

УДК 596(075.8)
ББК 28.693.3я73
К65

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор Липецкого педагогического института
С. М. Климов;
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции РАН *Л. С. Степанян*;
кандидат педагогических наук, доцент кафедры зоологии и экологии ГОУ ВПО «Липецкий государственный педагогический университет» *Ю. Э. Шубина*

Константинов В. М.

К65 Зоология позвоночных : учебник для студ. учреждений высшего пед. проф. образования / В. М. Константинов, С. П. Наумов, С. П. Шаталова. — 6-е изд., перераб. — М. : Издательский центр «Академия», 2011. — 448 с.

ISBN 978-5-7695-5826-9

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению бакалавриата «Педагогическое образование» профиль «Биология».

В учебнике в соответствии с достижениями экологии и эволюционного учения особое внимание уделено адаптивным особенностям и эволюции крупных систематических групп животных. Приведены важнейшие сведения о практическом значении позвоночных животных, рациональном использовании и охране животного мира. Учтена специфика применения зоологических знаний выпускниками бакалаврами педвузов в их преподавательской деятельности.

Для студентов учреждений высшего педагогического профессионального образования.

УДК 596(075.8)
ББК 28.693.3я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

© Константинов В. М., Наумов С. П., Шаталова С. П., 2011
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2011
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2011

ISBN 978-5-7695-5826-9

ПРЕДИСЛОВИЕ

При подготовке настоящего издания в учебник были внесены новые сведения, утвердившиеся в науке за последние десятилетия. Некоторые разделы полностью переработаны. Это по существу новый учебник, в котором отражено современное состояние зоологической науки. Последовательность разделов и объем таксономических категорий соответствуют современной систематике. В дидактических целях в отдельных случаях авторы сохранили последовательность изложения такой, какой она была в учебнике С. П. Наумова (1982), в частности расположение лопастепёрых и лучепёрых рыб.

Работая над текстом, авторы учитывали специфику применения зоологических знаний выпускниками бакалаврами педагогических вузов в своей преподавательской деятельности, в связи с чем старались избежать дублирования учебников для биологических факультетов классических университетов, что позволило сократить общий объем книги, по-иному изложить важнейшие разделы. Именно этим объясняется несколько меньшее внимание к деталям анатомического строения животных и подробностям систематики. Достаточно полно изложены морфофизиологические особенности важнейших органов и их систем, показаны их адаптивные изменения и эволюционные превращения в разных группах животных. Этого потребовали современные достижения общей экологии, экологической морфологии и экологической физиологии животных.

В учебнике приведены подробные сведения о практическом значении основных групп позвоночных животных, о состоянии ресурсов охотничье-промысловых животных, даны рекомендации по их рациональному использованию и охране. Особое внимание уделено редким и исчезающим видам.

Авторы благодарны своим коллегам, оказавшим поддержку и помощь при подготовке к изданию настоящего учебника и высказавшим критические замечания: заведующему кафедрой Липецкого педагогического университета, доктору биологических наук, профессору С. М. Климову, ведущим научным сотрудникам Института проблем экологии и эволюции РАН докторам биологических наук Л. С. Степаняну, В. Д. Ильичеву, кандидатам биологических наук, доцентам М. В. Мельникову, А. О. Шубину, Ю. Э. Шубиной. При доработке настоящего издания авторы учли замечания профессора Коми государственного педагогического института, доктора биологических наук В. А. Соловьева.

Зоология позвоночных (точнее, зоология хордовых) — завершающий раздел систематической зоологии, посвященный типу Хордовые (Chordata). Среди других типов царства Животных Хордовые представляют особый интерес. Это наиболее высокоорганизованная и сложная группа животных, представленная большим числом (более 40 тыс.) видов, живущих в разнообразных условиях и распространенных по всему земному шару. Если учесть, что организм и условия его жизни тесно взаимосвязаны, то станет очевидным, что сложность организации хордовых заключается не только в особенностях и разнообразии их строения и физиологических отправлениях, но и в сложности их взаимоотношений с условиями обитания.

Хордовые имеют важное значение в различных областях хозяйственной деятельности человека. Так, почти все виды домашних животных относятся к хордовым. Среди них есть животные, используемые для получения продуктов питания, кожи, шерсти, для транспортных, сторожевых, спортивных и других целей. Хордовые представляют огромный естественный резерв для выведения новых хозяйственно ценных пород домашних животных. Известно, что одомашнивание животных происходит непрерывно и дает результаты в течение жизни одного поколения. На наших глазах происходит одомашнивание лисицы, песца, норки, соболя, нутрии, оленей-маралов, лосей, страусов и др.

Добыча диких позвоночных животных позволяет получать ценные продукты: мясо, жир, кожу, пушнину и т. п. В северных районах России благополучие местного населения до сих пор зависит от традиционных промыслов: от охоты и рыболовства. Обработкой и использованием продуктов, получаемых от хордовых, заняты многие отрасли промышленности: мясомолочная, текстильная, кожевенная, меховая, медицинская и др. Эксплуатация диких хордовых и разведение их домашних пород занимают важное место в народном хозяйстве России.

Наряду с положительным значением велика и отрицательная роль хордовых. Многие виды вредят сельскому хозяйству. Таковы суслики, мыши, крысы, полевки и др. Многие виды служат носителями и распространителями опасных инфекций: чумы, туляремии, энцефалита, бруцеллеза и др.

Хордовые всегда служили и служат важным материалом для разнообразных по характеру и назначению исследований. На примере этой группы решались многие общие вопросы систематики, сравнительной анатомии, эмбриологии, экологии, биогеографии, палеонтологии, филогенетики, эволюционной теории, медицины.

Дальнейшее развитие зоологии позвоночных требует решения вопросов, связанных с рациональным использованием ее богатств и с охраной природы.

Совершенствование преподавания зоологии, общей биологии и экологии в школе требует от учителя хорошего знания по зоологии позвоночных. В этой связи существенное значение приобретают знания строения и функционирования систем органов, экологии и филогении позвоночных животных.

Студенту-биологу необходимо отчетливо сознавать, что такие курсы, как общая экология, эволюционное учение, физиология человека и животных, основаны в значительной степени на сведениях, содержащихся в курсе зоологии позвоночных. Поэтому знание материалов этого курса имеет важное, в том числе идеологическое, значение.

Краткие сведения по истории зоологии позвоночных в России. Многочисленные, но разрозненные, научно не систематизированные сведения есть в летописях и донесениях служивых людей еще в XV—XVII вв. Научные сведения по зоологии позвоночных были получены в результате работ Великой Северной экспедиции (1733—1743), из которых особо следует отметить сочинение участника этой экспедиции Степана Крашенинникова «Описание земли Камчатки» (1755). В этой книге приведено очень много научных сведений по фауне, которые в дальнейшем широко использовал К. Линней в своем эпохальном труде «Systema Nature» (12-е издание, 1767).

В 1811 г. появилось первое описание фауны позвоночных России (Паллас П. Zoographia Rosso-Aziatica). Особенно активное изучение животного мира России началось в эпоху Петра Первого. После создания в 1725 г. Академии наук и в 1755 г. Московского университета происходит быстрое развитие отечественной науки. Для изучения природы России в 1720 г. Петр I отправил в Сибирь ученого врача Даниила Мессершмидта (1685—1735), который за годы путешествий (1720—1727) собрал и привез в столицу богатейшие коллекции зверей и птиц. Отчет Мессершмидта «Обозрение Сибири, или три таблицы простых царств природы» (10 томов) долго оставался неизданным (опубликован на немецком языке в 1962—1968 гг.), но широко использовался последующими исследователями. Исключительное значение для изучения позвоночных России имело фундаментальное сочинение академика А. Ф. Миддендорфа (1815—1894) «Путешествие на север и восток Сибири», содержащее оригинальные сведения по экологии и зоогеографии позвоночных. Большую роль в развитии экологического направления в зоологии имела деятельность одного из первых российских эволюционистов профессора Московского университета К. Ф. Рулье (1814—1858). Его ученик Н. А. Северцов (1827—1885) успешно развивал идеи своего учителя в работах, посвященных экологии наземных позвоночных европейской части России и зоогеографии Туркестана. А. О. Ковалевский (1840—1901) и И. И. Мечников (1845—1916) стали родоначальниками эволюцион-

ной эмбриологии. Вместе с С. А. Усовым (1827—1885), Я. А. Борзенковым (1825—1887) и А. П. Богдановым (1834—1896) они были активными сторонниками дарвинизма. Под влиянием идей Ч. Дарвина в России В. А. Ковалевским (1842—1883) было создано эволюционное направление в палеонтологии.

Велика роль русских ученых в изучении фауны и систематики рыб (Л. С. Берг, 1876—1950), амфибий и рептилий (П. В. Терентьев, 1903—1970; И. С. Даревский), птиц (М. А. Мензбир, 1855—1935; П. П. Сушкин, 1868—1928; Г. П. Дементьев, 1898—1969), млекопитающих (С. И. Огнев, 1886—1951; В. Г. Гептнер, 1901—1975).

Общие вопросы экологии животных, преимущественно позвоночных, успешно разрабатывали профессора Д. Н. Кашкаров (1878—1941), В. В. Станчинский (1882—1942), академики С. С. Шварц (1919—1976), В. Е. Соколов (1930—1998), И. А. Шилов (1912—2001), профессора А. И. Иванов (1902—1987), Н. П. Наумов (1902—1987), А. Г. Банников (1915—1987), В. Р. Дольник, С. П. Наумов (1905—1982), А. В. Михеев (1907—1999). Ими созданы крупные монографии, посвященные отдельным группам позвоночных, и вузовские учебники. Наряду с этим следует отметить обширный цикл исследований профессоров Московского университета Б. М. Житкова (1872—1943), А. Н. Формозова (1899—1973) и Г. В. Никольского (1910—1977) по экологии рыб, птиц и млекопитающих. Особое внимание эти ученые уделяли промысловым животным и видам, имеющим эпизоотологическое значение.

Академик Е. Н. Павловский (1884—1965) разработал теорию природно-очаговых инфекционных болезней человека и домашних животных и заложил научные основы борьбы с носителями и переносчиками этих болезней.

Наконец, укажем на блестящие исследования по сравнительной анатомии и филогении академика И. И. Шмальгаузена (1884—1963), его учителя академика А. Н. Северцова (1866—1936) и профессора Б. С. Матвеева (1889—1973), на исследования высшей нервной деятельности позвоночных школой профессора Л. В. Крушинского (1911—1984). Их общебиологические идеи успешно развиваются в настоящее время многочисленными последователями и учениками.

Общая характеристика

Тип Хордовые объединяет животных, различных по внешнему виду, образу жизни и условиям обитания. Представители хордовых встречаются во всех основных средах жизни: в воде, на поверхности суши, в толще почвы и, наконец, в воздухе. Географически они распространены по всему земному шару. Общее число современных видов хордовых более 40 тыс.

В тип Хордовые входят *бесчерепные* (ланцетники), *круглоротые* (миноги и миксины), *рыбы*, *земноводные*, *пресмыкающиеся*, *птицы* и *млекопитающие*. К хордовым, как показали блестящие исследования А. О. Ковалевского, относится и своеобразная группа морских, в значительной мере сидячих, животных — *оболочников* (аппендикулярии, асцидии, сальпы). Некоторые признаки сходства с хордовыми обнаруживает немногочисленная группа морских животных — *Кишечнодышащие* (Enteropneusta), которых иногда также включают в тип Хордовые.

Несмотря на исключительное разнообразие хордовых, все они обладают рядом общих черт строения и развития. Основные из них таковы:

1. У всех хордовых имеется внутренний *осевой скелет*, первоначально возникающий в виде *спинной струны*, или *хорды*. Хорда представляет собой упругий нечленистый тяж, эмбрионально развивающийся путем отщуривания от спинной стенки зародышевой кишки: хорда имеет энтодермальное происхождение.

Последующая судьба хорды различна. Пожизненно она сохраняется только у низших хордовых (за исключением асцидий и сальп). У большинства представителей хорда в той или иной мере редуцируется в связи с развитием позвоночного столба. У высших хордовых она является эмбриональным органом и у взрослых животных в той или иной мере вытесняется позвонками, в связи с этим осевой скелет из сплошного нечленистого тяжа становится сегментированным. Позвоночник, как и все другие скелетные образования (кроме хорды), имеет мезодермальное происхождение и формируется из соединительнотканного чехла, окружающего хорду и нервную трубку.

2. Над осевым скелетом располагается *центральная нервная система*, представленная полой трубкой. Полость нервной трубки

носит название *нервоцеля*. Трубочатое строение центральной нервной системы характерно практически для всех хордовых. Исключение составляют лишь взрослые оболочники.

Почти у всех хордовых передний отдел нервной трубки разрастается и образует головной мозг. Внутренняя полость сохраняется в этом случае в виде желудочков головного мозга.

Эмбрионально нервная трубка развивается из спинной части эктодермального зачатка.

3. *Передний (глотоchnый) отдел пищеварительной трубки сообщается с наружной средой двумя рядами отверстий*, получивших название *висцеральных щелей*. У низших форм на их стенках располагаются жабры. Жаберные щели пожизненно сохраняются только у низших водных хордовых. У остальных они появляются лишь как эмбриональные образования, функционирующие на некоторых стадиях развития или не функционирующие вовсе.

