

## КЛАС ПТАХИ – AVES

### Загальна характеристика

Птахи - це різко відокремлена, високоспеціалізована група вищих хребетних тварин. За анатомічною будовою та характером ембріонального розвитку вони подібні до плазунів (являють собою прогресивну гілку останніх). Однак у їх організації виділяють ряд специфічних особливостей, які пов'язані з пристосуванням до польоту та наявністю постійної температури тіла (гомойотермність). На подібність до плазунів вказують такі ознаки: мала кількість шкірних залоз; наявність одного потиличного відростка в черепі; діапсидний монозигальний череп з редукованою верхньою скроневою дугою; протікання артеріальної крові в правій дузі аорти; тотожний розвиток зародка; зчленування кінцівок інтертарзального й інтеркарпального типу; наявність рогових лусок на пальцях, цівці та роговому покриві дзьоба; наявність гачкоподібних відростків на ребрах; метанефричні нирки; наявність клоаки. Специфічні ознаки організації птахів пов'язані з їх пристосуванням до польоту. До них належать: - обтічна форма тіла; - перетворення передніх кінцівок у крила; - наявність кіля і складного крижа; - перетворення лускового покриву в складно диференційований пір'яний покрив; - наявність потужних грудних і підключичних м'язів; - наявність полегшених пневматичних кісток; - наявність пов'язаних з легенями повітряних міхурів, які пронизують усе тіло; - редукція зубної системи й заміна масивних щелеп легким роговим дзьобом; - наявність м'язового шлунку; - відсутність задньої кишки та сечового міхура. Завдяки багатьом незначним перетворенням, які торкнулися всіх систем органів, забезпечивши значну інтенсивність фізіологічних процесів, рівень життєдіяльності птахів істотно підвищився. Птахи мають чотирикамерне серце, повне розділення артеріальної і венозної крові, що є наслідком посилення обмінних терморегуляційних процесів. Кора великих півкуль головного мозку значно розвинена. Головних нервів – 12 пар. Акомодація ока подвійна. Хребет складається з гетероцельних хребців. Можна спостерігати складні біологічні явища - гніздування, насидження яєць, вигодовування пташенят тощо.

Систематика класу Птахи – найбільш численний серед наземних тварин клас, який нараховує більше 8600 видів. Нижче наведено найбільш розповсюджену систематику класу: Клас ПТАХИ – AVES +Підклас ЯЩЕРОХВОСТІ – SAURURAE +Ряд АРХІОПТЕРИКСОПОДІБНІ – ARCHAEOPTERYGIFORMES Підклас ВІЯЛОХВОСТІ, або СПРАВЖНІ ПТАХИ – ORNITURAE, S. NEORNITES +Надряд ЗУБАТІ ПТАХИ – ODONTOGNATHE +Ряд ГЕСПЕРОРНІСИ – HESPERORNITHIFORMES +Ряд ІХТІОРНІСИ – ICHTHYORNITHIFORMES Надряд ПЛАВАЮЧІ –

NATANTES Ряд ПИНГВІНОПОДІБНІ – SPHENISCIFORMES Надряд БІГАЮЧІ, АБО БЕЗКІЛЬОВІ – GRADIENTHES, S. RATITAE Ряд АФРИКАНСЬКІ СТРАУСИ – STRUTHIONIFORMES Ряд АВСТРАЛІЙСЬКІ СТРАУСИ – DROMAEIFORMES Ряд АМЕРИКАНСЬКІ СТРАУСИ – RHEIFORMES Ряд БЕЗКИЛЬОВІ – ARTERYGIFORMES Надряд ЛІТАЮЧІ, АБО КІЛЬОВІ – VOLANTES, S. CARINATAE Ряд ТІНАМУ – TINAMIFORMES Ряд НОРЦІ – COLYMBIFORMES Ряд ГАГАРИ – GAVIIFORMES Ряд ТРУБКОНОСІ – PROCELLARIIFORMES Ряд ВЕСЛОНОГІ – STEGANOPODIFORMES Ряд ГОЛІНАСТІ – GRESSORIFORMES Ряд ФЛАМІНГО – PHOENICOPTERIFORMES Ряд ГУСИ – ANSERIFORMES Ряд ХИЖІ ПТАХИ – FALCONIFORMES Ряд КУРИНИ – GALLIFORMES Ряд ЖУРАВЛІ – GRUIFORMES Ряд ПАСТУШКИ – RALLIFORMES Ряд ДРОФИ – OTIDIFORMES Ряд КУЛИКИ – CHARADRIIFORMES Ряд МАРТИНИ – LARIFORMES Ряд ЧИСТИКИ – ALCIFORMES Ряд РЯБКИ – PTEROCLETIFORMES Ряд ГОЛУБИ – COLUMBIFORMES Ряд ПАПУГИ – PSITTACIFORMES Ряд ЗОЗУЛІ – CUCULIFORMES Ряд СОВИ – STRIGIFORMES Ряд ДОВГОКРИЛІ – MACROCHIRIFORMES Ряд ДРІМЛЮГИ – CAPRIMULCIFORMES Ряд ПТАХИ – МИШІ – COLIIFORMES Ряд ТРОГОНИ – TROGONIFORMES Ряд СИВОРАКШІ – CORACIIFORMES Ряд ОДУДИ – UPUIFORMES Ряд ДЯТЛИ – PICIFORMES Ряд ГОРОБІНИ – PASSERIFORMES

Особливості будови птахів Зовнішня будова. Тіло птахів, вкрите пір'ям і поділяється на голову, шию, тулуб, кінцівки - передні та задні (рис.63). Відносно невелика, округла голова закінчується дзьобом. Біля основи наддзьобка розташовані ніздрі, вкриті іноді м'якою здутою шкірою - восковицею. Очі розміщені по боках голови. Шия видовжена, досить рухлива, що дає можливість птаху охоплювати поглядом порівняно велике поле зору. Тулуб компактний, має яйцеподібну форму. Це пристосувальна особливість, яка полегшує політ птаха. Хвостовий відділ короткий, зведений до невеликого м'ясистого бугра, на якому розташоване довге широке пір'я, що розправляється віялом. Передні кінцівки, які перетворились на крила, мають форму латинської букви Z, оскільки три основні їх відділи розташовані під більшим чи меншим кутом один до одного. Їх випрямленню перешкоджають пружні перетинки, з яких одна з'єднує бік грудей з плечем, друга - плече з передпліччям. Від рептилій птахи успадкували суху шкіру зі слабо розвиненим епідермісом. Верхня й нижня щелепи в тій чи іншій мірі покриті роговим покривом. Рогові утворення знаходяться також на нижній частині кінцівок, на цівках і пальцях, а в деяких птахів і на гомілкях у вигляді кігтів. Вони похідні від епідермісу та гомологічні роговим утворенням рептилій. Оперення - одна з

