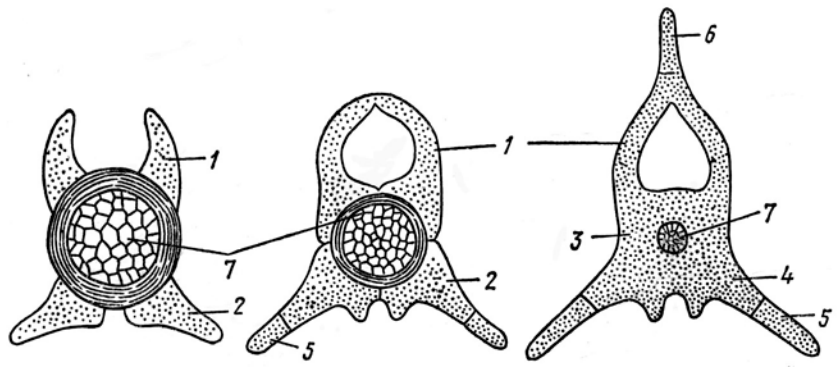
X._____; X_{i}._____; X_{e}._____

Лабораторна робота 20: Скелет і м’язова система акул



1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____ 15._____ 16._____

Рис. 20.1 Череп акули



1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____

Рис. 20.2 Послідовні стадії розвитку хребця акули

1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____

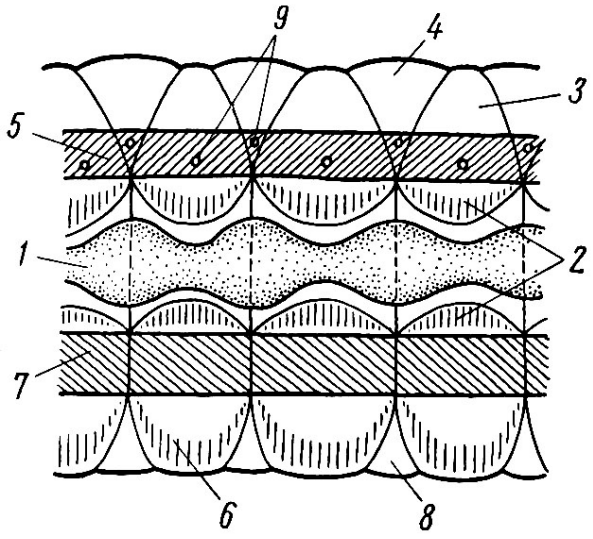


Рис. 20.3 Повздовжній переріз хвостового відділу хребта акули

1._____

_____

2._____

_____

3._____

_____

4._____

_____

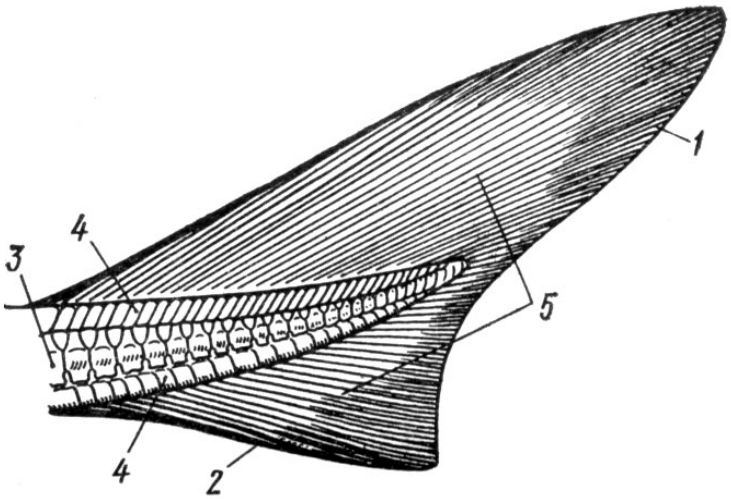
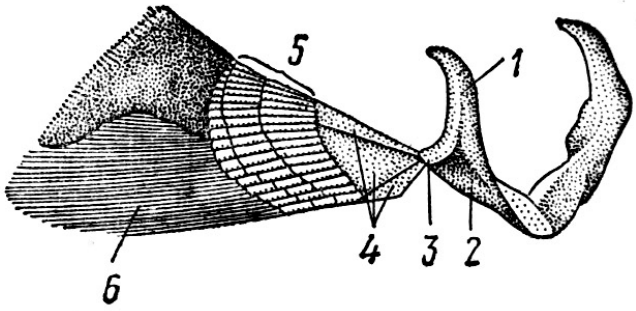


Рис. 20.4 Гетероцеркальний хвостовий плавець акули



1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

Рис. 20.5 Скелет плечового поясу та грудного плавця акули

А._____

Б._____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

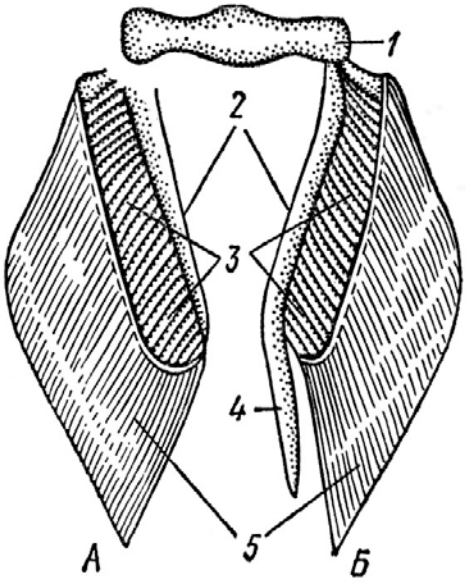


Рис. 20.6 Скелет тазового поясу та черевних плавців акули

ПРОАНАЛІЗУЙТЕ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА БІОЛОГІЇ ДВОХ РЯДІВ ХРЯЩОВИХ РИБ (АКУЛ І СКАТІВ)

Кількість видів		
Географічне поширення		
Форма тіла		
Морфофізіологічні адаптації до умов життя		
Інші особливості до зовнішньої морфології		
Шкірні покриви та їх похідні		
Живлення		
Особливості розмноження та розвитку		
Основні родини та представники		
Промислове значення		

Лабораторна робота 21: Внутрішня будова костистих риб

Клас Променепері – *Actinopterygii*

Найчисленніша група серед усіх хордових (понад 20000 видів). У шкірі розвиваються ганоїдні, космоїдні або кісткові луски. Внутрішній скелет кістковий або хрящовий але завжди є покривні кістки. 5 пар зябрових щілин; з кожного боку вони прикриті спільною зябровою кришкою. Наявний плавальний міхур. Запліднення переважно зовнішнє. У видів з внутрішнім заплідненням копулятивний орган самців утворюється зміненою частиною анального плавця. Яйця не мають щільної рогової капсули.

Кісткові риби пристосовані до найрізноманітніших умов водного середовища. Вони населяють водойми різної солоності, уникаючи лише перенасичених сіллю, та з різним температурним режимом від 0° С (крижана риба, риба-шабля) до термальних джерел (представники ряду Коропозубоподібних). Серед риб є надзвичайно вимогливі до чистоти води та вмісту в ній кисню, а є й зовсім невибагливі, що дозволило групі заселити як різні глибини Світового океану, так і водостоки з різною швидкістю течії.

У будові лопатеперих риб є багато архаїчних рис; окрім зябер, вони мають легені, що, як і плавальний міхур, є видозміненими виростами стінки стравоходу. Дводишні у сучасній фауні представлені 2 рядами: Однолегеневі з 1 видом – рогозуб австралійський чи неоцератод та Дволегеневі, до яких належать протоптери, або африканські лусковики та лепідосирен, чи американський лусковик. Усі вони – мешканці повільно текучих рік, живляться придонними безхребетними з твердими покривами та можуть переживати періоди пересихання водойм у неактивному стані, дихаючи легенями. З Кистеперих, для яких характерні довгі м'ясисті лопаті в основі парних плавців, у сучасній фауні відомий єдиний представник ряду Целакантоподібних – латимерія. Ця риба – хижак, живе між Мадагаскаром та Африкою на глибині кілька сотень метрів. У 2002 році латимерій виявлено також біля берегів Індонезії.

Серед Променеперих риб Ганоїдні є більш давньою та примітивною групою. У сучасній фауні вони представлені рядами Осетроподібні (з родинами Осетрових та Веслоносих), Багатопероподібні (африканський багатопер), змієподібні (амія, або намульна риба) та Панцирникоподібні (кайманові, чи панцирні щуки). Власне кісткові риби, до яких належить більшість нині існуючих риб, широко розповсюджені в океанах, морях та прісних водоймах земної кулі. Серед великої кількості рядів найбільше промислове значення мають Оселедцеподібні (атлантичний та тихоокеанський оселедці, салака, сардини, кільки тощо), Лососеподібні (кета, горбуша, сьомга, нерка, форель, омуль, таймень, ряпушка та ін.), Коропоподібні (плітка, тарань, лящ, сазан, карась, линь, товсто лоб тощо), Тріскоподібні (тріска, навага, пікша, налим, минтай, сайда, мерлуза, сріблястий хек), Окунеподібні (судак, окунь, йорж, скумбрія, тунець, бички, ставрида), Камбалоподібні палтуси, камбали).

Променепері надзвичайно різноманітні за зовнішністю та способом життя. Нектонні (пелагічні) види тримаються в товщі води, бентосні (придонні) – поблизу дна. Перша група характеризується, як правило, високою швидкістю (під час полювання вона може сягати 20-100 км/год) та хорошою плавучістю; їх тіло торпедоподібне (тунці, скумбрія) чи сплющене з боків (оселедці). Деякі пелагічні риби нездатні самостійно розвивати високу швидкість і тримаються поблизу від хороших плавців (риби0лоцмани) або прилипають до них (риби-прилипали). Численні пелагічні риби є зграйними; їм властиві узгоджена поведінка та хороше маневрування у товщі води. Бентосні риби надзвичайно повільні, частіше – одиночні. Мають сильно сплющене (камбали) або видовжене та, ближче до хвоста, стиснуте з боків (сом, в'юн, мурена) тіло. Спинний та анальний плавці у них розростаються, їх хвилеподібні рухи дозволяють рибам повільно плавати поблизу дна. У деяких видів видозмінені грудні плавці служать для швидкого „повзання" по жну (морські півні, скорпени, бички). Специфічні пристосування мають абісальні (глибоководні) риби.

Алгоритм розтину променеперих риб

1. Зважте рибу, визначте її видову приналежність.
2. Покладіть рибу у ванночку на правий бік.
3. Зробіть ножицями короткий поперечний розріз черевної стінки перед анальним отвором.
4. Обережно введіть у розріз тупий край ножиць в напрямку до голови і, притискаючи його до черевної стінки (щоб не пошкодити внутрішні органи), зробіть розріз вздовж середньої лінії черевної порожнини. Розріз доведіть до самої передньої частини так званого перешийка (частина черевної стінки між нижніми краями зябрових кришок), перерізавши кістки плечового поясу.
5. Від початку поздовжнього розрізу біля анального отвору зробіть ще один розріз - вгору до хребта.
6. Піднімаючи бічну стінку тіла, ведіть розріз вперед вздовж хребта до зябрової кришки, видаляючи бічну стінку.
7. Зріжте зяброву кришку.
8. Обережно, за допомогою пінцета, скальпеля і голок звільніть препарат від шматків м'язів і плівок, що заважають його розглянути (особливо обережно здійснювати препарування в області серця і черевної аорти).

Кров слід відсмоктувати марлевими тампонами.

9. Послідовно розгляньте будову систем внутрішніх органів, відпрепарувавши окремі елементи.
10. Відпрепаруйте серце, печінку, кишечник для морфо-функціональних досліджень.

Топографія внутрішніх органів

Кровоносна система. В нижній передній частині тіла біля основи перешийка розміщується серце, що складається із передсердя і товстостінного шлуночка; перед ними – венозний синус із відновленою кров'ю. Від шлуночка відходить крупна черевна аорта, яка формує розширення – цибулину аорти.

Дихальна система. З кожного боку голови розміщені чотири повні зябра. Виріжте шматок зябра і розгляньте його будову. Два ряди зябрових пелюсток своїми основами прикріплюються безпосередньо до зябрової дуги, а їх вільні кінці звисають у навколозяброву порожнину, яка зовні прикрита кістковою зябровою кришкою. З внутрішнього боку кожної зябрової дуги є численні відростки – зяброві тичинки, спрямовані до сусідньої дуги.

Травна система. Рот переходить у глотку, пронизану зябровими щілинами. В її глибині починається короткий стравохід, що переходить у шлунок. За шлунком розміщується кишечник, слабо диференційований на дванадцятипалу, тонку і пряму кишки. Пряма кишка відкривається назовні анальним отвором. Одразу за серцем в передній частині черевної порожнини під шлунком розміщена крупна печінка. На її внутрішньому боці знаходиться жовчний міхур із жовчною протокою, що відкривається в дванадцятипалу кишку. Вздовж жовчної протоки лежить підшлункова залоза. В місці переходу шлунку в дванадцятипалу кишку (біля першого згину кишечника) поруч зі шлунком розміщена компактна селезінка. Над кишечником у верхній частині черевної порожнини міститься крупний плавальний міхур.

Статева система. У верхній частині черевної порожнини по боках плавального міхура розміщені парні статеві залози: у самок – довгі зернисті яєчники, у самців – довгі гладенькі щільні сім'яники. Визначте стать тварини! Протоки статевих залоз відкриваються статевим отвором позаду ануса.

Видільна система. Щоб розглянути нирки, необхідно видалити кишечник і плавальний міхур. Нирки знаходяться на спинному боці порожнини тіла по обидва боки від хребта. По їх краю проходять сечопроводи. Вони зливаються в непарну сечову протоку, яка на початку в передній стінці формує сечовий міхур. Сечовидільна протока відкривається назовні сечовидільним отвором, розміщеним позаду статевого.

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ КОСТИСТИХ РИБ

органи	показники	№ тварини					
		1	2	3	4	5	6
	вид						
	стать						
тіло	довжина (ДТ)						
	маса тіла (МТ)						
кишечник	довжина (ДК)						
	маса (МК)						
	МК/МТ						
	ДК/ДТ						
серце	маса (МС)						
	МС/МТ						
печінка	маса (МП)						
	МП/МТ						

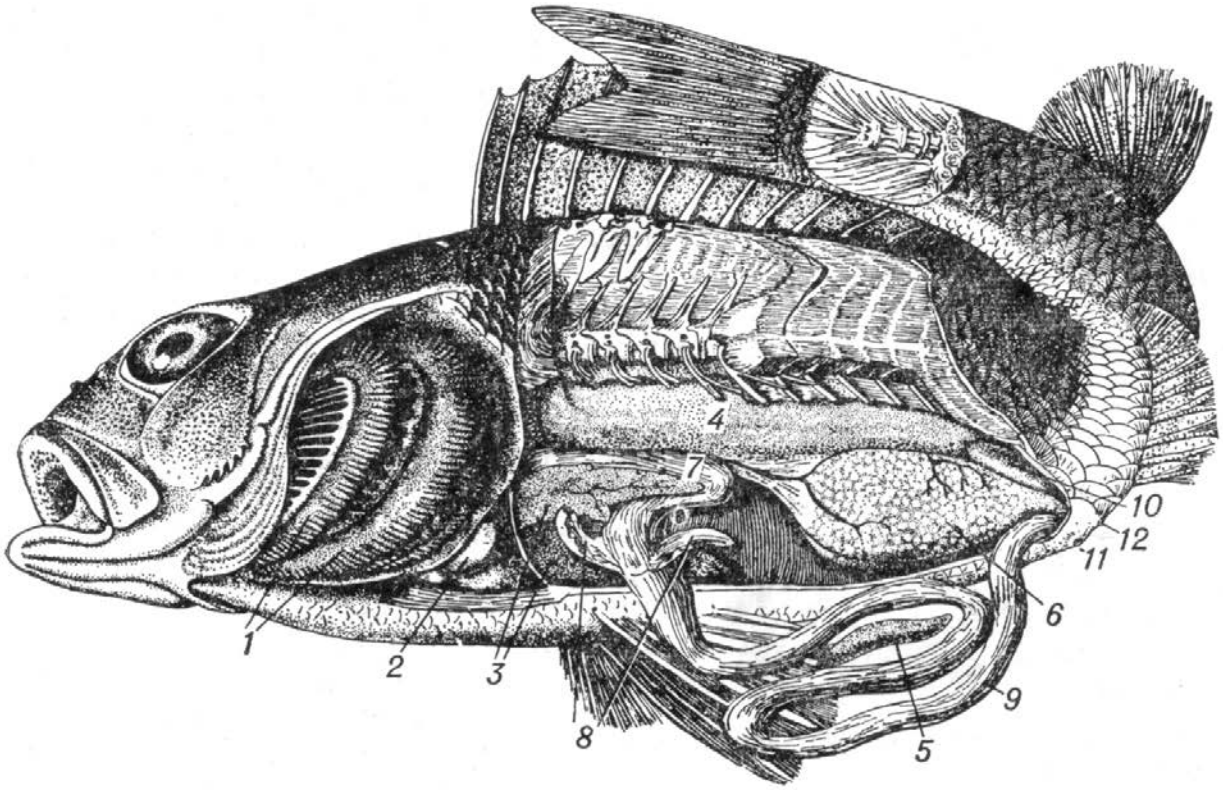
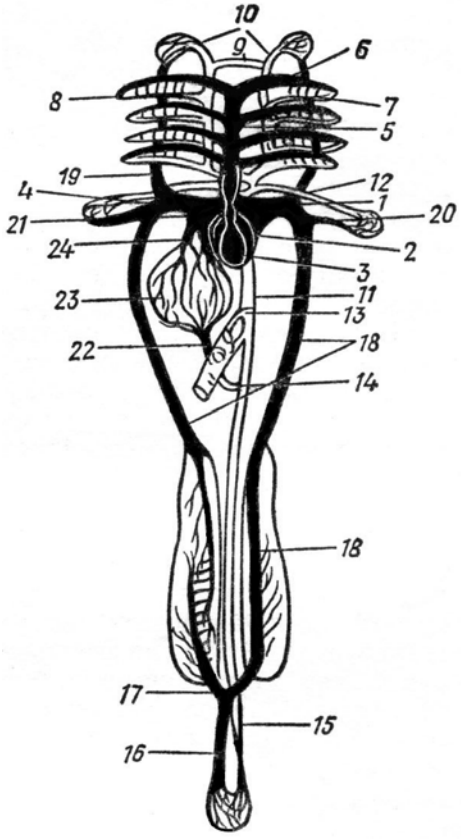


Рис. 21.1 Внутрішня будова окуня *Perca fluviatilis*

1._____; 2. _____; 3. _____; 4._____;

5._____; 6. _____; 7. _____; 8._____;

9._____; 10._____; 11._____; 12._____.



1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____; 16._____;

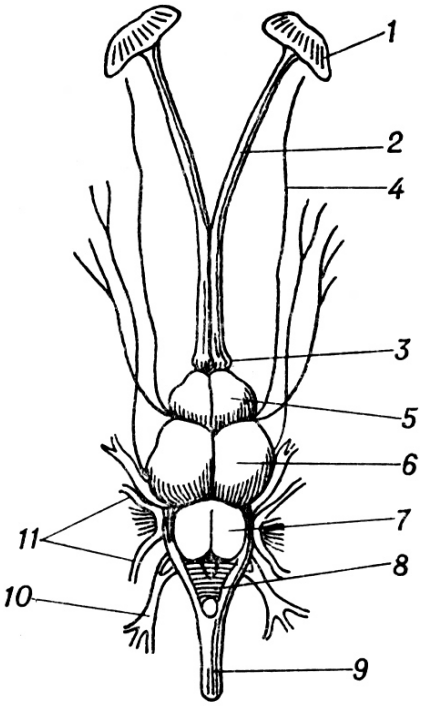
17._____; 18._____;

19._____; 20._____;

21._____; 22._____;

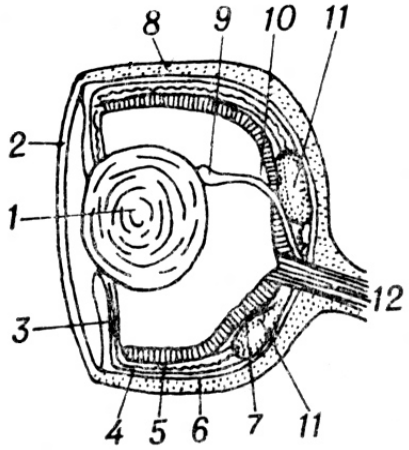
23._____; 24._____.

Рис. 21.2 Кровоносна система костистої риби



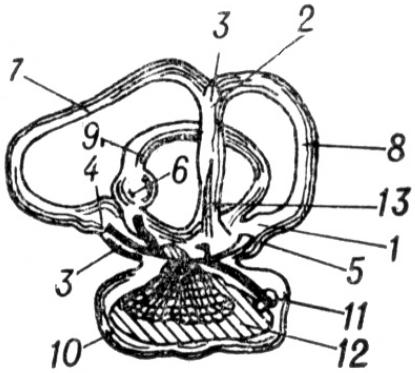
1._____;
2._____;
3._____;
4._____;
5._____;
6._____;
7._____;
8._____;
9._____;
10._____;
11._____.

Рис. 21.3 Головний мозок костистої риби



1._____; 2._____;
3._____; 4._____;
5._____; 6._____;
7._____; 8._____;
9._____; 10._____;
11._____.

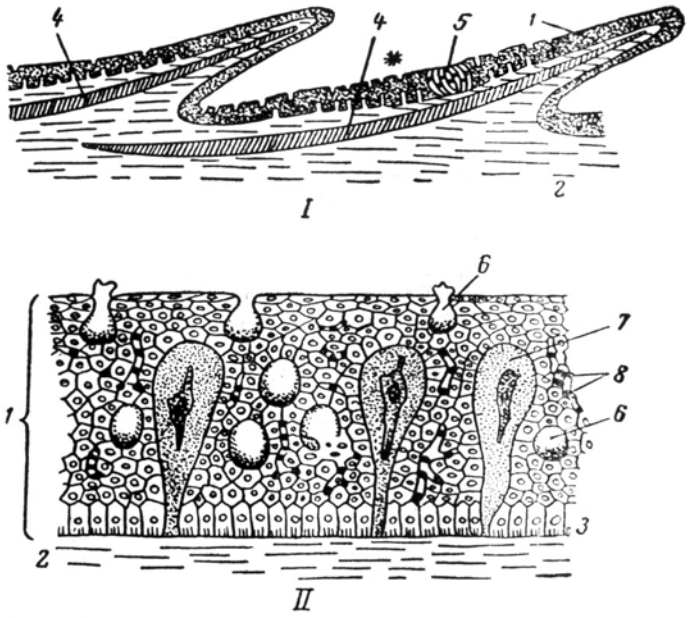
Рис. 21.4 Око костистої риби



1._____; 2._____;
3._____; 4._____;
5._____; 6._____;
7._____; 8._____;
9._____; 10._____;
11._____; 12._____;
13._____.

Рис. 21.5 Внутрішнє вухо костистої риби

Лабораторна робота 22: <u>Зовнішня будова і опорно-рухова система костистих риб</u>



I._____ II.__ _____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

Рис. 22.1 Шкіра костистої риби

А. _____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

Б._____

1._____

2._____

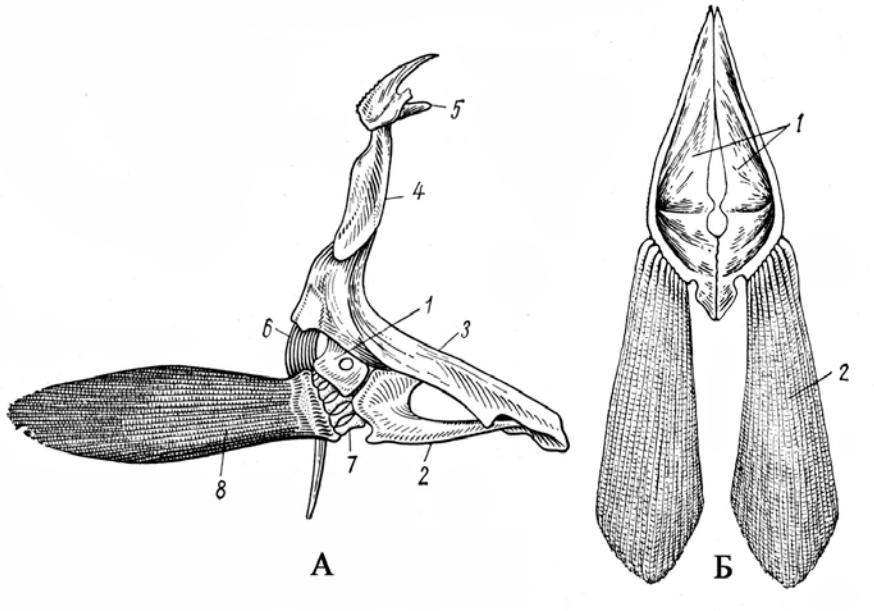
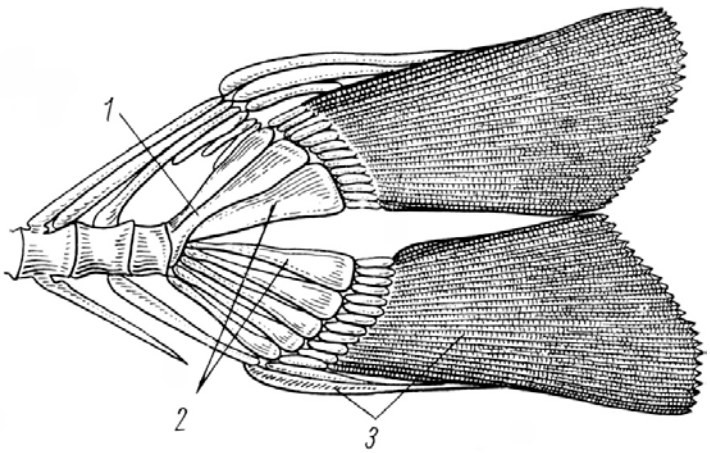


Рис. 22.2 Пояси парних плавців костистих риб



1._____

2._____

3._____

Рис. 22.3 Скелет хвостового плавця окуня *Perca fluviatilis*

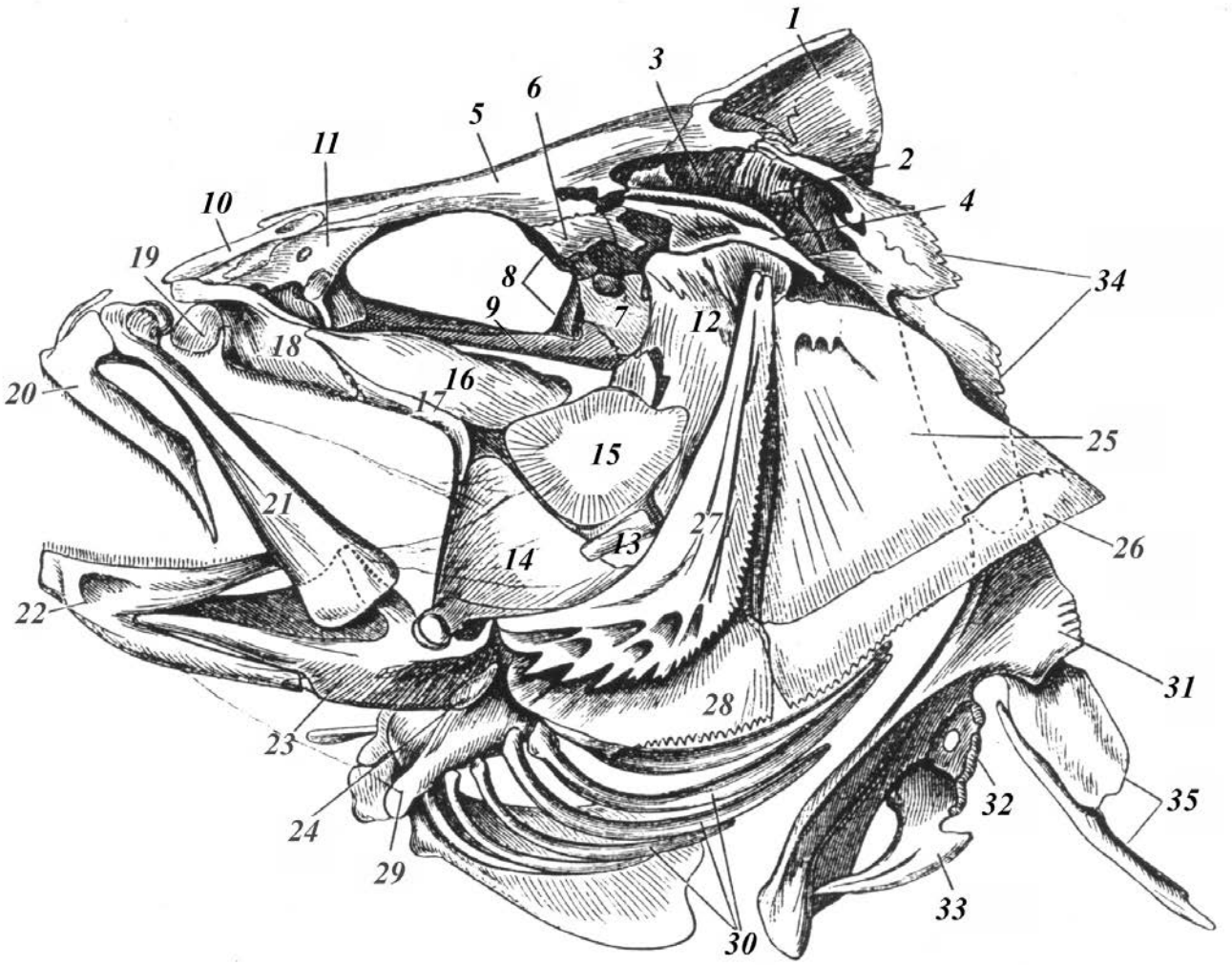


Рис. 22.4 Череп окуня *Perca fluviatilis*

1._____; 2. _____; 3._____;

4._____; 5. _____; 6._____;

7._____; 8. _____; 9._____;

10._____; 11._____; 12. _____;

13._____; 14._____; 15. _____;

16._____; 17._____; 18. _____;

19._____; 20._____; 21. _____;

22._____; 23._____; 24. _____;

25._____; 26._____; 27. _____;

28._____; 29._____; 30. _____;

31._____; 32._____; 33. _____;

34._____; 35._____;

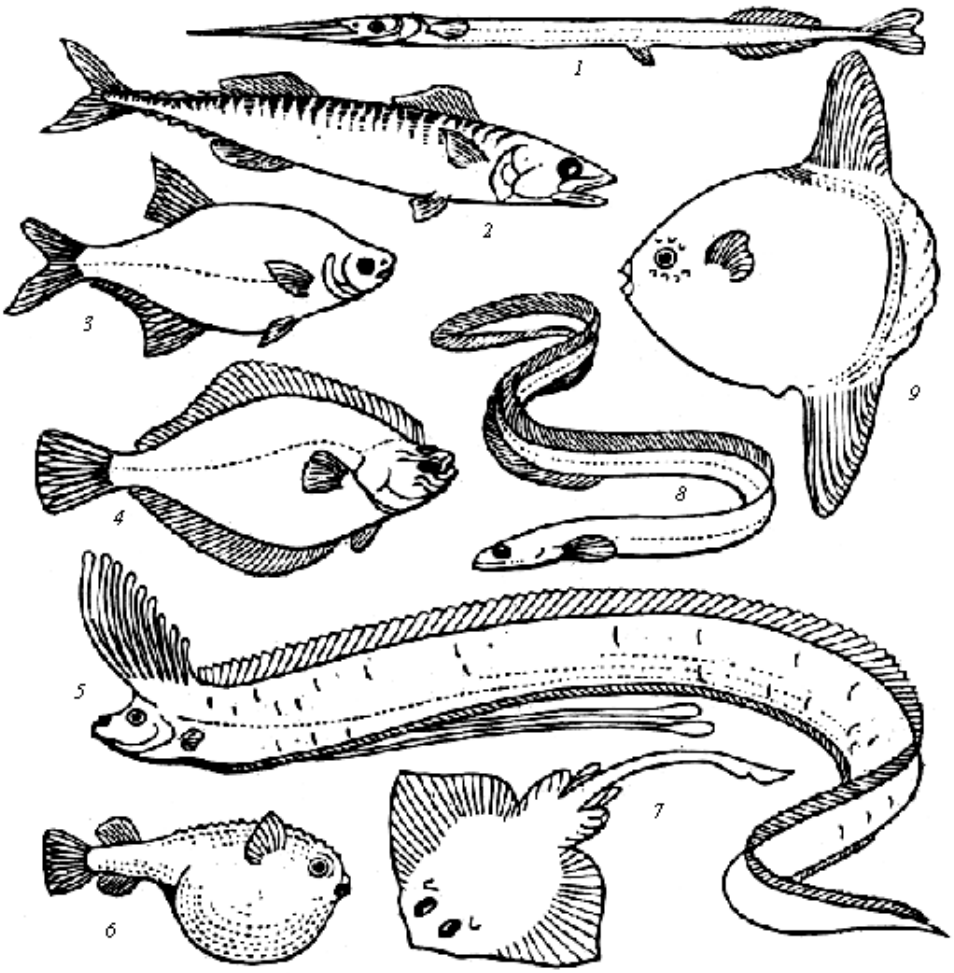
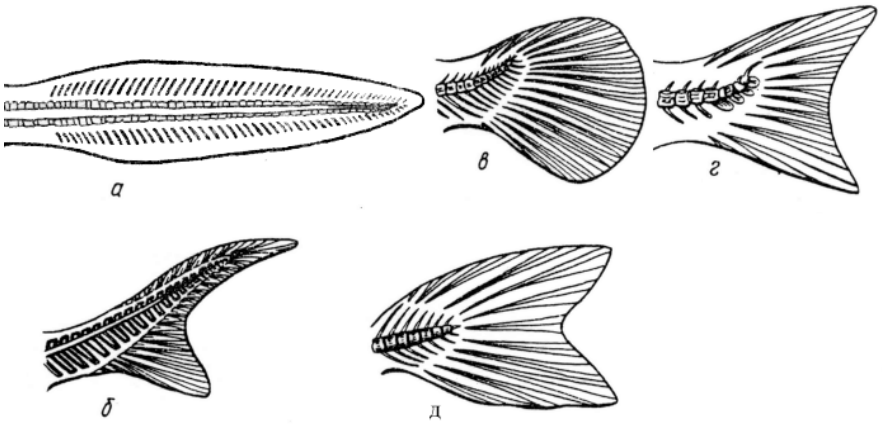


Рис. 22.5 Форми тіла риб:

Форма тіла	Представники
1.	
2.	
3.	
4.	
5.	
6.	
7.	
8.	
9.	