Наряду с указанными тремя основными особенностями хордовых необходимо назвать также следующие характерные черты их организации, которые, однако, кроме хордовых имеются и у представителей некоторых других типов.

Хордовые, как и иглокожие, имеют *вторичный рот*. Эмбрионально он образуется путем прорыва стенки гастролы на конце, противоположном гастропору. На месте же заростающего гастропора формируется анальное отверстие.

Полость тела у хордовых вторичная (целом). Этот признак сближает хордовых с иглокожими и кольчатými червями.

Метамерное расположение многих органов особенно четко выражено у зародышей и низших хордовых. У высших их представителей в связи с общим усложнением строения метамерия выражена слабо.

Хордовым свойственна *двусторонняя (билатеральная) симметрия* тела. Как известно, этим признаком кроме хордовых обладают многие группы беспозвоночных животных.

Эволюционно представители разных классов хордовых характеризуются морфофизиологической преемственностью во всех системах органов, прослеживающейся в изменении гомологичных органов.

Особенности организации хордовых представляет большой интерес для биологов. Их эволюция складывалась в общей картине исторического развития царства животных.

В поступательной морфологической эволюции хордовых на каждом историческом этапе происходило чередование крупных прогрессивных изменений с многообразными частными приспособлениями.

Изначальный облик хордового сформировался в водной среде. Современные первично-водные хордовые (бепчерепные, круглоротые, рыбы, амфибии) во многом сохранили исходный план строения. Освоение хордовыми наземно-воздушной среды обитания принципиально изменило черты их морфофункциональной организации. В этой среде сложились такие наземные группы, как пресмыкаю-

щиеся, птицы и млекопитающие. Водная среда была освоена представителями различных групп наземных позвоночных вторично, но уже на ином, более высоком уровне организации.

Изучение морфологической эволюции позвоночных позволяет лучше понять эволюцию, особенности организации и биологическую природу человека.

Тип Хордовые (Chordata) подразделяется на подтипы: Бесчерепные (Acrania), Оболочники (Tunicata), Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, или Craniata).

ПОДТИП I. БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)

Подтип Бесчерепные включает один класс *Головохордовые* (Cephalochordata). В этом классе один отряд — *Ланцетникообразные* (Amphioxiformes) с одним семейством *Ланцетниковые* и тремя подсемействами: *Обыкновенные ланцетники* (Branchiostomidae), *Эпигонихты* (Epigonichtys) и *Амфиоксиды* (Amphioxidae).

Бесчерепные — немногочисленная группа (примерно 30 видов) наиболее примитивных исключительно морских хордовых животных. Они распространены в умеренных и теплых морях Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Встречаются в Черном и Японском морях. Предпочитают температуру воды +17...+30 °С при солености 20—30 ‰.

Ланцетники-бранхиостомы и эпигонихты живут в прибрежных мелководных участках морей, зарывшись задним концом тела в субстрат дна. Грунт предпочитают песчаный. Потревоженный прикосновением или светом ланцетник быстро выскакивает из убежища и, проплыв немного, зарывается вновь. Ланцетники-амфиоксиды встречаются в планктоне открытых частей океанов.

Питаются ланцетники диатомовыми водорослями, детритом, зоопланктоном. Размножаются в теплое время года, например в Черном море — с конца мая до начала августа. Оплодотворение у них наружное: половые продукты одновременно выбрасываются самками и самцами в воду.

Ланцетник — популярный объект исследований зоологов, что объясняется особенностями его строения. Все основные признаки типа Хордовые сохраняются у него пожизненно. Изучение строения ланцетника важно для понимания принципов организации хордовых, происхождения и формирования позвоночных животных в процессе эволюции. Считают, что особенности строения предков позвоночных были близки к таковым у ланцетника.

Рассмотрим организацию Бесчерепных на примере обитающего в Черном море *европейского ланцетника* (*Branchiostoma lanceolatum*).

Внешний вид. Ланцетник — полупрозрачное животное с телом рыбообразной формы, сжатым с боков, длиной 5—8 см. По спинной стороне тянется складка — спинной плавник. Продолжаясь на хвостовой отдел, она образует ланцетовидный хвостовой плавник. По бокам снизу в передней части тела располагаются две метаплевральные складки. Срастаясь, они ограничивают *атриальную*, или *околожаберную полость* и тянутся назад до атриального отверстия. На передней части тела снизу располагается большая предротовая воронка, окруженная 10—20 парами щупалец. Этим углублением (предротовой воронкой) начинается пищеварительный тракт (рис. 1). Ланцетник был впервые описан П. С. Палласом в 1774 г.

Кожные покровы. Кожные покровы ланцетника состоят из двух слоев: наружного — *эпидермиса* и внутреннего — *кутиса*. Эпидермис у ланцетника однослойный и прикрыт снаружи тонким слоем кутикулы. Клетки эпидермиса цилиндрические. Среди них находятся бокаловидные железистые клетки, некоторые клетки имеют чувствующие волоски. Кутис выражен слабо и представлен студенистой рыхлой соединительной тканью.

Мускулатура. Мускулатура метамерна и слабодифференцирована, обеспечивает лишь несложные движения животного при плавании и зарывании в песок. Она распределена по телу неравномерно: ее большая часть находится на спинной стороне и в хвостовой области. Мышечный слой состоит из продольных тяжей, разделенных на сегменты — *миомеры*. Миомеры отграничены друг от друга соединительнотканными прослойками — *миосептами*, создающими опору мышечным волокнам. Последние изогнуты под острыми углами, вершины которых направлены к переднему концу тела. В этой связи миомеры представляют собой как бы вложенные друг в друга конусы. Миомеры левой и правой сторон тела расположены асим-

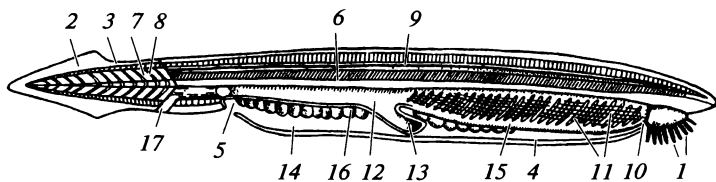
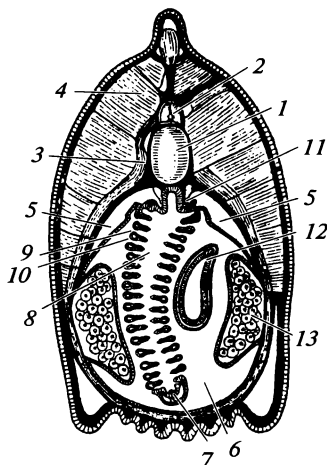


Рис. 1. Схема продольного разреза тела ланцетника:

1 — предротовое отверстие, окруженное щупальцами; 2 — хвостовой плавник; 3 — спинной плавник; 4 — метаплевральная складка; 5 — атриальное отверстие; 6 — хорда; 7 — миомер (показан только в хвостовой области); 8 — миосепта; 9 — нервная трубка; 10 — парус; 11 — жаберные щели; 12 — кишка; 13 — печеночный вырост кишечника; 14 — околожаберная полость; 15 — эндостиль; 16 — половые железы; 17 — анальное отверстие

Рис. 2. Поперечный разрез тела ланцетника в области глотки:

1 — хорда; 2 — нервная трубка; 3 — соединительнотканная оболочка; 4 — миомер; 5 — целом; 6 — околожаберная полость; 7 — эндостиль; 8 — полость глотки; 9 — жаберное отверстие; 10 — межжаберная перегородка; 11 — нефридий; 12 — печеночный вырост кишечника; 13 — половая железа



метрично: против цельного миомера одной стороны располагаются две половинки смежных миомеров противоположной стороны. Такая позиция мышечных сегментов облегчает при плавании изгибание тела в горизонтальной плоскости. Мышечный слой, расположенный на брюшной стороне тела (точнее, на передних двух третях ее), плоский и тонкий.

Скелет. Скелет представлен *хордой*, расположенной по продольной оси тела. Вокруг хорды лежит толстый соединительнотканый слой, который окружает и лежащую над хордой нервную трубку (рис. 2). Отростки этого футляра связаны с миосептами и с подкожной соединительной тканью.

В области жаберных щелей располагается сложная сеть опорных перекладин из волокнистого бесклеточного вещества. Опорой для непарных плавников служат стержни плотной студенистой ткани; сходные образования составляют скелет предротовой воронки и щупалец.

Нервная система. *Центральная нервная система* представлена дорсально расположенной продольной *нервной трубкой*. Внутреннюю полость ее называют *невроцелем*. Края трубки на спинной стороне не срастаются, здесь невроцель имеет узкую щель. На переднем конце нервной трубки невроцель несколько расширяется. Предполагают, что это расширение соответствует третьему желудочку головного мозга позвоночных. Разрушение переднего отдела нервной трубки вызывает расстройство координации движений.

На ранних стадиях развития ланцетника полость нервной трубки сообщается с наружной средой посредством отверстия, именуемого *невропором*. У взрослых особей на месте невропора, на передне-верхней поверхности головы, остается углубление, называемое *обонятельной ямкой*.

Вдоль всей нервной трубки, по краям нервоцеля, располагаются светочувствительные образования — *глазки Гессе*. Каждый из них состоит из двух клеток: светочувствительной светлой и пигментной темной. В итоге весь мозг ланцетника оказывается светочувствительным.

Периферическая нервная система представлена нервами, отходящими от нервной трубки. При этом на один мышечный сегмент приходится две пары нервов — спинная и брюшная. Спинные нервы в функциональном отношении являются смешанными — двигательными-чувствующими, брюшные же — чисто двигательными. Спинные и брюшные ветви нервов у ланцетника, в отличие от подавляющего большинства позвоночных, не связаны между собой. Это позволяет предполагать отсутствие рефлекторных дуг, которые характерны для нервной системы позвоночных.

Органы чувств. У ланцетника примитивные органы чувств. Световые раздражения воспринимаются *глазками Гессе*. *Обонятельная ямка*, видимо, воспринимает химические свойства воды. По всему телу в эпидермисе разбросаны *чувствующие клетки*, воспринимающие волновые раздражения.

Питание и дыхание. Питание и дыхание в значительной мере пассивные. Ланцетники кормятся взвешенными в воде мелкими животными и растительными организмами. Щупальца, расположенные по краю предротовой воронки, взмучивают детрит (см. рис. 1), а мерцательный эпителий, выстилающий ротовую воронку изнутри, направляет поток воды с пищей к ротовому отверстию. В глубине воронки расположен *рот*. Он окружен направляющими складками — *парусом*. Объемистая *глотка* прободена многочисленными (около 100 пар) косо расположенными жаберными щелями. Последние открываются не наружу, а в *атриальную*, или *околожаберную*, *полость*. Атриальная полость ограничена сросшимися *метаплевральными складками*. Только у своего заднего края складки не срастаются, и здесь образуется отверстие, именуемое *атриопором*. Таким образом, вода из глотки через жаберные щели поступает в атриальную полость и из нее через атриопор в наружную среду. Околожаберная полость обеспечивает защиту дыхательного аппарата от засорения частичками грунта, что очень важно для ланцетников, которые большую часть времени проводят зарывшись в песок. Есть мнение, что дыхание осуществляется и через кожу.

По средней линии брюшной стороны глотки тянется желобок, или борозда, — *эндостиль*. Он выстлан железистыми и мерцательными клетками. У ротового отверстия эта борозда раздваивается и двумя мерцательными полосками поднимается на спинную сторону глотки. Здесь они объединяются в *наджаберную бороздку*, которая тянется назад до кишечника. Функция эндостиля заключается в следующем. Железистые клетки выделяют слизь, которая обволакивает пищевые частицы, осаждающиеся из воды на эндостиль. Движение ресничек

эндостилия создает ток воды, который увлекает слизь и пищевые комочки вперед к ротовому отверстию. У ротового отверстия пищевая масса поднимается вверх и по наджаберной борозде транспортируется в кишечник. Кроме того, считают, что складки жаберных щелей тоже участвуют в движении пищи.

Кишечник прямой и не подразделен на отделы. От брюшной стороны передней части кишки отходит полый слепой вырост, именуемый *печеночным*, так как он гомологичен печени позвоночных животных.

Кровеносная система. Кровеносная система ланцетника замкнутая, она примитивна и представлена артериальными и венозными сосудами (рис. 3). В отличие от позвоночных сердца у ланцетника нет.

Артериальная система. Под глоткой тянется сократимая *брюшная аорта*. В обе стороны от нее отходят парные *жаберные артерии*, проходящие в перегородках между жаберными щелями. Жаберные артерии тонкостенны, над спинной стороной глотки они впадают в парные наджаберные сосуды, или *корни спинной аорты*, принося окисленную кровь. На уровне заднего конца глотки они сливаются и образуют основной артериальный ствол — *спинную аорту*, которая, располагаясь под хордой, идет вдоль тела до его заднего конца. На своем пути спинная аорта распадается на сосуды, идущие к внутренним органам. Вперед от корней аорты отходят *сонные артерии*, снабжающие кровью головной отдел тела.