найхарактерніших рис птахів, що відрізняє їх від інших тварин. Функціональне значення пір'я різне: воно захищає тіло птаха від охолодження, намокання та механічних впливів, утворює несучу поверхню крила, а також надає птаху необхідної для польоту обтічної форми. Оскільки пір'я прикріплене до підшкірної мускулатури, воно рухливе. Тож, регулюючи кількість повітря в оперенні, птах може змінювати форму та розміри тіла. Це має важливе значення для підтримання нормальної температури тіла, а у водоплавних птахів також і для довільної зміни питомої ваги. Пір'я розміщується на певних ділянках поверхні тіла, так званих птериліях (рис.64). Між ними розташовані голі (позбавлені пір'я) ділянки - аптерії. Таке розташування характерне для літаючих птахів. Воно має пристосувальне значення, оскільки полегшує скорочення м'язів під час польоту, забезпечує рухомість шкіри і пір'я на тулубі. У птахів, які не літають, аптерій немає і пір'я рівномірно покриває все тіло (страуси, пінгвіни). Перо є похідним від епідермісу; воно утворене роговою речовиною - кератином. Будова пера залежить від його функції. У типовому випадку основою пера (рис.65, 66) є пружний стовбур. Його нижня частина, що заглиблюється в шкіру, називається очинком, або пеньком (у центрі його наявний отвір). У порожнині очина міститься дужка; вона складається з ряду ніжних ковпачків, які вставлені один в один так, що нагадують ланцюжок. Дужка пера представлена змертвілим сосочком, що живить кров'ю молоде перо під час росту (рис.67). Верхня частина стовбура, усередині пориста, називається стрижнем, до нього прилягає опахало. За характером будови розрізняють контурне й пухове пір'я. Останнє поділяється на пух, ниткоподібне перо та щетину (рис.68). Контурне пір'я становить велику частину оперення дорослого птаха та визначає форму його тіла. Опахало контурного пір'я складається з тонких ніжних рогових променів, або борідок першого і другого порядку; кількість їх досить велика. Борідки другого порядку зчеплюються за допомогою мікроскопічних гачечків. Така будова пера надає йому легкості, пружності та міцності. Залежно від розташування контурне пір'я ділять на такі групи: 1) махові пера 1-го порядку, або великі махові пера, що прикріплюються до кисті; 2) махові пера 2-го порядку, або малі махові пера, які розташовуються на передпліччі; 3) рульові пера, що розміщуються у хвостовому відділі; 4) численні покривні пера, що вкривають різні частини тіла птаха (рис. 69). Внаслідок редукції деякі контурні пера в процесі історичного розвитку видозмінилися на пухові (рис.68). Пухове перо відрізняється від контурного тонким стрижнем та незамкненим (за рахунок редукції гачків, а інколи й борідок) опахалом. Воно розташовується під контурним. Пух являє собою пухове перо з вкороченим стрижнем, у якого

борідки відходять усі разом, утворюючи китицю. Як пухове пір'я, так і пух найбільш розвинені у водоплавних птахів. Ці види пір'я виконують в основному термоізоляційну функцію. Ниткоподібні та щетинкоподібні пера являють собою видозмінене пухове перо, у якому наявний стрижень, але відсутнє опахало. Таке пір'я розташовується переважно в кутах рота, збільшуючи ловильну поверхню рота птаха (дрімлюга, стриж), а іноді і на інших частинах тіла (наприклад, різні "прикрашальні" утворення). Загальна кількість пір'я на тілі птахів змінюється залежно від їх розміру, віку й способу життя. Найбільшу кількість пір'я мають пінгвіни та інші великі водоплавні птахи. У лебедя їх близько 25000, у крижня до 12000, а в королька лише 1200-1300. Молодий птах має менше пір'я, ніж дорослий. Кількість пір'я в зимовий період збільшується. Із шкірних залоз у птахів розвивається лише куприкова залоза, розміщена біля основи хвоста. На відміну від багатьох інших птахів вона рудиментарна. Регулярне змащування пір'я секретом куприкової залози надає йому постійної форми та захищає від намокання. Найкраще вона розвинена у водоплавних птахів, гірше у наземних, а в деяких з останніх (страусів, дрохв, папуг) вона зовсім відсутня. У цих птахів функцію куприкової залози виконує оперення: пухова частина покривного пір'я, або спеціальний "порошковий" пух, продукує дрібну пудру, що має гігроскопічні властивості. Внутрішня будова М'язова система. Ступінь розвитку мускулатури і характер її розташування на тілі голуба визначаються перш за все пристосуванням їх до польоту. Велика робота, яку виконують крила, привела до вдосконалення грудної мускулатури. Вона являє собою цілу систему м'язів, з яких найбільш розвиненими є великі грудні. Саме вони під час польоту опускають і одночасно повертають усередину плечову кістку і, відповідно, усе крило. Вага великих грудних м'язів дорівнює загальній вазі всіх інших м'язів. Під великими грудними м'язами розташовуються малі грудні, або підключичні, м'язи, що піднімають плечовий відділ крила й вивертають його назовні. Малі грудні м'язи значно менші за великі, оскільки для підняття крила потрібні менші зусилля, ніж для опускання. Лише в пінгвінів, які ластами здійснюють під час пірнання гвинтоподібні рухи, що потребують однакових зусиль як при піднятті, так і при опусканні, малі грудні м'язи досягають значного розвитку. У зв'язку із складними рухами задніх кінцівок, шиї та хвоста мускулатура цих частин тіла теж значно розвинена. Наприклад рухливість хвоста забезпечується цілою системою м'язів, які його піднімають, опускають, відводять у бік, обертають, а також складають і розгортають. Дуже диференційовані в птахів м'язи задньої кінцівки, яких більше 30. Вони керують різноманітними рухами стегна, гомілки, цівки, пальців. Особливої уваги заслуговує глибокий згинач