а._____

б._____

в._____

г._____

д._____

Рис. 22.6 Типи хвостових плавців риб

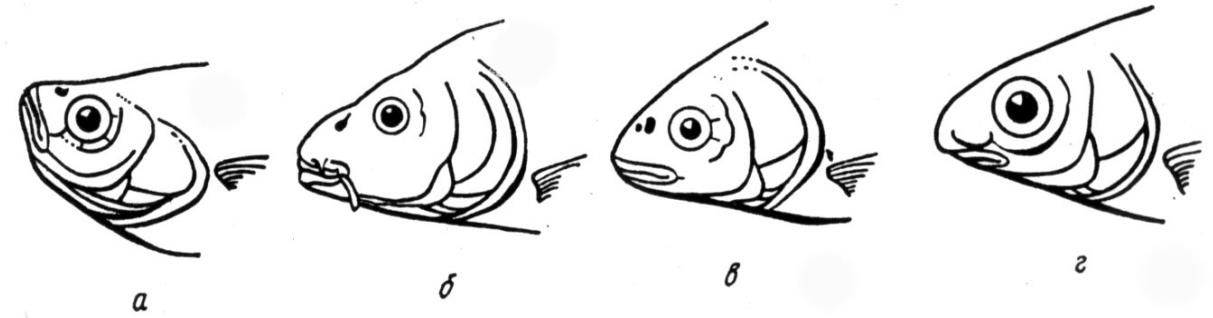
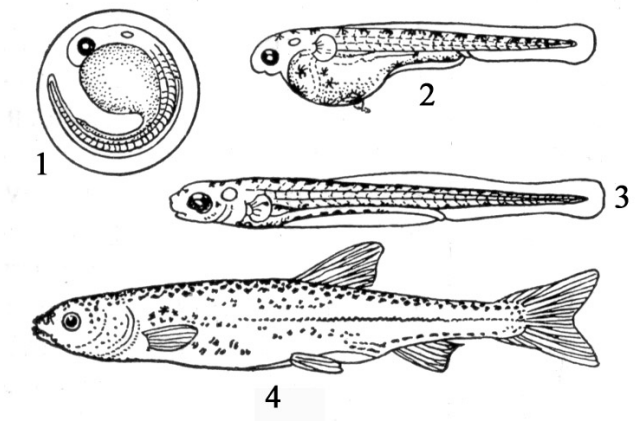


Рис. 22.7 Типи розташування рота у риб:

а. _____; б. _____; в. _____; г. _____



1. _____

2. _____

3. _____

4. _____

Рис. 22.8 Розвиток риб

ПРОАНАЛІЗУЙТЕ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА БІОЛОГІЇ ДВОХ РЯДІВ ПРОМЕНЕПЕРИХ РИБ

1	**2**	**3**
Кількість видів		
Географічне поширення		
Форма тіла		
Особливості внутрішнього скелету.		
Тип черепа		
Тип хвостового плавця		
Функції парних плавців		
Функції непарних плавців		
Відкрито- чи закритоміхурні ? Функції плавального міхура		
Фізіологічні адаптації до життя у воді		
Живлення		

1	2	3
Особливості розмноження та розвитку		
Місця та строки нересту		
Турбота про потомство		
Основні родини та представники		
Види з Червоної книги України		
Промислове значення		

Лабораторна робота 23: Зовнішня і внутрішня будова земноводних

Надклас Четвероногі – *Tetrapoda*

Клас Земноводні – *Amphibia*

Група перших, найпримітивніших наземних хребетних. Особливості морфо-анатомічної організації представників класу, специфіка найважливіших рис їх біології обумовили їх тісну залежність від температури та вологості середовища. В процесі еволюції амфібії мали обмежені можливості для опанування різних місцеіснувань, тому заселили лише водойми та прибережні й найбільш вологі ділянки суходолу. Особливості будови та біології земноводних відображають їх пристосованість до амфібіонтного (двосередовищного: вода та суходіл) способу життя і були спрямовані в еволюції, насамперед, на вироблення пристосувань, які й дозволили цим тваринам стати першими хребетними, що вийшли у наземно-повітряне середовище. Найважливіші з них:

1. ***Подолання сили тяжіння*** (гравітації) у повітряному середовищі досягнуто, насамперед, морфологічними перетвореннями в *опорно-руховій системі.* Для дорослих амфібій характерні парні *п'ятипалі кінцівки*, побудовані по типу системи важелів, з'єднаних шарнірними суглобами. Ускладнення будови плечового та тазового поясів забезпечує кінцівкам міцну опору, укріплюючи їх зв'язок з тулубом. Хребет диференційований на чотири відділи (шийний, тулубовий, крижовий, хвостовий). Значну частину черепа та поясів кінцівок складає хрящ. Через слабке окостеніння скелета розміри амфібій невеликі. М'язова система в основному втратила метамерність будови. Відбулася її диференціація на окремі стрічкоподібні м'язи. З'явилися м'язи антагоністи, які згинають та розгинають суглоби. Ускладнилась мускулатура ротової порожнини, що бере участь в захопленні та ковтанні їжі та у вентиляції легень. М'язистий язик із залозами (хапання, зволоження та проковтування їжі) – ще один орган, що забезпечив земноводним швидке пристосування до життя на суходолі. Такі перебудови в опорно-руховому апараті дозволили амфібіям пересуватися в повітряному середовищі. Адаптивна радіація в межах класу надалі виражалася, насамперед, в урізноманітненні рухового апарату та способів руху. Земноводні опанували повзаючий, стрибаючий та риючий способи переміщення, у відповідності до чого у них сформувалися лягвоподібний, тритоноподібний та червугоподібний типи зовнішньої будови й відповідні до них важливі відмінності в анатомічній організації. У кожному з трьох сучасних рядів амфібій об'єднані тварини саме цих морфотипів, водночас у кожному з рядів спостерігається значна подібність їх представників, незважаючи на велику кількість видів.

2. ***Морфологічні перетворення в системах внутрішніх органів***. У зв'язку з виходом на сушу розвинулися органи повітряного дихання – *легені***.** Вони примітивні: це парні міхуроподібні утвори з невеликою складчастістю внутрішніх стінок. Дихальна поверхня їх невелика (2/3 від поверхні тіла). Другий орган дихання – волога *шкіра* з густою сіткою кровоносних капілярів (крізь шкіру потрапляє 15-55 % кисню, а крізь легені – 35-75 %). Дихальну функцію виконує також слизова великої рото-глоткової порожнини (10-15 % O_2). У зв'язку з відсутністю грудної клітки вентиляція легень відбувається за рахунок рухів дна рото-глоткової порожнини. У представників родини Безлегеневих саламандр легені втрачені й газообмін відбувається лише скрізь шкіру та слизові покриви рото-глоткової порожнини. Невелика кількість водних хвостатих земноводних (сиренові, протеї, амфіумові) зазнала більш істотних змін будови у зв'язку з постійним перебування у водному середовищі. Сирени протягом усього життя зберігають 1 або 3 пари пірчастих зовнішніх зябер, хоча дихання відбувається також за допомогою добре розвинених легень. У амфіуми є 1 пара відкритих зябрових щілин, хоча у дорослих особин зябра відсутні; у протеїв – 3 пари гіллястих зовнішніх зябер. *Серце* дорослих амфібій трикамерне. М'язисті вирости стінок шлуночка утворюють ряд камер, які сполучаються між собою – це запобігає повному перемішуванню крові. З шлуночка кров через артеріальний конус виходить через три самостійні артерії: шкірно-легеневу (несе венозну кров); аорту (несе змішану кров) та сонні артерії (несуть артеріальну кров). Віддавши O_2, насичена CO_2 венозна кров від усіх органів тіла та кров шкірної вени, *насичена* O_2, потрапляє у праве передсердя. Артеріальна кров з легень збирається в легеневі вени і впадає в ліве передсердя. В амфібій з'являється новий орган кровотворення – *червоний кістковий мозок* трубчастих кісток. Порівняно з рибами в них збільшена кількість гемоглобіну в крові – це разом з інтенсифікацією кровообігу привело до підвищення рівня метаболізму. Проте більшість енергії обмінних процесів у амфібій витрачається на подолання сил гравітації.

3. ***Головний мозок*** амфібій має низку прогресивних рис у порівнянні з мозком риб, які стосуються, насамперед, переднього мозку. Він відносно більший, з повністю розділеними півкулями, нервова тканина вистеляє не лише дно шлуночків, а також боки й покрівлю; отже, у земноводних є справжнє мозкове склепіння – *архіпаліум* (давня кора). У відповідності до цього амфібіям властиві видатні „розумові" здібності: кожна особина живе на чітко визначеній території, добре їй знайомій.

Сюди вона повертається, навіть якщо її занести дуже далеко. Земноводні здатні захищатися від ворогів за допомогою міметизму або ж отруйними виділеннями шкірних залоз (деякі ропухи). Деяким видам властива турбота про потомство.

4. ***Морфологічні перетворення в органах чуття***. Органи чуття забезпечують орієнтацію як у воді, так і на суходолі. Найбільших перетворень зазнали зоровий, слуховий та нюховий аналізатори. Розвинувся зір вдалечінь, необхідний для орієнтації в умовах прозорої атмосфери. Для захисту та зволоження очей дорослих особин з'являються *рухомі повіки* (верхня та нижня) та *мигальна перетинка*. Рогівка опукла, кришталик у формі двоопуклої лінзи. Акомодація досягається переміщенням кришталика за допомогою м'язових волокон війчастого тіла. У сітківці є палички та колбочки. В багатьох амфібій розвинене сприйняття кольорів. Водночас, у згаданих вище водних хвостатих амфібій органи зору зазнають певної редукції: у гігантської саламандри очі маленькі, очі сиренів позбавлені повік, у амфіуми та протеїв очі розвинені слабо, заховані під шкіру та ледь проглядаються скрізь неї. Орган слуху істотно ускладнюється: виникло середнє вухо. Зовнішній отвір порожнини середнього вуха затягнутий тонкою пружною *барабанною перетинкою* (у кумок, що ведуть, переважно, водний спосіб життя, барабанної перетинки немає, а у червуг з підземним способом життя, зникла не лише вона, а й порожнина середнього вуха). В порожнині є одна паличкоподібна слухова кісточка – *стремінце*, яка одним кінцем впирається в барабанну перетинку, іншим – у мембрану овального вікна. Функція середнього вуха – підсилення звукових коливань та передача їх перетинчастому лабіринту внутрішнього вуха, що пов'язано зі слабкою звукопровідністю повітря. *Нюх* добре розвинений. Носові ходи наскрізні: зовнішні ніздрі закриваються спеціальними клапанами, а внутрішні (хоани) відкриваються в рото-глоткову порожнину. Орган нюху функціонує лише в повітряному середовищі, оскільки у воді зовнішні ніздрі закриті.

4. ***Розмноження та спосіб розвитку***. Амфібії не змогли перейти до такого способу життя, який дозволив би їм порвати з водним середовищем. Яйця сучасних амфібій, м'які й неміцні, відкладаються у воді (на повітрі вони висихають і не розвиваються), де відбувається їх запліднення спермою самця. З них розвиваються личинки (пуголовки), які живуть у воді й дихають зябрами; їх кровоносна система подібна до такої у риб. Лише коли вони майже досягнуть розміру дорослих особин, зябри змінюються легенями та повністю розвиваються кінцівки – стає можливим життя на суходолі (рис.). Личинки живляться рослинною їжею, а дорослі особини віддають перевагу тваринній, полюючи на різноманітних членистоногих, молюсків, кільчастих червів та навіть дрібних хребетних. Отже, розвиток амфібій відбувається з метаморфозом у воді, куди вони змушені періодично повертатися для розмноження.

5. ***Осморегуляція, випаровування та виділення***. У відношенні *осморегуляції* амфібії подібні до кісткових риб. Практично всі вони (за виключенням 1 виду) – прісноводні, і в дорослих амфібій основним органом осморегуляції є шкіра. Коли тварина перебуває у водному середовищі, відбувається осмотичне поглинання води, яка знову виводиться у вигляді дуже рідкої сечі. Але через шкіру та з сечею втрачається певна кількість розчинених речовин. Ці втрати поновлюються за рахунок активного захвату солі з дуже розведеного середовища; механізм транспорту локалізований у дорослої тварини в шкірі, і тому шкіра жаби – загальновідома модель для вивчення активного транспорту іонів. Коли шкіра жаби розділяє в камері 2 сольових розчини однакового складу (напр., розчин Рінгера), між внутрішньою та зовнішньою частинами шкіри швидко створюється різниця потенціалів ≈50 мВ. Внутрішній бік шкіри заряджений позитивно, тому вважається, що різниця потенціалів обумовлена переносом всередину Na^+. Коли різниця потенціалів встановилася, хлорид-іону проходять скрізь шкіру шляхом дифузії, яка прискорюється електричним полем. Шляхом прикладання до шкіри зовнішньої різниці потенціалів тієї ж величини, але із зворотним знаком, можна привести шкірний потенціал до 0. Струм, потрібний для утримання потенціалу на 0-му значенні, має дорівнювати струму, який генерується транспортом іонів Na^+ скрізь шкіру, тому такий струм (клямп-струм) є прямою мірою переносу Na^+ скрізь шкіру всередину.

Єдиний вид безхвостих амфібій – крабоїдна жаба (*Rana cancrivora*) з Південно-Східної Азії живе в прибережних мангрових болотах (солоноводна). Досі у тварин, які живуть у солоній воді, ми зустрічали 2 різні шляхи протидії осмотичним втратам (у кісткових та у пластинозябрових риб). В цієї жаби, як і в пластинозябрових, до рідин тіла додається сечовина концентрацією до 480 ммоль/л. При занурені в морську воду рідини тіла цієї жаби залишаються трохи гіперосмотичними, внаслідок чого відбувається повільний приток води до організму, корисний для сечоутворення (це – вигідніше, ніж пити морську воду). Отже, сечовина для крабоїдної жаби – осмотично важлива речовина, окрім цього, вона необхідна для нормального скорочення м'язів, тому повинна затримуватися в організмі. Сечовина накопичується, переважно, внаслідок зменшення об'єму сечі, коли жаба перебуває в морській воді.Очевидно, сечовина не ре абсорбується активно, оскільки її концентрація в сечі завжди трохи вища, ніж у плазмі. Пуголовки крабоїдної жаби ще більш толерантні до високої солоності, ніж дорослі тварини, але спосіб

осморегуляції в них – як у кісткових риб. Незважаючи на пристосованість пуголовків до умов морського середовища, крабоїдні жаби все ж потребують прісної води, оскільки запліднення яєць та метаморфоз можуть відбуватися лише за умов відносно низької концентрації солей. Ікрометання у цього виду відбувається в тимчасових калюжах після злив. Метаморфоз не починається, доки солоність води висока, і організм проходить цю критичну для розвитку фазу лише тоді, коли сильні дощі розбавлять воду. Швидкість *випаровування* води з поверхні тіла на суходолі приблизно дорівнює швидкості випаровування з відкритої водної поверхні, тому дорослі амфібії, які живуть на суші й дихають повітрям, зазвичай зустрічаються біля води і у вологих місцях, де випаровування незначне. При зануренні у воду вони в осмотичному відношенні поводяться, як типові прісноводні тварини.

Декілька видів амфібій живуть у пустелях внутрішньої Австралії. Вони риють глибокі нори, де впадають у сплячку (гіпобіоз). Під час дощів тварини виходять з нір та відновлюють нормальний вміст води в тілі й відкладають яйця; з яєць надзвичайно швидко виходять пуголовки, які проходять метаморфоз до висихання калюж. Коли жаба знову впадає у сплячку, її сечовий міхур наповнений рідкою сечею (до ≈30 % маси тіла, осмотична концентрація – менше, ніж 0,1 % NaCl). Це – основний запас води, який використовується поступово. Коли він вичерпується, наступне зневоднення веде до концентрування рідин тіла та прогресуючої дегідратації крові й тканин. Для збереження мінімального рівня метаболізму поступово використовуються білки тіла; в організмі не вистачає води для виділення сечовини, яка утворюється при білковому катаболізмі, тому її концентрація в рідинах тіла може досягти 500 ммоль/л. Випаровування води з поверхні тіла у цих жаб мало відрізняється від інших амфібій.

Проте і серед земноводних у відношенні швидкості випаровування з поверхні тіла є винятки. Напр., у Південно-Африканських жаб роду *Chiromantis* цей показник перебуває на рівні, характерному для рептилій. У деяких представників Південно-Американського роду *Phyllomedusa* випаровування з поверхні шкіри становить близько 1/20 величини, характерної для інших жаб. У цих деревних жаб в шкірі є залози, які виробляють піскоподібний секрет, що робить шкіру водонепроникною. Кінцевим азотистим метаболітом у цих незвичайних у багатьох відношеннях жаб є не сечовина, а сечова кислота: 80 % кінцевого N виділяється у форму урату, виведення якого з організму вимагає 3,8 мл H_2O/кг маси тіла на добу (замість 60 мл/кг – при виділенні сечовини).

Виділення. Коли амфібії перебувають у воді, вона осмотичним шляхом потрапляє до організму і для її виділення виробляється велика кількість дуже розведеної сечі. Втрата Na^+ компенсується поглинанням через шкіру з середовища. У нирках жаби для виділення сечовини використовується не лише клубочкова фільтрація, але й канальцева секреція. Це дає певні переваги: коли жаба перебуває у сухому середовищі, вона зменшує утворення сечі, знижуючи швидкість клубочкової фільтрації та підвищуючи реабсорбцію води в канальцях, але при цьому виділення сечовини може залишатися на високому рівні. Із загальної кількості сечовини, яка виводиться ниркою, може фактично фільтруватися ниркою лише 1/7, а решта додається до сечі шляхом канальцевої секреції. Це означає, що виділення сечі буде залишатися на високому рівні при майже повному припиненні фільтрації в клубочках. Таким чином, на відміну від нирки пластинозябрової риби, де сечовина активно реабсорбується, в амфібій вона активно виводиться.

Підсумовуючи, можна бачити, що адаптивні можливості земноводних на суходолі доволі обмежені, тому максимальна кількість сучасних видів (станом на початок 1996 р. нараховували 4834 види, які репрезентують 333 роди та 39 родин) мешкає у теплому та вологому кліматі тропічної зони. Хоча амфібії відсутні лише в Арктиці та Антарктиці, в помірних широтах їх також небагато: на території колишнього СРСР нараховується 41 вид з 12 родів та 8 родин (0,85 % світового видового різноманіття). До Полярного кола в Євразії доходять лише ареали трав'яної та сибірської жаб, сірої ропухи та сибірського кутозуба; у Північній Америці – ще 2-х видів. Основними причинами смертності земноводних та різких коливань їх чисельності є сильні посухи влітку та зимові морози без снігу.

Система класу. Сучасні амфібії об'єднуються у три ряди: Хвостаті - Urodela, Безхвості - Anura, Безногі - Apoda. ***Хвостаті*** (тритони, саламандри, кутозуби, амбістоми, згадані вище водні форми – усього близько 280 видів) – найпримітивніші з них та найбільше зберегли риси предкового типу повзаючої чотириногої тварини з відносно слабо розвинутими кінцівками, довгим хвостом та видовженим валькуватим тілом. Більшість хвостатих веде, переважно, водний спосіб життя, а численні живуть лише у воді. І при плаванні, і при повзанні по ґрунту вони змієподібно вигинають тіло; кінцівки не беруть участі у плаванні, основним локомоторним органом, як і у риб, є хвіст. Багатьом видам властива неотенія – збереження личинкових ознак поряд з деякими ознаками дорослих особин та здатністю до статевого розмноження (класичний приклад – аксолотль – неотенічна личинка амбістоми). Ряд ***Безхвостих*** об'єднує близько 4000 видів найбільш пристосованих до життя на суходолі земноводних з надзвичайно характерною зовнішністю: округлим тілом, великими задніми ногами, розвиненими значно сильніше за передні, відсутністю хвоста у дорослих особин, виряченими очима. У

них відбулося різке збільшення розмірів задніх кінцівок з потужною спеціалізованою мускулатурою, що дало можливість тваринам рухатися великими стрибками. Численні види можуть більшу частину року жити далеко від води (зелена ропуха – навіть у пустелях). Близько 800 видів безхвостих пристосувалося до існування на деревах та чагарниках (квакші, філомедузи, бананова жаба, листові жаби, прикрашені жаби). Вони невеликих розмірів та мають на кінчиках пальців дископодібні розширення із залозами, що виділяють липкий секрет. Це дозволяє тваринам триматися та пересуватися по вертикальних поверхнях. Деякі з цих амфібій („літаючі жаби") набули здатності здійснювати стрибки з планеруванням на великі відстані. Справжніми водними тваринами серед безхвостих є африканські шпорцеві жаби та південноамериканські піпи. Частина безхвостих частково чи повністю опанувала підземне середовище. Часничниці, численні види ропух (дакотська, австралійська пустельна), вузькороти, мармурова жаба денний час та несприятливі сезони року проводять під землею, закопавшись у ґрунт. Наприклад, часничниця повністю закопується за 2-3 хвилини та може викопувати нори і схованки глибиною до 50 см. Ряд ***Безногих*** (червуг) об'єднує близько 170 видів справжніх підземних тварин, які зовні нагадують великих дощових червів чи невеличких змій. У зв'язку з життям у ґрунті вони втратили кінцівки та їх пояси, невеличкі очі містяться під шкірою чи навіть під покривними кістками; дотик та нюх розвинені добре. Спеціалізованим органом дотику й нюху є невеличке щупальце, розміщене у спеціальній шкірній ямці на голові. Більшість видів (кільчаста червуга, червуга Томпсона, цейлонський рибозмій та ін.) мешкають виключно у вологих тропічних ґрунтах; декілька видів роду водні червуги все життя, навпаки, проводять у воді. Запліднення у безногих зовнішнє, яйця відкладаються у ґрунт, але личинки розвиваються та зазнають метаморфозу у воді.

Ряд Безхвості – *Ecaudata*

Алгоритм розтину безхвостих амфібій

1. Зважте жабу, визначте її видову приналежність та стать.
2. Покладіть тварину на спинний бік у ванночку, розправте кінцівки, прикріпіть голками до дна препарувальної ванночки, відтягніть пінцетом шкіру внизу черевної стінки тіла і зробіть поперечний розтин.
3. Введіть в розріз тупий край ножиць і, відтягуючи шкіру вгору (щоб не пошкодити м'язи), зробіть розріз по середній лінії від заднього кінця тіла аж до підборіддя.
4. В області передніх кінцівок зробіть поперечні розрізи шкіри. Шматки шкіри розгорніть в боки, перерізаючи сполучнотканинні перемички, і зафіксуйте за допомогою голок. Зверніть увагу на лімфатичні мішки. Між гілками нижньої щелепи видно широкий міжщелепний м'яз, далі до заду розміщені м'язи плечового поясу, добре видно метамерну мускулатуру черевної стінки. По поздовжній середній лінії тіла видно черевну вену у вигляді темної смужки та вени черевної стінки, що впадають у неї.
5. Відтягнувши вгору пінцетом м'язову стінку задньої частини черева, проріжте її і, ввівши в розріз тупий край ножиць та піднімаючи ним м'язову стінку (щоб не пошкодити внутрішні органи), проведіть розріз вперед на відстані 0,5 см від черевної вени аж до початку ротової порожнини, перерізаючи плечовий пояс. Другий розріз проведіть так само, тільки з іншого боку від черевної вени; черевну стінку (разом з черевною веною) видаліть.
6. Пінцетом обережно відтягніть м'язові стінки в боки, розрізаючи тонкі плівки, що йдуть до внутрішніх органів, та приколіть їх голками. Кров відсмоктуйте марлевими тампонами.
7. Розгляньте топографію, а потім послідовно – будову окремих систем внутрішніх органів.
8. Відпрепаруйте серце, печінку, кишечник для морфо-функціональних досліджень.

Топографія внутрішніх органів

У передній частині порожнини тіла між легенями й печінкою в перикардіальній порожнині міститься серце. Відтягніть на вершині серця пінцетом тоненьку плівку перикардіальної сумки і обережно проріжте її ножицями. Розгляньте серце: підіймаючи пінцетом його вершину, можна побачити темну тонкостінну венозну пазуху, у верхній частині серця лежать повністю відокремлені одне від одного передсердя: праве, більше за розмірами, в яке відкривається венозна пазуха, та ліве - на препараті праворуч, в нього впадають легеневі вени; видно й нижню конусоподібну м'язисту частину серця - шлуночок. Направо від шлуночка відходить артеріальний конус, а від нього – три пари артеріальних дуг, покриті спільною оболонкою (шкірно-легеневі артерії, дуги аорти та сонні артерії). Інші кровоносні судини розгляньте на вологому препараті. Відпрепаруйте серце, зважте його, розітніть та розгляньте його будову. По боках серця лежать темно-сірі парні легені, які являють собою тонкостінні мішки з еластичними стінками. Вставте у гортанну щілину скляну трубку і гумовою грушею надуйте легені. Переконайтесь в малій поверхні окислення, слабкому розвитку дихальних шляхів. Велика трилопатева печінка лежить одразу за серцем, а під нею, в лівій частині порожнини тіла – шлунок. На нижній поверхні маленької середньої частки печінки розміщений округлий зеленувато-чорний жовчний міхур. Його протока у вигляді щільного тяжа проходить через тканину підшлункової залози і впадає у дванадцятипалу кишку. Якщо відтягнути праву частку печінки, видно стравохід, розміщений на спинному боці порожнини тіла над серцем, легенями і печінкою. Стравохід веде у шлунок, відокремлений кільцевидною перетяжкою. Шлунок трохи зігнутий і має товстіші м'язисті стінки; від його заднього кінця відходить початковий відділ тонкого кишечника –

дванадцятипала кишка. У брижі між шлунком і дванадцятипалою кишкою знайдіть підшлункову залозу у вигляді жовтуватого тяжа. Без чіткої межі дванадцятипала кишка переходить у тонку кишку. Товстий кишечник слабо диференційований, а коротка широка пряма кишка виражена дуже чітко. Печінка, шлунок і весь кишечник підвішені до спинної поверхні порожнини тіла на тонкій напівпрозорій складчастій плівці – брижі. У брижі тонкого відділу кишечника (між шлунком і прямою кишкою) лежить невелика округла селезінка темно-червоного кольору. Акуратно розправте кишечник та розкладіть його поруч з твариною: проміряйте довжину шлунково-кишкового тракту. Над прямою кишкою, в місці її виходу до клоаки міститься прозорий дволопатевий тонкостінний сечовий міхур (часто при розтині пошкоджується і погано помітний). Парні компактні видовжено-овальної форми мезонефричні нирки розміщені по боках хребетного стовпа в задній частині порожнини тіла (у самок, крім кишечника, їх прикривають також статеві органи). Біля переднього краю кожної нирки розміщені багатопелюсткові рожеві жирові тіла. По поверхні кожної нирки тягнеться вузька жовтувата смужка – наднирник. Перевірте правильність визначення статі досліджуваної тварини! Якщо розтинається самка, підніміть пінцетом яєчники – підвішені на брижі тонкостінні мішки (з пігментованими яйцями всередині), що займають задню частину порожнини тіла. Довгі яйцепроводи скручені в клубок і підвішені на короткій брижі по боках порожнини тіла, їх передній кінець відкривається лійками в порожнину тіла поряд із серцем. Кожен яйцепровід відкривається у клоаку самостійним отвором. У самця під кишечником видно сім'яники – парні округлі тіла, підвішені у брижі разом із жировими тілами біля передніх країв нирок. Обережно відтягніть пінцетом сім'яник і знайдіть тонкі білуваті нитки, що відходять від нього – сім'явиносні канальці. Видаліть в розітненої жаби внутрішні органи й розгляньте щільні білі тяжі, що відходять від хребетного стовпа – спинномозкові нерви. Відпрепаровану нервову систему жаби розгляньте на вологому препараті.