Венозная система. От переднего конца тела кровь собирается в парные *яремные* (или *передние кардинальные*) *вены*, несущие кровь назад. От заднего конца тела кровь выносятся парными *задними кардинальными венами*; по ним кровь течет вперед. Позади глотки передние и задние кардинальные вены соответствующих сторон сливаются и образуют два (левый и правый) широких тонкостенных *кювьеровых протока*. Из кювьеровых протоков кровь изливается в *венозный синус*, откуда берет начало брюшная аорта. Венозная кровь от внутренних органов собирается в *подкишечную вену*, которая, до-

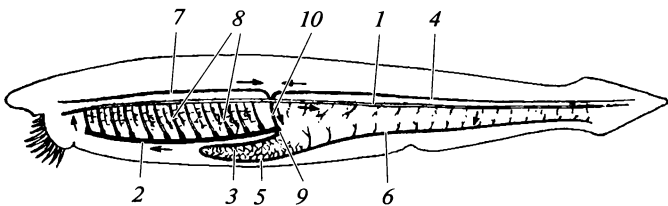


Рис. 3. Схема кровообращения ланцетника:

1 — спинная аорта; 2 — брюшная аорта; 3 — печеночная вена; 4 — задняя кардинальная вена; 5 — воротная вена печеночного выроста; 6 — подкишечная вена; 7 — передняя кардинальная вена; 8 — жаберные артерии; 9 — венозный синус; 10 — кювьеров проток

стигнув печеночного выроста, распадается в нем на сеть капилляров, образуя воротную систему печеночного выроста. Далее кровь течет по *печеночной вене*, впадающей в *венозный синус*.

В связи с отсутствием у ланцетника сердца ток крови обусловлен пульсацией брюшной аорты и нижних частей жаберных сосудов («жаберные сердца»). Кровь бесцветна: она не содержит ни форменных элементов, ни пигмента.

Выделительная система. Выделительная система представлена многочисленными (до 90 пар) *нефридиями*, расположенными в области глотки. Один конец нефридиальной трубочки имеет ряд отверстий, сообщающих ее с полостью тела — *целомом*, которая у ланцетника тянется над глоточной областью в виде парных продольных каналов. Отверстия — *нефростомы* — одеты булавовидными клетками — *соленоцитами*. Соленоцит имеет внутри тонкий каналец с включенным в него мерцательным волоском. В толще стенок полости тела в непосредственной близости от нефридиальных трубочек находится густая сеть кровеносных капилляров, через которые в целом, видимо, происходит фильтрация жидкостей, содержащих продукты обмена. Другой конец нефридиальной трубочки открывается в атриальную полость, куда и поступают продукты выделения и через атриопор выбрасываются наружу.

Выделительная система ланцетника очень близка к выделительной системе некоторых кольчатых червей.

Репродуктивная система. Ланцетники — раздельнополые животные. Их половые железы характеризуются многочисленностью и поsegmentным расположением. Они лежат в целоме и вдаются в атриальную полость в виде двух рядов округлых (*яичники*) или слегка вытянутых (*семенники*) тел — около 25 пар. Созревшие половые продукты через временно возникающие половые протоки выделяются в околожаберную полость, а затем через атриопор выносятся наружу. Оплодотворение у ланцетников наружное, яйца мелкие (диаметр — 0,1 мм), бедные желтком.

Рассмотрим развитие ланцетника подробнее.

Развитие. Развитие ланцетника впервые было изучено А. О. Ковалевским (1867). Вопрос этот имеет большой интерес, так как анализ стадий развития примитивнейшего из современных хордовых животных дает некоторые основания для суждения о ранних этапах филогении хордовых, упрощенную схематическую картину их эмбрионального развития.

На рис. 4 и 5 изображены последовательные стадии эмбрионального развития ланцетника вплоть до формирования личинки.

Дробление оплодотворенного яйца полное и почти равномерное: при образовании *бластулы* видно, что на ее нижней стороне, соответствующей вегетативной («растительной») части яйца, клетки крупнее, чем на верхней. В силу этого внутренний слой следующей затем стадии *гастролы* представлен более крупными клетками.

Дробление происходит очень быстро. В эктодерме верхней стороны зародыша обособляется нервная *пластинка*, края которой свертываются, а затем и смыкаются. Возникающая таким путем нервная трубка некоторое время сохраняет на переднем конце (через *невропор*) сообщение с внешней средой, а на заднем конце (через *нервно-кишечный канал*) — с полостью гастролы, т. е. с первичной кишкой. В дальнейшем нервно-кишечный канал исчезает во все, а на месте невропора остается обонятельная ямка.

Одновременно происходит дифференцировка энтодермы. На спинной стороне первичной кишки появляется продольное выпячивание. В последующем оно отделяется и превращается в плотный тяж — *хорду*.

Примерно в это же время по бокам от зачатка хорды появляются два ряда симметрично расположенных выпячиваний первичной кишки. По мере разрастания они отделяются от нее и образуют парный ряд зачатков *мезодермы* — метамерно расположенных *целомических мешков*. При дальнейшем развитии каждый целомический мешок делится на два отдела: верхний — *сомит* и нижний — *боковую пластинку*. Впоследствии полости сомитов не сливаются между собой, а исчезают; полости же боковых пластинок, сливаясь между собой, образуют вторичную полость тела, или *целом*.

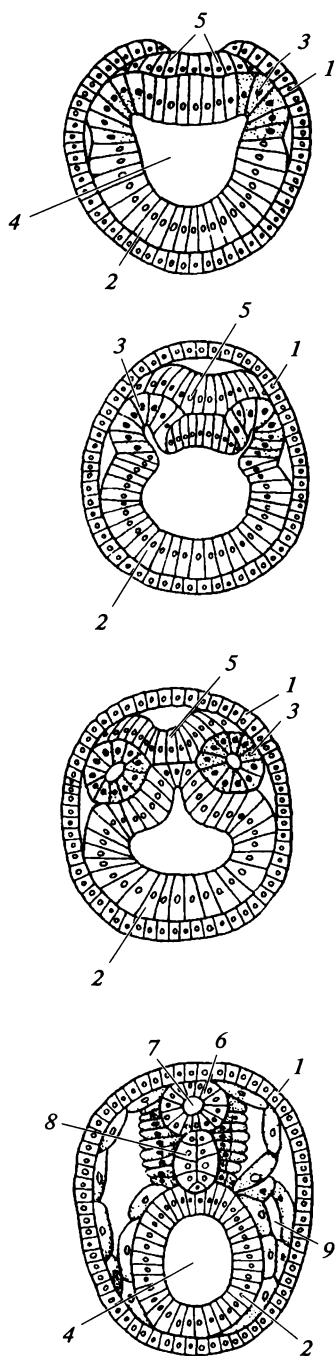
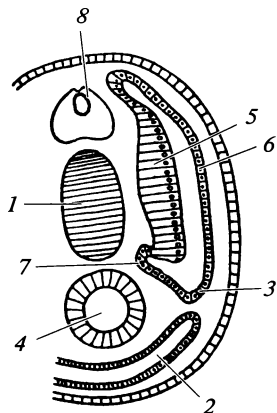


Рис. 4. Эмбриональное развитие ланцетника (поперечные разрезы через четыре последовательные стадии развития зародыша):

1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — мезодерма; 4 — полость кишечника; 5 — нервная пластинка; 6 — нервная трубка; 7 — невроцель; 8 — хорда; 9 — вторичная полость тела

Рис. 5. Поперечный разрез через личинку ланцетника:



1 — хорда; 2 — вторичная полость тела; 3 — гонотом; 4 — кишка; 5 — миотом; 6 — кожный листок; 7 — склеротом; 8 — нервная трубка

При дальнейшей дифференцировке сомита возникают следующие зачатки: 1) *склеротом* (нижняя внутренняя часть сомита) дает начало клеткам, образующим соединительнотканное влагалище хорды и нервной трубки, опорные лучи в плавниках и, видимо, миосепты; 2) *миотом* (часть сомита, прилегающая к хорде) формирует туловищную мускулатуру; 3) *кожный листок* (верхняя и наружная часть сомита) образует соединительнотканную часть кожи, т. е. кутис (см. рис. 5).

Из боковой пластинки развиваются *брюшина*, *брыжейки* (в которых в виде продольных каналов возникают основные кровеносные сосуды), *мускулатура кишечника*. Нефридиальные каналы развиваются в виде пальцевидных выпячиваний стенок вторичной полости тела. Гонады развиваются как выпячивания той части стенок полости тела, которая соответствует месту разделения сомита и боковой пластинки — *гонотому*.

Рот образуется путем выпячивания первичной кишки на конце, противоположном гастропору (первичному рту), и встречного впячивания эктодермы. В месте встречи этих образований возникает прорыв. Закладка рта и жаберных щелей происходит асимметрично. Ротовое отверстие закладывается на нижней левой стороне зародыша. Левые жаберные щели (их 14) первоначально возникают на брюшной стороне, а затем перемещаются на правую сторону зародыша. Затем здесь появляется еще один ряд щелей (их 8), расположенных выше упомянутых ранее 14 щелей. Впоследствии нижний ряд щелей смещается на брюшную сторону и лишь после этого — на левую сторону тела. Число их при этом сокращается с 14 до 8. Число жаберных щелей с обеих сторон затем резко возрастает. Впоследствии рот смещается на брюшную сторону.

Атриальная полость возникает первоначально в виде желобка на нижней поверхности тела. Формирующие этот желобок *металлебральные складки* растут навстречу друг другу и, смыкаясь, об-

разуют полость, открывающуюся наружу лишь в задней своей части, где упомянутые складки не срстаются. В целом личиночное развитие ланцетника длится около трех месяцев.

Предки и систематика бесчерепных

Палеонтология не располагает материалами о предках современных бесчерепных. О происхождении этой группы приходится судить по сравнительно-анатомическим и эмбриологическим данным. Согласно А. Н. Северцову, предки бесчерепных были свободно плавающими, двусторонне-симметричными животными. У них не было атриальной полости, хорда не доходила до головного конца тела. Жаберных щелей было меньше (17 — 20), и располагались они, видимо, симметрично. Эта группа дала начало двум ветвям. Одна сохранила свободноплавающий образ жизни и привела к позвоночным. Другая приспособилась к малоподвижному, придонному или роющему образу жизни. Наблюдаемая на известных стадиях онтогенеза современных бесчерепных асимметрия в расположении жаберных щелей, возможно, и есть отголосок того этапа филогенеза, когда предки *Ascapia* были придонными животными, лежавшими на дне на одном боку. Жаберные щели их были смещены на верхнюю сторону.

В последующем некоторые бесчерепные перешли к жизни в грунте дна, в связи с чем в качестве приспособительного образования, защищающего жаберные щели от засорения твердыми частицами, у них развились метаплевральные складки и околожаберная (атриальная) полость. Таковы ныне обыкновенные ланцетники и эпигонихты. Другая же часть осталась жить в толще воды, став частью планктона (амфиоксиды).

В настоящее время учеными высказана и иная точка зрения на происхождение бесчерепных. Предполагают, что ланцетники — это неотенические формы некогда существовавших прикрепленных к дну животных (возможно, близких к оболочникам), которые приобрели возможность размножения в личиночной стадии.

Как уже было сказано ранее, подтип Бесчерепные содержит один класс — *Головохордовые* (Cephalochordata), один отряд — *Ланцетникообразные* (Amphioxiformes) и, по мнению современных систематиков, одно семейство — *Ланцетниковые* (Branchiostomidae), включающее примерно 30 видов. Некоторые зоологи разделяют их на три подсемейства, рассматриваемые ниже.

Обыкновенные ланцетники (Branchiostoma), на примере которых описан подтип, характеризуются симметричным строением. Половые железы у них парные, метаплевральные складки одинаковой длины. Длина их тела до 8 см. Известно около 20 видов.

Ланцетники эпигонихты (Epigonichtys) мельче, длина тела до 5 см. У них проявляются некоторые черты асимметричного строения:

половые железы находятся только на правой стороне тела, правая метаплевральная складка длиннее левой. Известно 6 видов.

Ланцетники амфиоксиды (Amphioxidae) характеризуются некоторыми чертами личиночного строения: атриальной полости у них нет, рот смещен на левую сторону и почти лишен щупалец. Длина их тела до 16 мм. В отличие от других ланцетников они ведут не бентосный, а планктонный образ жизни. Допускают, что они являются личинками эпигонихтов.

В некоторых районах ланцетники многочисленны. У побережья Юго-Восточной Азии местами развита добыча ланцетников путем промывания на ситах песка, взятого с поверхности дна. В целом же они имеют значение в морских биоценозах, включаясь в пищевые связи животных, обитающих в бентосе и в планктоне.

ПОДТИП II. ЛИЧИНОЧНО-ХОРДОВЫЕ (UROCHORDATA), ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)

Общая характеристика

Подтип включает пять классов: *Асцидии*, *Огнетелки*, *Сальпы*, *Бочоночники*, *Аппендикулярии*.

Сравнительно многочисленная (около 1 500 видов) группа исключительно морских животных, резко отличных от других хордовых тем, что во взрослом состоянии у большинства представителей отсутствуют хорда и нервная трубка. В личиночном возрасте все основные признаки типа у оболочников хорошо выражены.

Многие виды оболочников ведут прикрепленный образ жизни, обитая на дне одиночно или колониально; есть и свободноплавающие виды, населяющие пелагические части тропических и субтропических морей. Велико вертикальное распространение: от поверхностных слоев воды до глубины более 5 тыс. м. В пределах России отсутствуют в Каспийском и Азовском морях. Всего в территориальных водах России обитает около 150 видов.