пальців (*musculus flexor oligitorum perforans*). Його сухожилля тягнуться до кінців пальців і рухаються в піхвах з поперечними ребрами на внутрішній поверхні. Коли птах сідає на гілку й згинає пальці, шорстка поверхня сухожилля під вагою тіла притискається до стінки піхви і закріплюється на реберцях. Наявність глибокого згинача пальців і обхідного м'яза, який, починаючись у тазовій області й тягнучись вздовж стегна, з'єднується з першим, має важливе біологічне значення: пальці обхоплюють гілку автоматично, без напруження м'язів, завдяки чому птах міцно тримається на ній навіть під час сну. Добре розвинені підшкірні м'язи, що піднімають пір'я, коли птах прибирає різні пози. Характерними рисами м'язової системи птахів порівняно з вищеописаними тваринами є сильніша диференціація її та розташування найбільших м'язів на тулубі, зокрема на грудях. М'язи птахів складаються з тонких, відносно щільних волокон, для яких характерний підвищений обмін речовин. Ці особливості м'язової тканини зумовлюють дуже швидкі та різноманітні рухи в більшості птахів, а також забезпечують довготривалу напруженість під час перельотів. Органи травлення (рис.70). Майже всі птахи мають невелику ротову порожнину, якою й починається травний тракт. На верхній частині ротової порожнини розташовані хоани. Функцію зубів як органа захоплення й утримування їжі виконують рогові чохли, які покривають верхню та нижню щелепи (дзьоб). До дна ротової порожнини прикріплений дуже рухливий язик, кінець якого загострений і зроговілий. Слинні залози в голуба добре розвинені. Вони призначені для змочування харчової маси, у результаті чого вона легко просувається по стравоходу. Довгий стравохід у голуба, хижих, курячих і деяких інших птахів утворює значне розширення - волю. Воно розташовується біля основи шиї й призначається як для тимчасового перебування, так і для початкового травлення проковтнутої їжі. У голуба стінки вола під час розмноження мають здатність виділяти особливу сироваткоподібну речовину - "молочко", якою птах вигодовує своїх пташенят. Стравохід веде в шлунок, який у зв'язку з грубою їжею, яку споживають птахи, і значною кількістю її, є досить великим. Лише в деяких тропічних птахів, що живляться соковитими плодами або нектаром, спостерігається значне зменшення, а інколи й повна редукція цього органу. Шлунок у птахів складається з двох відділів: переднього тонкостінного залозистого шлунка, де їжа зазнає хімічного впливу секрету травних залоз, і заднього товстостінного м'язового шлунка, де їжа подрібнюється механічно. Зсередини він вкритий досить щільною оболонкою. Внутрішні стінки м'язового шлунка виділяють речовину, яка, тверднучи, утворює рогову плівку. М'язовий шлунок містить так звані гастроліти - спеціально проковтнуті камінці та інші тверді предмети, що

полегшують перетирання рослинного корму. Від м'язового шлунка поряд з отвором залозистого відходить дванадцятипалий відділ кишечника, що утворює характерну петлю навколо щільної підшлункової залози. Відносно довга тонка кишка, випинаючись спіралью, переходить у короткий задній відділ. Він складається із прямої кишки і відкривається в клоаку. Весь кишечник відносно короткий: не перевищує довжини тіла більше ніж у 4 рази. На межі тонкої і товстої кишки в голуба, як і в багатьох інших птахів, розташовується два невеликих порожнистих відростки - сліпі відростки. Від верхньої стінки клоаки відходить сліпий виріст - фабрицієва сумка, що відіграє роль залози внутрішньої секреції. Цей характерний лише для птахів орган продукує лімфатичні клітини. Біля шлунка розташована печінка (дволопатева). У ній нагромаджується й зберігається особливий вуглевод - глікоген, який є запасним харчовим продуктом. У більшості птахів наявний жовчний міхур. Жовчна протока печінки відкривається в дванадцятипалу кишку. Голосовий апарат у птахів на відміну від інших наземних тварин як голосовий апарат функціонує не верхня гортань, а нижня, розташована в місці поділу трахеї на бронхи. За будовою нижня гортань нагадує верхню: розширені стінки її підтримуються потоншеними кістковими кільцями (рис.71), які є видозміненими хрящовими кільцями трахеї та бронхів. Вони рухомо з'єднані дуже тонкою перетинкою, яка в деяких місцях входить в середину трахеї, утворюючи голосові перетинки, що змінюють свою форму й положення під впливом особливих голосових, або "співочих" м'язів. Перетинки при проходженні повітря вібрують і створюються різноманітні звуки. Голосовий апарат розвинений у птахів неоднаково. Найскладніша будова нижньої гортані у співочих горобиних птахів. Грифи, окремі види лелек голосового апарату по суті не мають, але їхні пташенята все ж подають голос. Отже, відсутність голосу в птахів - явище вторинне. У деяких птахів, наприклад у качок, у нижній частині трахеї за рахунок зближення кісткових кілець утворюється здутий кістковий барабан, який посилює звук. Органи дихання (рис.72) мають ряд пристосувань до повітряного способу життя птахів. Гортанна щілина, розташована одразу за язиком, веде до гортані. Остання підтримується непарним перснеподібним і парними черпакуватими хрящами. Від гортані відходить трахея, яка біля входу в легені ділиться на два бронхи. Останні, проникаючи в легені, неодноразово розгалужуються, і гілки їх з'єднуються тонкими каналцями - парабронхами. Частина розгалужень представлена тонкими сліпими каналцями - бронхіолами. Навколо них містяться капіляри, у яких відбувається газообмін. Легені птахів - це не прості мішки, як у амфібій і частини рептилій, а щільні губчасті тіла, які міцно прилягають до спинної частини грудної клітки. Розгалуження