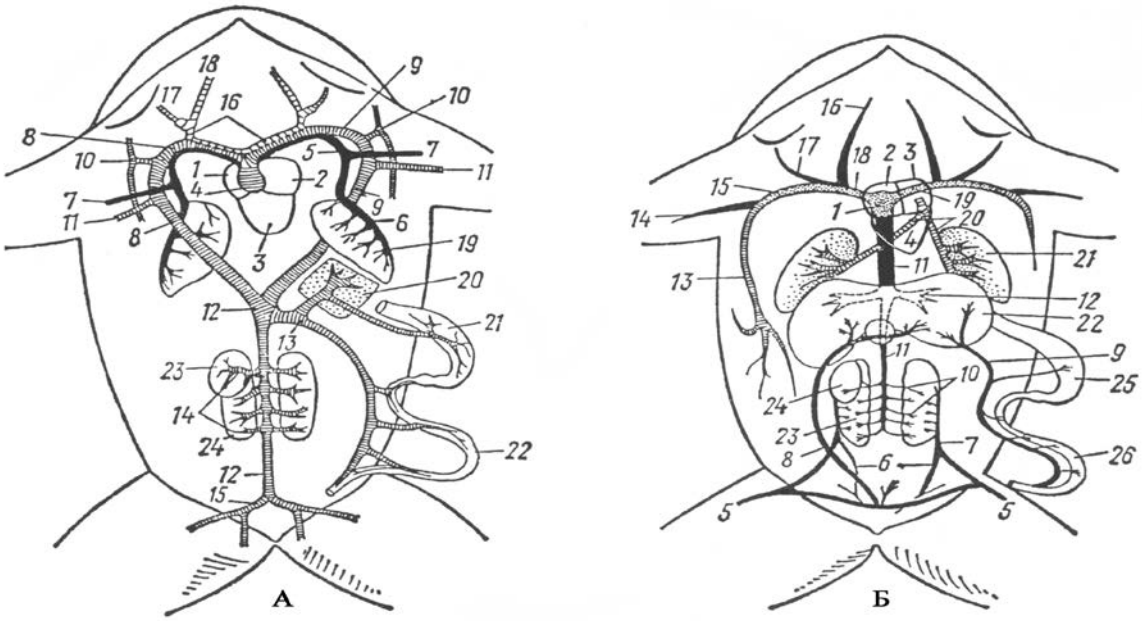
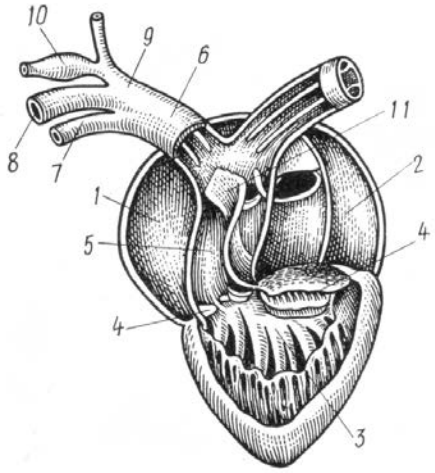


Рис. 23.1 Артеріальна (А) та венозна (Б) система жаби

А. _____; 1._____; 2. _____;
3._____; 4._____; 5._____; 6. _____;
7._____; 8._____; 9._____; 10._____;
11._____; 12._____; 13._____; 14._____;
15._____; 16._____; 17._____; 18._____;
19._____; 20._____; 21._____; 22._____;
23._____; 24._____; 25._____; 26._____.
Б._____; 1._____; 2. _____;
3._____; 4._____; 5._____; 6. _____;
7._____; 8._____; 9._____; 10._____;
11._____; 12._____; 13._____; 14._____;
15._____; 16._____; 17._____; 18._____;
19._____; 20._____; 21._____; 22._____;
23._____; 24._____; 25._____; 26._____.

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ

органи	показники	№ тварини					
		1	2	3	4	5	6
	вид						
	стать						
тулуб	довжина (ДТ)						
	маса тіла (МТ)						
кишечник	довжина (ДК)						
	маса (МК)						
	МК/МТ						
	ДК/ДТ						
серце	маса (МС)						
	МС/МТ						
печінка	маса (МП)						
	МП/МТ						



1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

Рис. 23.2 Будова серця жаби

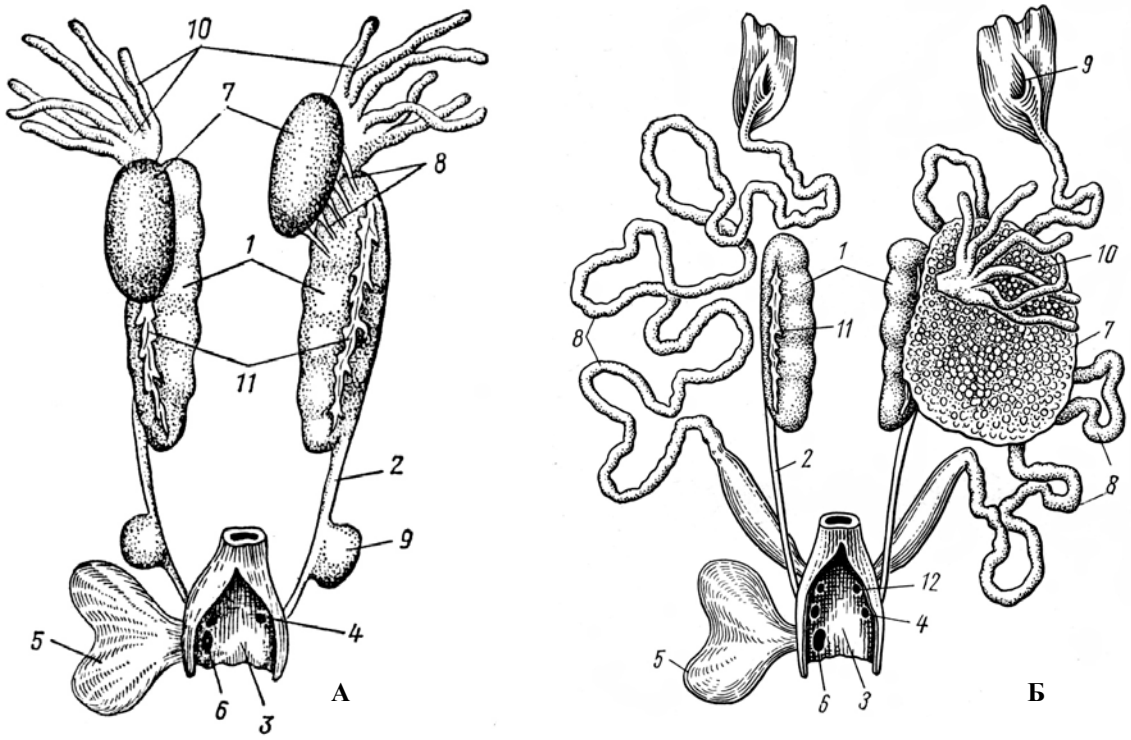


Рис. 23.3 Будова статевої системи самця (А) та самки (Б) жаби

А. _____;

1._____; 2. _____; 3._____; 4._____;

5._____; 6. _____; 7._____; 8._____;

9._____; 10._____; 11._____;

Б._____

1._____; 2. _____; 3._____; 4._____;

5._____; 6. _____; 7._____; 8._____;

9._____; 10._____; 11._____.

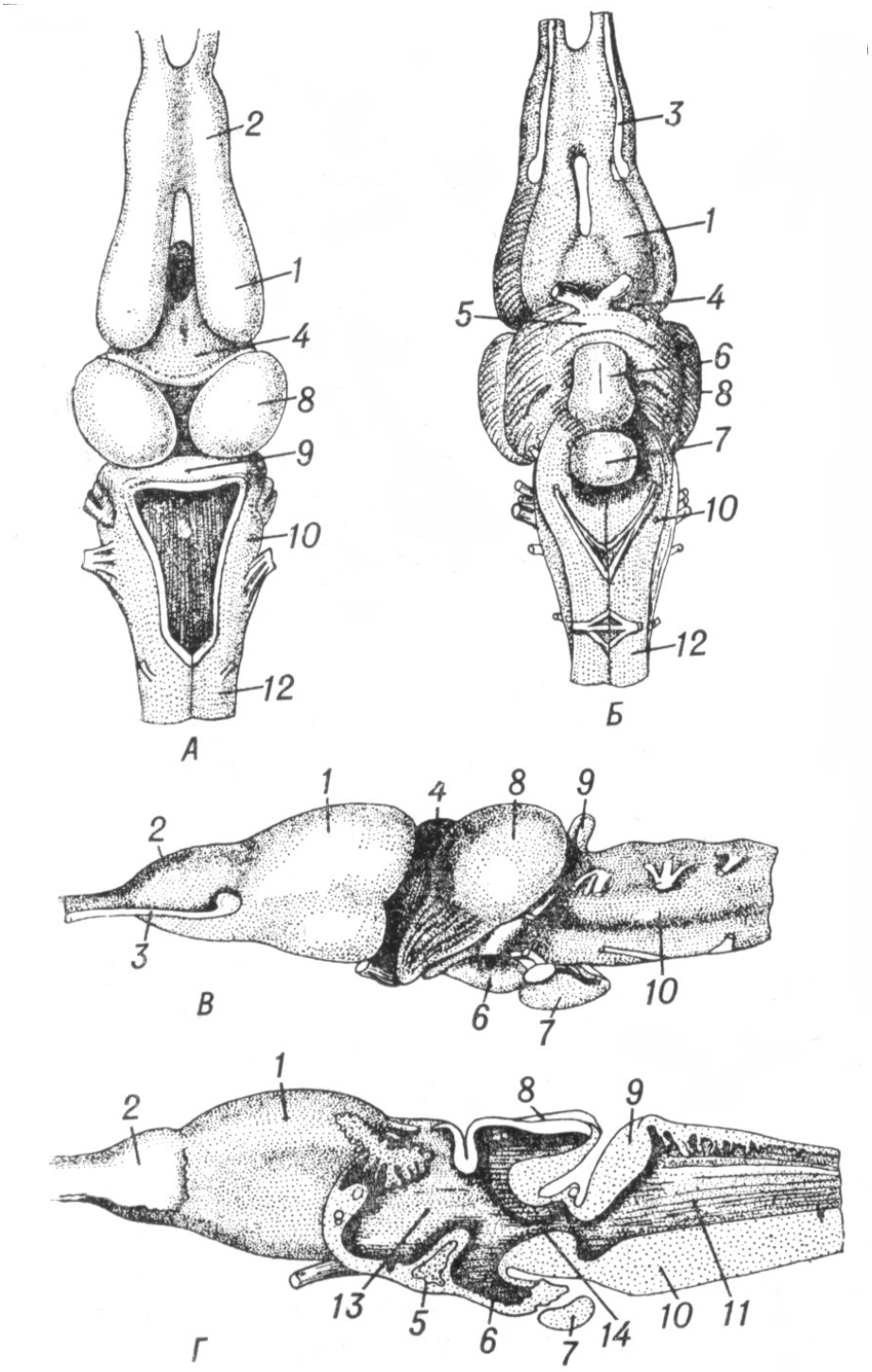


Рис. 23.4 Будова головного мозку жаби

А._____; Б. _____; В._____; Г._____

1._____; 2. _____; 3._____;

4._____; 5. _____; 6._____;

7._____; 8. _____; 9._____;

10._____; 11._____; 12. _____;

13._____; 14._____.

Лабораторна робота 24: Скелет земноводних

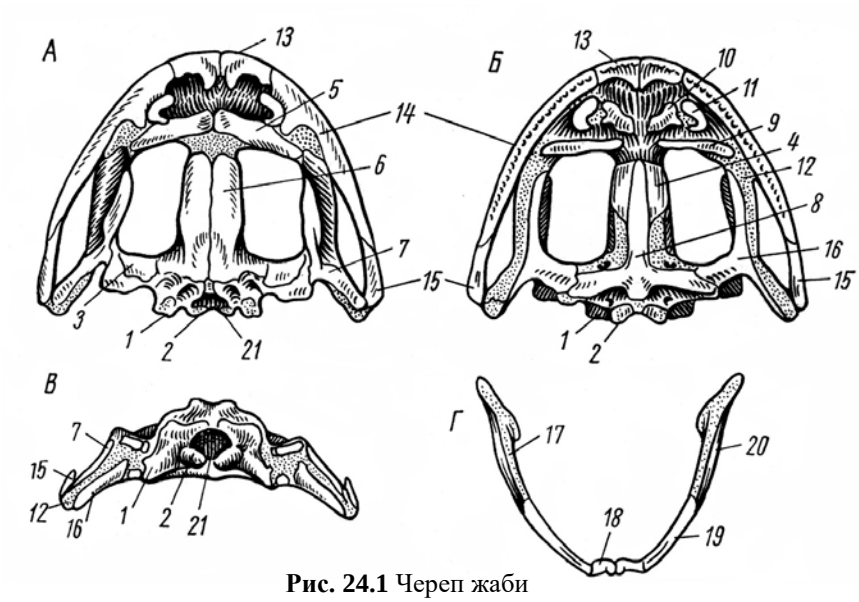


Рис. 24.1 Череп жаби

А._____

Б._____

В._____

Г._____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____; 9._____; 10._____;

11._____; 12._____; 13._____;

14._____; 15._____; 16._____;

17._____; 18._____; 19._____;

20._____; 21._____.

1._____

2._____

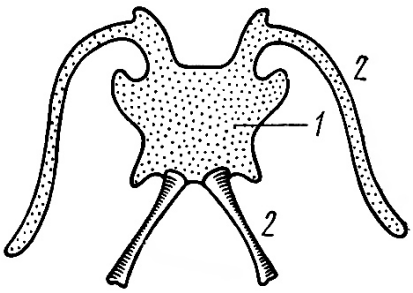
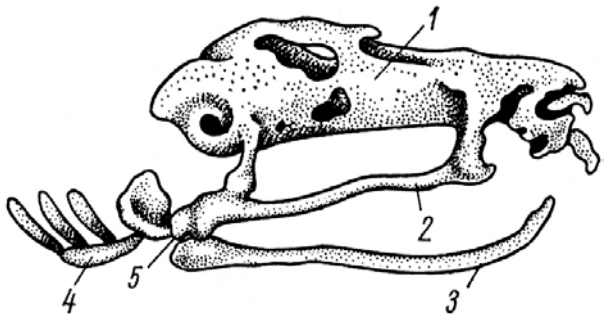


Рис. 24.2 Під’язиковий апарат жаби



1._____

2._____

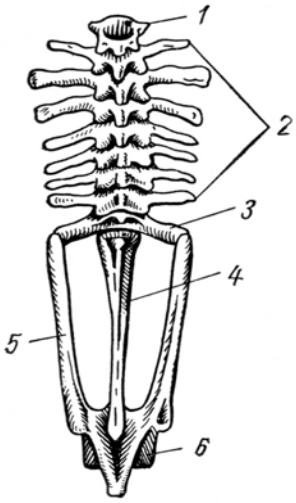
3._____

4._____

5._____

6._____

Рис. 24.3 Хрящовий череп пуголовка



1._____

2._____

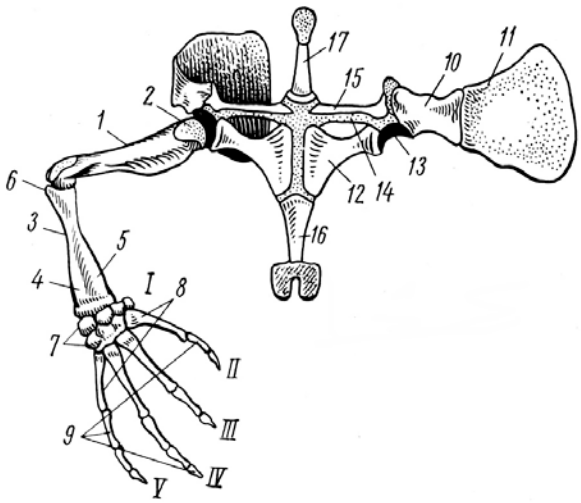
3._____

4._____

5._____

6._____

Рис. 24.4 Хребет жаби



1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

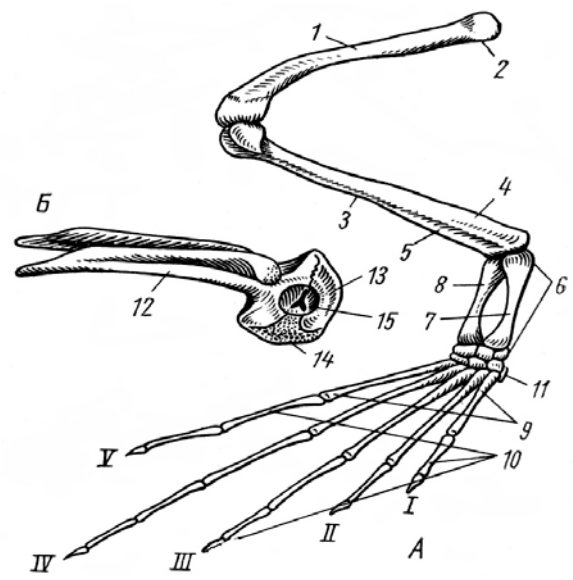
13._____; 14._____;

15._____; 16._____;

17._____; I. _____;

II-V. _____

Рис. 24.5 Передня кінцівка та плечовий пояс жаби



1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____;

I-V. _____

Рис. 24.6 Задня кінцівка і тазовий пояс жаби

ПРОАНАЛІЗУЙТЕ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА БІОЛОГІЇ БЕЗХВОСТИХ ТА ХВОСТАТИХ АМФІБІЙ

Кількість видів		
Географічне поширення		
Форма тіла		
Морфофізіологічні адаптації до умов життя		
Інші особливості зовнішньої морфології		
Характерні особливості дихальної системи		
Живлення		
Особливості розмноження та розвитку		
Основні родини та представники		
Види, занесені до ЧКУ		

Клас Плазуни – *Reptilia*

Анамнії та амніоти

Плазуни – перші в еволюційній історії хребетні, які для розмноження не потребують водного середовища. Це стало можливим у зв'язку з істотною перебудовою онтогенезу завдяки особливому характеру азотистого обміну та внутрішньому запліднення. Яйця рептилій відкладаються на суходолі або ж виношуються у тілі самки. В розвитку відсутня стадія личинки, оскільки яйця захищені міцною шкірястою шкаралупою, багаті на жовток; в них створене для ембріона рідке середовище, де й відбувається його розвиток.

Яйце має специфічну будову і називається амніотичним. Амніотичне яйце нам добре відоме, бо перейшло від рептилій до птахів, які від них утворились. Будова виявилася настільки вдалою, що основні її риси збереглися незмінними протягом 300 млн. років і нею нині володіють всі рептилії, птахи та однопрохідні ссавці. Під шкаралупою такого яйця є три оболонки, що утворюють три міхурі. Внутрішній міхур – ***амніон*** – містить ембріон, який плаває в рідині (ця рідина і є штучним водним середовищем, що замінює озерну або річкову воду). Другий міхур вміщує жовток – великий запас їжі ембріона. Третій – ***алантоїс*** (зародковий сечовий міхур) – зв'язаний з нирками ембріону й служить для збирання його сечі. Всі три мішки замкнені в твердій, але проникній оболонці; зсередини вона вистелена другою оболонкою, яка дозволяє дихати ембріону (забезпечує проникнення до середини яйця кисню та видалення вуглекислого газу). Решта простору всередині яйця заповнена рідиною, що розділяє міхурі та відіграє роль гідравлічного амортизатора, який захищає ембріон. Відмінності яєць риб та амфібій від яєць плазунів та птахів мають місце як на морфологічному рівні (зазначені вище відмінності яєць анамній та амніот), так і на функціональному. Остання відмінність полягає в тому, що ембріональний розвиток рептилій та птахів відбувається в замкненому, так званому ***клейдоїчному*** яйці. Це яйце із зовнішнім середовищем обмінюється лише газами, а всі екскрети залишаються всередині шкаралупи. У такому яйці запас води невеликий. При цьому найбільш вигідним продуктом азотистого обміну є сечова кислота, оскільки може випадати в осад і таким чином практично елімінуватися (аміак же надто токсичний, сечовина збиралася б у розчиненому стані). Клейдоїчним яйцем, крім амніот, володіють також і первинно-наземні безхребетні тварини (зокрема комахи, павукоподібні). Такі ж морфо-функціональні особливості мають яйця птахів та яйцекладних ссавців. Запліднення такого яйця було внутрішнім: відбувалося всередині тіла самки, що збільшувало надійність розмноження.

Можливо, найдавніші рептилії вели ще водно-наземний спосіб життя, і амніотичне яйце було просто однією з адаптацій, яка існувала паралельно з іншими, наявними і в сучасних амфібій, але більш досконалою, оскільки захищала яйце і від висихання, і від хижаків. Тобто ті амфібії, в яких генетичні зміни йшли в бік зміцнення оболонки яйця, яке вже містило зачатки описаних нами структур, володіли невеликою перевагою з точки зору виживання. Подальший розвиток та закріплення цих властивостей були справою часу і від появи перших відомих нам амфібій і до перших рептилій, які (за припущенням) мали таке яйце, минуло 50 млн. років. З палеозойських шарів амніотичні яйця невідомі. Найперші їх знахідки датуються мезозоєм. Проте пізньокарбонові та пермські шари містять надзвичайно багато скелетів рептилій, а всі рептилії мають амніотичні яйця. Більш того, є докази поступового переходу від амфібій до рептилій, які базуються не на викопних яйцях, а на викопних скелетах (в яких можна бачити в різних сполученнях ознаки і тих, і інших). Стає очевидним, що яйце і рептилія розвивалися одночасно та поступово шляхом довгої низки послідовних змін.

Виникнення амніотичного яйця мало два наслідки:

1) підвищилась вірогідність виживання;
2) з'явилась можливість заселяти нові, більш різноманітні типи територій, де на той час конкуренції не було.

У зв'язку з великим еволюційним значенням такого новоутворення всі класи хребетних, яйця яких які мають яйцеві оболонки, об'єднують у групу ***амніот*** чи ***первинноназемних*** тварин, протиставляючи їм ***анамній,*** або ***первинноводних***, у яких такі оболонки відсутні. До амніот належать рептилії, птахи та ссавці.

Таким чином, амніоти, порівняно з анамніями набули більш високого рівня життєдіяльності, більшої стійкості до несприятливих змін довкілля. Розвиток кори головного мозку забезпечив їм складні та адекватні форми поведінки, вдосконалив пристосувальні реакції. Більш високий рівень життєдіяльності зробив можливим активніші відносини з абіотичними та біотичними факторами навколишнього середовища та дозволив амніотам заселити практично всі біотопи суходолу. Деякі їх групи вторинно заселили водні біотопи, успішно конкуруючи в них з первинно водними хребетними – анамніями.

Порівняльна характеристика первинноводних (анамній) та первинноназемних (амніот) хребетних

ОЗНАКИ	АНАМНІЇ	АМНІОТИ
1. Запліднення	Переважно зовнішне	Тільки внутрішне
2. Середовище розвитку яйця	Водне	Наземне
3. Тип розвитку	З метаморфозом	Прямий
4. Будова яйця	Обмежене драглистою оболонкою, має невеликий запас жовтка; необхідна для зародка вода потрапляє ззовні скрізь проникні яйцеві оболонки.	В яйцекладних яйця великі, багаті на жовток. Різко збільшений об'єм білка, який містить достатній для розвитку зародка запас води. Зовнішні оболонки щільні (шкарлупова та пергаментоподібна), забезпечують збереження форми яйця та захищають зародок від висихання. Пори в зовнішніх оболонках пропускають всередину яйця повітря і виконують роль фільтра, що затримує бактерій і спори грибів.
5. Ембріональний розвиток	Дробіння зиготи повне, нерівномірне. Сформована личинка виходить з яйцевих оболок у воду, де дихає зябрами.	Дробіння зиготи неповне (лише на анімальному полюсі). Зародок оточений 2 оболонками: зовнішньою серозною та внутрішньою – амніоном. Амніотична порожнина заповнена амніотичною рідиною, що охороняє зародок від висихання, механічних уражень та створює сприятливе середовище для його розвитку. Зяброві щілини в зародків прориваються, але скоро зникають і зябра не з'являються. Сформований зародок прориває зародкові оболонки і здатний до життя у повітряному середовищі.
ВІДМІННОСТІ ДОРОСЛИХ ОСОБИН		
6. Покриви	Шкіра проникна для води та газів, вкрита слизом, який виділяють шкірні залози. Бере участь у водо- і газообміні та видаленні продуктів розпаду. Захисні шкірні утвори – луски, покривні кістки – розвиваються у сполучно тканинному шарі шкіри.	Різко зменшена кількість шкірних залоз (крім ссавців), поверхневі шари епідермісу зроговівають (мала проникність для води та газів). Шкіра не бере участь у диханні та виділенні, проте запобігає висушуванню організму. Захисні рогові утвори шкіри – луски, кігті, пір'я, волосся – похідні епідермісу. Пір'я птахів та волосяний покрив ссавців виконують теплоізолюючу функцію, забезпечуючи теплокровність.
7. Опорно-рухова система	У скелеті багато хрящових елементів. Хребет мало диференційований. У риб пояси кінцівок не зв'язані з осьовим скелетом, а в амфібій з ним зв'язаний лише тазовий пояс. М'язи мало диференційовані, рухи одноманітні. Розміри тіла амфібій, які вперше вийшли на суходіл, – невеликі.	Повне окостеніння скелета; 5 відділів хребта; підсилення поясів кінцівок та укріплення їх зв'язку з осьовим скелетом. Більший розвиток та диференціація мускулатури. Рухи різноманітні. Розміри тіла багатьох рептилій та ссавців великі.
8. Травна система	Диференціація на відділи, але неповна. Зростає довжина кишечника. Сформовані травні залози – печінка, підшлункова.	Розвиток щелепного апарату із зубною системою та жувальної мускулатури. Найвища диференціація травної системи. Наступне видовження кишечника, підсилення ферментативної та всмоктувальної функцій забезпечує травлення великих об'ємів їжі.
9. Органи дихання	У риб та личинок амфібій – зябра. У дорослих амфібій – шкірне та легеневе дихання. Останнє недосконале (відсутня грудна клітина, мала дихальна поверхня легень).	Лише легені. Споживання кисню зростає за рахунок збільшення дихальної поверхні та інтенсифікації дихання (грудна клітина). Розвиваються повітроносні шляхи: трахея, бронхи.
10. Кровоносна система	Риби – 1 коло кровообігу; серце 2-камерне з венозною кров'ю. Амфібії – 2 кола кровообігу; серце 3-камерне, кров у шлуночку змішана.	У рептилій у шлуночку наявна неповна поздовжня перетинка, що забезпечує певне роз'єднання артеріального та венозного кровотоків. У птахів та ссавців роз'єднання артеріального та венозного кровотоків повне. Кількість еритроцитів в одиниці об'єму крові збільшується, а їх розмір зменшується (це призводить до зростання кисневої ємності крові). Паралельно зростає маса червоного кісткового мозку – основного органа кровотворення в амніот.
11. Нервова система	Головний мозок з 5 відділів: передній, проміжний, середній, мозочок, довгастий. 10 пар черепномозкових нервів. У амфібій з'являються в покрівлі великих півкуль переднього мозку скупчення нервових клітин – первинне мозкове склепіння – архіпаліум. Для риб, водних амфібій та личинок характерна бічна лінії.	Зростають відносні розміри головного мозку, особливо переднього та мозочка. В рептилій та птахів у покрівлі переднього мозку збільшуються скупчення нервових клітин, а у ссавців вони розростаються в кору великих півкуль – неопаліум, де утворюються нові вищі мозкові центри. 12 пар чепномозкових нервів. Ускладнюється будова та підвищується ефективність функціонування рецепторів. Органи бічної лінії не розвиваються.

Характерні риси будови та біології плазунів

Плазуни, у порівнянні з амфібіями, характеризуються більш високим та стабільним рівнем метаболізму, насамперед, завдяки перетворення механізму дихання та всієї дихальної системи, а також спряжених змін кровоносної системи. Збільшення газообмінної поверхні легень, їх досконала вентиляція, що забезпечується замкненою грудною кліткою та розвиненою міжреберною мускулатурою, забезпечують більш інтенсивний газообмін. У зв'язку з більш повним, ніж у земноводних, відокремленням кіл кровообігу (особливості будови серця та просторове розмежування артерій, що відходять від нього) усі внутрішні органи, тулубова мускулатура та задні кінцівки отримують змішану кров з перевагою артеріальної. Більш складна пристосувальна поведінка, пов'язана зі збільшенням та ускладненням структури головного мозку, забезпечила плазунам більшу стабільність метаболічних процесів та появу елементів терморегуляції (переважно, поведінкової). Це дало можливість рептиліям менше залежати від умов довкілля. Водночас, оскільки плазуни, як і риби та амфібії, є пойкілотермними тваринами, їх різноманіття невелике у помірній зоні, а у приполярних областях вони взагалі відсутні.

Виділення та осморегуляція. Кінцевим азотистим метаболітом у рептилій є сечова кислота, яка майже нерозчинна у воді і тому, відкладаючись у яйці, не впливає токсично на ембріон. Дорослим плазунам виділення сечової кислоти тазовими нирками дозволяє (при наявності практично позбавленої залоз та вкритої роговими лусками шкіри) економити воду, що сприяло заселенню ними не лише вологих тропічних та субтропічних зон (як земноводні), а також аридних біогеоценозів – напівпустель та пустель. Випаровування з поверхні шкіри в рептилій, які живуть у сухому середовищі, в багато разів менше, ніж у водних. В свою чергу у водних, якщо їх тримати на повітрі, випаровування на порядок нижче, ніж у жаб. При цьому у рептилій випаровування з сухої шкіри переважає втрати вологи з поверхні дихальних шляхів і складає від 66 % до 88 % від усього випаровування. У рептилій випаровування тісно корелює з характером середовища існування: чим посушливіші умови у звичайному для тварин середовищі, тим менше випаровування (напр., у пустельної гримучої змії його величина < 0,5 % маси тіла за добу). Крім витрат на випаровування, вода використовується ще на утворення сечі, якої виділяється дуже мало (сечова к-та!).

Нирка рептилій відповідає типовій для хребетних схемі; вона виробляє гіпо- або ізотонічну сечу, але не здатна продукувати гіпертонічну по відношенню до плазми крові рідину. Це добре відповідає потребам прісноводних рептилій – виведенню зайвої води. Нирки морських рептилій також не пристосовані до виведення надлишку солі; цей надлишок виводиться спеціальними ***сольовими***, або ***солевидільними*** залозами, розміщеними в голові (носові або орбітальні сольові залози). Ці залози виробляють дуже концентровану рідину, яка містить, переважно, Na^+ та Cl^- в концентраціях, що значно перевищують їх вміст у морській воді. Ці залози не функціонують безперервно, як нирка; вони виділяють секрет час від часу у відповідь на сольове навантаження, яке підвищує концентрацію солей у плазмі крові. Подібні залози є і в морських птахів.

У наземних рептилій, які живуть в сухих місцеіснуваннях, де води обмаль, кінцевим азотистим метаболітом є сечова к-та (вони – урикотелічні хребетні), яка у сечі випадає в осад; сеча виводиться у вигляді густої пасти або ж напівтвердої кульки та потребує мінімальної кількості води. Навіть найбільш розчинні солі сечової к-ти – урати K^+ та Na^+ є малорозчинними, тому при включенні їх до фракції сечі, ці важливі солі можуть виводитись без додаткової екскреції води, як в нирках ссавців або сольових залозах птахів. Такий механізм виділення іонів є основним у пустельних рептилій, в яких відсутні сольові залози, та наземних змій. У сучасних рептилій кінцеві продукти білкового обміну не однакові, що, як і в інших хребетних, значною мірою обумовлено кількістю доступної води в середовищі їх існування. Так, кінцевим азотистим метаболітом крокодилів є, переважно, аміак та певна кількість сечової кислоти; черепахи виділяють суміш сечовини та сечової к-ти; ящірки та змії, переважно, – сечову к-ту. Сеча рептилій містить також у невеликих кількостях ***алантоїн, гуанін, ксантин*** та ***креатинін***. Цікаво, що в сечі крокодилів та алігаторів основним катіоном є NH_4^+, а основним аніоном – HCO_3^-. Не виключено, що присутність в сечі цих іонів допомагає краще утримувати іони натрію та хлору, втрата яких з випорожненнями також незначна. Для черепах встановлено, що у видів з найбільш вираженим водним способом життя виділяються значні кількості аміаку (18-24 %) та сечовини (23-25 %) і лише сліди сечової к-ти; у найбільш сухопутних форм сечова к-та складає 52-56 % кінцевих азотистих метаболітів. Взагалі ж черепахи найбільш пластичні щодо характеру білкового обміну: навіть в межах одного виду співвідношення форм виділення азоту може відрізнятися та навіть одна особина може протягом життя змінювати співвідношення азотистих сполук, які виділяє. Напр., у черепахи *Testudo mauritanica* перехід від виділення сечовини до виділення сечової кислоти і назад перебуває у прямій безпосередній залежності від температури та вмісту води в організмі: виділення сечової к-ти зростає при

несприятливому водному балансі, але механізм, який керує цим зсувом біохімічної активності, поки незрозумілий.