Форма тела оболочников мешковидная или бочонкообразная. Снаружи тело одето особой, у многих видов толстой оболочкой — *туникой*, имеющей студенистую или хрящеватую консистенцию. Туника возникла, видимо, в связи с переходом к сидячему образу жизни и имеет защитное значение. Приспособлением оболочников к таким условиям существования является, вероятно, и способность размножаться не только половым, но и бесполом путем — почкованием. Оболочники гермафродиты.

Более подробно особенности организации оболочников рассматриваются далее на примере одиночной асцидии, так как изучение

ее онтогенеза интересно для установления возможных филогенетических связей хордовых.

КЛАСС АСЦИДИИ (ASCIDIAE)

К классу Асцидии принадлежит большинство (около 1 000 видов), оболочников, представленных сидячими как одиночными, так и колониальными формами. Некоторые колониальные асцидии ведут свободноплавающий образ жизни.

Взрослая одиночная асцидия внешне похожа на двугорлую банку. Основанием тела (так называемой подошвой) она прикреплена к выступам дна. На верхней части тела расположен трубкообразный вырост с отверстием — *ротовым сифоном*, ведущим в огромную мешковидную глотку (рис. 6). Другое отверстие расположено ниже сбоку — это *клоакальный сифон*. Глотка пронизана большим числом мелких отверстий — жаберных щелей, или стигм, через которые циркулирует вода. На дне глотки находится отверстие, ведущее в короткий пищевод. Он переходит в мешковидный желудок. Короткая кишка открывается в атриальную полость, которая сообщается с наружной средой через *атриопор* — отверстие, расположенное на клоакальном сифоне.

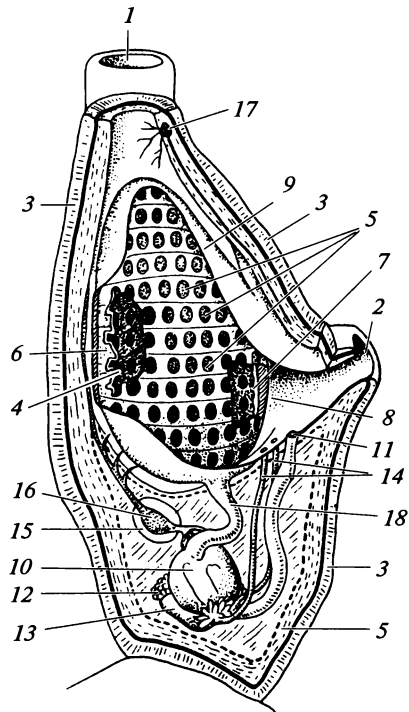


Рис. 6. Вскрытая одиночная асцидия:

1 — ротовой сифон; 2 — клоакальный сифон; 3 — туника; 4 — полость глотки; 5 — жаберные щели; 6 — эндостиль; 7 — спинная борозда; 8 — околожаберная полость; 9 — стенка околожаберной полости; 10 — желудок; 11 — анальное отверстие; 12 — семенник; 13 — яичник; 14 — протоки половых желез; 15 — околосердечная сумка; 16 — сердце; 17 — нервный узел; 18 — пищевод

Питание пассивное. Как и у ланцетников, есть эндостиль. Пищевые частицы, попавшие с водой в глотку, осаждаются на нем.

Эндостиль начинается на дне глотки и по ее брюшной стороне поднимается вверх к ротовому отверстию. Здесь он раздваивается, образуя окологлоточное кольцо, и переходит в тянущийся по другой стороне глотки спинную бороздку. Пищевые комочки перегоняются реснитчатыми клетками эндостиля вверх к окологлоточному кольцу, откуда они по спинному выросту спускаются к пищеводу. Есть желудок, короткая кишка открывается в атриальную полость вблизи клоакального сифона.

Кровеносная система незамкнутая, лакунарная.

Нервная система состоит из лишнего внутренней полости ганглия, расположенного между ротовым и клоакальным сифонами. Органов чувств нет.

Размножение и развитие. Асцидии — гермафродиты: в теле одной особи есть и яичник, и семенник. При бесполом размножении на брюшной стороне тела материнской особи появляется колбовидное выпячивание — почкородный столон. Почка вскоре обособляется и превращается в сидячую форму: у колониальных асцидий почка остается на столоне и сама начинает размножаться почкованием. В почках формируются все органы материнской формы.

Половое размножение асцидии благодаря исследованиям А. О. Ковалевского (1866) стало основой для понимания филогенетических связей оболочников с другими хордовыми. Из оплодотворенного яйца быстро формируется свободноплавающая личинка (рис. 7). Внешне она слегка напоминает головастика: ее «голова» содержит все органы, а хвост позволяет быстро перемещаться. В хвосте кроме мускулатуры и плавниковой складки закладываются хорда и нервная трубка. Жизнь личинки коротка по времени (не более суток), вскоре она прикрепляется двумя выростами головы к субстрату и подвергается регрессивному метаморфозу. Хорда исчезает. Уменьшаются в размерах, а затем исчезают нервная трубка, светочувствительный глазок и мозговой пузырек. Остается лишь задняя утолщенная часть пу-

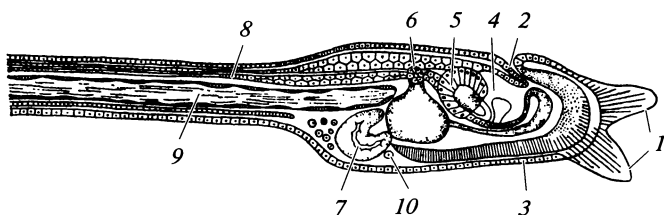


Рис. 7. Строение личинки асцидии:

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

зырька, которая образует ганглий, упомянутый при описании взрослой асцидии. Глотка разрастается, число жаберных отверстий резко увеличивается. Ротовое и анальное отверстия перемещаются вверх. Тело принимает типичный для взрослой особи мешковидный облик. На поверхности тела быстро формируется туника.

Филогения оболочников еще во многом неясна. Основываясь на классических работах А. О. Ковалевского (1840—1901) о развитии асцидий и на филогенетических исследованиях А. Н. Северцова (1866—1936), полагают, что оболочники и другие хордовые имели общих предков. Видимо, предки оболочников были свободноплавающими животными, передвигающимися в воде при помощи длинного хвостового плавника. Они имели развитую нервную трубку с расширенным мозговым пузырем на переднем конце, органы чувств в виде слухового пузырька и пигментированного глазка, хорошо развитую хорду. Позднее они перешли к сидячему образу жизни, и строение всех систем (нервной и органов чувств, хорды, мускулатуры) значительно упростилось. Прогрессивно развились приспособления, связанные с сидячим образом жизни: толстая туника — надежная защита для внутренних органов, сложный жаберный аппарат, эндостиль, размножение не только половым путем, но и (у большинства) почкованием.

Таким образом, с изменением условий и образа жизни изменилась и общая организация оболочников. Онтогенез асцидий наглядно указывает на взаимосвязь условий жизни и их строения на разных стадиях развития.

ПОДТИП III. ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA), ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIATA)

Общая характеристика

Позвоночные — высший подтип Хордовые. По сравнению с бесчерепными и оболочниками они характеризуются более высоким уровнем морфофизиологической организации. Среди позвоночных нет видов, ведущих сидячий (прикрепленный) образ жизни. Они широко перемещаются в пространстве, активно разыскивая и захватывая пищу, находя для размножения особей другого пола, спасаясь от преследования врагов.

Активные перемещения обеспечивают позвоночным животным возможность смены мест обитания в зависимости от изменений условий существования и потребностей на разных этапах их жизненного цикла, например при развитии, половом созревании, размножении, зимовках и т. д. Указанные общебиологические черты позвоночных

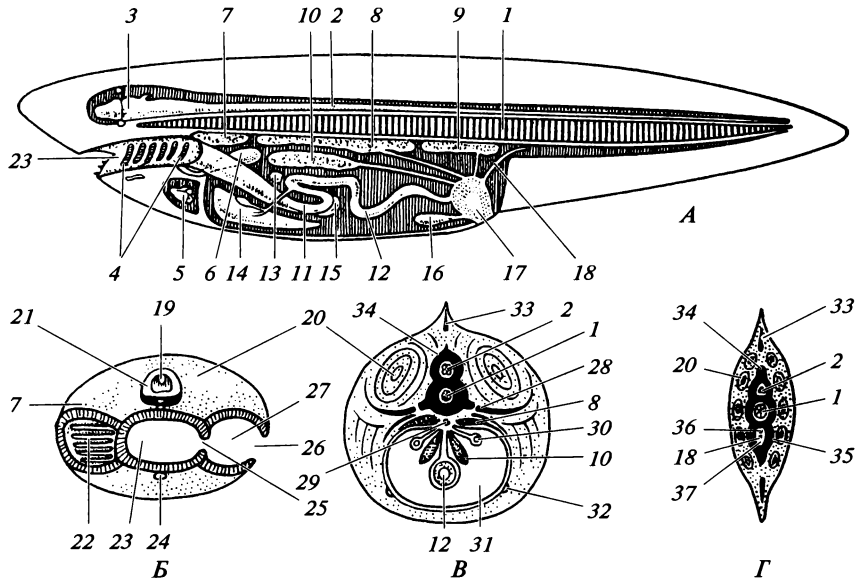


Рис. 8. Схема строения позвоночного:

А — продольный разрез; поперечные разрезы головы (Б), туловища (В) и хвостового отдела (Г); 1 — хорда; 2 — спинной мозг; 3 — головной мозг; 4 — жаберные щели; 5 — сердце; 6 — легкое; 7 — головная почка, или пронефрос; 8 — туловищная почка, или мезонефрос; 9 — тазовая почка, или метанефрос; 10 — половая железа; 11 — желудок; 12 — кишка; 13 — поджелудочная железа; 14 — печень; 15 — селезенка; 16 — мочевого пузыря; 17 — клоака; 18 — постанальная кишка; 19 — головной мозг; 20 — мышцы; 21 — черепная коробка; 22 — жаберные лепестки; 23 — ротоглотка; 24 — брюшная аорта; 25 — внутреннее жаберное отверстие; 26 — наружное жаберное отверстие; 27 — жаберный мешок; 28 — правая задняя кардинальная вена; 29 — спинная аорта; 30 — проток головной почки; 31 — вторичная полость тела, или целом; 32 — правая боковая вена; 33 — плавниковый луч; 34 — верхняя дуга позвонка; 35 — нижняя дуга позвонка; 36 — хвостовая артерия; 37 — хвостовая вена

прямо связаны с особенностями их морфофизиологической организации.

Нервная система позвоночных значительно более дифференцирована, чем у низших хордовых. У всех животных этого подтипа развит *головной мозг*, функционирование которого обуславливает высшую нервную деятельность — основу приспособительного поведения. Для позвоночных характерно наличие разнообразных и сложно устроенных органов чувств, обеспечивающих связь между организмом и внешней средой.

С развитием головного мозга и органов чувств связано возникновение *череп*, служащего надежным защитным футляром для этих крайне нежных и важных органов. В качестве осевого скелета взамен

хорды у подавляющего большинства животных формируется более совершенное и прочное образование — *позвоночный столб*, который выполняет роль не только опорного стержня тела, но и футляра, заключающего в себе спинной мозг.

В области переднего отдела кишечной трубки возникают подвижные части скелета, из которых формируется *ротовой*, а у огромного большинства — *челюстной аппарат*, обеспечивающий схватывание, удержание пищи, а у высших позвоночных и измельчение ее.

Общий обмен веществ у позвоночных несравненно более высокий, чем у низших хордовых. В этой связи надо указать на характерные черты организации: наличие *сердца* обуславливает быстрый кровоток; в выделительной системе *почки* надежно обеспечивают выведение из организма возросшего количества продуктов обмена. Схема строения позвоночного представлена на рис. 8.

Указанные черты высокой жизненной организации обусловили широкое распространение позвоночных и проникновение их во все жизненные среды. Это обстоятельство, а также обилие и разнообразие видов позвоночных делают их важнейшим элементом природных биоценозов.

Позвоночные появились на рубеже ордовика — силура, а в юре существовали уже представители всех известных в настоящее время их классов. Общее число современных видов свыше 40 тыс. В обобщенном виде их классификация изложена ниже.

Классификация позвоночных животных

Подтип Позвоночные, или Черепные (Vertebrata, или Craniata), условно подразделяется на две группы: *Анамния* (Anamnia) — первичноводные и *Амниота* (Amniota) — наземные животные.

Группа первичноводных позвоночных — Анамния (Anamnia). В качестве органов дыхания в течение всей жизни или в личиночном состоянии у них функционируют жабры; при развитии зародыша *не образуются зародышевые оболочки*. Общая схема их классификации следующая:

Раздел А. Бесчелюстные (Agnatha).

Надкласс I. Бесчелюстные (Agnatha).

Класс Круглоротые (Cyclostomata).

Раздел Б. Челюстноротые (Gnathostomata).

Надкласс II. Рыбы (Pisces).

Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes).

Класс Костные рыбы (Osteichthyes).

Надкласс III. Наземные, или Четвероногие, позвоночные (Tetrapoda).

Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia).

Группа наземных позвоночных — Амниота (Amniota). Жабного дыхания нет ни на одной из стадий жизни; при развитии зародыша формируются *зародышевые оболочки*. Группа включает 3 класса:

Класс Пресмыкающиеся (Reptilia).

Класс Птицы (Aves).

Класс Млекопитающие (Mammalia).