бронхів виходять за межі легень і розширюються, утворюючи повітряні міхури (рис.73). Їх у більшості птахів 5: 4 парних і 1 непарний. Парними є шийні, передньогрудні, задньогрудні, великі черевні, непарний - міжключичний. Повітряні мішки розташовуються під внутрішніми органами, і їх численні відростки проникають між м'язи, під шкіру і в порожнини кісток. Значення цих утворень різноманітне. Крім здійснення автоматичної вентиляції легень, вони виконують термоізоляційну функцію, випаровуючи зі своєї поверхні вологу; визначають механізм дихання під час польоту, забезпечуючи подвійне дихання; полегшують вагу тіла, утворюючи повітряний шар між органами; захищають тіло від втрати тепла, а під час довготривалого польоту - від перегрівання. Об'єм повітряних мішків дуже великий, він перевищує об'єм легень приблизно в 10 разів. Акт дихання в стані спокою (коли птах сидить) здійснюється, як у всіх амніот, шляхом розширення й звуження грудної клітки. Розширення досягається наближенням та віддаленням груднини від хребта. При ходінні чи лазінні діють, крім цього, ще й черевні повітряні мішки, на які тиснуть верхні відділи задніх кінцівок. Під час польоту такий вид дихання неможливий. Тому при піднятті крил повітряні мішки розтягаються й наповнюються через легені повітрям, при опусканні крил легені стискаються й повітря з них виходить назовні (рис.74). Отже, легені відіграють роль насоса. У повітряних мішках оксидация крові не відбувається. Оскільки об'єм повітряних мішків у кілька разів більший, ніж об'єм легень, лише частина кисню повітря, яке потрапляє в мішки, використовується легеньми, і при виході ще багате на кисень повітря знову оксидує кров у легенях. Таке дихання дістало назву подвійного. Воно забезпечує більш інтенсивний газообмін, необхідний птахам у зв'язку з посиленою роботою при польоті. Чим сильніше птах змахує крильми, тим дихання проходить активніше. Поглинання кисню тканинами також дуже інтенсивне; з ним пов'язаний енергетичний обмін речовин та висока температура тіла. Підтримання постійної високої температури тіла можливе лише при компенсації витраченого поверхнею тіла тепла, що здійснюється за рахунок теплотворних процесів. При підвищенні температури зовнішнього середовища дихання птахів прискорюється й стає дуже поверховим. У цей час відбувається розширення кровоносних судин у порожнині рота та в глотці. Це приводить до посиленої віддачі тепла з тіла птаха. Отже, верхні дихальні шляхи відіграють певну роль у терморегуляції. Теплотворні процеси знаходяться в тісному взаємозв'язку з кількістю дихальних рухів. Число дихальних рухів за хвилину в спокійному стані в голуба - 15-70, у горобиних - 90- 100. У дихальній системі птахів вражає надзвичайна ефективність роботи легень при відносно малих їх розмірах.

Кровоносна система. Напружена робота, яка виконується птахами під час польоту, потребує досконалої будови кровоносної системи (рис.75). Слід звернути увагу також на великий розмір чотирикамерного серця та на повний розподіл артеріальної й венозної систем, що підвищує інтенсивність забезпечення киснем тканин і органів. Частота скорочень серця в дрібних птахів досягає кількох сот за хвилину й подвоюється під час польоту. Великий об'єм серця в і велика частота скорочень зумовлюють і високий порівняно із ссавцями кров'яний тиск. Кровотворним органом у птахів є селезінка, яка має вигляд овального червоного тільця, що прикріплюється з правого боку залозистого шлунка. Робота лівого шлуночка пов'язана з рухом крові по всьому тілу; правого шлуночка - з рухом крові від серця до легень і навпаки. Окиснена в легенях кров через легеневі вени потрапляє в ліве передсердя, а потім - у лівий шлуночок. З останнього кров тече в праву дугу аорти, яка, відділивши парні безіменні артерії, тягнеться вздовж хребта до хвостового відділу у вигляді спинної аорти. У хвостовому відділі вона переходить у хвостову артерію. Від спинної аорти відгалужуються кишкова, брижова та ниркова артерії. У ділянці таза спинна аорта відділяє великі стегнові та сідничні артерії. Безіменні артерії поділяються на сонні (підходять до голови), підключичні (до передніх кінцівок) та грудні (до м'язів груднини). З правого шлуночка відходить спільний стовбур парних легеневих артерій. Лівої дуги аорти у птахів немає. Кров з невеликих хвостових вен тече двома ворітними венами до нирок. Але частина крові не потрапляє в капілярну сітку ворітної системи, а проходить через нирки по спеціальних судинах. Ці судини, вийшовши з нирок, з'єднуються в парні клубові вени. Останні, зливаючись, утворюють основний венозний стовбур тулубової ділянки - задню порожнисту вену. Від внутрішніх органів кров збирається в куприкову-брижову вену, а від черевної стінки тіла - у надкишкову вену. Ці вени з'єднуються у ворітну вену печінки. З печінки кров по печінкових венах тече в задню порожнисту вену. Сюди ж збирається кров і з більшої частини тулубової ділянки. Кров із задньої порожнистої вени надходить у праве передсердя. Яремні вени зливаються з підключичними в парні передні порожнисті вени, які також впадають у праве передсердя. Отже, у птахів на відміну від рептилій з серця виходить лише два артеріальних стовбури - права і ліва дуга аорти і стовбур легеневих артерій. У результаті незмішування крові всі органи тіла птахів забезпечуються лише артеріальною кров'ю, а це, у свою чергу, веде до підвищеного обміну речовин. Останній залежить і від великої кількості червоних кров'яних тілець – еритроцитів (у птахів їх набагато більше, ніж у ссавців). Нервова система. Центральна нервова система у птахів досконаліша, ніж у плазунів. Це