Плазуни характеризуються значно більш швидкими, точними та різноманітними рухами, насамперед, пов'язаними з конструктивними покращеннями опорно-рухової системи, серед яких:

- підсилення кінцівок та часткове зміщення їх під тулуб, зміцнення поясів кінцівок та значний розвиток поздовжніх м'язів шиї, тулуба і хвоста, що забезпечило можливість швидкого переміщення з підняттям тіла над субстратом;

- поява надзвичайно рухливого зчленування черепа з шийним відділом хребта та перетворення в механіці щелепного апарату, які, разом з кращим розвитком органів чуття та рухливістю тулуба забезпечили значно ширші можливості пошуку та захоплення здобичі.

Екологічна радіація рептилій

Основний напрямок адаптивної радіації плазунів, який найістотніше відбився на особливостях їх організації – це вдосконалення локомоторного апарату та його спеціалізація до різноманітних середовищ та місць проживання. В процесі еволюції рептилії опанували всі основні середовища: поверхню ґрунту, едафосферу, прісні та солоні водойми. Численні ящірки та змії живуть в кронах дерев і кущів, деякі здатні до планерування (отже, можна говорити також про обмежене використання сучасними плазунами повітряного середовища). Харчова спеціалізація, навпаки, у плазунів слабо виражена. Рептилії, в основному, м'ясоїдні, хоча зустрічаються й рослиноїдні форми. Переважна більшість живиться різноманітними дрібними тваринами; лише деякі полюють на великих ссавців. Особливості живлення відбиваються на будові щелепного апарату. Активна робота слинних залоз не лише полегшує поглинання їжі, але й сприяє її засвоєнню. У більшості плазунів ємність травного тракту значна; шлунок може розтягуватися, завдяки чому численні види (зокрема, змії) заковтують здобич значно більших розмірів, ніж вони самі.

Сучасних плазунів, за характером переважаючих зв'язків із довкіллям, можна розділити на 4 основних екологічних групи: наземних, деревних, підземних, водних. Найпоширенішою групою, до якої належать представники 3-х рядів, є наземні рептилії: суходільні черепахи, гатерія (ряд Дзьобоголових), численні ящірки та змії (ряд Лускатих). Їх можна зустріти у пустелях, степах, саванах, горах та лісах. Ці тварини здатні швидко ходити (черепахи), бігати, піднімаючи тулуб над поверхнею ґрунту (ящірки та гатерії), та повзати (змії, ящірки з частково чи повністю редукованими кінцівками). Низка інших морфологічних особливостей (форма тіла, довжина та форма хвоста і кінцівок) дозволяє окремим видам існувати на пісках, в чагарнику, серед густої трави тощо.

Деревними плазунами є різні ящірки та змії, що мешкають, переважно, в тропічних лісах, використовуючи деревну та чагарникову рослинність для полювання. Їх спільними рисами є видовжене тіло, довгий чіпкий хвіст та яскраво виражений міметизм. Наприклад, якщо мадагаскарський деревний вуж завмирає на дереві, його не відрізниш від гілки; австралійський лірохвостий гекон надзвичайно нагадує листок, а лопатехвостий гекон, який має бічні вирости шкіри та своєрідне забарвлення, розпластавшись на дереві, зливається з корою та лишайниками. Ці ж вирости допомагають йому здійснювати планеруючі стрибки. Здатність до планерування властива ще кільком видам летючих драконів та прикрашеним зміям. Однією з найбільш пристосованих до деревного способу життя груп рептилій є, безумовно, хамелеони, здатні миттєво змінювати забарвлення під колір листя та кори. Вони мають низку рис справжніх спеціалізованих лісових мисливців на комах: чудернацькі рогові вирости на тілі; здатність рухати добре захищеними зрослими повіками очима незалежно одне від одного; їх пальці попарно зрослися, що дає можливість міцно триматися на гілках; язик викидається дуже далеко та має потовщення на кінчику. До підземних рептилій належать представники кількох родин ящірок (амфісбени чи двоходки, сцинки, деякі червоподібні ящірки родин Дібаміди та Анелітропсиди) та змій (родини Сліпунів, Щитохвостих змій) які живуть, в основному, в тропіках і у яких переважає риючий спосіб життя. Усі представники групи мають конвергентну подібність будови тіла: голова злита з тулубом; на ній розміщені великі щитки, що полегшують риття ґрунту; очі редуковані чи сховані під шкірою (у ящірок немає також зовнішнього слухового отвору); рот завжди невеликий, хвіст короткий та тупий. Група водних та напівводяних плазунів включає різноманітних черепах, усіх представників ряду Крокодили, деяких ящірок та змій. Їх спільною пристосовчою рисою є певне перетворення органів руху: в усіх чотириногих форм є плавальні перетинки між пальцями або ж кінцівки перетворені на ласти (морські черепахи). У крокодилів, численних ящірок та змій хвіст сплющений з боків. Крокодили полюють на велику здобич. Основним їх кормом є риба, але іноді вони нападають також на великих ссавців. Своєрідні великі водні ящірки – морські ігуани, що населяють узбережжя Галапагоських островів, живляться водоростями. Риси глибокої спеціалізації до водного середовища властиві морським зміям: ніздрі на верхньому боці морди дозволяють дихати, ледь випнувши її кінчик з води; язик вкорочений, оскільки не може виконувати функцію дотику.

Нині на Землі живе понад 7000 видів плазунів, яких об'єднують у 4 ряди: Черепахи (близько 250 видів), Дзьобоголові (єдиний вид – гаттерія чи туатарега), Лускаті (близько 6500, що розподілені між підрядами Ящірок та Змій) та Крокодили (близько 25 видів). У фауні України зустрічається 1 вид черепах – болотяна черепаха; усі інші представники герпетофауни належать до лускатих.

Лабораторна робота 26: Зовнішня і внутрішня будова плазунів
Ряд Лускаті – *Squamata*

Алгоритм розтину ящірки

1. Зважте тварину, визначте її видову приналежність та стать.
2. Покладіть ящірку у ванночку спинним боком донизу, розправте кінцівки та зафіксуйте за допомогою ентомологічних голок.
3. Введіть ножиці у клоакальний отвір та зробіть поздовжній розріз шкіри по середній лінії черевного боку тіла до переднього краю нижньої щелепи. Різати слід дуже обережно, щоб не пошкодити м'язи, які щільно прилягають до шкіри.
4. Відокремте шкіру від мускулатури за допомогою скальпеля, зафіксуйте голками та розгляньте диференціацію тулубової мускулатури ящірки. Черевна стінка тіла утворена парними прямими черевними м'язами, розділеними у поперечному напрямі на окремі сегменти. Грудна клітина ззовні вкрита парними грудними м'язами; між краями нижньої щелепи можна побачити потужний поперечний м'яз. Видаліть грудні м'язи та розгляньте міжреберну мускулатуру, яка забезпечує дихальні рухи.
5. Розріжте грудину та надгрудинник вздовж (розтин грудної клітини), зробіть переріз черевної стінки тіла назад до клоаки, розріжте місце з'єднання лобкових кісток. Відгорніть половини черевної стінки в боки та зафіксуйте їх голками.
6. Розгляньте загальне розміщення внутрішніх органів ящірки, після чого відпрепаруйте кишечник, печінку, серце для морфо функціональних досліджень.

Топографія внутрішніх органів

В передній частині порожнини тіла розміщене серце, оточене тоненьким перикардом; по боках від нього видно легені, а за ними – велику дволопатеву печінку бурого кольору. Спереду від серця розміщується довга трахея. На передньому кінці трахеї, між гілками нижньої щелепи, видно під'язиковий хрящ з довгими відростками. Піднявши серце, можна побачити місце біфуркації трахеї на лівий та правий бронхи, які заходять у легені. Поверх трахеї лежить щитоподібна залоза. Щоб побачити стравохід, розміщений за трахеєю, слід її перерізати та відвести убік.

Відведіть убік печінку, щоб побачити ділянку стравоходу, що переходить в об'ємний шлунок, та тонку кишку. Поблизу шлунку на брижі підвішена темно-червона селезінка. На внутрішньому боці печінки знайдіть жовчний міхур, протоки якого впадають у дванадцятипалу кишку. У петлі дванадцятипалої кишки на брижі підвішена продовгувата підшлункова залоза. На межі тонкої та товстої кишок у ящірок розвивається невелика сліпа кишка. Кінцевий відділ товстої кишки – пряма кишка – відкривається у клоаку.

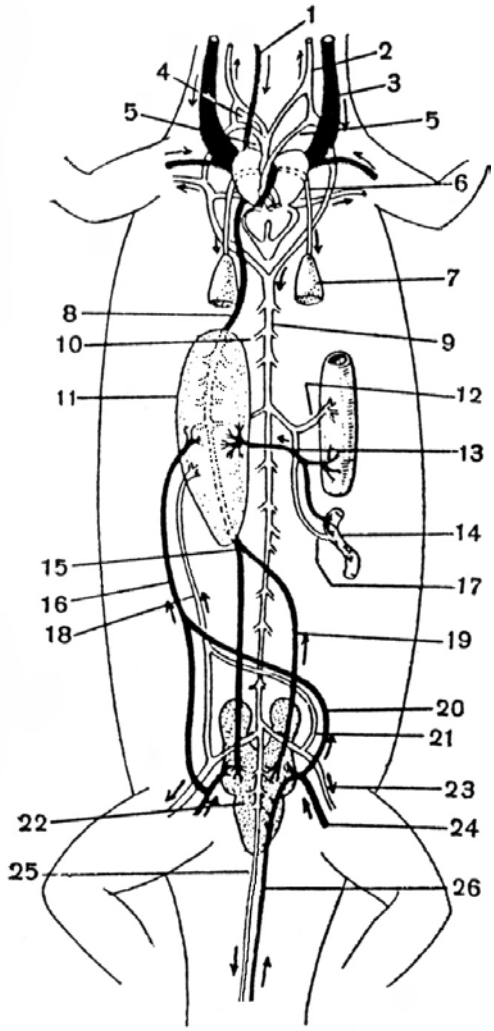
На рівні поперекового відділу хребта розміщені статеві залози. Перевірте правильність визначення статі тварини! Парні сім'яники мають овальну форму; парні яєчники – гроноподібні. Протоки статевих залоз відкриваються у клоаку. В самців у задній стінці клоаки видно парні вирости – копулятивні органи.

В області тазу біля спинної поверхні черевної порожнини містяться компактні видовжені метанефричні нирки. Від них відходять короткі сечопроводи, які відкриваються у клоаку (на її спинному боці). На черевному боці клоаки знайдіть отвір сечового міхура.

Детальніше з будовою окремих систем органів ознайомтеся, вивчаючи вологі препарати

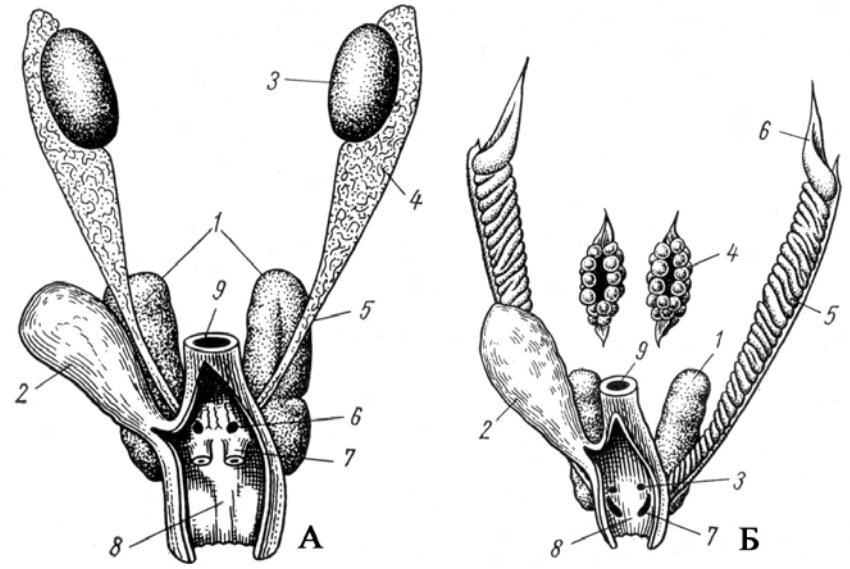
МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ ЯЩІРОК

органи	показники	№ тварини					
		1	2	3	4	5	6
	вид						
	стать						
тулуб	довжина (ДТ)						
	маса тіла (МТ)						
кишечник	довжина (ДК)						
	маса (МК)						
	МК/МТ						
	ДК/ДТ						
серце	маса (МС)						
	МС/МТ						
печінка	маса (МП)						
	МП/МТ						



1._____; 2._____;
3._____; 4._____;
5._____; 6._____;
7._____; 8._____;
9._____; 10._____;
11._____; 12._____;
13._____; 14._____;
15._____; 16._____;
17._____; 18._____;
19._____; 20._____;
21._____; 22._____;
23._____; 24._____;
25._____; 26._____.

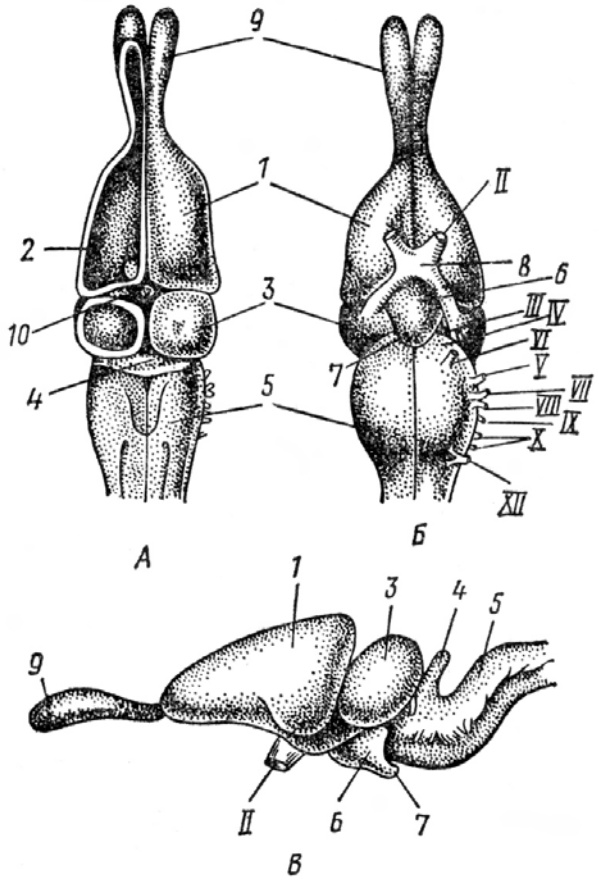
Рис. 26.1 Кровоносна система ящірки



А._____
1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
Б._____
1._____
2._____
3._____
4._____
5._____

6._____ 7._____ 8._____

Рис. 26.2 Будова статевої системи самця (А) та самки (Б) ящірки



А. _____

Б. _____

В. _____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

9._____

10._____

II – XII _____

Рис. 26.3 Будова головного мозку плазунів

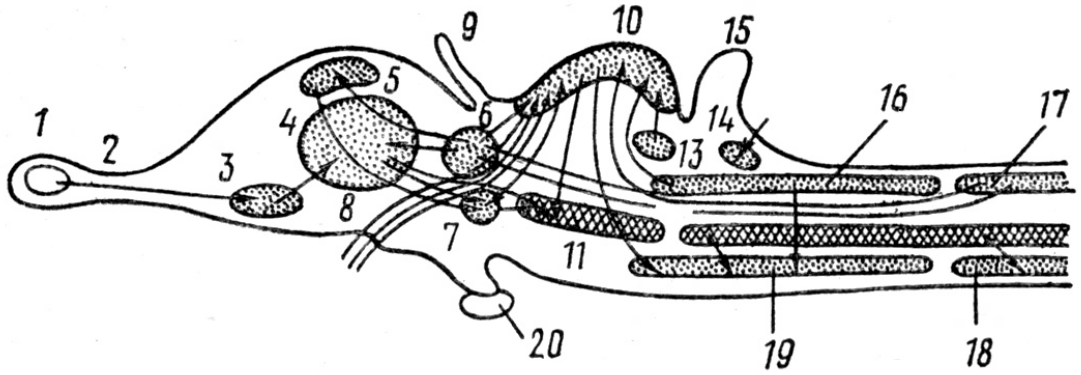


Рис. 26.4 Будова головного мозку плазунів (повздовжній переріз)

1._____; 2. _____; 3._____;

4._____; 5. _____; 6._____;

7._____; 8. _____; 9._____;

10._____; 11._____; 12. _____;

13._____; 14._____; 15. _____;

16._____; 17._____; 18. _____;

19._____; 20._____.

Лабораторна робота 27: Скелет плазунів

Особливості морфології та еволюції черепа рептилій

Серед структурних особливостей черепа рептилій є характерні риси, типові для окремих груп (еволюційних гілок). До таких особливостей належить ***будова вискової області***. Зовнішньо-бічна покрівля черепа у висковій області котилозаврів виглядала суцільним панциром, як у стегоцефалів, і була вкрита характерною для шкірних кісток шорсткою інкрустацією. Такий череп називають ***стегальним***. Надалі в еволюції рептилій спостерігається поступова втрата цілісності бічного черепного панцира, у якому з'являються широкі отвори у висковій області – вискові вікна (западини, або ями) – *fenestrae temporales* – череп перетворюється на ***зигальний***. Западини та отвори в його вужчій, висковій області відмежовуються від латеральних частин ***висковими дугами***.

У ***діапсидному***, або ***дизигальному*** черепі 2 отвори: один – у верхній частині покрівлі, другий – дуже низько на щоці. Їх відмежовують 2 дуги: верхня (горизонтальна кісткова дуга між вікнами) утворена у типовому випадку задньолобною (заочничною) та висковою (лускатою) кістками; нижня – виличною, квадратно-виличною та квадратною. З сучасних форм до групи ***Diapsida*** (за Осборном) належать дзьобоголові та крокодили; з вимерлих – динозаври та птерозаври.

Лускаті рептилії походять від ранніх діапсид, проте дуга, яка облямовує нижнє вікно, щірками втрачена і в них залишилася єдина дуга і єдиний замкнений отвір. У змій зникла також і верхня дуга і це повністю звільнило щоку від покривних кісток. Ця редукція зробила квадратну кістку відносно вільним елементом; квадратна та вискова кістки стали витягнутими, паличкоподібними, утворивши систему складного важеля, внаслідок чого щелепи стали дуже рухливими.

В інших рептилій є лише одна вискова дуга; такі форми називають ***монозигальними***. У вимерлих ***евріапсидних*** рептилій (плакодонти, зауроптерігії, іхтіоптерігії) єдине вікно розміщувалося так високо, що під ним зустрічалися заочнична і луската кістки. Для ***синапсид*** характерне бічне вискове вікно (*fenestra temporalis lateralis*). У вихідному варіанті воно містилося досить низько на щоці, так, що заочнична та луската кістки змикалися над ним. Нижче нього містилася вилична дуга, утворена виличною та лускатою кістками.

У ***парапсид*** (серед яких були й предки ящірок – ареосцеліди) була лише типова верхня вилична дуга та верхня вискова яма; у нижній частині черепа утворювалась вирізка, яка шляхом розростання перетворилась на утвір, подібний до нижньої вискової ями.

Специфічно розвивається із ***стегального*** черепа ***монозигальний*** череп черепах. У них утворилась несправжня вилична дуга шляхом розвитку вирізки у задній частині покрівлі черепа. Задньовисковий отвір просувається уперед, утворюючи дугу з ***postfrontale – squamosum***.

А._____
Б._____
В._____
1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____

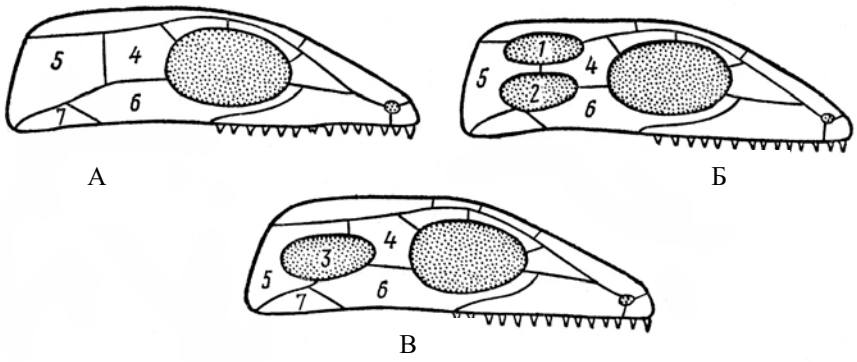
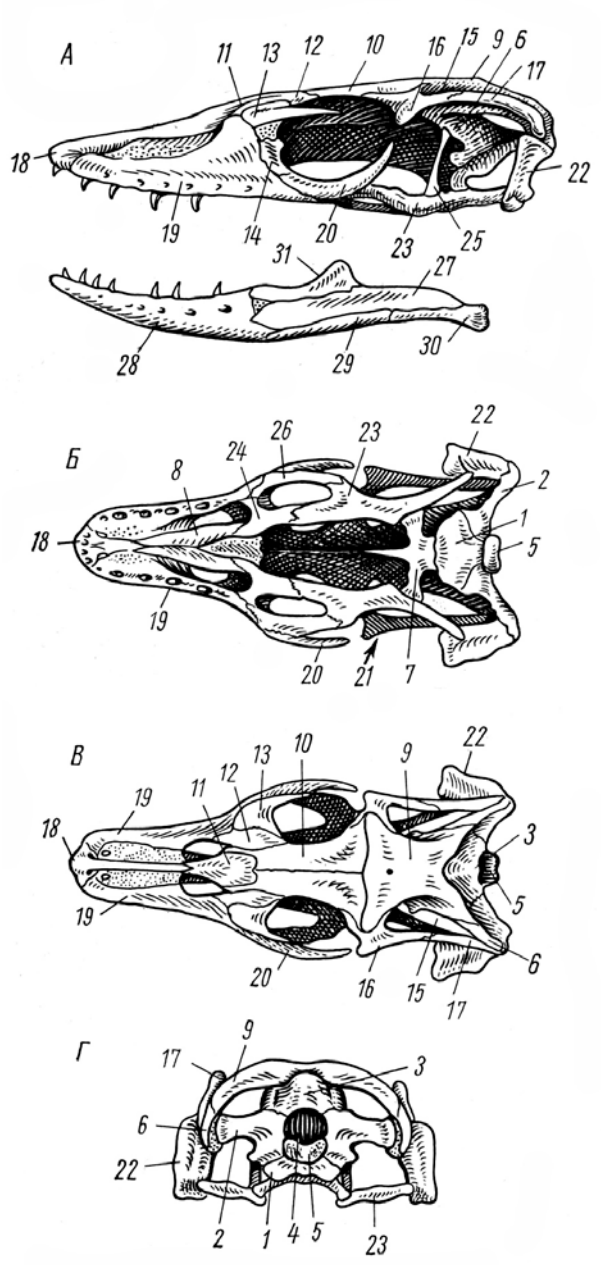


Рис. 27.1 Схема еволюційних перетворень стегального черепа у плазунів



А._____; Б._____;

В._____; Г._____;

1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____; 16._____;

17._____; 18._____;

19._____; 20._____;

21._____; 22._____;

23._____; 24._____;

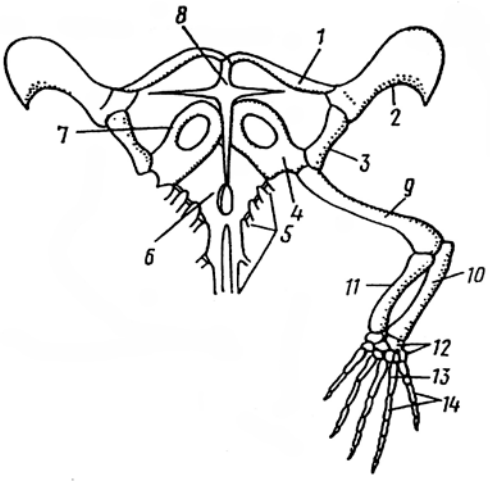
25._____; 26._____;

27._____; 28._____;

29._____; 30._____;

31._____.

Рис. 27.2 Череп варана



1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____.

Рис. 27.3 Передня кінцівка та плечовий пояс ящірки

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

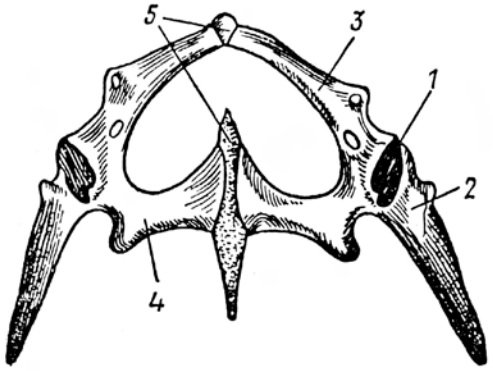
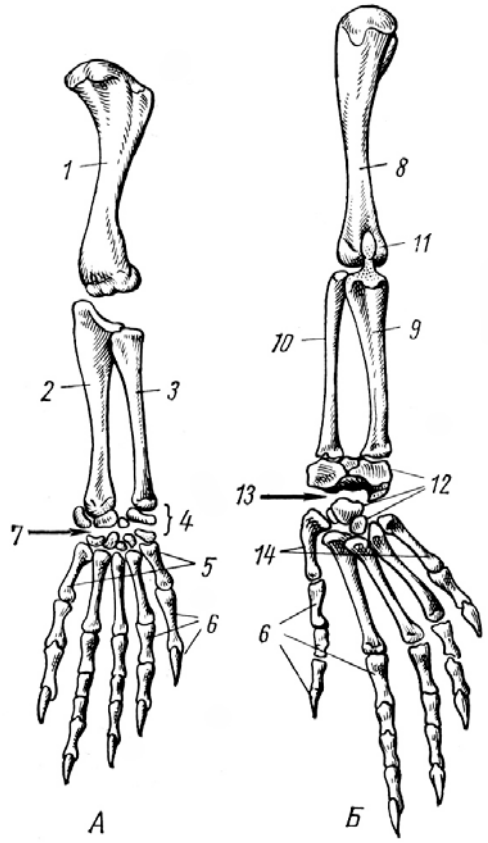


Рис. 27.4 Тазовий пояс ящірки



А. _____

Б. _____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

8._____

9._____

10._____

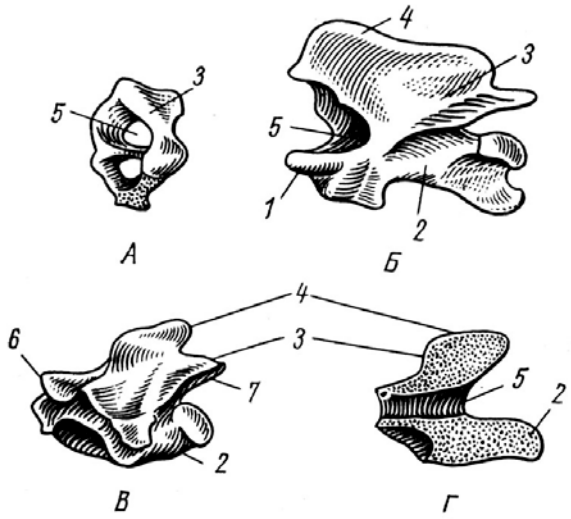
11._____

12._____

13._____

14._____

Рис. 27.5 Кінцівки варана



А. _____

Б. _____

В._____ Г._____

1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

6._____

7._____

Рис. 27.6 Хребці варана

Особливості скелету черепах

Carapax утворений шкірними окостенінніями на спині, які зрослися з остистими відростками хребців та ребрами. Вздовж карапаксу тягнеться ряд зрослих з хребцями невеликих спинних неаврaльних пластинок (***neuralgia***); по боках від них містяться великі реберні, або костальні пластинки, які зрослися з ребрами (***costalia***); краї щита утворюють крайові (маргінальні) пластинки (***marginalia***). Сама передня непарна крайова, яка є продовженням неаврального ряду, називається загривковою пластинкою (***nuchale***), а сама задня – пігідіальною (***pygidiale***).

Plastron – черевний щит – утворений великою непарною або парною кісткою (***endoplastron***), гомологічною надгрудиннику (*episternum*) інших рептилій, і рядом парних кісток, з яких передні (***epiplastron***) відповідають ключицям (*claviculae*). Наступні 3 пари пластин є гомологами черевних ребер і називаються: ***hyoplastron***, ***hypoplastron*** та ***xiphiplastron***. У примітивних форм між *hyo-* та *hypo-* можуть міститися додаткові пластини – ***mesoplastron***.

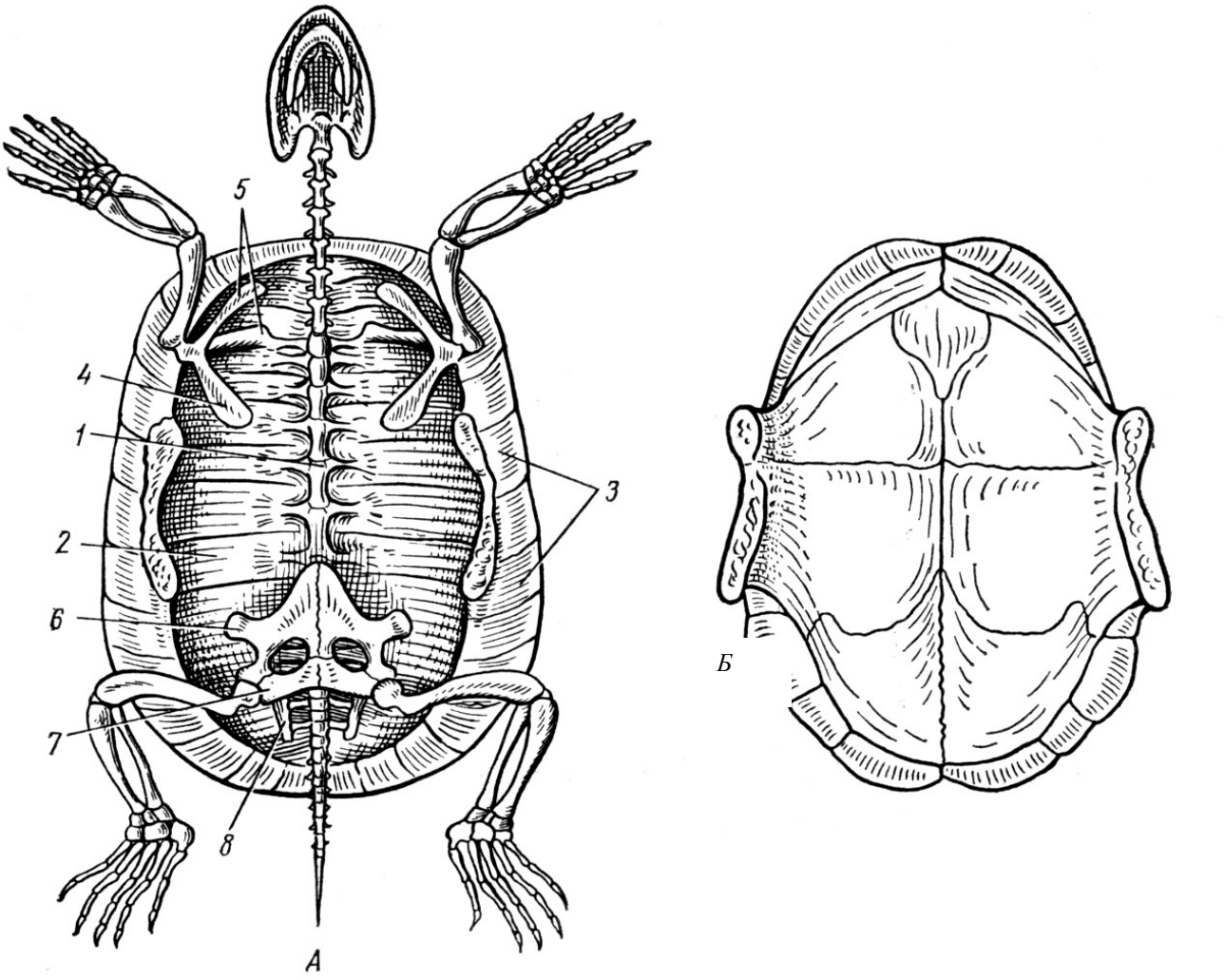


Рис. 27.7 Скелет болотяної черепахи – *Emys orbicularis*

А._____; Б. _____; 1._____;

2. _____; 3._____; 4._____;

5. _____; 6._____; 7._____;

8. _____.