Организация позвоночных животных

Позвоночные объединены сходством морфофизиологической организации. Во всех системах органов этих животных можно проследить черты преемственных изменений в связи с эволюционным преобразованием гомологичных органов. Ниже излагается общий план строения, функционирования и закладки в онтогенезе отдельных систем органов.

Кожные покровы. Кожные покровы представляют собой важную в функциональном отношении систему. Кожа непосредственно контактирует с внешней средой и испытывает прямое ее воздействие. Кожа и мускулы оформляют тело животного с поверхности, придают ему форму и удерживают все внутренние органы. Кожные покровы защищают тело от внешних механических и химических повреждений, воздействия температуры, иссушения, проникновения микробов. Кожа принимает участие в терморегуляции, газообмене и выведении продуктов распада. Производные кожи принимают участие в формировании органов передвижения (копыта), служат для хватания (когти), нападения и защиты (рога, иглы и др.), полета (складки), плавания (перепонки).

Кожа содержит рецепторы органов осязания, в ней много желез разного назначения (слизистые, жировые, пахучие, потовые и пр.).

Для кожи позвоночных характерна двуслойность. Наружный слой — *эпидермис* — имеет эктодермальное происхождение. Он всегда многослоен. Нижний мальпигиев слой его пожизненно остается живым и деятельным и продуцирует новые слои клеток. Верхние слои эпидермиса составлены обычно уплощенными клетками, которые у наземных позвоночных ороговевают, отмирают и постоянно слущиваются. Эпидермис дает начало роговым производным кожи — роговым чешуям, перьям, волосанному покрову, когтям, копытам, полым рогам. В эпидермисе располагаются разнообразные кожные железы.

Внутренний волокнистый слой кожи — *кориум*, иначе именуемый *кутисом*, или собственно кожей, развивается из мезодермального зачатка — кожного листка сомита. Слой кориума толст: он составляет основную часть кожи, обладающую большой прочностью. В кориуме развиваются разнообразные окостенения: чешуя рыб, покровные

кости, образующие так называемый костный скелет (в отличие от хондрального). За счет собственно кожи развиваются костные рога оленьей. В нижней части кутиса накапливается подкожный слой жира.

Мускулатура. Располагающийся под кожей слой мышц представляет собой основную массу мускулатуры, именуемую *мускулатурой тела*, или *соматической*. Она обеспечивает животным движение в среде и состоит из поперечно-полосатой мышечной ткани. У низших позвоночных, как и у бесчерепных, мускулатура имеет сегментированный характер. У высших позвоночных в связи с общим усложнением телодвижений, с развитием конечностей сегментация нарушается, и туловищная мускулатура группируется, распадается на пучки и ленты, оформляя такие части тела, как торс, голову, органы движения, обеспечивая разнообразие и сложность движений.

Кроме *соматической мускулатуры* у позвоночных есть мускулатура кишечника и некоторых других внутренних органов (сосудов, каналов). Эта *мускулатура* носит название *висцеральной*. Она сложена гладкой мышечной тканью и обеспечивает, в частности, движение пищи в кишечнике, сокращение стенок кровеносных сосудов.

Туловищная мускулатура эмбрионально возникает из внутренней части сомита — *миотома* (см. развитие ланцетника), т. е. спинного отдела мезодермы. Висцеральная мускулатура — это производное боковой пластинки, т. е. брюшного отдела мезодермы.

Внутренний скелет. Внутренний скелет — это опорная основа тела позвоночного животного. Скелет участвует в движении тела, осуществляет защиту внутренних органов.

Топографически скелет позвоночных может быть разделен на осевой, висцеральный, скелет поясов и свободных конечностей.

Осевой скелет в первоначальном виде представлен *хордой*, окруженной толстой соединительнотканной оболочкой. Последняя охватывает не только хорду, но и лежащую над ней нервную трубку. Хорда развивается из зачатка спинной стороны первичной кишки, т. е. имеет энтодермальное происхождение. В дальнейшем она существенно укрепляется за счет проникновения в нее клеток из соединительнотканной оболочки.

У большинства позвоночных хорда вытесняется и замещается хрящевым или костным скелетом. Хрящевой и костный скелеты развиваются как производные указанной выше соединительнотканной (мезодермальной по происхождению) оболочки. Оболочка эта является, таким образом, скелетогенной.

В осевом скелете позвоночных различают *позвоночный столб* и *мозговой череп*. При развитии позвонков первоначально в соединительнотканной оболочке хорды закладываются метамерно расположенные парные хрящи (у круглоротых), прилегающие к поверхности хорды. Это зачатки верхних дуг позвонков (рис. 9, А). Разрастание и смыкание наружных концов верхних дуг (хрящевых) приводит к формированию *спинно-мозгового канала*, в котором располагается

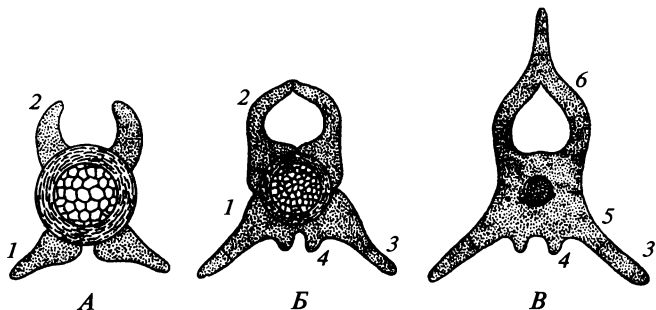


Рис. 9. Образование позвонка (поперечные разрезы):

A — верхние дуги позвонков; *Б* — формирование спинно-мозгового канала; *В* — хорда; 1 — зачаток нижней дуги; 2 — зачаток верхней дуги; 3 — ребро; 4 — гемальный отросток; 5 — боковой отросток позвонка; 6 — верхняя дуга

спинной мозг (рис. 9, *Б*). Нижние дуги смыкаются в хвостовом отделе (у рыб) и ограничивают *гемальный канал*, где проходят хвостовая артерия и хвостовая вена. Тела позвонков формируются за счет концентрических нарастающих слоев хряща, который в дальнейшем заменяется костной тканью, внутри них и между ними в той или иной мере может сохраняться хорда (рис. 9, *В*). К телам позвонков прирастают верхние и нижние дуги. В туловищном отделе к отросткам нижних дуг позвонков причленяются *ребра*. Таким образом, скелет позвоночных имеет мезодермальное происхождение.

Мозговой череп. Мозговой череп, или черепная коробка, закладывается в виде двух пар хрящей, лежащих под зачатком головного мозга. Задняя их пара — *парахордалии* — располагается по бокам переднего конца хорды; передняя пара — *трабекулы* — впереди от нее. В них преобразуются зачатки первых позвонков и отчасти дуги висцерального скелета. Разрастание и смыкание парахордалий и трабекул приводят к образованию основной (опорной) пластинки черепа, подстилающей головной мозг.

Одновременно вокруг закладывающихся органов чувств (обоняния, зрения, слуха) возникают хрящевые капсулы. Они располагаются несколько выше уровня основной пластинки черепа и прикрывают головной мозг с боков. В последующем развитии капсулы органов чувств соединяются и срастаются с основной пластинкой черепа. При хрящевом состоянии черепа полной крыши у мозговой коробки не возникает. Остающиеся между перемычками крыши черепа отверстия — *фонтанели* — затянуты соединительнотканной перепонкой. Сплошная крыша черепа возникает лишь в связи с образованием накладных (кожных) костей (носовых, лобных, теменных) у костных рыб.

Таким образом, мозговой череп возникает как защитное образование в связи с развитием головного мозга и органов чувств.

Висцеральный скелет. Филогенетически висцеральный скелет формируется независимо от мозгового черепа (рис. 10). Его закладка происходит в соединительной ткани вблизи передней части пищеварительной трубки. Первоначально это ряд многочисленных однообразных висцеральных дуг, расположенных между жаберными щелями. Они служат опорой дыхательному аппарату.

С последующим преобразованием висцерального скелета связано приобретение позвоночными таких органов, как верхние и нижние первичные челюсти косточки среднего уха, дно мозгового черепа, гортань. Начиная с костных рыб висцеральный скелет преобразуется и дополняется вторичными челюстями, крыловидными костями и пр.

Понятие «висцеральный скелет» рассматривается в основном применительно к низшим позвоночным животным. У высших оно заменяется понятиями «висцеральный череп», «лицевой череп».

Скелет поясов и свободных конечностей. У позвоночных животных различают конечности непарные и парные. В свою очередь, парные конечности могут быть или плавниками (у рыб), или конечностями наземного типа.

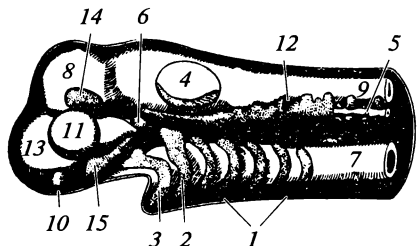
Скелет непарных конечностей у низших позвоночных — *спинного, хвостового, анального плавников* — состоит из ряда хрящевых или костных лучей, не связанных с другими частями скелета.

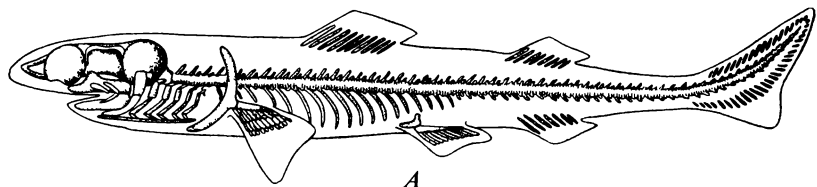
Скелет парных конечностей подразделяется на скелет поясов конечностей и скелет свободной конечности. Пояса конечностей всегда располагаются внутри тела животного. Скелет свободной конечности у позвоночных бывает двух типов: *плавник рыб* и *пятипалая конечность* наземных позвоночных. В первом случае скелет представлен несколькими рядами хрящиков или косточек, которые перемещаются относительно пояса как единый рычаг. Скелет пятипалой конечности состоит из ряда рычагов, способных перемещаться и совместно относительно пояса конечностей, и отдельно — один относительно другого (рис. 11). Закладка скелета конечностей происходит в соединительно-тканном слое кожи.

Органы пищеварения. Система пищеварительных органов представлена трубкой, начинающейся ротовым отверстием и заканчивающейся анальным отверстием. Пищеварительный тракт формируется

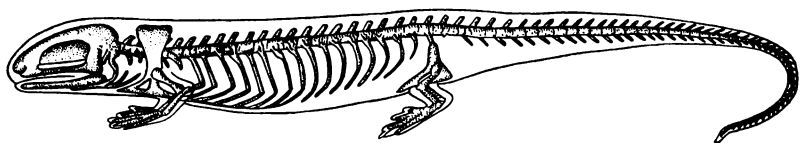
Рис. 10. Развитие хрящевого черепа акулы:

1 — жаберные дуги; 2 — подъязычная дуга; 3 — челюстная дуга; 4 — слуховая капсула; 5 — хорда; 6 — гипофиз; 7 — кишка; 8 — средний мозг; 9 — спинной мозг; 10 — ноздря; 11 — глаз; 12 — паракордалии; 13 — первичный передний мозг; 14 — глазничные хрящи; 15 — трабекулы





А



Б

Рис. 11. Схема скелетов позвоночных:

А — скелет рыбы; Б — скелет наземного позвоночного

из энтодермальной трубки гастролы (см. развитие ланцетника). В связи с этим эпителий пищеварительного тракта является энтодермальным. Только в области ротового и анального отверстий энтодермальный эпителий незаметно переходит в эктодермальный. Это связано с впячиванием стенок тела (а следовательно, и эктодермы) при образовании указанных выше отверстий.

Пищеварительный тракт подразделяется на следующие основные отделы: 1) *ротовая полость*, служит для принятия пищи; 2) *глотка* — отдел, всегда связанный с органами дыхания: у рыб в глотку открываются жаберные щели, у наземных позвоночных в глотке располагается гортанная щель; глотку справедливо называют дыхательным отделом пищеварительной трубки; 3) *пищевод*; 4) *желудок* — расширение кишечного тракта, имеющее в некоторых случаях весьма сложное строение; 5) *кишечник*, в типичном случае подразделяется на переднюю, или тонкую, среднюю, или толстую, и заднюю кишку. Морфологическое усложнение кишечного тракта в эволюционном ряду позвоночных идет по пути его удлинения и дифференцировки на отделы. В пищеварительную трубку открываются протоки трех видов пищеварительных желез: *слюнных, печени, поджелудочной*.

Слюнные железы — приобретение наземных позвоночных. В них преобразуются слизистые железы ротовой полости. Секрет их смачивает пищу и способствует расщеплению углеводов.

Печень и поджелудочная железа развиваются путем выпячивания переднего отдела эмбриональной кишки. *Печень* возникает из слепого выроста брюшной стенки кишечника (см. печеночный вырост кишки ланцетника). Протоки печени впадают в передний отдел тонкой кишки. *Поджелудочная железа* развивается из нескольких, чаще из трех, зачатков, представляющих собой также вы-

росты кишечника. Эта железа в отличие от печени обычно не имеет вида компактного тела, и ее дольки рассеяны по брыжейке переднего отдела тонкой кишки.