пов'язано з більш високою їх організацією та відмінним способом життя. Головний мозок птахів (рис.76) відрізняється від мозку рептилій великим розміром, значним розвитком півкуль переднього мозку й зорових бугрів, дуже великим мозочком і малими нюховими частками. Великі розміри півкуль переднього мозку вказують на порівняно високу психічну організацію птахів. Вона виявляється, перш за все, у властивості швидко виробляти умовні рефлекси, завдяки яким птахи швидко пристосовуються до змін навколишнього середовища. Великі розміри мозочка обумовлені здатністю птахів до польоту, яка вимагає дуже точної й швидкої координації рухів. Мозочок з'єднується з півкулями, а ззаду прикриває значну ділянку довгастого мозку. Основна його частина - черв'ячок, укритий поперечними борознами. Мозгові згини виявлені різко. Як і в рептилій, значна частина переднього мозку утворена його дном - смугастими тілами, а покрівля представлена переважно первинним склепінням. Остання, як і проміжний мозок, розвинена слабо. На дні проміжного мозку, як і в інших хребетних, розташований нижній мозковий придаток, або гіпофіз. Епіфіз виявлений недостатньо. Головних нервів 12 пар, 11-та пара ще не повністю диференційована. Багато функцій, які виконуються в ссавців на рівні кори, у птахів локалізуються в зорових буграх середнього мозку. Спинний мозок, як і в рептилій, має потовщення в ділянках нервів плечового й поперекового сплетінь. У птахів розвинені такі органи чуттів: орган слуху, орган нюху, орган смаку, орган дотику, орган зору. Найкраще розвинені органи зору. Це пов'язано з швидким рухом під час польоту. Разом з органами слуху це основні органи орієнтації в просторі. За своєю будовою очі птахів (рис.77) близькі до очей рептилій. Вони мають багатий на кровоносні судини виріст – гребінець, і кільце з тонких плоских кісточок, розташоване в склері. Характерною рисою очей птахів є їх здатність до подвійної акомодатії. Цей процес відбувається за допомогою зміни не лише форми кришталика під впливом війчастого м'яза, але й віддалі між кришталиком і сітківкою, що зумовлюється дією кільцевих м'язів, розташованих навколо склери. Ці м'язи змінюють саму форму очного яблука. Таким чином, птахи здійснюють подвійну акомодатію (голуби, курячі мають всього 8-12, а сови 2-4 діоптрії). Загальне поле зору птахів - 300 градусів, а в людини воно становить 50 . Більшість птахів бачить кожним оком окремо. У голубів на сітківці розташовується 2-3 чутливі плями, які є місцями найбільш гострого сприйняття (в оці людини чутлива пляма одна). Саме тут сконцентровані чутливі клітини - закінчення зорового нерва. Все це обумовлює вищу гостроту зору. Птахам властиве диференціювання предметів за формою. Очі в різних птахів розташовані неоднаково. У птахів, які нерідко стають

жертвою хижаків, очі розміщені по боках голови (курячі, гусячі, горобині тощо), що забезпечує монокулярний зір (одним оком). Такий зір мало пристосований для визначення віддалі до предмета, але розширює поле зору: птах розглядає предмети, що знаходяться не тільки попереду й позаду, але й по боках голови, тому легко помічає небезпеку, яка наближається. У хижих нічних птахів, наприклад сов, великі за розміром очі спрямовані вперед. Цим досягається бінокулярний зір (двома очима). Своєрідна будова сітківки дає їм можливість сприймати слабке світло й бачити як вночі, так і вдень. Сиви легко визначають місце жертви в просторі. Вони сидять нерухомо і, повертаючи голову на всі боки, прислуховуються й вистежують здобич. Помітивши її, птах безшумно підлітає й точно нападає на неї. У денних хижих птахів поєднуються обидва типи зору (монокулярний і бінокулярний). Хоча очі в них розташовані з боків голови, кришталик спрямований вперед, що забезпечує широке поле зору і дає можливість безпомилково визначити напрямок руху до жертви. Органи зору птахів є основним органом орієнтації в навколишньому середовищі. Вони допомагають при пошуку здобичі в повітрі й на землі. Орган слуху – вухо - складається із внутрішнього, середнього та зовнішнього відділів. Внутрішнє й середнє вухо за будовою подібні до вух рептилій, однак канал завитка розвинений більше і відокремлений від мішечка перехватом. У внутрішньому відділі вуха міститься лабіринт, який є органом рівноваги. Політ може здійснюватися лише за умови досконалого зрівноваження тіла в повітрі. Євстахієві труби відкриваються в глотку одним спільним отвором. Наявна одна слухова кісточка. У птахів є зачаток зовнішнього слухового проходу - заглиблення лійкоподібної форми, на дні якого міститься барабанна перетинка. Зовнішніх вушних раковин немає, але їх функцію виконує пір'я або шкірна складка. Слух у птахів кращий, ніж у рептилій, і навіть у ссавців. Органи нюху в птахів розвинені гірше, ніж органи слуху, сприймання запахів обмежене. Органи нюху птахів відрізняються від відповідних органів плазунів більш диференційованими носовими раковинами. Органи смаку містяться на язиці й стінках ротової порожнини. Птахи розрізняють солоне, кисле, гірке й солодке. Органи дотику (кільця Герберта) розташовані на оголених від пір'я ділянках тіла: на язиці, дзьобі та біля основи щетинок. Особливо багато дотикових кілець на дзьобі тих птахів, які дістають корм із ґрунту (вальдшнеп, бекас) або добувають його з води за допомогою цідильного апарату (качки). Сечостатева система. Органи виділення в птахів представлені досить великими нирками (рис.78). В ембріональному стані розвивається тулубова нирка (mesonephros). Пізніше вона замінюється, як і в усіх амніот, тазовою ниркою (metanephros). Нирки являють собою парні