ПРОАНАЛІЗУЙТЕ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА БІОЛОГІЇ ДВОХ РЯДІВ РЕПТИЛІЙ

Кількість видів		
Географічне поширення		
Форма тіла		
Морфофізіологічні адаптації до умов життя		
Інші особливості зовнішньої морфології		
Шкірні покриви та їх похідні		
Живлення		
Особливості розмноження та розвитку		
Основні родини та представники		
Промислове значення		
Види, занесені до ЧКУ		

Клас Птахи – *Aves*

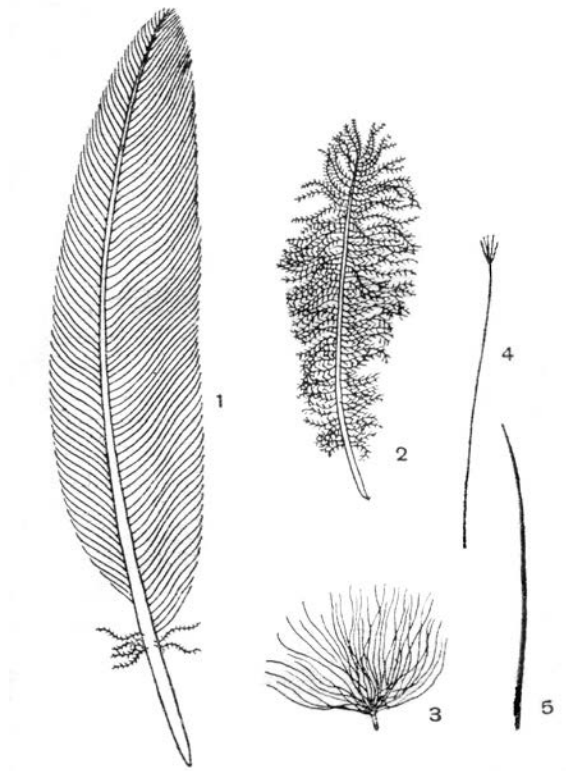
Особливості будови та життєдіяльності птахів у зв'язку з пристосуванням до польоту

Характерною відмінністю птахів від інших хребетних є спосіб пересування – *політ*. Пристосування до нього в процесі еволюції відбилося на всій організації птахів. Птах здійснює в польоті величезну кількість рухів, виконує велику роботу, яка супроводжується підсиленими витратами енергії та швидким обміном речовин. Інтенсивний обмін речовин, у свою чергу, визначає *високу та сталу температуру тіла*. Він виник у птахів у ході еволюції в результаті перебудови систем органів кровообігу, дихання та травлення. Поява в птахів чотирикамерного серця та збереження лише однієї (правої) дуги аорти призвело до повного розділу артеріального та венозного кровотоків. У результаті всі органи й тканини інтенсивно забезпечуються киснем, збільшується розмір серця, зростає кількість його скорочень та швидкість току крові. Енергійний процес дихання забезпечує добре постачання крові киснем та виділення вуглекислого газу; повітряні міхурі підсилюють інтенсивність дихання і одночасно запобігають перегріванню тіла під час польоту; швидка асиміляція їжі сприяє прискореному обміну речовин.

Пристосування до польоту формувались паралельно в кількох напрямках: забезпечення обтічності та зменшення лобового опору тіла птаха; зменшення маси тіла; підвищення процесів життєдіяльності.

1. Спеціалізація до польоту привела до формування відносно одноманітної ***форми тіла***. Тулуб птахів компактний, заокруглений, голова невелика, шия добре виражена. Передні кінцівки звільнились від функції пересування по субстрату і перетворились на орган літання – крила. Хвіст короткий, з віялом рульових пер.

Шкіра тонка, суха, позбавлена залоз. Є лише куприкова залоза, розміщена над хвостовими хребцями (крім страусових, деяких папуг, дрохв та ін.). Жироподібний секрет залози сприяє збереженню еластичності пер та рогового чохла дзьоба. Під впливом світла він перетворюється на вітамін Д, який птахи заковтують, чистячи пера.



1._____

2._____

3._____

4._____

5._____

Рис. 13. Типи пір'я

Оперення. Тіло вкрите пір'ям – складними утворами, що відіграють виключну роль в механізмі польоту та забезпечують терморегуляцію. Пера поділяються на чотири типи: контурні, пух, ниткоподібні, щетинки. ***Контурні*** пера вкривають усе тіло птаха і ростуть на особливих шкірних полях – птериліях, розділених ділянками шкіри без пір'я – аптеріями. Черепицеподібне налягання контурних пер одне на одне забезпечує вкривання ними всього тіла. Лише в деяких (страуси, пінгвіни) пера рівномірно розподілені по всій поверхні шкіри. Довгі міцні пера, що утворюють площину крила – ***махові***. Найдовші з них – першорядні махові – прикріплені до заднього краю скелета кисті; коротші – другорядні махові – до задньоверхнього боку ліктьової кістки. Махові пера розміщені так, що зовнішнє опахало вкриває лише частину внутрішнього опахала сусіднього пера. При опусканні крила пера утворюють суцільну поверхню, що тисне на повітря. Під час піднімання крила махові пера трохи повертаються навколо осі й між ними утворюються щілини, скрізь які проходить повітря. Тому на опускання крила птах витрачає значно більше енергії, ніж на піднімання. Площину хвоста утворюють довгі та міцні пера – ***рульові***. У багатьох птахів по всьому тілу розміщені ***ниткоподібні*** пера з тонким стовбуром і рідкими короткими борідками на верхньому кінці. Це – датчики, що сигналізують про струми повітря під перовим покривом. В основі дзьоба багатьох птахів розміщені ***щетинки*** – пера з пружним стрижнем, який втратив борідки – виконують функцію дотику. У птахів, які полюють на льоту на дрібну здобич (ластівок, серпокрильців, дрімлюг) вони

збільшують розмір ротового отвору.

Функції оперення:

1) терморегуляція;
2) захист шкіри від ушкоджень та від намокання;
3) руховий апарат (махові та рульові пера);
4) збільшення несучої поверхні тіла в повітрі;
5) зменшення тертя при польоті (надає тілу птаха обтічної форми).

Птахам властивий догляд за пір'ям: змащення секретом куприкової залози, опудрювання, чистка, купання у воді та пилюці. Поступово пера зношуються і періодично змінюються – відбувається ***линяння.*** Його характер у різних птахів неоднаковий і залежить від способу життя.

Істотні зміни відбулися в ***опорно-руховій системі*** птахів. ***Скелет*** відрізняється міцністю та легкістю. Міцність зумовлена особливостями внутрішньої структури кісток, їх трубчастістю та щільністю стінок, а легкість – їх пневматичністю. Пневматичність виникає внаслідок редукції кісткового мозку. У повітроносні порожнини деяких кісток заходять порожнини повітряних мішків. Легкість кісток дозволила збільшити їх довжину без збільшення загальної маси скелета. Довжина скелета ноги і, особливо, крила в багатьох птахів помітно перевищує довжину тулуба. Маса скелета складає від 4-5 % до 18 % маси тіла. Функцію ходіння виконують лише задні кінцівки. Надійною основою для них слугує ***складний криж*** - результат злиття поперекових, крижових та частини хвостових хребців. З ним нерухомо зростаються клубові кістки тазового поясу. Для збільшення довжини кроку в нижніх кінцівках птахів шляхом злиття нижнього ряду кісток передплесна та всіх кісток плесна сформувався додатковий важіль – ***цівка***. Єдиний рухливий відділ хребта – шийний (11-25 хребців). Завдяки особливій будові хребців (гетероцельного типу), їх зчленуванню та складно диференційованій мускулатурі шиї птахи здатні обертати голову на 180^0, а деякі (папуги, сови) – на 270^0. Грудні хребці зрослися й утворили ***спинну кістку***, що тугим суглобом з'єднана з складним крижем. Завдяки такій жорсткій фіксації відділів хребта він під час польоту не провисає, а при ходінні є міцною опорою для задніх кінцівок. Дуже розвинена ***груднина*** в більшості птахів має високий гребінь – ***кіль***, до якого прикріплені великі м'язи, що рухають крило. Коротка рухома частина хвостового відділу виконує функції додаткової несучої літальної поверхні та керування польотом (кермо та гальмо). Мала рухомість хребта, наявність великої груднини та гачкоподібних відростків на ребрах надає грудній клітці та всьому тулубу особливої міцності. ***Череп*** значно полегшений за рахунок пневматичності кісток, їх раннього зростання та заміни масивних щелеп із зубами на дзьоб. Легкість черепа сприяє підтриманню рівноваги птаха під час польоту.

Мускулатура диференційована сильніше, а її відносна маса значно більша, ніж у рептилій. Найбільші м'язи кінцівок розміщені на тулубі або поблизу нього. Найрозвиненіші великі грудні м'язи (опускають крило) – 10-15 % маси тіла. Вони прикріплені до груднини.

2. Зменшення маси птахів досягнуто завдяки полегшенню скелета та втраті органів, які робили птахів важчими: зубів, сечового міхура, правого яєчника у самок. Дуже вкоротилась задня кишка.

3. Зростання рівня обмінних процесів у птахів досягнуто інтенсифікацією травлення, дихання та кровообігу. Їжа перетирається на кашку в мускульному відділі шлунку, швидко розщеплюється ферментами при високій сталій температурі тіла.

Органи дихання птахів відмінні від таких інших наземних хребетних. Повітря через ніздрі потрапляє в носову порожнину, далі – у верхню гортань і в трахею, що розгалужується на два бронхи (входять у легені). На місці розгалуження бронхів є нижня гортань – голосовий апарат птахів. В її порожнині натягнені голосові перетинки. При скороченні співочих м'язів вони змінюють своє положення та форму: цим зумовлена різноманітність звуків птахів. Легені птахів – невеликі щільні губчасті тіла, що приростають до ребер по боках хребта. У легенях бронхи розпадаються на вторинні бронхи. Вони частково виходять за межі легень й утворюють тонкостінні еластичні повітряні міхурі. Вторинні бронхи сполучаються між собою численними тонкими каналами – парабронхами, що охоплені кровоносними капілярами (газообмін). Об'єм легеневих міхурів у кілька разів більший, ніж об'єм легень. Вони не беруть безпосередньої участі в газообміні, але виконують роль повітряного насосу, значно збільшуючи об'єм повітря, що циркулює по дихальних шляхах. Частота дихальних рухів залежить від розмірів птаха та значно зростає при польоті. Повітряні мішки виконують ще й додаткові функції:

- терморегуляція (запобігають перегріванню);
- регуляція питомої ваги – при плаванні та пірнанні.

У птахів високо розвинена нервова система. З органів чуття на особливу увагу заслуговує зір. Очі великі, збільшена кількість елементів сітківки. Дуже розвинені зорові горби головного мозку. Загальне поле зору досягає 300^0; бінокулярного зору $20\text{-}300^0$.

Отже, за основними морфологічними ознаками, обумовленими глибоким пристосуванням до польоту, птахи є доволі одноманітною групою хребетних. В процесі еволюції птахи заселили ліси, відкриті простори, болота, водойми та їх узбережжя. Різноманітність умов, відмінності у способі життя, характері їжі та способах її добування привели до утворення різних екологічних груп птахів, відмінних за зовнішністю і особливостями будови (насамперед, крил, дзьобів, ніг, шиї та хвоста). Довжина та форма крила птаха тісно спряжена з особливостями польоту. Будова дзьоба пов'язана з кормом, який споживає птах. У денних хижаків та сов дзьоб короткий, міцний, загнутий гачком; у куликів (добувають безхребетних з м'якого ґрунту боліт та мілин) і колібрі (живляться нектаром квітів) він тонкий та довгий; у дятлів дзьоб середньої довжини, але міцний та гострий; у туканів (живляться плодами) дзьоб великий і дуже товстий, але напрочуд тонкий та легкий, із зазубреними краями (щоб легше утримувати плід); у зерноїдних дзьоб короткий і товстий; у комахоїдних горобиних птахів – навпаки, тоненький, якщо вони збирають комах з рослин (синиці, славки), та короткий, але широкий, з щетинками по краях – якщо полюють у повітрі (мухоловки, ластівки, серпок рильці, дрімлюги). Особливі форми дзьоба у водоплавних птахів.

Не менш різноманітні ноги птахів. У куликів, чапель, журавлів – дуже довгі, з довгими пальцями, пристосовані для ходіння по м'якому, в'язкому ґрунту боліт та мілководь; довгі ноги птахів відкритих просторів (дрохв, страусів) потрібні для збільшення контрольованого простору. У хороших літунів, які зрідка сідають на землю (серпокрильців, ластівок) ноги, навпаки, короткі; У водоплавних птахів між пальцями натягнута плавальна перетинка. У більшості деревних птахів пальці мають гострі кігті, щоб птах міг добре триматися на стовбурі та гілках; потужні, гострі пазурі хижих птахів дозволяють не лише утримувати, але й роздирати здобич.

Клас птахів поділяється на 2 підкласи, з яких у сучасній фауні представлений лише один – Віялохвості, або Справжні птахи - Neornithes з трьома надрядами: Безкильові, або Страусові птахи – Ratitae (ряди: Африканські страуси – 1 вид, Американські страуси, чи Нандуподібні – 2 види, Австралійські страуси, чи Казуароподібні – 3 види, Безкрилі, чи Ківіподібні – 3 види, Тинамуподібні, чи Скритохвості – 47 видів), Пінгвіни – Impennes (ряд Пінгвіноподібні з 18 видами) та Типові, чи Новопіднебінні птахи – Neognathae (24 ряди з понад 8700 видами, в тому числі – Лелекоподібні, Гусеподібні, Соколоподібні, чи Денні хижі птахи, Куроподібні, Журавлеподібні, Ржанкоподібні, Голубоподібні, Зозулеподібні, Совоподібні, Дрімлюго подібні, Дятлоподібні, Горобцеподібні).

Швидкість та свобода пересування дали птахам великі переваги в боротьбі за існування:

1) доступність харчових ресурсів, недосяжних для інших наземних хребетних;
2) ширший життєвий простір;
3) ускладнення поведінки та зв'язків між особинами в популяції;
4) специфічний комплекс реакцій організму на несприятливі зміни умов середовища – підсилення рухливості, активні переміщення (кочівлі, перельоти).

В той же час, саме глибока спеціалізація до польоту обмежила розміри тіла птахів; не дозволила їм заселити ґрунт та воду, що з успіхом здійснили ссавці.

Лабораторна робота 28: Зовнішня і внутрішня будова птахів
Ряд Голубоподібні – *Columbiformes*

Алгоритм розтину птаха

1. Зважте птаха, визначте його видову приналежність та стать.
2. Переріжте суглоби і м'язи в кутах ротового отвору, широко розкрийте дзьоб і розгляньте будову ротової порожнини. Щоб переконатись у наявності у птахів повітряних міхурів, вставте в гортанну щілину тонку трубочку з гумовою грушею, і нагнітайте повітря в дихальне горло. Дуже скоро по боках шиї, на череві, під крилами можна побачити випинання, що утворлися внаслідок заповнення повітрям повітряних мішків.
3. Покладіть птаха на спину, знайдіть кіль грудини, відтягуючи шкіру, розріжте її ножицями вздовж кіля і далі вперед по середині шиї до дзьоба (обережно, щоб не пошкодити дзьоб!). Назад розріз ведіть майже до отвору клоаки. Відокремте шкіру від м'язів, відтягуючи її пінцетом та підрізаючи сполучну тканину скальпелем; відгорніть клапті шкіри в боки та зафіксуйте голками. На відпрепарованому таким чином птахові можна бачити трахею, поруч з нею – стравохід (його верхня та нижня частини прикриті трахеєю). Перед грудним відділом стравохід утворює дволопатеве тонкостінне розширення – воло. По боках від кіля на грудині лежить пара великих грудних м'язів (опускають крила); їх звужені кінці прикріплюються до плечових кісток. В плечовій області крил видно двоголові (згиначі крил) та триголові (розгиначі) м'язи.
4. Зробіть глибокий поздовжній розріз середньої частини грудного м'яза скальпелем (поки не побачите блискучу поверхню фасції підключичного м'яза, який лежить під грудиною), відступивши від кіля приблизно на 1 см. Проведіть розріз далі по середній лінії черевної стінки назад від заднього краю грудини до клоакального

отвору, а спереду – від переднього краю розрізу – поперечні розрізи вздовж заднього краю грудини.

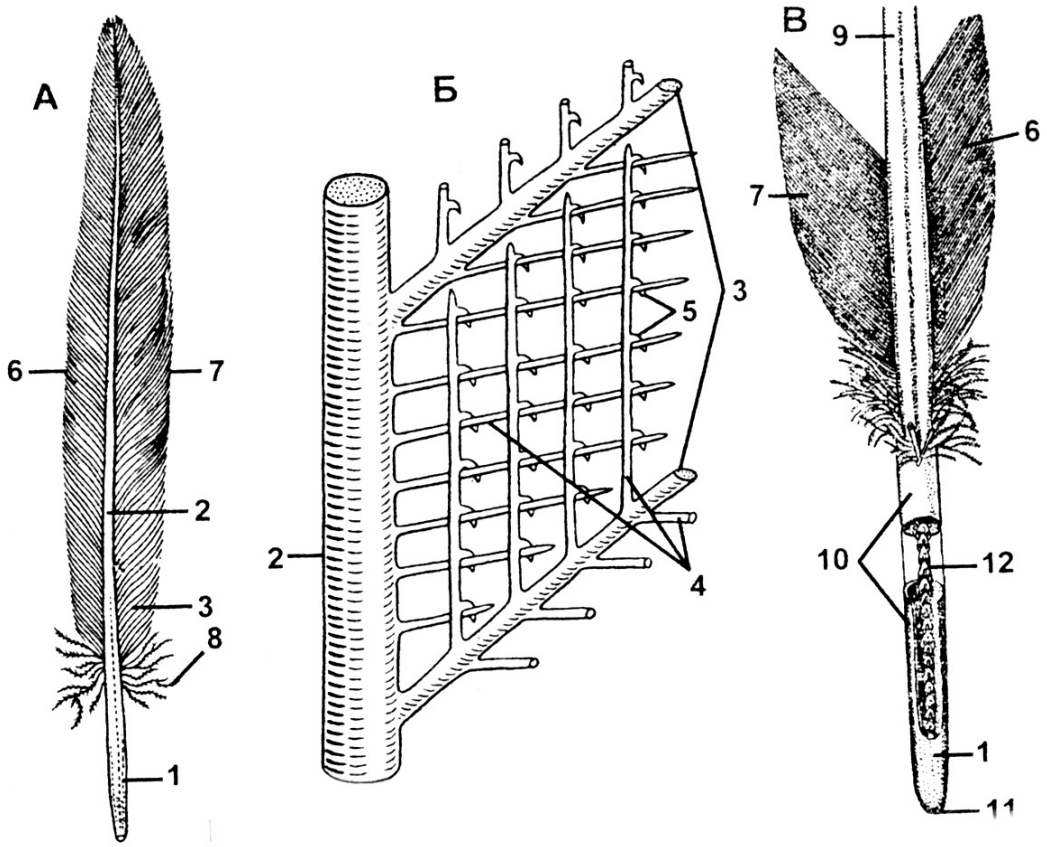
5. Переріжте ножицями ребра й кістки плечового поясу праворуч та ліворуч; видаліть грудину разом з коракоїдами та ключицями (вилочкою). Розгляньте внутрішні органи в природному положенні, після чого відпрепаруйте серце, печінку, кишечник для морфо-функціональних досліджень.

Топографія внутрішніх органів

По середній лінії тіла майже в центрі тулуба міститься серце у тонкому перикарді. Обережно відведіть його вбік, щоб побачити легені, які прилягають до спинної стінки грудної клітини. В легені заходять бронхи, що починаються від місця біфуркації трахеї. За серцем видно бурувато-червону дволопатеву печінку (права лопать – велика, ліва – значно менша). З-під краю лівої лопаті видно частину мускульного шлунку, а праворуч біля його спинного боку – темно-червону селезінку. Праворуч від мускульного шлунку лежить дванадцятипала кишка (її передня частина прикрита правою лопаттю печінки). В петлі дванадцятипалої кишки на брижі підвішена червона щільна підшлункова залоза. В правій частині черевної порожнини видно також петлі тонкого кишечника. На межі тонкої та товстої кишок містяться короткі парні сліпі вирости. Товста (пряма) кишка відкривається у клоаку. Відтягніть обережно кишечник убік, щоб побачити статеві залози. Перевірте правильність визначення статі тварини! Сім'яники – парні, овальні, білувати; яєчник – непарний, гроноподібний. В глибині черевної порожнини, нижче статевих залоз містяться темно-червоні метанефричні нирки з трьох часток кожна. Розгляньте наднирники — жовтуваті плоскі тіла на передній частині нирок. Відпрепаруйте серце, зважте його і розріжте вздовж так, щоб з одного боку було видно дугу аорти і безіменні артерії, а з другого — легеневі артерії. Розгляньте тонкостінні передсердя і товстостінні шлуночки. Головні кровоносні судини артеріальної і венозної систем птахів розгляньте на препараті. Розгляньте легені — парні рожево-червоні органи. Зверніть увагу на їх малі розміри і на прикріплення до скелета. Розріжте легеню і розгляньте її щільну губчасту структуру. Обережно розтягніть пінцетом травний тракт і розгляньте його відділи: дванадцятипалу кишку, тонку, товсту і пряму кишки. Проміряйте кишечник, відпрепаруйте його та зважте. Відпрепаруйте та зважте печінку. Детальніше з будовою окремих систем органів ознайомтеся, вивчаючи вологі препарати.

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ ПТАХІВ

органи	показники	№ тварини					
		1	2	3	4	5	6
	вид						
	стать						
тулуб	довжина (ДТ)						
	маса тіла (МТ)						
кишечник	довжина (ДК)						
	маса (МК)						
	МК/МТ						
	ДК/ДТ						
серце	маса (МС)						
	МС/МТ						
печінка	маса (МП)						
	МП/МТ						



А. _____; Б. _____; В. _____

1. _____; 2. _____; 3. _____;

4. _____; 5. _____; 6. _____;

7. _____; 8. _____; 9. _____;

10. _____; 11. _____; 12. _____.

Рис. 28.1 Схема будови контурного пера

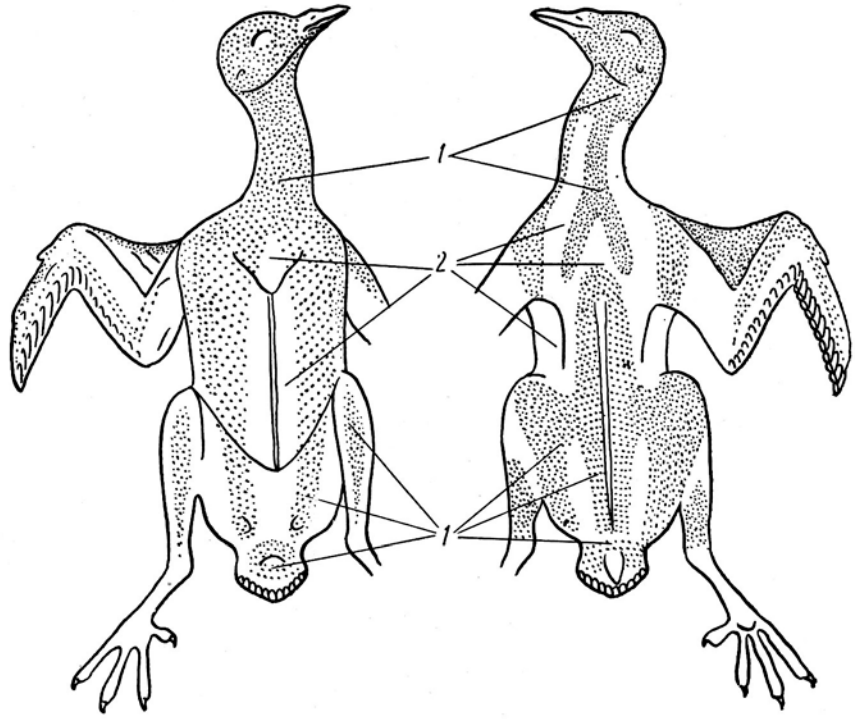
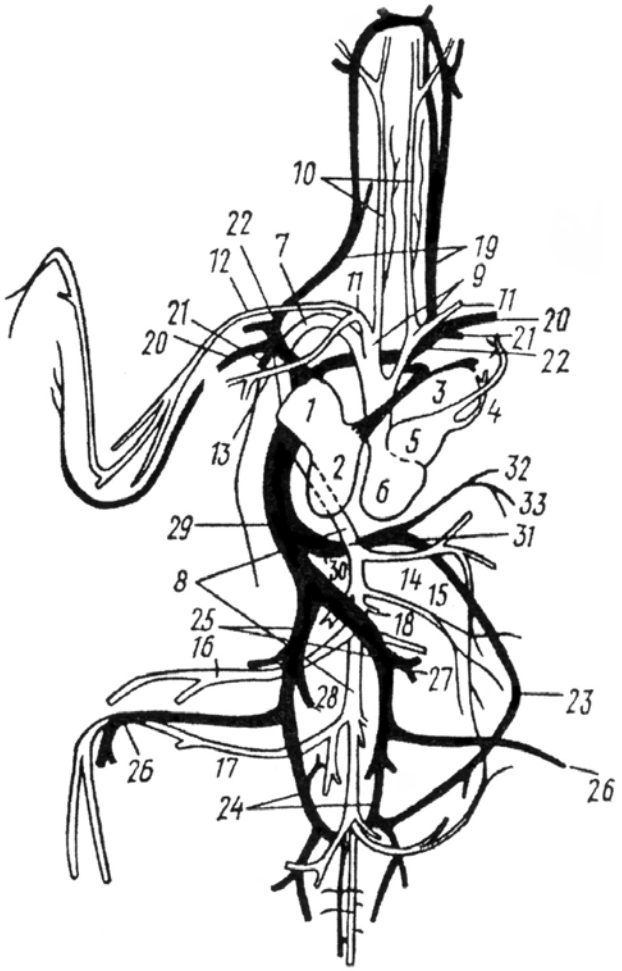


Рис. 28.2 Розміщення птерилій і аптерій на шкірі голуба

1._____; 2._____



1._____; 2._____;
3._____; 4._____;
5._____; 6._____;
7._____; 8._____;
9._____; 10._____;
11._____; 12._____;
13._____; 14._____;
15._____; 16._____;
17._____; 18._____;
19._____; 20._____;
21._____; 22._____;
23._____; 24._____;
25._____; 26._____;
27._____; 28._____;
29._____; 30._____;
31._____; 32._____;
33._____.

Рис. 28.3 Схема кровоносної системи птаха

1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____

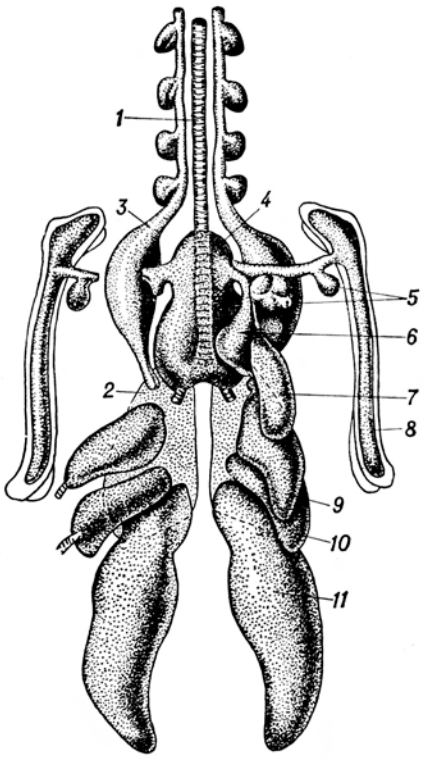
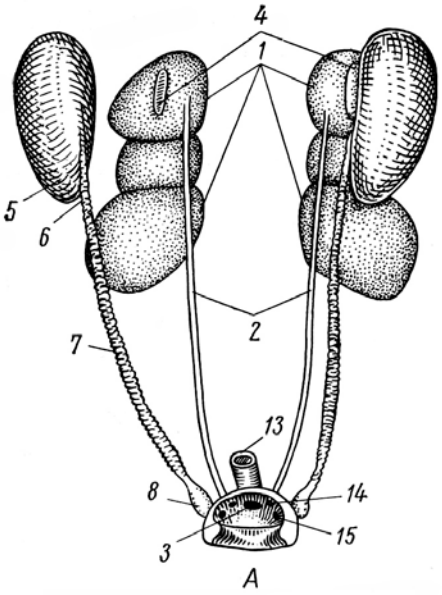


Рис. 28.4 Схема повітряних мішків птаха



А. _____

1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

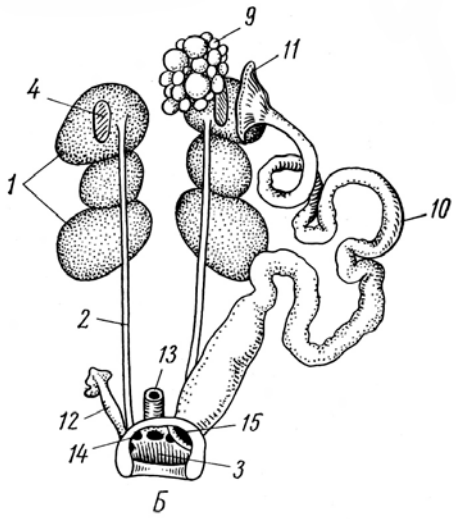
7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____.



Б. _____

1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

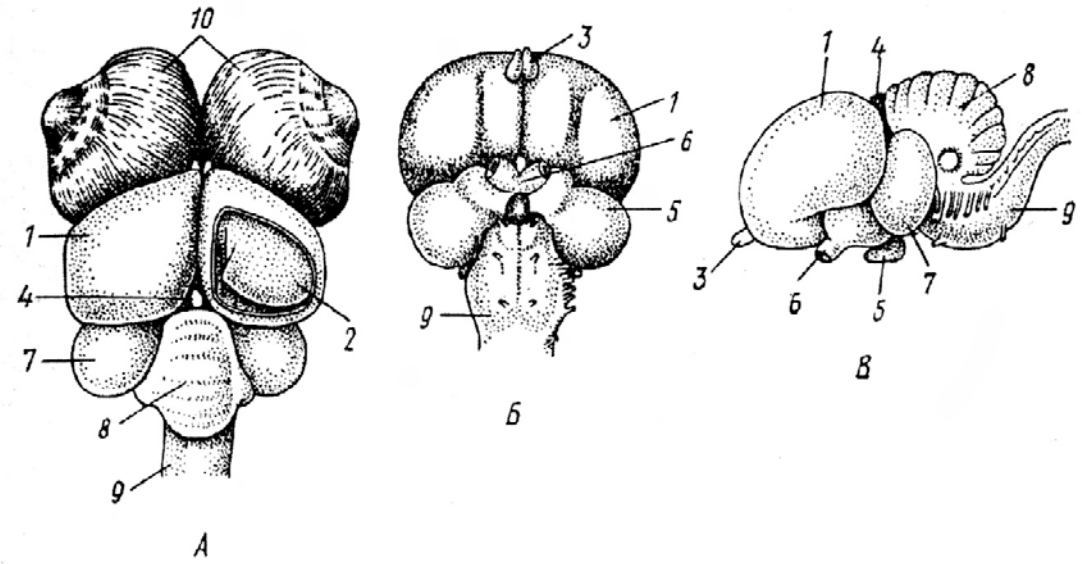
9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____.