Функции обеих указанных желез шире, чем только пищеварительные. Так, печень кроме выделения желчи, эмульгирующей жиры и активизирующей действие других пищеварительных ферментов, служит важным органом обмена веществ. Здесь нейтрализуются некоторые вредные продукты распада, накапливается гликоген. Ферменты поджелудочной железы расщепляют белки, жиры и углеводы. Одновременно поджелудочная железа служит органом внутренней секреции, обеспечивающим углеводный обмен. Расстройство этой функции приводит к потере способности организма использовать сахар. В результате возникает тяжелое заболевание — диабет.

Органы дыхания. У позвоночных органы дыхания бывают двух типов — *жабры* у низших и *легкие* у высших, у многих групп существенную роль в дыхании играет *кожа*.

Жаберный аппарат представляет собой систему парных, обычно симметрично расположенных, щелей, служащих для сообщения глотки с наружной средой. *Жаберные щели* закладываются в виде системы парных энтодермальных выпячиваний, растущих из глотки наружу. Одновременно появляются эктодермальные впячивания наружных покровов. Зачатки растут навстречу друг другу и затем соединяются. Следовательно, жаберные щели имеют смешанное энто- и эктодермальное происхождение. Передние и задние стенки жаберных щелей выстланы слизистой оболочкой, образующей пластинчатые выросты (пластины); они поделены на *лепестки*, носящие название *жаберных*. Каждая жаберная пластина носит название *полужабры*.

В межжаберных перегородках находятся *висцеральные жаберные дуги* (см. с. 27 о висцеральном скелете). Таким образом, на каждой жаберной дуге имеется две полужабры двух соседних жаберных щелей.

Жаберные лепестки обычно развиваются из эктодермального зачатка, и только у бесчелюстных они имеют энтодермальное происхождение.

Органы дыхания наземных позвоночных — *легкие* — в схеме представляют собой пару мешков, сообщающихся с глоткой через гортанную щель. Эмбрионально легкие возникают в виде выпячивания брюшной стенки глотки в задней части жаберного аппарата, т. е. имеют энтодермальное происхождение. На ранних стадиях развития эмбрионов зачатки легких напоминают пару внутренних (энтодермальных) жаберных щелей. Эти обстоятельства, а также общее для легких и жабр кровоснабжение и иннервация позволяют считать легкие гомологами задней пары жаберных мешков.

Газообмен через *кожу* происходит у тех позвоночных, которые не имеют плотных роговых или костных чешуй, например земноводные, голокожие рыбы.

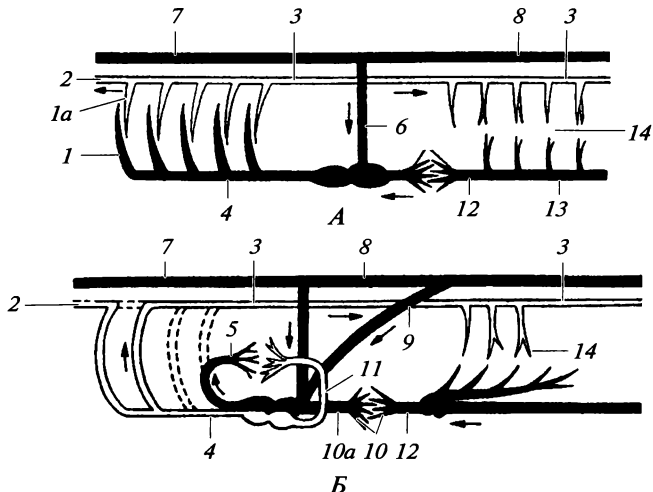


Рис. 12. Схема кровообращения рыбы (А) и наземного позвоночного (Б):

1 — приносящие жаберные артерии; 1а — выносящие жаберные артерии; 2 — сонная артерия; 3 — спинная аорта; 4 — брюшная аорта; 5 — легочная артерия; 6 — кювьеров проток; 7 — передняя кардинальная (яремная) вена; 8 — задняя кардинальная вена; 9 — задняя полая вена; 10 — воротная система печени; 10а — печеночная вена; 11 — легочная вена; 12 — воротная вена печени; 13 — подкишечная вена; 14 — капиллярная сеть в органах

Функционально дыхательная система участвует в обогащении крови кислородом и в удалении углекислого газа. Кроме того, через дыхательную систему у низших водных животных происходит выделение аммиака, других продуктов обмена веществ и избытка солей. У теплокровных животных она участвует в процессах терморегуляции. Эффективность выделения из крови CO_2 и поглощение O_2 обеспечивается принципом противотока: движением потоков крови в сосудах и свежих порций воды навстречу друг другу.

Органы кровообращения. Кровеносная система у позвоночных, как и у бесчерепных, замкнутая. Закладывается кровеносная система из внутренних листков боковых пластинок (см. развитие ланцетника). Она состоит из сообщающихся между собой кровеносных сосудов, которые в грубой схеме могут быть сведены к двум стволам: *спинному*, где кровь течет от головы к хвосту, и *брюшному*, по которому она движется в обратном направлении. В отличие от бесчерепных (рис. 12) у позвоночных движение крови связано с деятельностью сердца.

Сердце представляет собой толстостенный мускульный мешок, разделенный на несколько отделов — камер. Основными отделами сердца являются предсердие, принимающее кровь, и желудочек,

направляющий ее по телу. Число камер сердца в разных классах позвоночных различно.

Эмбрионально сердце возникает из мезодермальных зачатков в виде трубки в задней части головы под глоткой. Стенки его образованы поперечно-полосатой мускулатурой, работающей в автоматическом режиме, сокращение ее не подчинено волевым усилиям. Размеры сердца относительно размеров тела в связи с интенсивностью работы в эволюционном ряду позвоночных увеличиваются (табл. 1), а число отделов возрастает: двухкамерное (у круглоротых и рыб), трехкамерное (у амфибий и рептилий) и четырехкамерное (у птиц и зверей).

Кровеносные сосуды образуют две системы: *артериальную*, в которой кровь течет от сердца, и *венозную*, по которой кровь возвращается к сердцу. В процессе прогрессивного развития и усложнения позвоночных наблюдается переход от животных, имеющих один круг кровообращения, к обладателям двух кругов кровообращения в связи с использованием кислорода воздуха (у двоякодышащих, кистеперых рыб и наземных).

По своей природе кровь — это соединительная ткань, проникающая в кровеносное русло из межклеточного пространства. Кровь позвоночных состоит из бесцветной жидкости — плазмы, в которой находятся форменные элементы крови: красные кровяные тельца, или эритроциты, содержащие красный пигмент — гемоглобин, и белые кровяные тельца — лейкоциты. Эритроциты обеспечивают

Таблица 1

**Сердечный индекс у позвоночных разных классов
(отношение массы сердца к массе тела, ед.)**

Классы позвоночных	Сердечный индекс	
	мода	максимум
Хрящевые рыбы	0,1—0,2	0,3
Костные рыбы	0,2—0,3	0,6
Амфибии	0,3—0,4	1,0
Рептилии	0,3—0,4	2,1
Птицы	1,0—1,5	2,5
Млекопитающие	1,0—1,5	1,7

**Относительная масса крови к массе тела
у позвоночных разных классов**
(по Л.Проссеру и Ф.Брауну, 1967; по Л.Проссеру, 1978)

Классы позвоночных	Относительная масса крови, %
Хрящевые рыбы	2—7
Костные рыбы	2—7
Амфибии	3—9
Рептилии	4—15
Птицы	6—10
Млекопитающие	6—13

окисление крови и переносят кислород от органов дыхания к тканям и клеткам тела животного. Лейкоциты участвуют в уничтожении попавших в тело микроорганизмов. Тромбоциты крови играют важную роль в свертывании крови. Масса крови в эволюционном ряду позвоночных увеличивается (табл. 2).

Кровеносная система полифункциональна. Она участвует в доставке к органам, тканям и клеткам тела животного кислорода, органических и минеральных веществ, жидкостей и выносе продуктов распада, шлаков, углекислого газа, в переносе гормонов желез внутренней секреции, поддерживает гомеостаз, обеспечивает иммунитет.

Наряду с кровеносной системой у позвоночных есть другая, связанная с ней сосудистая система — *лимфатическая*. Она состоит из *лимфатических сосудов* и *лимфатических желез*. Лимфатическая система незамкнута. Только крупные ее сосуды имеют самостоятельные стенки, в то время как их разветвления открываются в межклеточные пространства различных органов. Лимфатические сосуды содержат бесцветную жидкость — *лимфу*, в которой плавают лимфоциты, образующиеся в лимфатических железах. Движение лимфы обуславливается сокращением стенок некоторых участков крупных сосудов (так называемых лимфатических сердец) и периодически изменяющимся давлением на сосуды различных органов.

Лимфатическая система служит посредницей в обмене веществ между кровью и тканями.

Нервная система. Функции нервной системы — восприятие внешних раздражений и передача возникающих возбуждений к клет-

кам, тканям, органам, а также объединение и согласование деятельности отдельных систем органов и организма в целом в единую функционирующую живую систему. Эмбрионально нервная система позвоночных возникает, как и у бесчерепных, в виде закладывающейся в эктодерме на спинной стороне зародыша полой трубки (рис. 13).

В последующем происходит ее дифференцировка, приводящая к образованию:

а) *центральной нервной системы*, представленной головным и спинным мозгом;

б) *периферической нервной системы*, состоящей из нервов, отходящих от головного и спинного мозга;

в) *автономной (симпатической и парасимпатической) нервной системы*, состоящей в основе из нервных узлов, расположенных около позвоночного столба и связанных продольными тяжами.

Головной мозг представлен у позвоночных животных пятью отделами, так или иначе связанными с органами чувств: *передним (с обонянием), промежуточным, средним (со зрением), продолговатым мозгом и мозжечком (статоакустические и органы боковой линии)*. Он закладывается эмбрионально в виде вздутия переднего отдела нервной трубки, которое вскоре делится на три первичных мозговых пузыря (рис. 14). В дальнейшем первый мозговой пузырь дает начало спереди переднему мозгу; задняя его часть преобразуется в промежуточный мозг.

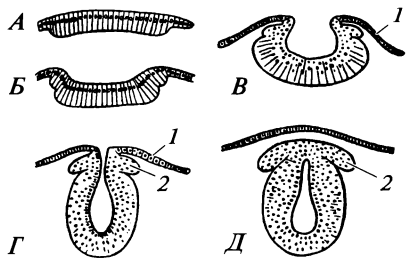


Рис. 13. Последовательные стадии развития центральной нервной системы позвоночных (схематические поперечные разрезы):

А, Б — дифференцировка эктодермы; В — впячивание нервной пластинки; Г, Д — обособление нервной трубки; 1 — эпидермис; 2 — ганглионарная пластинка

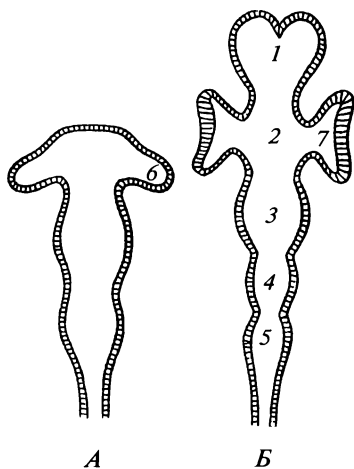


Рис. 14. Развитие отделов головного мозга:

А — стадия трех пузырей (с глазными пузырями); Б — стадия пяти отделов (с глазными бокалами); 1 — передний мозг; 2 — промежуточный мозг; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 6 — глазной пузырь; 7 — глазной бокал

Из второго мозгового пузыря формируется средний мозг. Путем выпячивания крыши третьего мозгового пузыря формируется мозжечок, под которым располагается продолговатый мозг.

Одновременно с разрастанием и дифференцировкой головного отдела нервной трубки происходит преобразование невроцеля. Два его расширения в полушариях переднего мозга образуют *боковые желудочки* мозга. Расширенная часть невроцеля в промежуточном мозге представляет собой *третий желудочек*, полость среднего мозга — *силвиев водопровод*, полость продолговатого мозга — *четвертый желудочек*, или *ромбовидную ямку* (см. рис. 14).

От головного мозга отходят 10 или 12 пар *черепно-мозговых нервов*. Нумерация их взята из анатомии человека и не всегда соответствует последовательности их отхождения у других позвоночных. Так, последние нервы у позвоночных отходят еще от спинного мозга за границей черепа.

Передний мозг имеет впереди два симметрично расположенных выступа, от которых отходит первая пара (I) головных нервов — *обонятельные*. От дна промежуточного мозга отходят *зрительные* нервы (вторая пара головных нервов, II).

На крыше промежуточного мозга развиваются два сидящих на ножках выступа: передний — *теменной орган* и задний — *эпифиз*.

От дна промежуточного мозга отрастает непарный выступ — *воронка*, к которой прилегает сложное по строению и функции образование — *гипофиз*. Передний отдел гипофиза развивается из эпителия ротовой полости, задний — из мозгового вещества. Там же расположен *гипоталамус*.

Крыша среднего мозга образует парные вздутия — зрительные доли (бугры). От среднего мозга отходит третья пара головных нервов (*глазодвигательные*, III). Четвертая пара головных нервов (*блоковые*, IV) отходит на границе между средним и продолговатым мозгом, все остальные головные нервы (V — X — XII) отходят от продолговатого мозга. (Подробно они рассматриваются в лабораторном практикуме.)