видовжені плоскі тіла, що розділяються на три лопаті: передню, середню й задню, а в деяких птахів (лиска) - на п'ять лопатей. Ці органи розташовані вздовж хребта; вони щільно прилягають до складних крижів. Відносний розмір нирок у птахів більший, ніж у рептилій і навіть ссавців, що пов'язано з підвищеним обміном речовин. Від кожної нирки з її черевного боку відходить сечовід, який відкривається в середній відділ клоаки окремо від отвору статевих протоків. Сечового міхура в дорослих птахів немає. У зв'язку з цим кашоподібна сеча, що складається, як і в плазунів, головним чином із сечової кислоти, яка погано розчиняється у воді, дуже швидко проходить через шляхи видільної системи. Органи розмноження. Статева система самців і самок побудована порізно. У самок функціонує лише лівий яєчник та лівий яйцепровід. Правий яєчник розвинений (але не повністю), у деяких хижих птахів, гагар, папуг, пастушків, курячих. Редукція правої половини статевих органів у самок пов'язана, очевидно, з відкладанням відносно великих яєць з твердою шкаралупою і повільним рухом їх по яйцепроводу (1-2 доби). Яєчник розташований біля переднього верхнього краю лівої нирки. Яйцепровід має вигляд досить довгої трубки, яка починається широкою лійкою в порожнині тіла біля яєчника. Нижній кінець яйцепроводу відкривається в клоаку. Цей орган складається з кількох відділів. Верхній, найбільш довгий, - фаллопієва труба (*tuba Fallopii*) - усередині вкритий численними білковими залозами й складками. Стінки середньої частини яйцепроводу залозисті, тут виділяються білок та халази; залози нижнього відділу виділяють тонку білкову оболонку яйця. У матці яйце вкривається вапняною оболонкою та пігментується (рис.79). Матка переходить у піхву (*vagina*), що відкривається отвором у клоаку. Яйцеклітина, яка формується в яєчнику, нагромадивши необхідну кількість жовтка, звисає в порожнину тіла над лійкою яйцепроводу у вигляді стебельчастого фолікула. Після дозрівання яйця стінка фолікула розривається й воно через лійку потрапляє в яйцепровід, у верхній частині якого запліднюється. Овальні бобоподібні сім'яники самців парні. Вони розміщені також біля нирок. Функціонують обидва сім'яники, хоча частіше лівий більш розвинений, ніж правий. У період розмноження їх об'єм збільшується в сотні разів. Після закінчення періоду розмноження сім'яники, змешуючись у розмірах, набувають темного забарвлення. На внутрішніх краях цих органів розміщені придатки. Від кожного придатка відходить покручений виносний канал - сім'япровід, який перед впадінням у клоаку утворює невелике розширення - сім'яний міхурець, що є резервуаром для сім'я. Отже, через клоаку в птахів виводиться назовні не лише кал і сеча, а й продукти статевих органів. Копулятивного органа в більшості птахів немає. Непарний копулятивний орган, що являє собою

випинання клоаки (як у крокодилів), є у бігаючих, гусячих та інших птахів. У чорногузів, чапель, дрохв, фламінго він має рудиментарний характер. Внутрішнє запліднення здійснюється за допомогою зближення отворів клоаки самця й самки, під час якого самець викидає сперму. Будова скелета птахів Основні властивості скелета птаха визначаються його здатністю до польоту. Вони виявляються перш за все в легкості й міцності скелета. Легкість обумовлена тонкістю та пневматичністю кісток (включаючи кістки черепа). Внаслідок редукції кісткового мозку більшість кісток трубчасті, заповнені повітрям, яке проникає з повітряних мішків. У птахів відносна вага скелета менша, ніж у ссавців. Вона становить у середньому 7,1 - 11,7% ваги тіла. Міцність скелета зумовлюється зростанням окремих кісток, їхньою структурою й наявністю в їх складі значної кількості неорганічних солей. Пристосування до польоту привело до зменшення загальної кількості кісток внаслідок зростання (на ранніх стадіях розвитку) або редукції окремих кісткових елементів. Як і в інших вищих хребетних, скелет птаха (рис.80) складається з осового скелета (хребта) і з'єднаних з ним грудної клітки, черепа, скелета поясів кінцівок і самих кінцівок (як передніх, так і задніх) - крила та ноги. Міцний хребет птаха відзначається своєю масивністю. У птахів він поділяється на 5 відділів: шийний, грудний, поперековий, крижовий і хвостовий, але добре відокремлені в ньому лише два - шийний і хвостовий. Хребет малорухомий і мало пристосований до обертальних рухів, крім шийного відділу. Загальна кількість хребців не постійна, коливається в різних птахів від 39 до 63. Форма хребців, як правило, гетероцельна (сідлоподібна), за винятком першого шийного хребця, який належить до процельного типу. У деяких птахів частина хвостових хребців теж процельного типу, а грудні - епістоцельного. Хребці мають типову будову, вони складаються з тіла, дуги, двох зчленівних відростків, двох пар поперечних відростків і одного остистого відростка. Шийних хребців в птахів налічується від 9 до 25. Вони з'єднуються один з одним сідлоподібними суглобовими поверхнями, що надає їм більшої гнучкості. Вже починаючи з третього, шийні хребці мають рудиментарні ребра, які прирастають головкою до тіла хребця, а горбиком - до поперечного відростка. Таким чином, між тілом хребця, поперечним відростком і ребром утворюється з кожного боку хребта отвір, у якому проходять хребцеві артерії. Перший шийний хребець називається атласом, або атлантом. За формою він нагадує кільце; має два отвори: верхній отвір призначений для з'єднання головного мозку зі спинним, у нижній заходить зубоподібний відросток другого шийного хребця - епістрофея. Атлас обертається навколо зубоподібного відростка епістрофея, що забезпечує високу рухливість