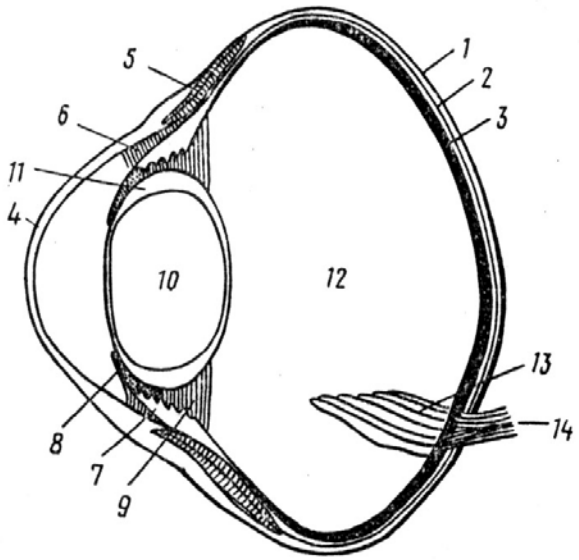
Рис. 28.5 Будова статевої системи самця (А) та самки (Б) птаха



1._____; 2._____; 3._____; 4._____; 5._____;

6._____; 7._____; 8._____; 9._____; 10._____.

Рис. 28.6 Будова головного мозку птахів



1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____.

Рис. 28.7 Будова ока птаха

1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____.

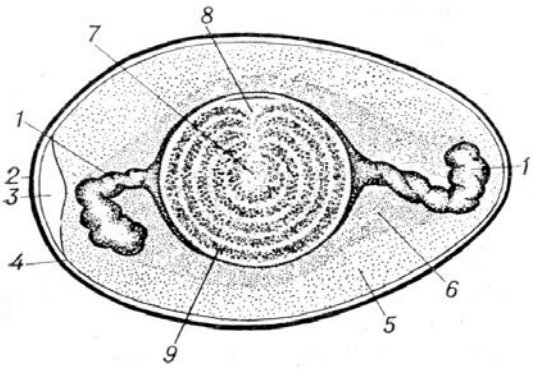


Рис. 28.8 Будова яйця птахів

_____

_____

_____

_____

_____

_____

_____

_____

_____

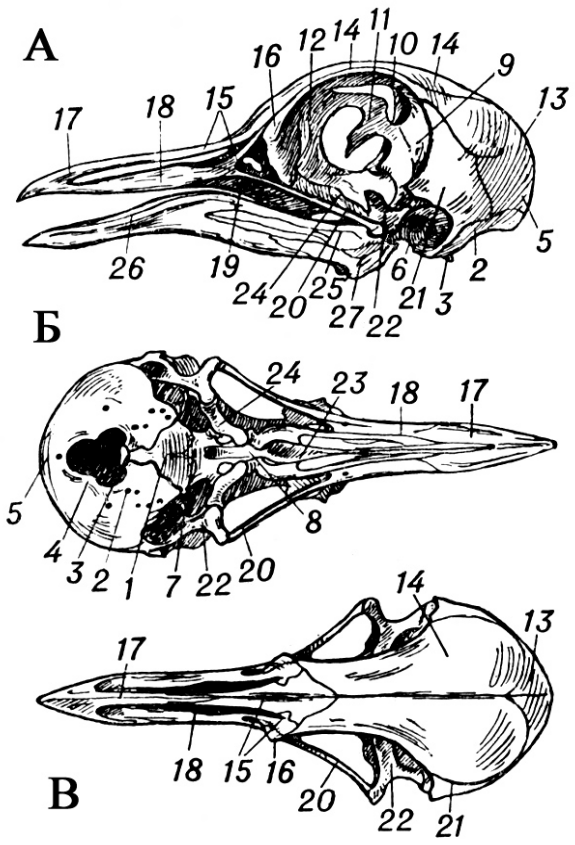
_____

_____

_____

_____

Лабораторна робота 29: <u>Опорно-рухова система птахів</u>



А._____ Б. _____ В. _____

1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____; 16._____;

17._____; 18._____;

19._____; 20._____;

21._____; 22._____;

23._____; 24._____;

25._____; 26._____;

27._____.

Рис. 29.1 Череп голуба – *Columba livia*

1._____; 2._____;

3._____; 4._____;

5._____; 6._____;

7._____; 8._____;

9._____; 10._____;

11._____; 12._____;

13._____; 14._____;

15._____; 16._____;

17._____; 18._____;

19._____; 20._____;

21._____; 22._____;

23._____; 24._____;

25._____; 26._____.

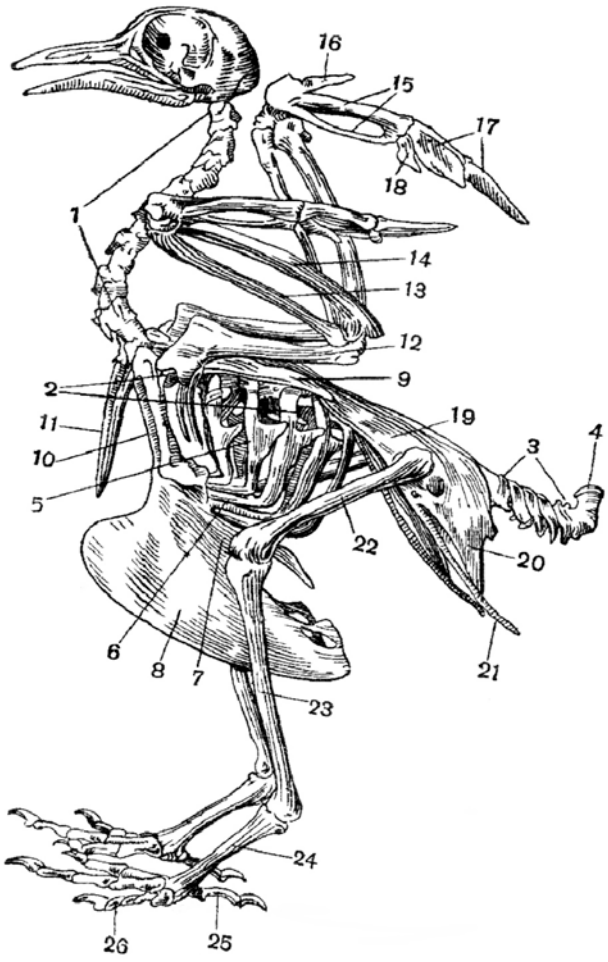


Рис. 29.2 Скелет голуба– *Columba livia*

Клас Ссавці – *Mammalia*

Особливості організації ссавців як вищих хребетних тварин

Нині існує близько 4000 видів ссавців. Розповсюджені на поверхні землі та в ґрунті, у водоймах, в приземних шарах атмосфери; є важливою складовою всіх типів біоценозів.

Походять ссавці від звіроподібних рептилій верхнього карбону. Лінія, яка веде до ссавців – п/кл Synapsida – дивергувала від родовідного дерева рептилій біля самої основи, тому родинні зв'язки між ссавцями та сучасними рядами рептилій досить далекі.

Виникнення звіроподібних рептилій було головною подією на початку еволюційного шляху плазунів. Але в тріасі на передній край вийшли інші групи, насамперед динозаври. Більшість звіроподібних не могли успішно конкурувати з ними і зійшли з еволюційної сцени, але дрібні представники вижили, і від них пішли найперші ссавці. Їх нечисленні залишки знаходять у мезозойських відкладах, починаючи з кінця тріасу. Залишаючись сучасниками динозаврів, дрібні мезозойські предки ссавців протягом десятків мільйонів років не відігравали істотної ролі в житті на Землі.

Інтелектуальні здібності розглядають як критерій прогресу, досягнутого ссавцями. З цими здібностями корелює розвиток ефективного локомоторного апарату, притаманного звірям, досконалішої системи кровообігу та сталої температури тіла. Народження живих дитинчат всіма формами, за винятком найпримітивніших, вигодовування їх молоком та пов'язані з ним турбота про потомство та його навчання – такі новації, введені ссавцями. Результатом їх було подовження періоду індивідуального розвитку та вироблення тонких нервових та інших механізмів, що передує переходу нащадків до самостійного життя. Більша частина цих прогресивних ознак виникла за той довгий період, коли на землі панували динозаври. Для виживання потрібна була швидкість реакції і ссавці мають дякувати динозаврам, які мимоволі забезпечили їм кінцевий успіх.

Крім наявності молочних залоз, ссавцям притаманні також інші типові ознаки: волосяний покрив та м'язова діафрагма. Ще одна ознака, яку використовують як діагностичну, – характер зчленування нижньої щелепи з черепом (покривні кістки – луската та зубна).

Мезозойські ссавці були досить численні й представлені двома еволюційними лініями: п/кл Першозвірі – Prototheria та п/кл Справжні звірі – Theria. Три з чотирьох рядів першозвірів вимерли, ряд однопрохідні – Monotremata – нині представлений качкодзьобом та єхиднами.

Всі типові сучасні ссавці належать до другого підкласу, в якому виділяють 3 інфракласи:

1. Patriotheria – 2 ряди дрібних мезозойських комахоїдних форм від яких, очевидно, в крейді виникли 2 групи вищих ссавців – інфракласи:
2. Metatheria – сумчасті (1 або 3 ряди).
3. Eutheria – справжні звірі або плацентарні.

На час вимирання динозаврів плацентарні вже існували (у верхній крейді). Вони швидко дивергували й багато з них існують донині. Бурний прогрес відбувся в кайнозої і був пов'язаний з послідовним нагромадженням прогресивних пристосувань. Найістотніші з них:

1. Високорозвинений головний мозок, який володіє принциповими відмінностями – "кортикальний" тип. Насамперед, це розвиток переднього мозку, в якому значна частина мозкової речовини зосереджена в корі півкуль. Є добре розвинене мозкове склепіння – неопаліум (нова кора). Тіла нейронів розміщені в ньому пошарово в 6 рядів. Кора дозволяє просторово відображати зовнішній світ на основі інформації від органів чуття. Це – центр вищої нервової діяльності. Лобні долі здійснюють керування спілкуванням тварин, в людини вони пов'язані з мовою.
2. Органи чуття більш досконалі.
3. Велика довжина та диференціація травного тракту.
4. Легені альвеолярної будови.
5. Досконала система кровообігу та будова еритроцитів.
6. Високий рівень обміну речовин.
7. Високий розвиток репродуктивної системи та турботи про потомство.
8. Ускладнення поведінки уможливлює розвиток зв'язків між особинами та утворення складних динамічних угруповань. Це, у свою чергу, підвищує успішність в боротьбі за існування та положення в біоценозах.

В процесі еволюції ссавці пристосувались до найрізноманітніших умов, що сприяло значному морфофізіологічному урізноманітненню групи. Звірі розповсюджені на поверхні землі та в ґрунті, у водоймах, в приземних шарах атмосфери; є важливою складовою всіх типів біоценозів. За характером переважаючих зв'язків із довкіллям виділяють 5 основних екологічних груп ссавців: наземні, підземні, деревні, водні та літаючі (повітряні) звірі (рис.). Найчисельнішою та найрізноманітнішою з них є наземні ссавці, серед яких зустрічаються як широко розповсюджені, так і вузько спеціалізовані

мешканці певних типів ландшафтів (лісів, тундр, степів, пустель, гір). Окрім типово наземних, є напівпідземні, напівдеревні (чи наземно-деревні) та напівводяні (земноводні) ссавці. ***Типово наземними*** є деякі комахоїдні (наприклад, їжаки), хижі (вовки, лисиці, песці, гієни, шакали, тигри, гепарди, бурі ведмеді), різноманітні непарнокопитні та ратичні (коні, віслюки, зебри, антилопи, олені, зубри, барани, свині), зайцеподібні, сумчасті (кенгуру), хоботні (слони), частина гризунів тощо. Тіло наземних ссавців пропорційне, з добре розвиненою шиєю, відносно високими ногами, середніми або великими вушними раковинами. Вони швидко рухаються бігом чи стрибками та мають низку конкретних для різних груп живлення пристосувань для добування їжі. До *напівпідземних* належать звірі, що живуть у норах, які викопують в ґрунті, але живляться на поверхні (кролі, бабаки, ховрахи, полівки, борсуки тощо). Їм властиві сильні, вкорочені кінцівки з добре розвиненими кігтями та маленькі вушні раковини. ***Наземно-деревні ссавці*** – мешканці лісів (соболь, лісова куниця, єнот, чорний ведмідь, бурундук тощо). Деякі з них пересуваються, переважно, по поверхні ґрунту, а на деревах чи кущах роблять гнізда або ж, частково, годуються; інші ж живуть в основному на деревах, але можуть живитися і на землі. Ці звірі мають низку морфологічних пристосувань, серед яких витягнуте тіло, короткі кінцівки з потужною мускулатурою та гострими кігтями, коротка шия, у більшості (насамперед, у дрібних тварин) – довгий пухнастий хвіст, який допомагає здійснювати планеруючі стрибки. Всі представники групи вільно пересуваються як по поверхні ґрунту, так і по деревах. ***Напівводні ссавці*** значну частину життя проводять у воді, хоча зберігають тісний зв'язок з суходолом. До них належать хохуля, водяна полівка, ондатра, бобер, видра та ін. У представників цієї групи розвинені пристосування до плавання (короткі ноги з плавальними перетинками або облямівкою з жорсткого волосся на лапах; іноді – плескатий чи стиснутий з боків хвіст) захисту органів чуття від потрапляння води (маленькі вушні раковини, пристосування для закривання вух та ніздрів) та тіла від намокання і переохолодження (грубий шар підшкірного жиру, густий хутровий покрив). По суходолу ці ссавці рухаються вільно, хоча й не так швидко, як типово наземні; у воді вони добре плавають та пірнають.

Підземні ссавці – справжні землерії, які майже все життя проводять у ґрунті, лише зрідка з'являючись на його поверхні. У пошуках їжі ці тварини (кроти, сумчасті кроти, золоток роти, цокори, сліпаки, сліпушонки та ін.) викопують довгі та складні системи підземних ходів. Тіло їх вкорочене, валькувате, з короткими (у деяких видів – з потужною мускулатурою та великими, міцними кігтями) ногами; шия зовні не помітна, хвіст редукований. Вушні раковини майже повністю редуковані; зір розвинений слабо (у сліпаків та сліпого крота очі, взагалі, заховані під шкіру), зате надзвичайно тонкий нюх.

Деревні ссавці – білки, соні, летяги, шерстокрили, напівмавпи, більшість мавп, лінивці, опосуми – спеціалізовані до життя у деревному ярусі. Усі вони здатні вправно та швидко лазити по деревах і стрибати з одного дерева на інше. Вони мають чіпкі кінцівки з видовженими пальцями (у багатьох видів – з гострими викривленими кігтями); часто – довгий та чіпкий хвіст (використовується як орган хапання та як балансир чи планеруючий пристрій при стрибках). Чудово бігаючи по деревах, по поверхні ґрунту більшість деревних ссавців рухається відносно погано.

До справжніх ***літаючих ссавців*** належить більшість кажанів; основним способом пересування у них є політ (в польоті також добувається їжа). У зв'язку з цим передні кінцівки перетворені на довгі та гнучкі крила, їх пальці (окрім 1-го) видовжені та зв'язані тонкою літальною перетинкою, яка продовжується до задніх кінцівок та хвоста; добре розвинені грудні м'язи, що, як і в птахів, прикріплюються до киля грудини. Добре розвинені вушні раковини; вони сприймають ультразвуки, які видає тварина для орієнтації у просторі та пошуку здобичі. У стані спокою кажани висять догори ногами, підвішуючись лапами задніх ніг; по поверхні ґрунту рухаються досить швидко, використовуючи обидві пари кінцівок.

До ***водних ссавців*** у сучасній фауні належать ластоногі (морські котики, тюлені, моржі), сиренові (ламантини та дюгоні) і китоподібні. Усі вони чудово плавають та пірнають, проте ступінь їх пристосування до водного середовища, а отже, і зовнішня морфологія, істотно відрізняються у ссавців, частково зв'язаних з твердим субстратом та форм, які повністю втратили в еволюції такий зв'язок. До першої групи належать ластоногі; тверда поверхня потрібна їм для розмноження. Кінцівки ластоногих перетворені на 2 пари ластів, задня розміщена на кінці тіла і у справжніх тюленів участі у переміщенні по землі не бере. При плаванні та пірнанні задні кінцівки функціонують як основний локомоторний орган. Шия добре виражена, вушні раковини відсутні, лише у вухатих тюленів залишаються їх рудименти. Хутровий покрив у багатьох видів також значно редукований (моржі, морські леви); роль термоізолятора виконує підшкірний жир. Китоподібні та сиренові повністю втратили здатність виходити на суходіл. Їх тіло набуло рибоподібної форми, шия зовні не виражена, голова ніби злита із тулубом. Органом руху є дволопатевий хвостовий плавець, розміщений у горизонтальній площині; передні кінцівки – плавці – виконують функцію керма і лише іноді, обмежено, - рухового апарату. Задні

кінцівки, вушні раковини та хутровий покрив повністю редуковані; надзвичайно розвинений шар підшкірного жиру.

У сучасній фауні клас ссавців представлений двома підкласами: Першозвірів (Яйцекладних) – Prototheria (ряд Однопрохідні: качко ніс, єхидна, проєхидна) та Справжніх звірів (Живородних) – Theria, яких поділяють на 2 інфракласи: Metatheria – Сумчасті чи Нижчі звірі (ряд Сумчасті) та Eutheria – Справжні, чи Вищі звірі або Плацентарні (18 рядів, в тому числі: Комахоїдні, Кажани, Примати, Зайцеподібні, Гризуни, Китоподібні, Хижі, Ластоногі, Хоботні, Непарнокопитні, Пранокопитні чи Ратичні).

Лабораторна робота 30: Зовнішня і внутрішня будова ссавців
Підклас Звірі – *Theria*
Інфраклас Вищі звірі або Плацентарні – *Eutheria*

Алгоритм розтину мишоподібних гризунів

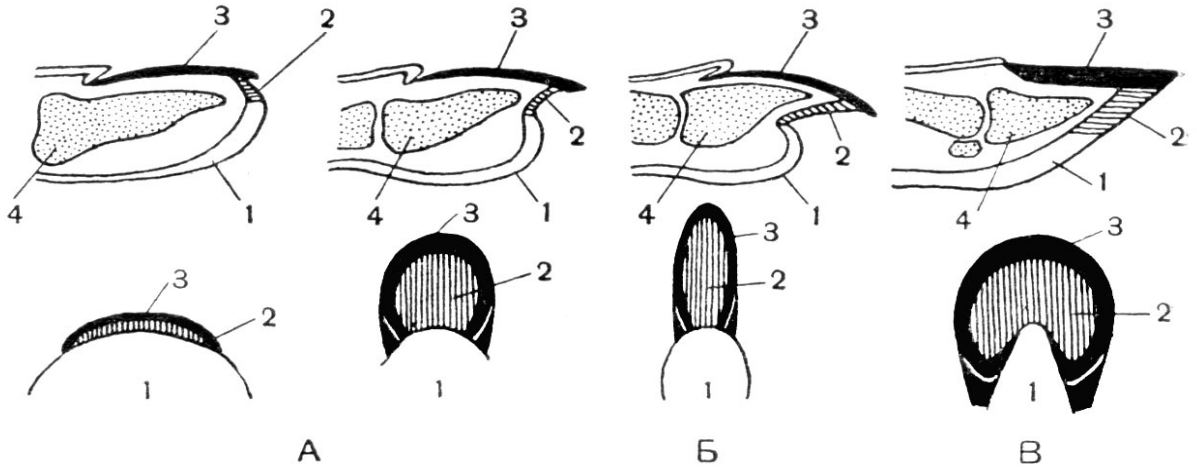
1. Розтин проводять у гумових рукавичках! Зважте тварину, визначте її видову приналежність та стать.
2. Розправте кінцівки й покладіть тварину у ванночку, черевним боком догори. Відтягуючи пінцетом на череві шкіру, зробіть ножицями поздовжній розріз середньої лінії вентральної стінки тіла від статевого отвору до підборіддя (обережно, щоб не розрізати м'язи черева). Шкіру відведіть праворуч і ліворуч та зафіксуйте голками.
3. Розітніть черевну порожнину: обережно, щоб не пошкодити внутрішні органи, зробіть поздовжній розріз по середній лінії і поперечний – по задньому краю останньої пари ребер; шматки м'язів відведіть набік та приколіть голками. Зробіть ножицями два бічні розрізи грудної клітки – на межі кісткових і хрящових відділів ребер. Вирізану середню частину грудної клітки обережно видаліть.
4. Розгляньте загальне розміщення внутрішніх органів та будову окремих систем, після чого відпрепаруйте серце, печінку, кишечник для морфо-функціональних досліджень.

Топографія внутрішніх органів

У шийному відділі тіла добре помітна трахея, під нею можна бачити стравохід. В районі гортані знайдіть щитоподібну залозу, а нижче, в основі грудної клітини – тимус (краще розвинений у молодих тварин).

Серце ссавців знаходиться в передньому відділі грудної клітини й оточене тонкостінною навколосерцевою сумкою (перикардом). Воно складається з чотирьох камер (праве й ліве передсердя та правий і лівий шлуночки); тонкостінні й темніші передсердя відділені поперечною борозною від товщих і світло забарвлених шлуночків. Відпрепаруйте серце, зважте його, розітніть та розгляньте будову, пересвідчившись, що права і ліва половини серця повністю ізольовані одна від одної. В грудній клітині містяться і легені, які складаються із окремих часток (права – з трьох, а ліва – з двох) і вільно звисають на бронхах у плевральних порожнинах (чітко відмежованих від черевної порожнини куполоподібним м’язом – діафрагмою). Бронхи можна побачити, піднявши серце пінцетом.

В черевній порожнині, під діафрагмою міститься темно-червона куполоподібна печінка. Печінка велика, у щура складається із шести часток. Жовчний міхур у щурів відсутній, хоча в більшості ссавців він є. Ліворуч і, частково, – під нею розміщений шлунок. Дванадцятипала кишка утворює U-подібну петлю, в якій міститься гроноподібна підшлункова залоза. Збоку від шлунка розміщена видовжена компактна бурувато-червона селезінка. Дванадцятипала кишка переходить у тонку, яка займає більшу частину черевної порожнини й утворює багато петель. В місці переходу тонкої кишки в товсту знаходиться сліпа кишка. Товста кишка закінчується прямою, що відкривається назовні анальним отвором. Розправте кишечник, проміряйте його довжину та відпрепаруйте його. Під кишечником в поперековій області по боках хребта видно парні метанефричні нирки бобоподібної форми, які щільно прилягають до спинної стінки порожнини тіла. На передньому кінці кожної нирки видно невеликий жовтувато-рожевий утвір – наднирник. Перевірте правильність визначення статі тварини! У самців у нижній частині черевної порожнини можна побачити видовжено-яйцевидної форми сім'яники (у молодих особин – в черевній порожнині, а в дорослих самців – у мошонці – м'язовому вип’ячуванні черевної стінки, зовні вкритому шкірою). На дорзальній поверхні передньої частини сім'яника розміщений вузький видовжений придаток сім'яника. Від нього відходить сім'япровід, який через паховий канал прямує в черевну порожнину. В кінцеву частину кожного сім’япроводу відкриваються зігнуті сім'яні міхурці, розміри яких залежать від ступеня участі самців у розмноженні. Зазвичай можна побачити й копулятивний орган (пеніс). Парні яєчники самок невеликі гроноподібні тіла, що розміщені біля нирок. До них підходять тонкі трубочки - парні яйцепроводи, які відкриваються в порожнину тіла розширеними лійками і впадають у товсті трубчасті утворення – маткові труби. Права і ліва маткові труби зливаються в коротку добре помітну матку (у гризунів вона дворога), яка відкривається у видовжену піхву, що закінчується статевим отвором.. У нестатевозрілих самок роги матки тоненькі, малопомітні, а в особин, що брали участь у розмноженні – широкі. У таких самок на рогах матки можна помітити плацентарні плями. Детальніше з будовою окремих систем органів ознайомтеся, вивчаючи вологі препарати.



А. _____; Б._____; В._____

1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____

Рис. 30.1 Похідні шкіри ссавців

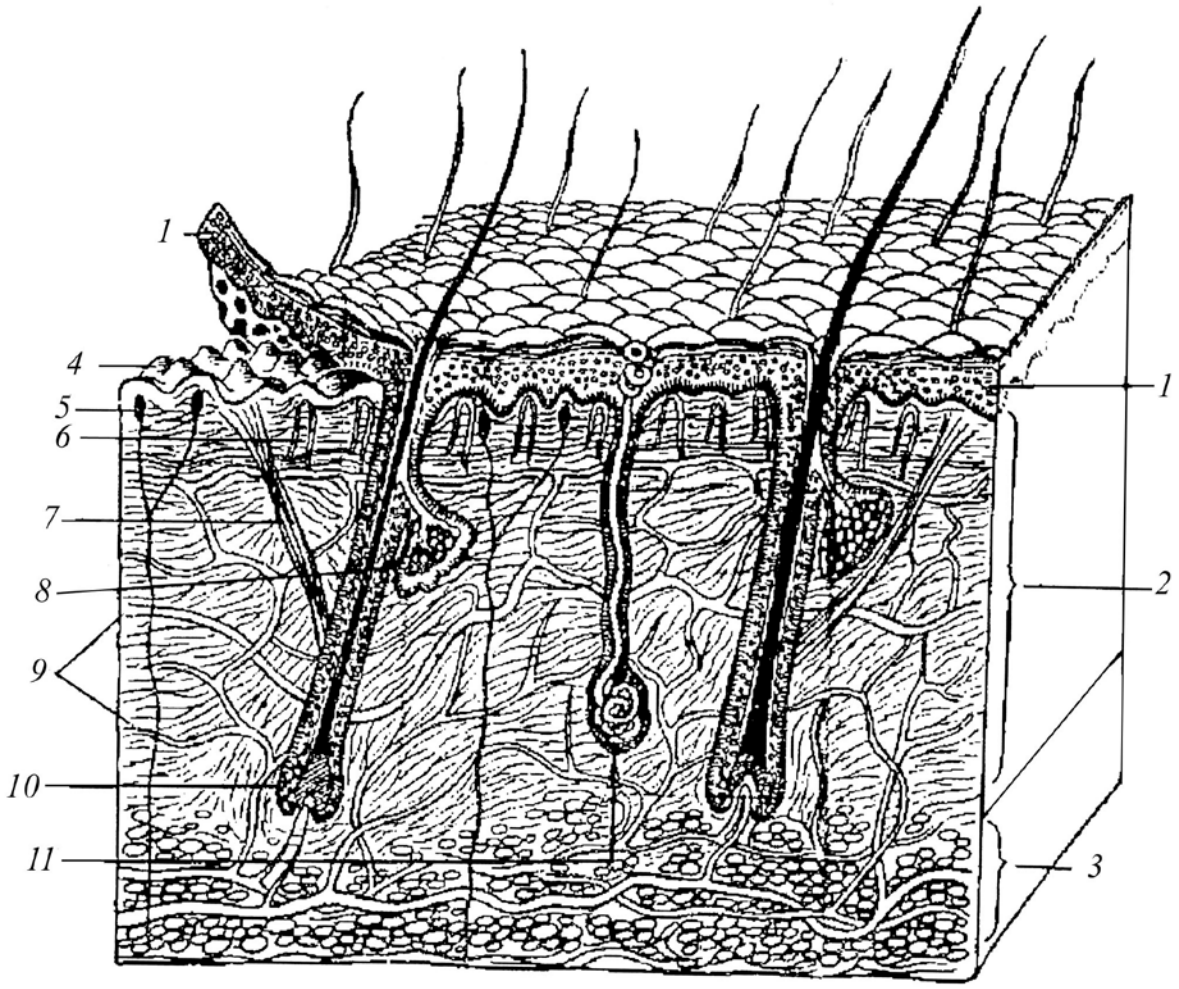


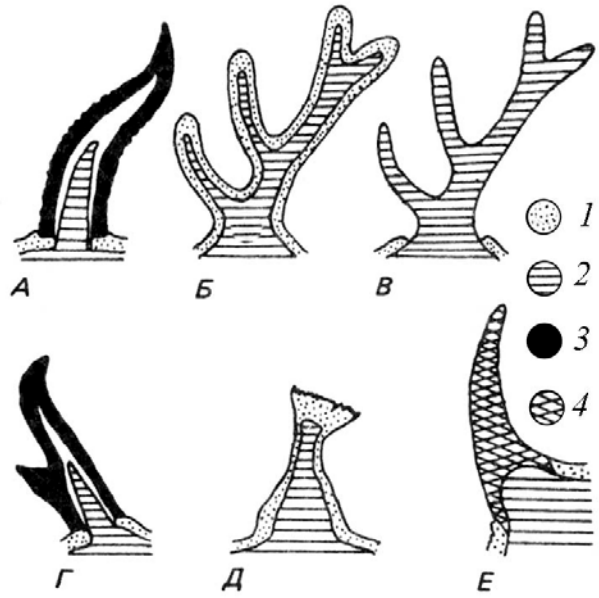
Рис. 30.2 Будова шкіри ссавця

1._____; 2. _____; 3._____;

4._____; 5. _____; 6._____;

7._____; 8. _____; 9._____;

10. _____; 11. _____.



А. справжній ріг корови або вівці;

Б. молодий ріг оленя;

В. олень: ріг, що завершив свій ріст;

Г. ріг вилорога;

Д. ріг жирафа;

Е. ріг носорога.

Рис. 30.3 Будова різних типів рогів ссавців

1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____.