Спинной мозг не ограничен резко от продолговатого мозга. В центре спинного мозга (по главной оси органа) сохраняется невроцель, известный у позвоночных под названием *спинно-мозгового канала*.

От спинного мозга метамерно (по числу сегментов) отходят спинно-мозговые нервы. Они начинаются двумя корешками: спинным — чувствующим и брюшным — двигательным. Эти корешки вскоре по выходе из спинного мозга сливаются, образуя спинно-мозговые нервы, которые затем вновь делятся на спинную и брюшную ветви.

Органы чувств. Эта группа органов возникает как производные разных частей зародыша и на разных этапах его развития. Это органы обоняния, зрения, слуха, вестибулярный аппарат, органы боковой

линии, органы вкуса, осязания, специфические органы, воспринимающие магнитное поле Земли, электрические поля, тепловые излучения и пр.

Органы обоняния. Предполагают, что обоняние — одна из самых древних функций мозга. Органы обоняния закладываются как утолщение эктодермы на переднем конце зародыша одновременно с нервной пластинкой. Прогибаясь, они образуют пару обонятельных мешков, выстланных эпителием. Параллельно формируется скелет обонятельных капсул, которые входят в состав мозгового черепа. Поначалу обонятельные капсулы сообщаются только с внешней средой и имеют наружные ноздри. Впоследствии в связи с наземным существованием ноздри становятся сквозными.

Органы зрения также принадлежат к древним чувствующим органам. Светочувствительная рецепция возникает на очень раннем этапе эволюции хордовых (вспомним ланцетника) и формируется в раннем эмбриогенезе. Органы зрения позвоночных подразделяют на парные и непарные. И те и другие есть выросты промежуточного мозга. Парные глаза закладываются как выросты боковых частей промежуточного мозга, непарные — как последовательно расположенные в крыше промежуточного мозга (эпифиз и теменной орган). Закладка парных глаз сопровождается формированием около них зрительных капсул, входящих в состав мозгового черепа (рис. 15, 16).

Органы слуха имеют у позвоночных животных сложное происхождение. Наиболее рано в эволюции формируется внутреннее ухо, которое закладывается в эктодерме зародыша, углубляется в виде ямки и оформляется как *слуховой пузырек*, лежащий в слуховой капсуле. Слуховой пузырек делится перетяжкой на две части. Верхний отдел превращается в вестибулярный аппарат — орган равновесия. Он позволяет ощущать положение тела в трехмерном пространстве Земли. Он включает три *полукружных канала* и овальный мешочек (рис. 17, 18). Нижний отдел слухового пузырька представляет собой слуховую часть внутреннего уха — *круглый мешочек*.

Среднее и наружное ухо формируются на поздних этапах эволюционного развития позвоночных животных в связи с выходом их на сушу.

Органы боковой линии свойственны только первичноводным позвоночным, закладываются также в эктодерме. Они представляют собой желобки, тянущиеся по бокам головы и вдоль тела. Эти желобки могут быть прикрыты (или нет — у голокожих) костной чешуей. Органы боковой линии воспринимают легкие движения и колебания воды вблизи от источников колебаний: скорость и направление течений, движений собственного тела и наличие предметов на пути движения животного в воде. Они представляют собой сейсмодатчик систему.

Органы вкуса закладываются в энтодерме и воспринимают вкус потребляемой пищи в диапазоне: сладкая, горькая, кислая, соленая.

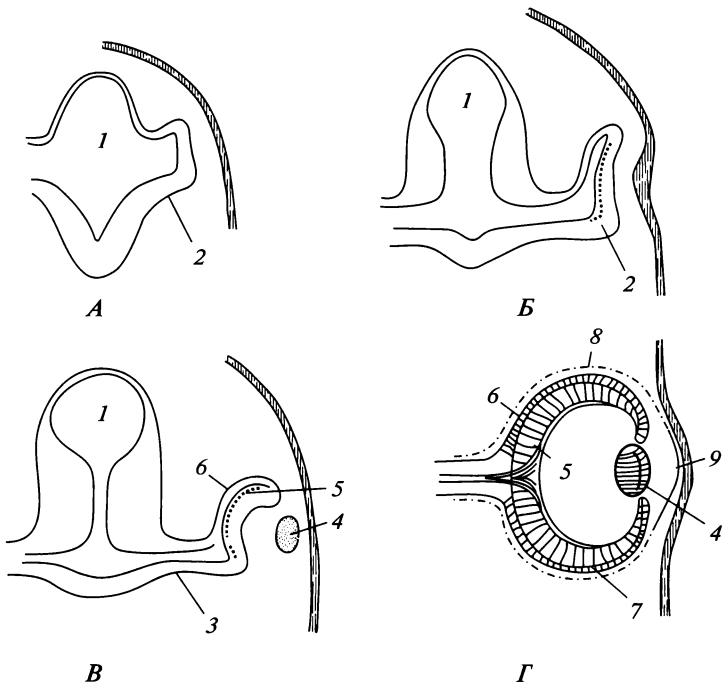


Рис. 15. Последовательные стадии развития глаза (А — Г) (по И. И. Шмальгаузену):

1 — промежуточный мозг; 2 — глазной пузырь; 3 — ножка глазного пузыря; 4 — хрусталик; 5 — сетчатка; 6 — пигментный слой; 7 — сосудистая оболочка; 8 — склера; 9 — роговица

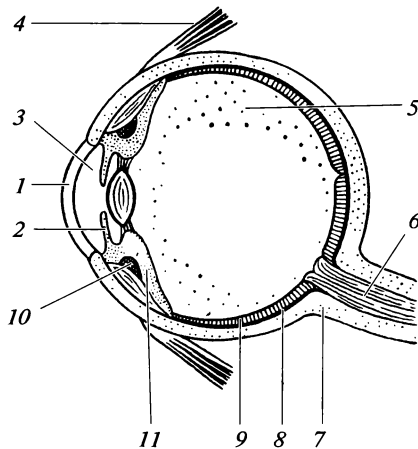


Рис. 16. Сагитальный разрез глаза человека:

1 — роговица; 2 — радужка; 3 — передняя камера; 4 — хрусталик; 5 — стекловидное тело; 6 — зрительный нерв; 7 — склера; 8 — сосудистая оболочка; 9 — сетчатка; 10 — ресничная мышца; 11 — ресничное тело

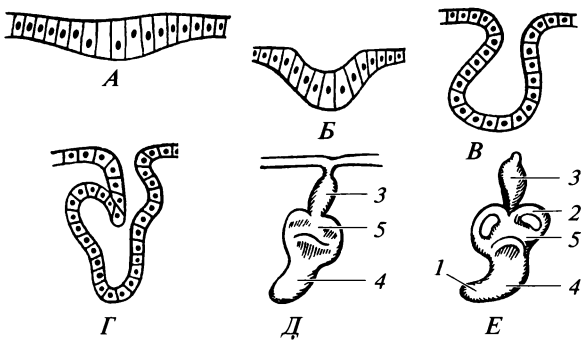


Рис. 17. Последовательные стадии развития внутреннего уха:

А — слуховая плакода; *Б* — ямка; *В* и *Г* — пузырек в разрезе; *Д* и *Е* — образование полукружных каналов; *1* — зачаток улитки; *2* — полукружный канал; *3* — эндолимфатический проток; *4* — круглый мешочек; *5* — овальный мешочек

У большинства позвоночных они располагаются на вкусовых сосочках в пределах ротовой полости. У рыб обнаружены на усиках, плавниках и других частях тела.

Органы осязания представляют собой разветвленные в коже нервные окончания и специализированные чувствующие клетки, которые и воспринимают окружающие предметы при соприкосновении.

Органы выделения. У всех позвоночных выделительные органы представлены *почками*, предназначенными для выведения из тела излишков воды, минеральных солей и продуктов азотистого обмена в виде мочевины или мочевой кислоты. Они имеют мезодермальное происхождение. Строение и механизм функционирования почек у разных групп позвоночных неодинаковы.

В процессе эволюции позвоночных животных происходит смена трех типов почек (см. рис. 20): *1головная*, или *предпочка* (*пронефрос*); *2туловищная*, или *первичная* (*мезонефрос*); *3тазовая*, или

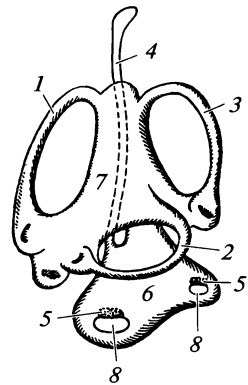


Рис. 18. Схема перепончатого слухового лабиринта:

1, 2, 3 — передний, наружный и задний полукружные каналы; *4* — эндолимфатический проток; *5* — слуховые пятна; *6* — круглый мешочек; *7* — овальный мешочек; *8* — отолиты

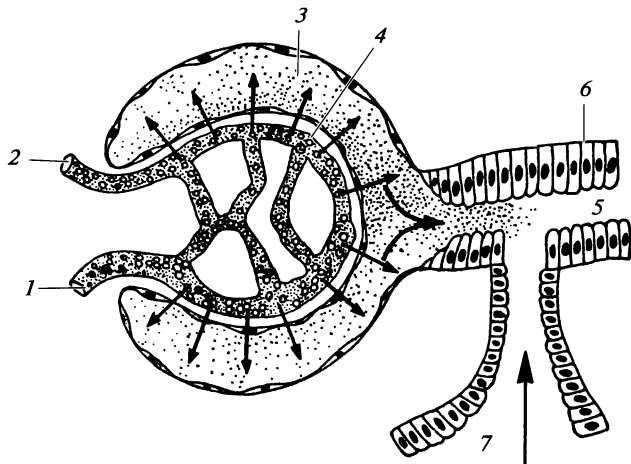


Рис. 19. Боуменова капсула с сосудистым клубком и воронкой:

1 — приносящий кровеносный сосуд; 2 — выносящий кровеносный сосуд; 3 — боуменова капсула; 4 — сосудистый клубок; 5 — первичная моча; 6 — почечный каналец; 7 — воронка почечного канальца (нефростом), открывающаяся в полости тела

вторичная (метанефрос). Разные типы почек имеют разные принципы процесса выделения: выделение из полости тела, смешанное выделение (из полости тела и из крови) и, наконец, только из крови. Одновременно происходят изменения в механизме реабсорбции воды. Выведение воды и растворенных в ней продуктов белкового обмена из полости тела оказывается возможным благодаря множеству открывающихся в нее воронковидных нефростом. Выделение из крови происходит через мальпигиевы тельца почек (рис. 19). Функцию мочеточников выполняют *вольфовы каналы*. У большинства позвоночных есть *мочевой пузырь*. У первичноводных через жабры выделяется аммиак.

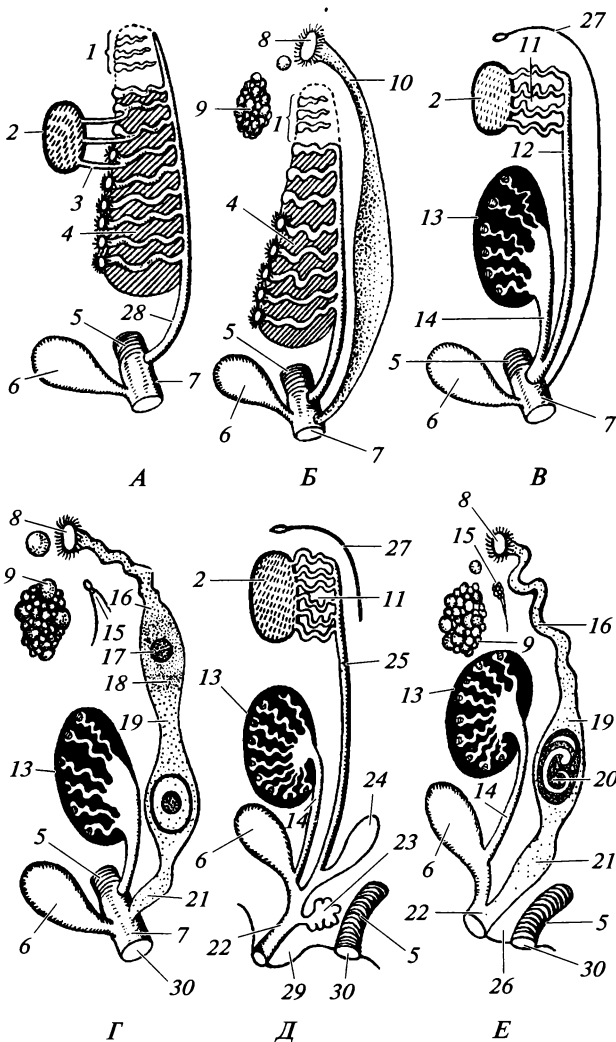


Рис. 20. Схема мочеполовой системы позвоночных:

А (самец) и Б (самка) — акуловые и амфибии; В (самец) и Г (самка) — рептилии и птицы; Д (самец) и Е (самка) — млекопитающие; 1 — пронефрос (предпочка); 2 — семенник; 3 — семявыносящий проток; 4 — мезонефрос (первичная почка); 5 — задняя кишка; 6 — мочевой пузырь; 7 — клоака; 8 — воронка яйцевода; 9 — яичник; 10 — мюллеров канал; 11 — придаток семенника (остаток передней части мезонефроса); 12 — семяпровод; 13 — метанефрос (вторичная почка); 14 — вторичный мочеточник; 15 — рудимент мезонефроса; 16 — яйцевод; 17 — яйцеклетка; 18 — белок, выделяемый железами стенки яйцевода; 19 — матка; 20 — зародыш в матке; 21 — влагалище; 22 — половой синус; 23 — предстательная железа; 24 — семенной пузырек; 25 — семяпровод; 26 — промежность; 27 — рудимент мюллерова канала; 28 — вольфов канал (первичной почки); 29 — копулятивный орган (penis); 30 — анальное отверстие

Органы размножения. Половые железы позвоночных — **яичники** у самок и **семенники** у самцов — как правило, парные. Они развиваются из отдела мезодермы в месте подразделения этого зачатка на сомит и боковую пластинку.