голови. Два останні шийні хребці несуть короткі ребра, які не доходять до груднини. У процесі розвитку шийний відділ набув значної довжини і великої рухливості, що обумовлюється великою кількістю хребців, з'єднанням їх сідлоподібними поверхнями та своєрідним зчленуванням голови з шийним відділом. Це забезпечує повороти голови на 130 градусів, а у пугачів на 270 градусів. Грудний відділ містить від 3 до 10 грудних хребців, які зрослися між собою і з крижами, утворюючи суцільну кістку. До кожного грудного хребця приєднується пара ребер, які доходять до груднини, рухомо сполучаючись з нею. Кожне ребро складається з двох рухомо з'єднаних кісткових відділів - спинного і черевного. Спинний відділ ребра сполучається з хребцем подвійною головкою. Від спинних відділів ребер відходять гачкові відростки, які налягають на сусідні задні ребра, що надає особливу міцність грудній клітці. Грудна кістка в птахів досить масивна. Вона має вигляд широкої пластинки. Уздовж неї посередині розташовується високий гребінь, або кіль, до якого прикріплюються міцні м'язи, що приводять у рух крила. Грудна клітка міцна й у той же час рухлива, оскільки груднина може відповідними м'язами то наближатися, то віддалятися від хребта. Так змінюється об'єм грудної клітки, що має пристосувальне значення для механізму дихання. Гачкоподібні відростки є надійною та вигідною з погляду економії сил опорою для деяких міжреберних м'язів, які розширюють грудну клітку. Останній грудний хребець, який увійшов до складу крижового відділу, зберігає ребра. Поперекові хребці ребер не мають. Вони зливаються з тазом, крижовими (їх два) і частково, хвостовими хребцями, утворюючи складний криж. Кількість таких хребців коливається від 8 до 24. Це забезпечує нерухомість тулубового відділу і утворює міцну опору для задніх кінцівок. Кількість вільних хвостових хребців 5-9. Зростаючись, вони утворюють куприкову кістку. Череп (cranium) птахів схожий на череп плазунів, але відрізняється легкістю; об'ємистою черепною коробкою, що пов'язано з розвитком головного мозку; великими очними западинами; розташуванням потиличного отвору на дні черепа. У дорослих птахів усі кістки зростаються до повного зникнення швів і весь череп являє собою суцільну тонкостінну, але міцну коробку. Череп птахів як і плазунів тропі базального типу, діапсидний, монозігальний. У ньому зберігається лише нижня скронева дуга, що утворюється квадратно-вигідною та вигідною кістками. Вони зчленовуються попереду з щелепною кісткою, а позаду з квадратною кістками. Квадратна кістка, як і в ящірки, вільна. Череп з'єднується з першим шийним хребцем одним відростком. Як і в інших хребетних, він має два відділи - мозковий і вісцеральний. У мозковому черепі виділяють потиличний, тім'яний, лобний і носовий відділи. У молодого птаха

(рис.81) можна відрізнити такі кістки черепної коробки: у потиличному відділі - основна потилична, парні бічні і непарна верхня. Вони розташовуються навколо потиличного отвору. Тім'яні кістки вузькі та довгі, а між верхніми їх кінцями розташовується міжтім'яна кістка. Попереду тім'яної знаходяться лобні кістки, які беруть участь у створенні очних западин. Лобні кістки переходять у носові, кожна з яких має два відростки - верхній міжщелепний і бічний щелепний, який містить носовий отвір. Зовні від тім'яних і нижче від лобних з обох боків черепа розміщені лускові кістки. Вони прикривають очну ямку ззаду. Спереду її відділяє слізна кісточка. До задньої стінки очної ямки приєднується парна крилоподібна кісточка. Очноклиноподібна кістка лежить попереду і утворює міжочну перетинку. У слуховій капсулі птахів розвиваються три вушні кісточки: верхньовушна, задньовушна і передньовушна. Ці кісточки зростаються між собою і з потиличними кістками. Збоку в осьовому черепі, попереду носових кісток, лежать міжщелепні й верхньощелепні кістки. В основі черепа лежить основна клиноподібна кістка. Спереду до неї приєднується передня клиноподібна кістка, яка переходить у дзьобоподібний відросток. Вона є залишком парасфеноїду. Біля переднього кінця дзьобоподібного відростка розміщується непарний леміш. Біля нього розташовуються піднебінні кістки, а позаду - крилоподібні кістки, які зчленовуються з квадратними, а попереду з піднебінними. Основу черепа утворює так зване кісткове (тверде) піднебіння. Воно відіграє велику роль у систематиці птахів. Виділяють чотири типи піднебіння в птахів: дromeогнатичне, шизогнатичне, десмогнатичне, егітогнатичне. Залежно від розташування кісток, що утворюють піднебіння, розрізняють 4 типи черепів (рис.82). 1. Дromeогнатичний череп характерний для страусів, нанду, казуарів, ему, ківі й тінаму. Має широкий леміш, який у передній частині з'єднується з піднебінними відростками щелепних кісток, а ззаду - з піднебінними та крилоподібними кістками; піднебінні ж кістки зростаються з передніми кінцями крилоподібних кісток. 2. Шизогнатичний череп властивий багатьом птахам (курячі, гагари, журавлі, пастушки, дрохви, дрімлюги, колібрі). Піднебінні кістки в ньому зчленовуються ззаду з крилоподібними, а спереду - з міжщелепними та щелепними кістками; піднебінні відростки щелепних кісток спереду і зсередини прилягають до піднебінних кісток, не з'єднуючись один з одним; леміш лишається вільним, переходячи в передній частині у вістря. 3. Десмогнатичний череп зустрічається у денних хижих, гусячих, лелекових, сиворакшевих, папуг. Піднебінні кістки знизу з'єднуються з крилоподібними, спереду - з щелепними; леміш, якщо він є, ззаду з'єднується з основною клиноподібною та задніми кінцями піднебінних кісток, спереду -

з піднебінними відростками щелепних кісток. 4. Егітогнатичний череп властивий горобиним, характеризується широкими задніми частинами піднебінних кісток, у яких виступають задні кути. Піднебінні кістки ззаду зчленовуються з крилоподібними, а спереду прирастають до щелепних. Леміш спереду має широкий вільний вилкоподібний кінець. До складу вісцерального відділу черепа входить щелепна дуга. Вона представлена верхньою щелепою, яка приростає до мозкового черепа, та нижньою щелепою. Первинна верхня щелепа, або піднебінно-квадратний хрящ, заміщується у птахів трьома кістками: квадратною, піднебінною та крилоподібною. Квадратна кістка розташовується у вушному відділі і рухомо з'єднується з черепом. Вона підвішує нижню щелепу. Первинна нижня щелепа, або меккелів хрящ, у птахів повністю костеніє. Вона складається з таких кісток: зубної, зчленівно і кутової. Гіомандибулярна кістка в черепі відсутня і утворює вушну кісточку – стовпчик, або стремінце. Від рептилій птахи успадкували рухливість нижньої та верхньої щелеп. При сильному розкриванні дзьоба верхня щелепа в більшості птахів, перегинаючись, піднімається, а при закриванні - опускається. Цим досягається, з одного боку, максимальне розкриття дзьоба, а з другого - збільшення сили закриття вершин його при захопленні здобичі. Щелепи, як правило, досить витягнуті. Для птахів характерний досконалий міцний хватальний апарат. Під'язиковий апарат має вигляд довгої кісткової пластинки і довгих ріжків, гомологічних першій парі зябрових дуг. Скелет передніх вільних кінцівок у птахів в значній мірі змінився (рис.80). Він складається з усіх типових для п'ятипалої кінцівки кісток: плечової, променевої та ліктьової, кісток зап'ястя і п'ястя. До п'ястно-зап'ястної кістки прикріплюється одна фаланга першого, дві фаланги другого та одна третього пальців. На кінці першого пальця, а нерідко і на всіх трьох, у деяких птахів (качині, пастушки, страуси та ін.) знаходиться рудиментарний кігтик, який є свідченням того, що крило птахів у процесі еволюції виникло із п'ятипалої кінцівки. Найбільшого розміру досягає другий палець. Він служить місцем прикріплення трьох, чотирьох першорядних махових пер. За допомогою руху цього пальця птах, який летить, може довільно змінювати площу крила та форму його вершини і цим самим регулювати швидкість ковзання в повітрі при планеруванні чи ширянні. Третій палець несе, як правило, чотири махових пер. До п'ястно-зап'ястної кістки кріпиться решта першорядних махових пер, до ліктьової кістки - усі другорядні махові пера, які утворюють основу несучої поверхні крила. Променева кістка може ковзати вздовж ліктьової. Це зумовлює легке, майже автоматичне складання й розправлення крил. На передньому (верхньому) кінці плечової кістки розташовуються добре розвинені гребні, до яких