_____

_____

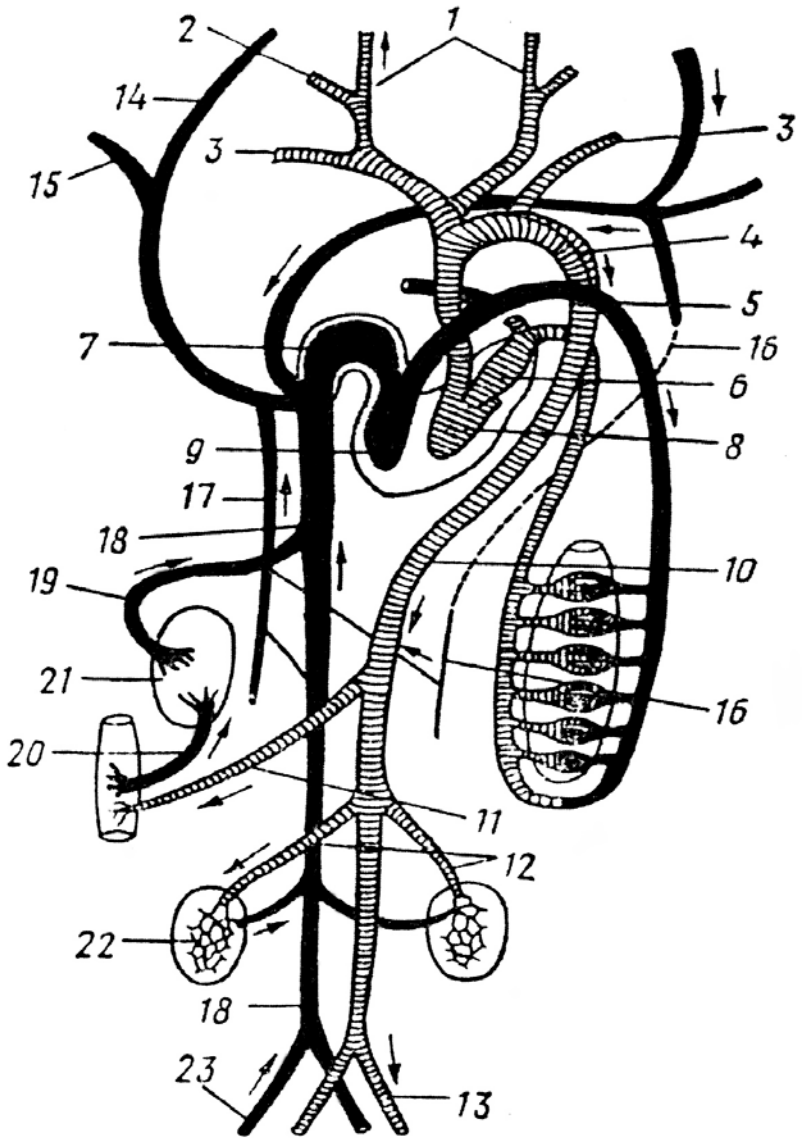
_____

_____

_____

МОРФО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ МИШОПОДІБНИХ ГРИЗУНІВ

органи	показники	№ тварини					
		1	2	3	4	5	6
	вид						
	стать						
тулуб	довжина (ДТ)						
	маса тіла (МТ)						
кишечник	довжина (ДК)						
	маса (МК)						
	МК/МТ						
	ДК/ДТ						
серце	маса (МС)						
	МС/МТ						
печінка	маса (МП)						
	МП/МТ						



1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____
12._____
13._____
14._____
15._____
16._____
17._____
18._____
19._____
20._____
21._____
22._____
23._____

Рис. 30.4 Схема кровоносної системи ссавців

1._____; 2._____;
3._____; 4._____;
5._____; 6._____;
7._____; 8._____;
9._____; 10._____.

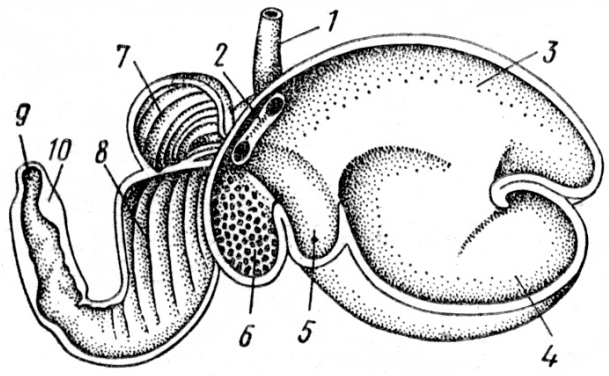
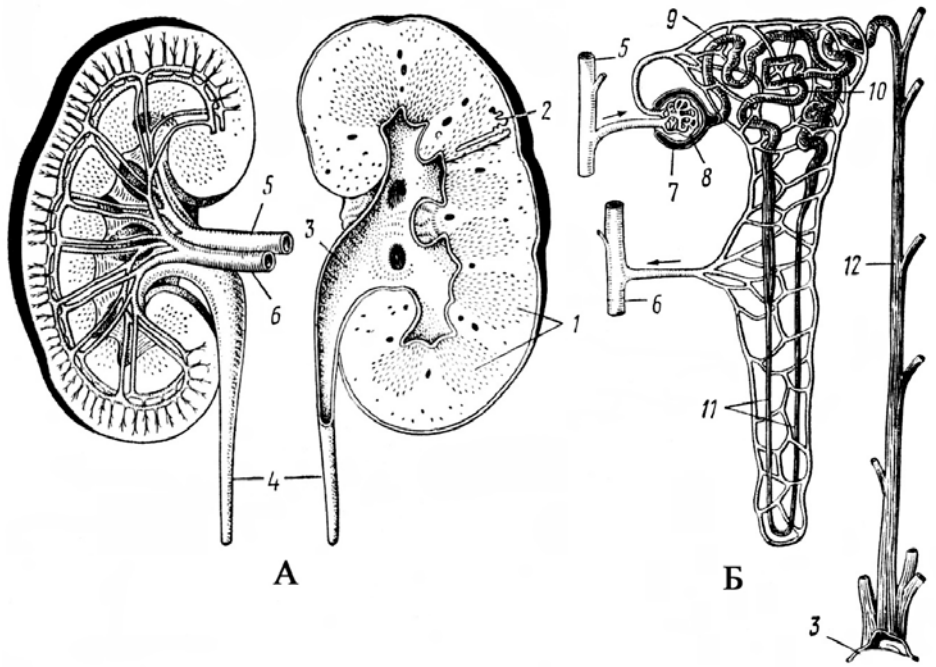
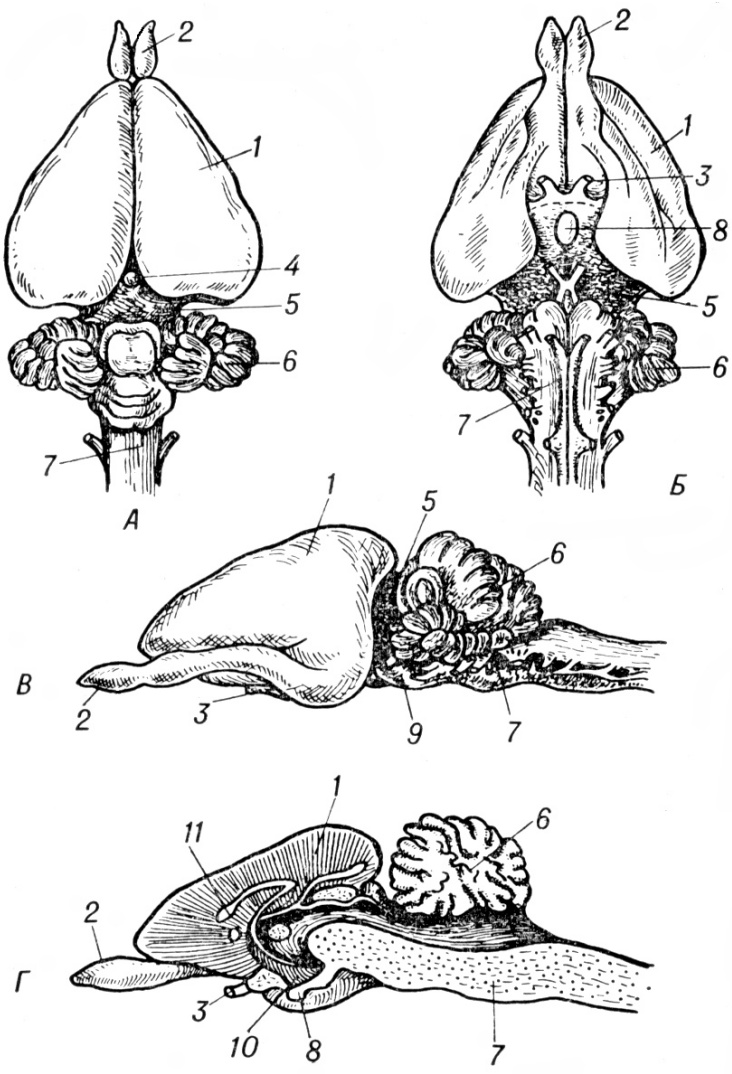


Рис. 30.5 Схема будови шлунку жуйних ссавців



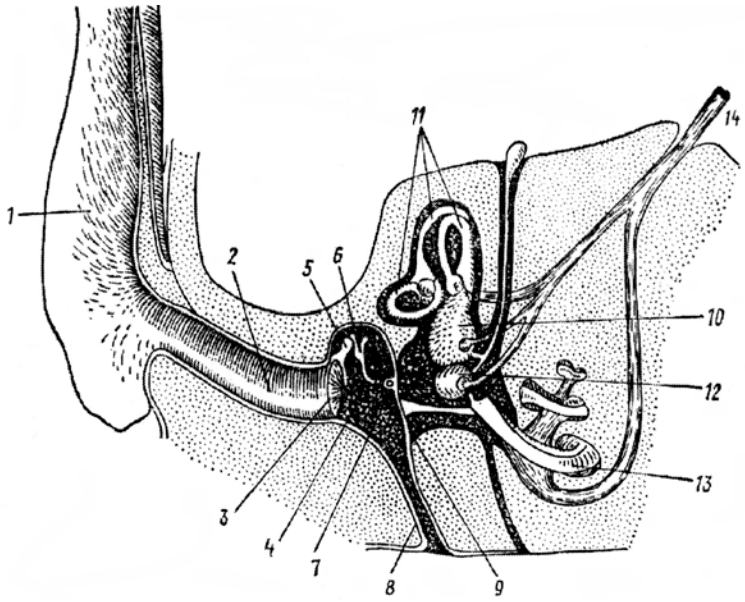
А. _____
Б. _____
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____
12. _____

Рис. 30.6 Нирка ссавця



А. _____
Б . _____
В. _____
Г. _____
1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____
6. _____
7. _____
8. _____
9. _____
10. _____
11. _____

Рис. 30.7 Будова головного мозку ссавців



1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____

Рис. 30.8 Схема органу слуху ссавців

1._____
2._____
3._____
4._____
5._____
6._____
7._____
8._____
9._____
10._____
11._____

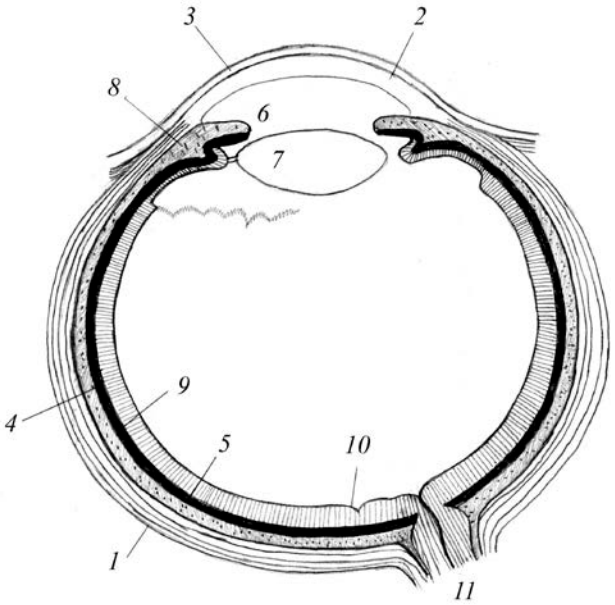
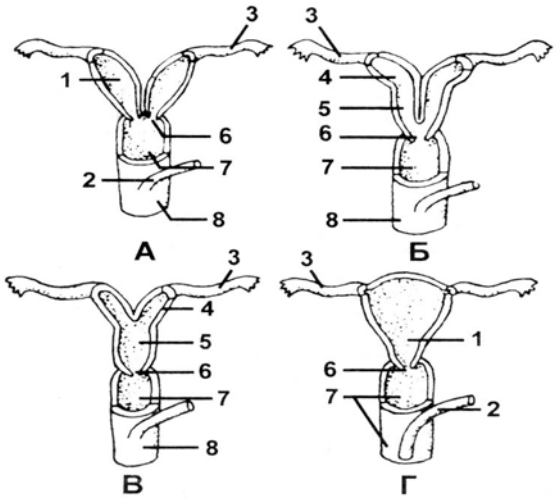


Рис. 30.9 Схема органу зору ссавців



А._____; Б._____;
В._____; Г._____;
1._____; 2._____;
3._____; 4._____;
5._____; 6._____;
7._____; 8._____.

Рис. 30.10 Типи маток ссавців

Лабораторна робота 31: Скелет ссавців

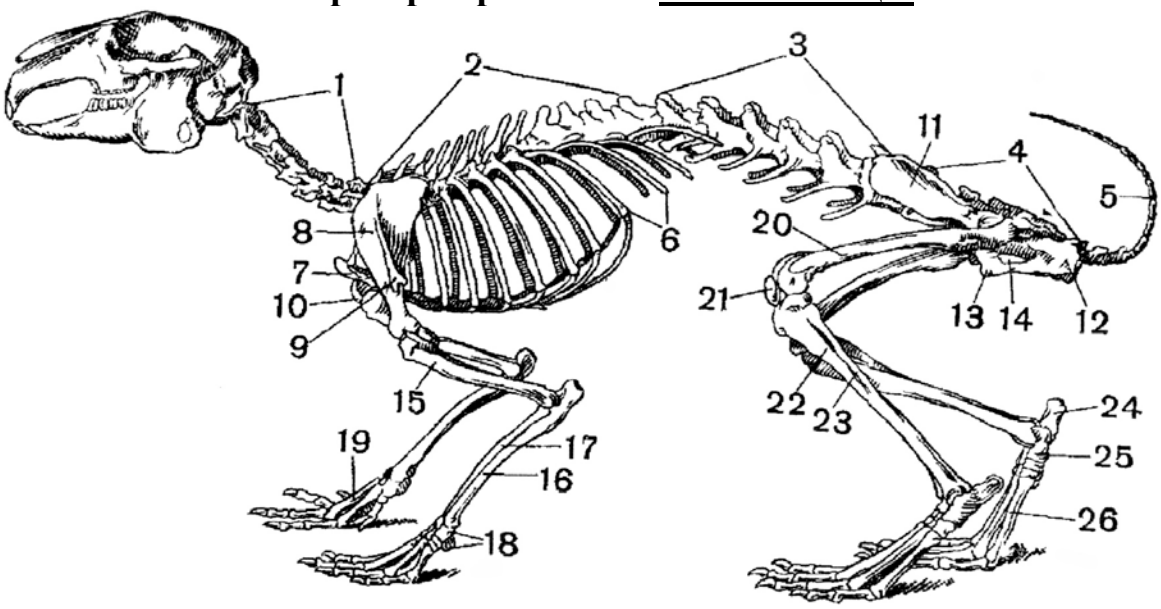


Рис. 31.1 Скелет кроля – *Oryctolagus cuniculus*

1._____; 2. _____; 3._____;
4._____; 5. _____; 6._____;
7._____; 8. _____; 9._____;
10._____; 11._____; 12. _____;
13._____; 14._____; 15. _____;
16._____; 17._____; 18. _____;
19._____; 20._____; 21. _____;
22._____; 23._____; 24. _____;
25._____; 26._____.

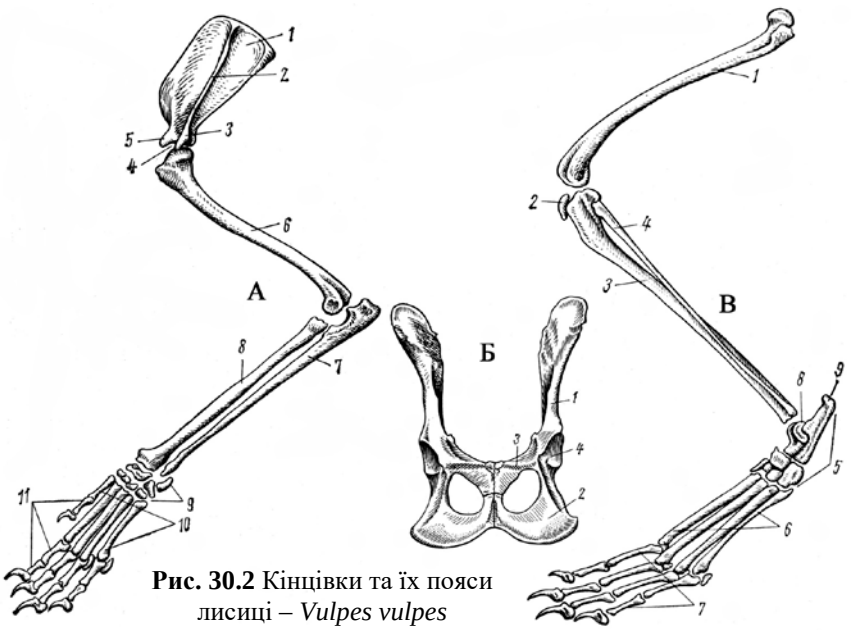
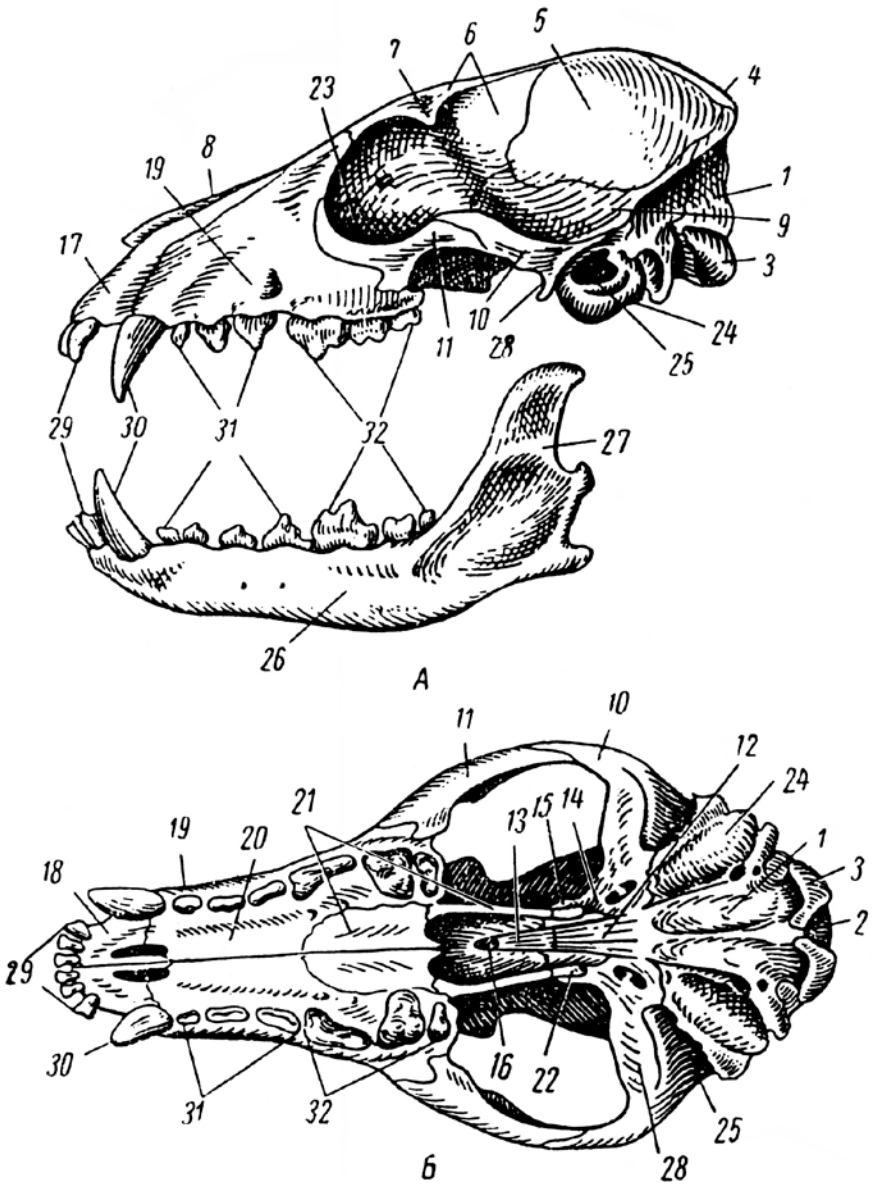


Рис. 30.2 Кінцівки та їх пояси лисиці – *Vulpes vulpes*

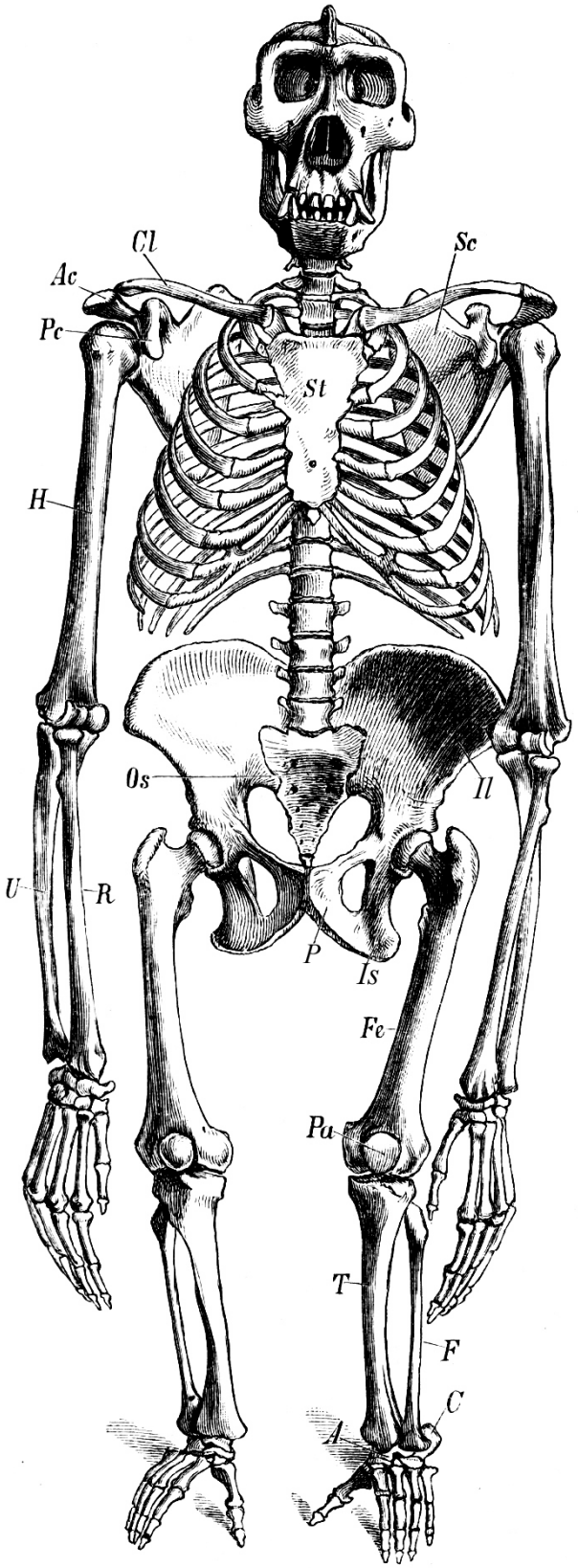
А. _____ 1._____
2._____ 3._____
4._____ 5._____
6._____ 7._____
8._____ 9._____
10._____ 11._____
Б._____ 1. _____
2._____ 3._____
4._____
В._____ 1. _____
2._____ 3._____
4._____ 5._____
6._____ 7._____
8._____ 9._____



1._____;
2._____;
3._____;
4._____;
5._____;
6._____;
7._____;
8._____;
9._____;
10._____;
11._____;
12._____;
13._____;
14._____;
15._____;
16._____;
17._____;
18._____;

19. _____; 20. _____; 21. _____;
22. _____; 23. _____; 24. _____;
25. _____; 26. _____; 27. _____;
28. _____; 29. _____; 30. _____;
31. _____.

Рис. 30.3 Череп лисиці – *Vulpes vulpes*



Cl _____

Sc _____

St _____

Ac _____

Pc _____

H _____

U _____

R _____

Os _____

Il _____

Is _____

P _____

Fe _____

Pa _____

T _____

F _____

C _____

A _____.

Рис. 30.4 Скелет – *Gorilla gorilla*

ПРОАНАЛІЗУЙТЕ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА БІОЛОГІЇ ДВОХ ДОВІЛЬНО ОБРАНИХ РЯДІВ ПТАХІВ

Географічне поширення		
Середовище існування (наземне, водно-наземне, наземно-повітряне)		
Особливості морфології (дзьоб, нижні кінцівки, характер опереня)		
Характер живлення (м'ясоїдні, зерноїдні, всеїдні)		
Особливості шлюбної поведінки (моногами чи полігами)		
Особливості гніздової біології: - тип гнізда; - розміщення гнізда; - кількість кладок протягом сезону; - кількість яєць у кладці; - тип розвитку пташенят		
Значення у природі та господарській діяльності людини		
Типові представники		
Види з Червоної книги України		

МОРФОЛОГІЧНІ ТА ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПЕРШОЗВІРІВ, НИЖЧИХ І ВИЩИХ ЗВІРІВ

	Першозвірі (Яйцекладні) *Prototheria*	**Нижчі звірі** (Сумчасті) *Metatheria*	**Вищі звірі** (Плацентарні) *Eutheria*
Географічне поширення			
Терморегуляція			
Зубна система			
Будова молочних залоз			
Тип та особливості будови яйцеклітини			
Особливості розвитку зародка			
Ряди, основні представники			

ПРОАНАЛІЗУЙТЕ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ТА БІОЛОГІЇ ДВОХ РЯДІВ ПЛАЦЕНТАРНИХ ССАВЦІВ

Кількість видів. Географічне поширення		
Середовище існування (наземне, підземне, водне, напівводне, наземно-повітряне)		
Особливості будови кінцівок		
Інші особливості зовнішньої морфології		
Характер живлення (м'ясоїдні, рослиноїдні, всеїдні)		
Особливості будови травної системи: - зубний апарат; - шлунок; - кишечник		
Особливості шлюбної поведінки (моногами чи полігами)		
Розмноження та турбота про потомство: - кількість розмножень протягом сезону; - термін вагітності; - кількість малят в одному окоті; - турбота про потомство		
Значення у природі та господарській діяльності людини		
Типові представники		
Види з Червоної книги України		

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ШКІРНИХ

	Хрящові риби *Chondrichthyes*	**Променепері** *Actinopterygii*	**Земноводні** *Amphibia*
Особливості будови шкіри			
Типи луски та пір'я (якщо є)			
Наявність пігментних клітин			
Рогові похідні шкіри			
Шкірні залози			

ТАБЛИЦІ

ПОКРИВІВ АНАМНІЙ І АМНІОТ

Плазуни *Reptilia*	**Птахи** *Aves*	**Ссавці** *Mammalia*

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ СКЕЛЕТУ АНАМНІЙ

	Клас Хрящові риби *Chondrichthyes*	**Клас Променепері** *Actinopterygii*	**Клас Земноводні** *Amphibia*
1	**2**	**3**	**4**
Тип черепа			
Будова мозкового відділу черепа			
Будова вісцерального відділу черепа			
Сполучення щелепної дуги з мозковим черепом			
Відділи хребта			

1	2	3	4
Типи хребців та їх будова			
Типи плавців та їх будова			
Скелет поясу передніх кінцівок			
Скелет передніх кінцівок			
Скелет поясу задніх кінцівок			
Скелет задніх кінцівок			

ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ СКЕЛЕТУ АМНІОТ

	Клас Плазуни *Reptilia*	**Клас Птахи** *Aves*	**Клас Ссавці** *Mammalia*
1	**2**	**3**	**4**
Тип черепа			
Будова мозкового відділу черепа			
Будова вісцерального відділу черепа			
Сполучення щелепної дуги з мозковим черепом			
Відділи хребта			

1	2	3	4
Типи хребців та їх будова			
Скелет поясу передніх кінцівок			
Скелет передніх кінцівок			
Скелет поясу задніх кінцівок			
Тип тазу (обґрунтувати)			
Скелет задніх кінцівок			

ПОРІВНЯЛЬНО-АНАТОМІЧНИЙ ОГЛЯД СИСТЕМ ВНУТРІШНІХ ОРГАНІВ АНАМНІЙ

	Клас Хрящові риби *Chondrichthyes*	**Клас Променепері** *Actinopterygii*	**Клас Земноводні** *Amphibia*
1	**2**	**3**	**4**
Структура кишково-шлункового тракту			
Травні залози			
Тип дихання			
Органи дихання (основні й додаткові)			

1	2	3	4
Будова зябер			
Форма легень			
Кількість кіл кровообігу			
Будова серця			
Артеріальна система			
Венозна система			
Відділи головного мозку			

1	2	3	4
Орган слуху			
Орган нюху			
Орган орієнтації			
Кінцеві метаболіти			
Органи виділення			
Тип запліднення			
Середовище розвитку			
Тип розвитку			

ПОРІВНЯЛЬНО-АНАТОМІЧНИЙ ОГЛЯД СИСТЕМ ВНУТРІШНІХ ОРГАНІВ АМНІОТ

	Клас Плазуни *Reptilia*	**Клас Птахи** *Aves*	**Клас Ссавці** *Mammalia*
1	**2**	**3**	**4**
Структура кишково-шлункового тракту			
Травні залози			
Особливості будови легень			
Дихальні шляхи			

1	2	3	4
Механізм дихання			
Органи кровотворення			
Кількість кіл кровообігу			
Будова серця			
Артеріальна система			
Венозна система			
Тип і відділи головного мозку			

1	2	3	4
Функції кори головного мозку			
Будова органу зору			
Будова органу слуху			
Будова органу нюху			
Кінцеві метаболіти			
Органи виділення			
Середовище запліднення			
Середовище розвитку			
Тип розвитку			

ЕКОЛОГО-ТАКСОНОМІЧНА

	Клас Пластинчастозяброві *Elasmobranchii*	**Клас Суцільноголові** *Holocephali*	**Клас Променепері** *Actinopterygii*
1	**2**	**3**	**4**
Кількість видів			
Географічне поширення			
Екологічні групи за місцем проживання			
Екологічні групи за характером живлення			
Пойкілотермні чи гомойотермні			
Предки			
Основні ряди та їх представники			

ХАРАКТЕРИСТИКА ЩЕЛЕПОРОТИХ

Клас Земноводні *Amphibia*	**Клас Плазуни** *Reptilia*	**Клас Птахи** *Aves*	**Клас Ссавці** *Mammalia*
5	**6**	**7**	**8**

1	2	3	4
Види з Червоної книги України			
Промислові види			
Значення групи у природі			
Значення групи в житті людини			

5	6	7	8

ПИТАННЯ ДО МОДУЛІВ

Рубіжний (модульний) контроль № 1 - **Загальнозоологічні поняття. Підцарство Найпростіші. Нижчі багатоклітинні. Ацеломічні тварини, аneліди**

1. Предмет, об’єкт і завдання зоологічної науки.
2. Історія формування зоології як науки.
3. Зв’язок зоології з іншими біологічними дисциплінами.
4. Загальна характеристика тваринного організму.
5. Характеристика типів розмноження тваринного організму.
6. Характеристика типів симетрії тіла тварин.
7. Відмінності в будові тваринної та рослинної клітин.
8. Система тваринного світу.
9. Поняття про життєвий цикл. Типи життєвих циклів.
10. Загальна характеристика Найпростіших.
11. Організація протозойної клітини.
12. Ультраструктура джгутика.
13. Типи розмноження Найпростіших.
14. Типи та способи живлення Найпростіших.
15. Класифікація Найпростіших.
16. Безстатеве розмноження Найпростіших.
17. Статевий процес у найпростіших.
18. Тип Коренеджгутикові: загальна характеристика, система.
19. Загальна характеристика джгутикових.
20. Характеристика і класифікація тваринних джгутикових.
21. Характеристика та класифікація рослинних джгутиконосців.
22. Безстатеве розмноження джгутикових.
23. Класифікація джгутикових.
24. Колоніальні джгутикові.
25. Паразитичні джгутикові.
26. Статеве розмноження джгутикових.
27. Загальна характеристика саркодових.
28. Надклас *Rhizopoda* – загальна характеристика і класифікація.
29. Будова та фізіологія форамініфер.
30. Життєвий цикл форамініфер.
31. Будова та особливості біології променяків.
32. Загальна характеристика сонцевиків.
33. Особливості організації та біології опалін.
34. Тип Лабіринтоподібні.
35. Загальна характеристика та класифікація Передньокомплексних.
36. Особливості будови та біології Споровиків.
37. Особливості організації та біології грегарин.
38. Життєвий цикл грегарин.
39. Організація та життєвий цикл кокцидій.
40. Життєвий цикл малярійного плазмодія.
41. Малярія та методи боротьби з нею.
42. Загальна характеристика Міксоспоридій.
43. Життєвий цикл Міксоспоридій.