прикріплюється грудна мускулатура. Відносні розміри окремих кісток у скелеті крила птахів різні, вони залежать від розміру птаха, способу його життя, типу польоту. Так, у великих морських птахів, що користуються динамічним ширянням (буревісники, альбатроси), найбільш довгими відділами передньої кінцівки є плече й передпліччя; у стрижа й колібрі вони, навпаки, скорочені, а кисть видовжена. При розправленні крила плечова кістка й передпліччя ніколи не утворюють прямої лінії, оскільки ліктьовий суглоб не може в птахів розгинатись до кінця, як наприклад, у людини. Кут, що утворюється між плечем і передпліччям, заповнений передньою криловою літальною перетинкою, яка є складовою частиною несучої поверхні крила. Необхідний натяг між кистю й передпліччям утворює більш вузька задня крилова літальна перетинка. Вона щільно з'єднує основу першорядних і другорядних махових пер і цим самим фіксує їх у певній площині. Полегшені кістки кисті недорозвинені. Вони являють собою опору для довгих махових пер. Перетворившись на крила, передні кінцівки вже не були опорою при ходінні, стоянні та лазінні. Вони набули нової функції - переміщення тварин у повітрі. Повністю окостенілий пояс передніх кінцівок (грудний пояс) відрізняється великою міцністю та гнучкістю. Він є опорою крила й має своєрідну будову (рис.83). Пояс утворений трьома парними кістками: спрямованими назад лопатками, які відрізняються від лопаток рептилій значною довжиною та шаблеподібною формою (знаходяться на ребрах); добре розвиненими воронячими кістками, або коракоїдами (причленовуються до груднини); ключицями, які зростаються знизу й утворюють пружну непарну кістку - дужку або "виделку". Остання бере на себе тиск воронячих кісток, які зближаються й віддаляються при піднятті й опусканні крил. У птахів, які втрачають здатність до польоту, ключиці редукуються або зникають. Отже, весь плечовий пояс пристосований до польоту: лопатка, вільно ковзаючи по ребрах, не стримує крило в його рухах і в той же час дає міцну опору плечу; масивні коракоїди забезпечують надійне прикріплення крила до тулуба, а тонка, пружна "виделка", перешкоджаючи зближенню коракоїдів, виконує роль прокладки. Задня кінцівка птахів (рис.84) складається з ряду кісток: стегна, гомілки, цівки, фалангів пальців. Стегно - коротка й міцна кістка. На відміну від рептилій у птахів шийка стегна розташована під прямим кутом до його основної частини, що обмежує рухливість стегна, але зміцнює зчленування стегна з тазом. Гомілка складається з двох кісток - великої гомілкової і малої гомілкової, з яких краще розвинена перша. Мала гомілкова кістка у всіх птахів, за винятком гагар і пінгвінів, рудиментарна і приросла до великої гомілкової. До дистальної частини гомілки приєднується проксимальний ряд

кісточок заплесна, утворюючи складну кістку - тибіотарзус. Цівка в дорослого птаха представлена однією довгою кісткою, яка ембріонально сформувалася в результаті зростання кісток плесна й нижнього ряду кісток заплесна. Розміри цівки значною мірою змінюються залежно від способу життя птаха. У птахів, що лазять по гілках дерев (папуги), вона вкорочена, у болотних птахів - видовжена. Довга й тонка цівка полегшує відштовхування птаха при злітанні. Гомілкостопне зчленування в птахів, як і в плазунів, розташовується між двома рядами кісток заплесна. Це зчленування називається міжзаплесновим, або інтертарзальним. До цівки приєднуються фаланги пальців. В більшості птахів є чотири пальці: три з них спрямовані вперед, один - назад. У деяких (нанду, дрохв, куликів) пальців три, а в африканського страуса їх лише два. Зменшення кількості пальців, як правило, спостерігається в птахів, які живуть на сухих відкритих місцях. Найбільш характерним у будові задніх кінцівок птахів є зростання ряду кісткових елементів. Така будова зумовлює їх міцність і стійкість, а також полегшує підтримання рівноваги при посадці. Оскільки передні кінцівки змінили свою функцію і весь тягар при рухах на землі, по гілках, при злітанні, посадці припадає на тазовий пояс, то ця частина скелета значно змінилась - кістки тазового поясу зрослися між собою. Ці зміни пов'язані також з необхідністю дати міцну опору заднім кінцівкам, а також з відкладанням яєць великого розміру, вкритих твердою шкаралупою. Тазовий відділ у птахів складається з трьох парних кісток: клубових, сідничних та лобкових. Черевні відділи їх широко розсунуті, через що таз називають відкритим (такий таз у всіх птахів, за винятком деяких безкільових). Внаслідок зростання кісток таза утворюється дуже вкорочена й нерухома тулубова частина хребта. Вона створює надійну опору під час рухів по землі, а також забезпечує більш надійне положення його при польоті. Найширший і найстійкіший таз у птахів, що ведуть наземний спосіб життя, найбільш вузький у тих, що добре пірнають.