44. Особливості будови та біології Мікроспоридій.
45. Життєвий цикл Мікроспоридій.
46. Загальна характеристика Інфузорій.
47. Будова війчастих інфузорій.
48. Фізіологія війчастих інфузорій.
49. Організація та біологія сисних інфузорій.
50. Безстатеве розмноження в Інфузорій.
51. Ядерний апарат Інфузорій.
52. Статевий процес та ядерна реорганізація в Інфузорій.
53. Класифікація війчастих інфузорій.
54. Екологія вільноживучих інфузорій.
55. Філогенія Найпростіших.
56. Еволюційні тенденції розвитку Metazoa
57. Онтогенез багатоклітинних тварин. Періодизація онтогенезу.
58. Особливості раннього ембріогенезу багатоклітинних тварин. Дробіння.
59. Утворення двошарового зародка в ембріогенезі багатоклітинних.
60. Утворення тришарової структури в ембріогенезі багатоклітинних тварин. Утворення целому.
61. Критичний огляд основних гіпотез походження багатоклітинних.
62. Фагоцителлоподібні – найпримітивніші багатоклітинні тварини.
63. Особливості організації Mesozoa.
64. Загальна характеристика губок.
65. Класифікація губок.
66. Загальна схема будови губок.
67. Клітинні елементи губок. Регенерація.
68. Типи іригаційних систем губок.
69. Фізіологія губок.
70. Будова скелету губок. Особливості утворення мінерального та спонгінового скелетів у губок.
71. Риси примітивності в будові губок.
72. Статеве розмноження губок.
73. Екологія губок.
74. Безстатеве розмноження губок. Внутрішнє брунькування та його біологічний зміст.
75. Особливості розвитку губок. Що таке екскурвація?
76. Розділ Radialia та біологічне значення променевої симетрії.
77. Загальна характеристика кишковопорожнинних.
78. Класифікація кишковопорожнинних.
79. Будова та механізми дії жалких клітин.
80. Загальна характеристика гідроїдних
81. Організація гідроїдних поліпів. Поліморфізм колоній.
82. Будова гідроїдної медузи.
83. Розмноження та розвиток гідроїдних поліпів. Поняття про метагенез та гіногенез.
84. Особливості організації сифонофор.
85. Загальна характеристика сцифоїдних медуз.
86. Розмноження та розвиток сцифоїдних. Метагенетичні та гіпогенетичні життєві цикли.
87. Організація сцифоїдних медуз.
88. Загальна характеристика коралових поліпів.
89. Будова та утворення скелету коралових поліпів.
90. Класифікація коралових поліпів.
91. Розмноження та розвиток коралових поліпів. Коралові рифи.

92. Особливості будови гастроваскулярної системи реброплавів.
93. Основні риси будови реброплавів.
94. Розділ Bilateralia та біологічне значення двобічної симетрії.
95. Загальна характеристика плоских червів.
96. Система турбелярій.
97. Еволюція травної системи у турбелярій.
98. Еволюція нервової системи турбелярій.
99. Примітивні риси будови турбелярій.
100. Покриви турбелярій.
101. Розмноження та розвиток турбелярій.
102. Видільна система турбелярій.
103. Статева система турбелярій.
104. Життєвий цикл трематод (загальна схема).
105. Фізіологія трематод.
106. Життєвий цикл котячого сисуна.
107. Життєвий цикл кров'яного дворота.
108. Життєвий цикл ланцетоподібного сисуна.
109. Життєвий цикл печінкового сисуна.
110. Патогенне значення трематод.
111. Організація сисунів у зв'язку з пристосуванням до паразитизму.
112. Особливості організації дорослих цестод.
113. Будова сколекса цестод. Апарат прикріплення.
114. Будова фіни. Типи фін.
115. Будова статевої системи цестод. Гермафродитні та зрілі проглотиди.
116. Життєвий цикл стьожкових червів (загальна схема).
117. Життєвий цикл ехінокока.
118. Життєвий цикл свинячого та бичачого ціп'яків.
119. Життєвий цикл стьожака широкого
120. Життєвий цикл карликового ціп'яка.
121. Життєвий цикл ремінця.
122. Риси спрощення та спеціалізації стьожкових червів як наслідок паразитизму.
123. Будова і фізіологія моногеней.
124. Розмноження моногеней. Життєвий цикл жаб'ячого багатовуста.
125. Життєвий цикл двійчака (спайника) парадоксального.
126. Походження паразитизму в плоских червів.
127. Особливості організації та система первиннопорожнинних тварин.
128. Тип Первиннопорожнинні: будова, біологія, система.
129. Організація черево війчастих.
130. Морфологічне різноманіття круглих червів.
131. Шкірно-м'язовий мішок нематод.
132. Особливості анатомії нематод.
133. Особливості розвитку нематод.
134. Екологічне різноманіття круглих червів.
135. Нематоди – паразити людини.
136. Життєвий цикл філярії Банкрофта.
137. Життєвий цикл анкілостоми (кривоголовки) 12-палої кишки.
138. Життєвий цикл ришти.
139. Життєвий цикл аскариди людської.

140. Життєвий цикл гострика дитячого.
141. Життєвий цикл трихінели спіральної.
142. Нематоди – паразити рослин.
143. Походження паразитизму в нематод.
144. Життєвий цикл Скреблянок.
145. Особливості організації та система немертин.
146. Організація коловерток.
147. Життєвий цикл коловерток.
148. Особливості будови та життєвий цикл волосових.
149. Організація приапулід.
150. Організація кіноринхів.
151. Філогенія первиннопорожнинних тварин.
152. Організація та біологія Сипункулід.
153. Організація та біологія Ехіурид.
154. Загальна характеристика Камптозоїв (Внутрішньопорошицевих).
155. Основні риси будови кільчаків. Система типу Annelida.
156. Порожнини тіла тварин. Функції целому.
157. Поняття про метамерію. Гомономна та гетерономна метамерія.
158. Метамерія аннелід. Вчення про ларвальні та постларвальні сегменти.
159. Морфологія поліхет. Атокні та епітокні поліхети.
160. Будова параподії та переднього кінця тіла поліхет.
161. Видільна система кільчастих червів.
162. Шкірно-м’язовий мішок поліхет.
163. Внутрішня морфологія полі хет: статева, травна, кровоносна, нервова системи.
164. Дробіння яйця поліхет.
165. Будова трохофори.
166. Метаморфоз трохофори. Будова метатрохофори.
167. Розвиток метатрохофори. Поняття про анаморфоз.
168. Екологія поліхет.
169. Статева система олігохет.
170. Розмноження та розвиток олігохет.
171. Морфологія п’явок.
172. Травна система п’явок.
173. Пристосування до хижацтва та паразитизму в п’явок. Взаємовідношення целому та кровоносної системи.
174. Статева система п’явок.
175. Розмноження та розвиток п’явок.

Рубіжний (модульний) контроль № 2. **Трохофорні тварини, вторинноротi та проміжні типи.**

1. Тип Тихоходи – загальна характеристика.
2. Загальна характеристики типу Членистоногі.
3. Класифікація членистоногих.
4. Ароморфози, які зумовили появу членистоногих.
5. Загальна характеристика зябродишних. Система підтипу.
6. Сегментація тіла ракоподібних.
7. Кінцівки тіла у ракоподібних. Будова примітивної кінцівки.
8. Придатки голови зябродишних.
9. Покриви ракоподібних.
10. Кровоносна система ракоподібних.
11. Травна система ракоподібних.
12. Видільна система зябродишних.
13. Дихальна система ракоподібних.
14. Статева система ракоподібних.
15. Органи чуття у ракоподібних.
16. Еволюція нервової системи ракоподібних.
17. Постембріональний розвиток ракоподібних різних класів.
18. Загальна характеристика та представники класу Вищі раки.
19. Загальна характеристика та класифікація хеліцерових.
20. Сегментація тіла у хеліцерових.
21. Розвиток павукоподібних.
22. Покриви хеліцерових.
23. Кінцівки хеліцерових.
24. Кровоносна система павукоподібних.
25. Видільна система у хеліцерових.
26. Особливості будови та фізіології травної системи хеліцерових.
27. Особливості будови нервової системи у хеліцерових.
28. Дихальна система хеліцерових.
29. Органи чуття у хеліцерових.
30. Статева система павукоподібних.
31. Загальна характеристика трахейнодишних.
32. Класифікація комах.
33. Голова комах та її придатки.
34. Типи ротових апаратів комах та особливості їх будови.
35. Груди комах та їх придатки.
36. Будова черевця комах.
37. Видільна система комах.
38. Травна система комах.
39. Нервова система комах.
40. Дихальна система комах.
41. Органи чуття комах.
42. Розмноження та ембріогенез комах.
43. Постембріональний розвиток комах. Типи лялечок.
44. Біологічний зміст різних типів розвитку комах.
45. Сегментація тіла та кінцівки багатоніжок.

46. Будова голови та її придатків у багатоніжок.
47. Внутрішня морфологія багатоніжок.
48. Загальна характеристика типу Молюски.
49. Система типу Mollusca.
50. Спільні риси організації молюсків та кільчастих червів як трохофорних целомічних тварин.
51. Прогресивні особливості організації молюсків у порівнянні з анелідами.
52. Розмноження та розвиток молюсків.
53. Основні тенденції в еволюції нервової системи молюсків.
54. Прояви метамерності у будові нижчих груп молюсків.
55. Порівняльна характеристика підтипів Боконервових та Черепашкових.
56. Виявіть особливості плану будови, розмноження та розвитку боконервових. Екологія борозенчасточеревих та хітонів.
57. Особливості будови та біології Хітонів.
58. Особливості організації та біології двостулкових молюсків. Система класу.
59. Екологічна радіація двостулкових молюсків.
60. Особливості будови дихальної та кровоносної систем Двостулкових.
61. Особливості організації та розвитку Лопатоногих. Значення класу для розуміння філогенії молюсків.
62. Будова Моноплакофор та їх значення для розуміння філогенії молюсків.
63. План будови черевоногих молюсків, їх життєві форми. Система класу. Розмноження і метаморфоз.
64. Класифікація Черевоногих, особливості будови та екології в межах підкласів.
65. Будова черепашки черевоногих молюсків. Форми черепашки.
66. Будова тіла черевоногих молюсків.
67. Поясніть еволюційне становлення асиметрії Черевоногих. Торсійний процес та хіастоневрія.
68. Основні екологічні групи Черевоногих, їх морфофункціональні адаптації та роль у природі.
69. Особливості морфології Головоногих. Екологія цефалопод.
70. Особливості внутрішньої будови Головоногих.
71. Доведіть, що Головоногі – найбільш високоорганізований клас типу Mollusca.
72. Доведіть, що організація головоногих є результатом пристосування до активного хижацтва. Життєві форми.
73. Розмноження та розвиток Головоногих.
74. Порівняйте будову та еволюційний рівень підкласів наутилоідей та колеоїдей (клас Головоногі).
75. Практичне значення молюсків. Марикультура. Геліцикультура.
76. Наведіть характерні риси будови та біології Щетинкощелепних як активно плаваючих хижаків. Висвітліть їх роль в ланцюгах живлення.
77. Виявіть риси подібності Щетинкощелепних з вторинноротими тваринами.
78. Виявіть особливості організації та біології Форонід. Будова личинки та метаморфоз Форонід.
79. Визначте характерні риси будови та способу життя Моховаток.
80. Розмноження та розвиток Моховаток.
81. Колоніальність у Моховаток. Поліморфізм колоній.
82. Особливості будови та біології Плечоногих, їх місце в системі тваринного світу.
83. Екологічні групи Плечоногих та їх морфофункціональні адаптації.
84. Розгляньте план будови, розмноження та розвиток Погонофор у зв'язку з їх екологічними особливостями.
85. Визначте місце Погонофор в системі тваринного світу. Риси подібності з вторинноротими тваринами.
86. Клас Безвуздечкові (Вестиментифери): особливості будови та біології.
87. Клас Вуздечкові: особливості будови та біології.
88. Риси організації Вторинноротих тварин. Система надтипу.
89. Особливості будови та біології Кишководишних.
90. Особливості будови та біології Крилозяброві.

91. Загальна характеристика Голкошкірих. Система типу.
92. Будова та функції амбулакральної системи.
93. Будова травної системи та особливості живлення голкошкірих з різних класів.
94. Розвиток Голкошкірих.
95. Особливості організації та біології морських лілей.
96. Особливості організації та біології морських зірок.
97. Особливості організації та біології офіур.
98. Особливості організації та біології морських їжаків.
99. Особливості організації та біології голотурій.
100. Філогенія та екологічна радіація голкошкірих.

Рубіжний (модульний) контроль № 3 - **Морфофізіологічні особливості хордових тварин**

1. Загальна характеристика типу Хордових. Зазначте риси, що пов'язують їх з іншими групами тварин.
2. Система типу хордових.
3. Розвиток ЦНС хордових.
4. Еволюція видільної системи хордових.
5. Особливості метаболізму хордових тварин.
6. Критичний огляд основних гіпотез походження хордових.
7. Сучасні погляди на проблему походження хордових тварин.
8. Особливості будови та біології Покривників.
9. Колоніальність у Личинкохордових.
10. Особливості будови та розмноження асцидій.
11. Особливості будови та розмноження сальп.
12. Особливості будови та розмноження апендикулярій.
13. Вкажіть ознаки будови покривників, що вказують на їх приналежність до хордових.
14. Загальна характеристика підтипу Безчерепних.
15. Ембріогенез хордових на прикладі ланцетника.
16. Особливості кровоносної системи ланцетника.
17. Живлення та особливості травної системи ланцетника.
18. Видільна система ланцетника. Сечоутворення та виведення з організму продуктів метаболізму.
19. Нервова система та органи чуття ланцетника.
20. Загальна характеристика підтипу Хребетних.
21. Система підтипу хребетних.
22. Закладка та розвиток черепної коробки у хребетних. Типи черепів.
23. Покриви тіла та мускулатура хребетних.
24. Опорно-рухова система хребетних.
25. Еволюція черепа хребетних. Типи черепів (за наявністю вискових западин).
26. Закладка, розвиток та будова органів слуху хребетних. Еволюція органів слуху.
27. Закладка та будова органів зору хребетних. Адаптації органів зору до умов існування тварин.
28. Характеристика круглоротих як примітивної групи хребетних.
29. Опишіть опорно-рухову систему круглоротих.
30. Дихання та кровообіг круглоротих.
31. Живлення та особливості травної системи круглоротих..
32. Особливості видільної системи круглоротих.
33. Статева система та особливості розмноження круглоротих.
34. Нервова система та органи чуття круглоротих.
35. Загальна характеристика риб як первинноводних хребетних, їх розповсюдження та різноманітність.
36. Походження та еволюція риб.
37. Система класу Пластинчастозяброві риб (поділ на підкласи та надряди).
38. Надряд Акули: характерні особливості, основні ряди, їх представники.
39. Надряд Скати: характерні особливості, основні ряди, їх представники.
40. Підклас Лопатепері риби: особливості організації, сучасне поширення, система.
41. Надряд Ганоїдні: особливості організації, сучасне поширення, система.
42. Костисті риби (Teleostei): особливості організації, основні надряди та ряди, їх характеристика, представники.
43. Покриви риб, шкіра та її похідні.
44. Скелет голови Пластинчастозяброві риб,
45. Будова скелету голови костистих риб.
46. Будова скелету тулуба, кінцівок та поясів кінцівок риб.
47. Особливості газообміну риб.

48. Кровоносна система пластинчастозябрових та костистих риб.
49. Особливості ЦНС та органи чуття риб.
50. Розмноження та розвиток Пластинчастозябрових риб. Визначте прогресивні риси в розмноженні цієї групи тварин, дайте їм оцінку.
51. Розмноження та розвиток Кісткових риб.
52. Екологічні групи риб. Пристосування до життя в різних умовах водного середовища.
53. Міграції та орієнтація риб.
54. Господарське значення риб. Охорона та збагачення рибних ресурсів. Походження земноводних. Екологічні та морфологічні перебудови, що обумовили їх вихід на сушу.
55. Система класу Земноводних.
56. Ряд Безхвості амфібії: характеристика основних родин, їх представники.
57. Ряд Хвостаті амфібії: характеристика основних родин та їх представники.
58. Будова скелету голови земноводних.
59. Скелет тулуба, кінцівок та поясів кінцівок земноводних.
60. Будова серця земноводних, його робота.
61. Кровоносна система земноводних. Визначте адаптації до водно-наземного способу життя.
62. Особливості дихання амфібій.
63. Особливості ЦНС та органи чуття земноводних.
64. Особливості розмноження та розвиток земноводних.
65. Основні екологічні групи земноводних, їх адаптації до умов навколишнього середовища.
66. Рідкісні і зникаючі види земноводних Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.
67. Визначте та обґрунтуйте основні морфологічні перебудови, які забезпечили повне опанування хребетними суходолу.
68. Морфофізіологічні та екологічні відмінності анамній та амніот на ембріонально-личинкових стадіях розвитку.
69. Морфофізіологічні та екологічні відмінності дорослих форм анамній та амніот.
70. Загальна характеристика плазунів як найбільш примітивних первинноназемних хребетних. Визначте перебудови у зв'язку з повним виходом на сушу.
71. Походження та еволюція птахів.
72. Еволюція черепа рептилій. Типи черепів.
73. Будова осьового скелету, кінцівок та поясів кінцівок плазунів.
74. Особливості будови зовнішнього та внутрішнього скелету черепах.
75. Дихання та газообмін у рептилій.
76. Підклас Лускаті: морфобіологічна характеристика, розповсюдження, основні ряди та представники.
77. Підклас Черепахи: морфобіологічна характеристика, розповсюдження, представники.
78. Підклас Крокодили: морфобіологічна характеристика, розповсюдження, представники.
79. Загальна характеристика птахів як амніот, що пристосувались до польоту.
80. Система класу Птахи: підкласи Ящерохвостих та Віялохвостих, риси подібності та відмінності між ними.
81. Надряд Безкільові птахи: особливості будови, розмноження, різноманітність.
82. Надряд Плаваючі птахи (Пінгвіни): морфобіологічна характеристика, розповсюдження, представники.
83. Надряд Кілегруді птахи: особливості організації, характеристика основних рядів, їх представники.
84. Покриви тіла птахів. Будова пера, типи пір'я та його функції
85. Адаптивні риси в будові скелету птахів.
86. Різноманітність пристосувань птахів до живлення різним кормом. Особливості травної системи птахів.
87. Кровоносна система птахів. Відмінність її від плазунів.
88. Особливості органів зору птахів. Значення зору в житті птахів.
89. Охарактеризуйте риси подібності та відмінності між плазунами та птахами.
90. Адаптивні риси в будові та функціях дихальної системи птахів. Механізм подвійного дихання птахів.
91. Міграції птахів як адаптивне явище. Причини виникнення міграцій, орієнтація під час міграцій.
92. Рідкісні і зникаючі види птахів Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.

93. Загальна характеристика ссавців як найбільш високоорганізованих хребетних, їх різноманітність та розповсюдження.
94. Система класу Ссавці: поділ на підкласи та інфракласи, їх порівняльна характеристика.
95. Особливості будови скелету голови ссавців.
96. Зв'язок травної системи ссавців з характером їжі та способами її добування.
97. Особливості кровоносної системи ссавців, формені елементи крові та їх функції.
98. Особливості ЦНС ссавців.
99. Складні форми поведінки та популяційної організації.
100. Підклас Яйцекладні ссавці: риси організації та біології, розповсюдження, представники.
101. Інфраклас Сумчасті ссавці: риси організації, особливості розмноження, розповсюдження, представники.
102. Інфраклас Плацентарні ссавці: особливості організації та розмноження, розповсюдження.
103. Характерні особливості основних рядів плацентарних ссавців; типові представники.
104. Рідкісні і зникаючі види ссавців Буковини, особливості їх біології та заходи охорони.
105. Еволюційна історія та філогенія безхребетних тварин.
106. Еволюційна історія та філогенія хребетних.
107. Сучасна система тваринного світу.
108. Рідкісні і зникаючі види риб Буковини, особливості біології та заходи охорони.Загальна характеристика земноводних як найбільш примітивних наземних хребетних. Обґрунтуйте тісний зв'язок їх з водою.

Теми рефератів*

1. Типи симетрії у найпростіших та життєві форми одноклітинних
2. Опорно-рухові органели та типи руху найпростіших
3. Способи живлення найпростіших та органели травлення
4. Типи ядерного апарата найпростіших та способи їх поділу
5. Розмноження найпростіших та різноманіття їх життєвих циклів
6. Ознаки плезіоморфності та апоморфності в різних типах найпростіших
7. Філогенетичні зв'язки між типами підцарства Найпростіших
8. Риси примітивності організації фагоцителоподібних і паразоїв
9. Порівняльна характеристика розвитку у *Placozoa* і *Spongia*
10. Сучасні гіпотези походження багатоклітинності
11. Походження *Placozoa* і *Spongia*
12. Походження та філогенія кишковопорожнинних та реброплавів. Екологічна радіація.
13. Утворення коралових споруд. Геологічна роль коралових поліпів
14. Коралові поліпи як сировина для ювелірної промисловості
15. Гістологічні особливості двошарових тварин. Типи, структура та функціонування жалких клітин
16. Еволюція травної системи у плоских червів
17. Еволюція видільної системи у плоских червів
18. Еволюція нервової системи у плоских червів
19. Суть гетерогонії у трематод, її адаптивне значення та походження
20. Шляхи походження паразитизму у плоских червів
21. Походження та філогенія плоских червів
22. Особливості будови кишечника у первиннопорожнинних тварин та особливості його ембріогенезу у представників різних таксонів
23. Філогенія та екологічна радіація первиннопорожнинних
24. Нематоди – паразити людини
25. Особливості біології коловерток
26. Походження та спеціалізація целому
27. Принципи полімеризації та олігомеризації в еволюції кільчаків
28. Роль круглих та малощетинкових червів у формуванні ґрунту
29. Філогенетичні відношення в типі *Annelida* та між типами *Annelida, Sipunculida, Echiurida*
30. Особливості будови та біології ехіурид і сипункулід
31. Екологічна радіація кільчаків
32. Організація перлового промислу. Марикультура
33. Гігантські кальмари. Історія відкриття
34. Трилобіти
35. Ракоскорпіони
36. Особливості будови, біології та геологічна історія мечохвостів
37. Характеристика представників надкласу *Myriapoda*
38. Філогенетичні відношення та екологічна радіація в надкласі багатоніжок.
39. Будова, біологія, система та різноманітність *Entognata*
40. Терміти. Особливості організації колоній
41. Господарське значення перетинчастокрилих родини *Apidae*. Штучне розведення джмелів та інших представників родини
42. Бджола медоносна. Бджільництво.
43. Порівняльна характеристика життєвих циклів членистоногих
44. Комахи як засіб біологічної боротьби із шкідниками
45. Філогенія та екологічна радіація голкошкірих
46. Викопні голкошкірі та їх роль в екосистемах палеозойських морів
47. Тип Погонофори. Історія відкриття, сучасні дослідження
48. Тип Щетинкощелепні. Біологія, екологія, система, різноманітність
49. Тип Напівхордові. Біологія, екологія, система, різноманітність

50. Тип Моховатки. Біологія, екологія, система, різноманітність, роль в геологічних процесах
51. Тип Плечоногі. Біологія, екологія, система, різноманітність, значення в сучасних морських екосистемах та гідро екосистемах минулих геологічних епох
52. Основні етапи філогенії безхребетних
53. Еволюція кровоносної системи хордових тварин.
54. Порівняльний аналіз центральної нервової системи хордових тварин.
55. Сучасні наукові уявлення про походження хордових тварин.
56. Походження, еволюція та адаптивна радіація нижчих хордових тварин.
57. Порівняльно-анатомічна характеристика дихальної системи хребетних.
58. Еволюція видільної системи хребетних. Адаптації водно-сольового обміну до місць існування та способу життя.
59. Адаптації органів зору хребетних до умов існування та способу життя.
60. Сучасні наукові уявлення про походження щелепоротих тварин. Система риб.
61. Рідкісні і зникаючі риби Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.
62. Основні морфологічні перебудови, які забезпечили вихід хребетних на сушу.
63. Система класу Amphibia; викопні групи земноводних.
64. Сучасні наукові уявлення про походження наземних хребетних.
65. Рідкісні і зникаючі амфібії Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.
66. Основні шляхи еволюційного розвитку плазунів як панівної групи хребетних мезозойської ери.
67. Риси прогресивної еволюції скелету плазунів.
68. Система класу Reptilia; викопні групи плазунів.
69. Ряд Черепахи: морфологічні особливості, систематичний огляд, поширення.
70. Підклас Крокодили: морфобіологічна характеристика, представники та їх розповсюдження.
71. Підклас Дзьобоголові: морфобіологічна характеристика, розповсюдження.
72. Рідкісні і зникаючі плазуни Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.
73. Рідкісні і зникаючі птахи Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.
74. Система класу Aves; викопні групи птахів.
75. Екологічні групи птахів і відповідні адаптації до умов середовища.
76. Надряд Плаваючі птахи: морфобіологічна характеристика, представники та їх розповсюдження.
77. Риси високої організації ссавців, їх біологічне значення.
78. Основні екологічні групи ссавців; адаптації в пересуванні, живленні, розмноженні.
79. Рідкісні і зникаючі ссавці Буковини; особливості їх біології та заходи охорони.
80. Шкіра ссавців, її похідні. Будова та функції шкірних залоз.
81. Особливості будови травної системи ссавців. Пристосування до живлення різними кормами.
82. Система класу Mammalia; викопні групи ссавців.
83. Морфобіологічна характеристика Першозвірів.
84. Інфраклас Сумчасті ссавці: характерні риси будови, розмноження, представники та їх розповсюдження.
85. Інфраклас Плацентарні ссавці: морфологічна характеристика, основні ряди, їх представники.
86. Ряд Китоподібні: особливості організації, поширення, представники.
87. Ряд Ластоногі: особливості організації, географічне поширення.
88. Ряд Сірени: особливості організації, географічне поширення.
89. Ряд Трубкозуби: особливості організації, географічне поширення.
90. Ряд Дамани: особливості організації, географічне поширення.
91. Ряд Хоботні: особливості організації, географічне поширення.
92. Цінні хутрові звірі Буковини та проблеми їх охорони.
93. Основні етапи філогенії безхребетних.
94. Основні етапи філогенії хордових.
95. Сучасна система тваринного світу: методичні підходи та принципи побудови.

*- не більше одного реферату за семестр

КРИТЕРІЇ ОЦІНЮВАННЯ НАВЧАЛЬНИХ ДОСЯГНЕНЬ СТУДЕНТІВ
(узгоджені зі шкалою ECTS)

Критерії оцінювання протоколів:

- Максимальну кількість балів (диференційовано, в залежності від складності завдання) студент отримує за своєчасне акуратне оформлення протоколу лабораторної роботи, який містить схематичні рисунки всіх розглянутих на парі препаратів із правильними позначеннями на них відповідних структур, правильно та повно заповнені таблиці чи виконані у належному обсязі інші завдання.
- За несвоєчасне виконання протоколу, неакуратне оформлення, відсутність окремих рисунків чи підписів до них або ж наявність невірних позначень; неточне трактування питання у таблицях чи неповне їх опрацювання від максимальної оцінки віднімається по 20 %.

Критерії оцінювання модульних контрольних робіт:

На проміжних модульних колоквіумах (контрольних роботах чи усних опитуваннях) студент розкриває питання з переліку, поданого до даного модулю. Максимальну кількість балів за кожне завдання студент отримує в разі повного і вірного висвітлення даного питання. В разі подання неповної або неточної відповіді максимальна оцінка даного завдання знижується на бал, кратний 0,5, залежно ступеня повноти та правильності відповіді.

Критерії оцінювання узагальнюючих таблиць:

Правильно та повністю заповнена узагальнююча таблиця оцінюється в 1 бал; таким чином, максимальна кількість балів за узагальнюючі таблиці – 12. При наявності помилок чи незаповнених граф (рядків) оцінка знижується кратно 0,1 бала.

Критерії оцінювання практичних навичок:

Студент отримує 5 практичних завдань, правильне виконання кожного з яких оцінюється в 1 бал (сумарно – 5 балів). При наявності помилок оцінка знижується кратно 0,1 бала.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

Базова

1. Щербак, Г. Й. & Царичкова, Д. Б. (2017). *Зоологія безхребетних*. Київ.
2. Лукашов, Д. В. (2013). *Загальна зоологія безхребетних тварин: Курс лекцій*. Суми.
3. Царик, Й. В. (2013). *Зоологія хордових*. Львів.
4. Kardong, K. V. (2019). *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution; 8th ed.* New York/
5. Pough, F. H. & Janis, C. M. (2019). *Vertebrate life*. Oxford University Press.

Допоміжна

1. Щербак, Г. Й., Царичкова, Д. Б. & Вервес, Ю. Г. (1995, 1996, 1997). *Зоологія безхребетних. В 3-х томах.* Київ.
2. Хлус, Л. М. (2001). *Зоологія безхребетних: Курс лекцій. Частина 1.* Чернівці: Рута,.
3. Хлус, Л. М. & Череватов, В. Ф. (2004). *Зоологія безхребетних. Трохофорні тварини: Курс лекцій. Частина 2.* Чернівці.
4. Приходська, К. Г., Мардар Г. І. & Ільєнко, М. М. (2002). *Порівняльна анатомія хребетних.* Чернівці.
5. Hickman, C. P., Roberts, L. S. & Larson, A. (2001). *Integrated principles of zoology. Eleventh edition.* New York.
6. Pechenik, J. A. (1996). Biology of the Invertebrated. New York.
7. Hickman, C. P., Roberts, L. S. & Larson, A. (2001). Integrated principles of zoology. Eleventh edition. – New York.
8. Kardong, K. V. (2012). *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution.* New York:
9. Linzey, E. (2003). *Vertebrate biology*. New York.

ЗМІСТ

Вступ 3

Вивчення фіксованих тварин, вологих та сухих препаратів 4

Вимова латинських літер та їх сполучень 7

МОДУЛЬ 1. Загальнозоологічні поняття. Підцарство Найпростіші.

Нижчі багатоклітинні. Ацеломічні тварини, анеліди 8

МОДУЛЬ 2. Трохофорні тварини, вторинноротi та проміжні типи 58

МОДУЛЬ 3. Морфофізіологічні особливості хордових тварин 175

Список рекомендованої літератури 291

Навчальне видання

Череватов Володимир Федорович,

Тимочко Леся Іванівна

ЗООЛОГІЯ ІЗ ОСНОВАМИ ПАЛЕОЗООЛОГІЇ

Навчальний посібник для лабораторних занять та самостійної роботи

Літературна редакторка ***Ряднова В.П.***

Технічна редакторка ***Кудрінська О.М.***

Підписано до друку 13.12.2023. Формат 60x84/8
Електронне видання.
Ум.-друк. арк. 34,2. Обл.-вид. арк. 36,8. Зам. Н-091.
Видавництво та друкарня Чернівецького національного університету
імені Юрія Федьковича
58002, м.Чернівці, вул. Коцюбинського, 2
e-mail: ruta@chnu.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК №891 від 08.04.2002 р.