Первоначально (у бесчерепных) половые железы не имели выводных протоков и половые продукты выпадали через разрывы стенок гонад в полость тела, откуда выводились в наружную среду через специальные поры. Впоследствии возникли половые пути (рис. 20), которые у самцов связаны с выделительными органами (вольфов канал). А у са-



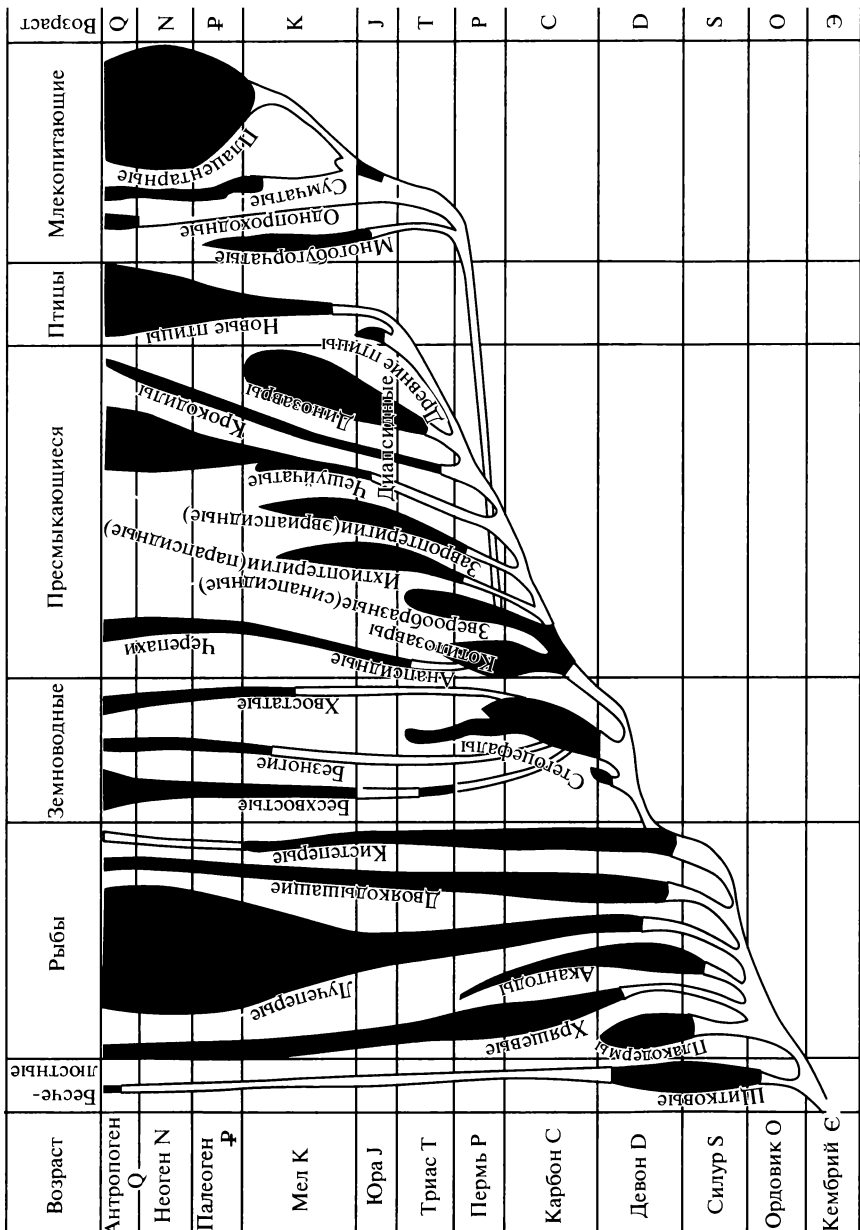


Рис. 21. Родословное дерево позвоночных.

Толщина ветвей дает приблизительное представление об обилии или малочисленности соответствующих групп: черным цветом обозначены реальные встречи, светлым — возможные (гипотетические) связи

мок в качестве яйцевода функционирует *мюллеров канал*, который сохраняет связь целома с внешней средой.

Филогенетические связи важнейших групп позвоночных показаны на рис. 21.

ПОЗВОНОЧНЫЕ БЕЗ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК (ANAMNIA)

РАЗДЕЛ А. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (AGNATHA)

НАДКЛАСС I. БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ (AGNATHA)

Бесчелюстные — самые примитивные из известных позвоночных. Наибольшее многообразие в эволюции этой группы отмечено дважды: они были широко и многолико представлены в силуре — девоне и затем получили распространение в антропогене, в том числе и в настоящее время. Их характерные особенности следующие: нет челюстей и парных конечностей, рот сосущего типа, непарная обонятельная капсула с одной ноздрей, два полукружных канала (у миног) во внутреннем ухе (у миксин — один), жаберные лепестки энтодермального происхождения.

В прошлом бесчелюстные — обитатели морей. В настоящее время их представители живут и в морских, и в пресных водоемах.

В надклассе Бесчелюстные выделяют два класса: *Щитковые* (Ostracodermii), вымершие во второй половине девона, и современные *Круглоротые* (Cyclostomata).

КЛАСС КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

Общая характеристика

Класс Круглоротые представлен двумя отрядами: *Миксины* (Muxiniiformes); *Миноги* (Petromyzoniformes). Круглоротые по сравнению с низшими хордовыми обладают прогрессивными чертами. Передний отдел нервной трубки дифференцирован в головной мозг с пятью обособленными отделами, обеспечивающими более совершенный контроль над различными функциями организма и более активную его деятельность. По внешнему виду и по биологии они близки к рыбам, но ряд черт показывает их большую примитивность, обособленность и принадлежность к другой ветви позвоночных. Одновременно им свойственны весьма своеобразные черты, связанные с полупаразитическим образом жизни.

Круглоротые не имеют челюстей и парных конечностей, что подчеркивает примитивность их организации. Обонятельная капсула непарная, открывается наружу одной ноздрей. Жаберный аппарат представлен своеобразными жаберными мешками, несущими лепестки энтодермального происхождения (отсюда одно из названий круглоротых — *мешкожаберные*). Внутреннее ухо у миног имеет два полукружных канала (у миксин — один). В качестве адаптивных к полупаразитическому существованию признаков имеются присасывательная воронка, роговые зубы и голая, очень богатая железами кожа.

Особенности организации круглоротых (на примере обыкновенной, или речной, миноги)

Внешний вид. Тело миноги удлиненное, угреобразное, без парных конечностей. Спереди на голове широкая *присасывательная воронка*, по краям которой расположены кожистые выросты. Внутри воронки и на конце мощного языка сидят *роговые зубы*. Кожа плотная, голая, эпидермис чрезвычайно богат железистыми клетками, выделяющими на поверхность тела обильную слизь. *Непарное ноздревое отверстие* расположено у миног наверху головы, между глазами, у миксин оно находится на переднем конце головы. Позади ноздри имеется *светочувствительное пятно*. По бокам переднего конца тела ряд округлых (а не щелевидных, как у рыб) жаберных отверстий. Тип хвостового плавника — равнолопастной *протоцеркальный*.

Скелет. Осевой скелет в туловищной и хвостовой областях представлен *хордой*, которая окружена толстой соединительнотканной оболочкой, окружающей не только хорду, но и лежащую над ней нервную трубку. В соединительнотканной оболочке имеется парный

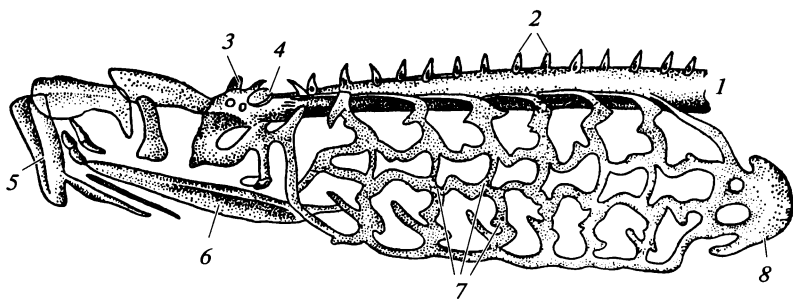


Рис. 22. Череп и скелет жаберного аппарата миноги:

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

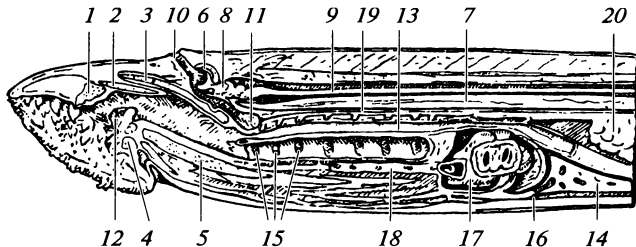


Рис. 23. Сагиттальный разрез через головной отдел морской миноги:

1 — кольцевой хрящ; 2 — передний верхний хрящ; 3 — задний верхний хрящ; 4 — кольцевой хрящ; 5 — подъязычный хрящ; 6 — обонятельная капсула; 7 — хорда; 8 — головной мозг; 9 — спинной мозг; 10 — ноздря; 11 — питуитарный мешок; 12 — зуб языковой пластинки; 13 — пищевод; 14 — печень; 15 — три передних жаберных отверстия; 16 — предсердие; 17 — желудочек сердца; 18 — брюшная аорта; 19 — спинная аорта; 20 — яичник

ряд хрящиков, представляющих собой *зачатки верхних дуг позвонков*. Эти хрящики примыкают к верхнему краю хорды, и спинной мозг расположен внутри наметившегося канала.

Мозговой череп очень примитивен и представлен хрящевой пластинкой, подстилающей головной мозг. Посредине пластинки находится отверстие, через которое проходит *гипофизарный вырост*. С боков к пластинке примыкают (но не срастаются с ней) хрящевые *слуховые капсулы*, спереди расположена хрящевая обонятельная капсула. Спереди от пластины мозгового черепа имеется система хрящей, поддерживающих ротовую воронку и язык (рис. 22).

Висцеральный скелет у миног представлен девятью парами сочлененных жаберных дужек, которые связаны между собой четырьмя продольными хрящевыми тяжами. Эта хрящевая решетка поддерживает жаберный аппарат. Сзади к описанной системе хрящей примыкает хрящевая *околосердечная сумка*. У миксин жаберная решетка зачаточна.

Органы пищеварения. Органы пищеварения начинаются широкой *предротовой воронкой*, вооруженной роговыми зубами. Мощный язык несет самый крупный зуб — «терку». Собственно *ротовое отверстие* лежит на дне воронки и ведет в глотку. У миног *глотка* разделена на две части: верхнюю, по которой проходит пища, и нижнюю — она оканчивается слепо и связана с жаберными мешками (рис. 23). Желудок неразвит, и *пищевод* переходит непосредственно в *кишку*, от которой он отделен клапаном. Кишка не делится на отделы и не образует петель. Внутри нее располагается слабо изгибающаяся складка, именуемая *спиральным клапаном*: она увеличивает поверхность кишки и замедляет прохождение пищи. Этим достигается более полное переваривание пищи. Круглоротым свойственно выделять пищеварительные соки в тело жертвы, где и начинается химическая обработка пищи (внекишечное пищеварение).

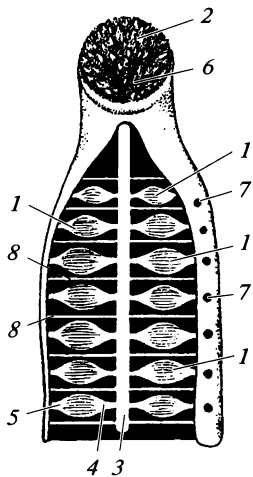


Рис. 24. Рот и дыхательные органы морской миноги:

1 — жаберные мешки; 2 — роговые зубы; 3 — дыхательная трубка; 4 — внутренние и 5 — внешние жаберные проходы (в жаберные мешки и наружу); 6 — рот; 7 — наружные жаберные отверстия; 8 — межжаберные перегородки

Имеется *печень*, она развивается как вырост переднего отдела кишки (сравните с печеночным выростом у ланцетника). *Поджелудочная железа* в зачаточном состоянии.

Органы дыхания. Органы дыхания представлены *жаберными лепестками*. Однако жаберный аппарат своеобразен. Узкие округлые наружные жаберные ходы ведут в обширные линзообразные *жаберные мешки*, стенки которых покрыты многочисленными пластинками, где обильно ветвятся кровеносные сосуды. На противоположной стороне жаберных мешков расположены внутренние жаберные ходы, ведущие в глотку (рис. 24). Важно подчеркнуть, что жаберные мешки и их лепестки у круглоротых имеют энтодермальное происхождение, тогда как у всех остальных жабернодышащих современных позвоночных жаберные лепестки развиваются из эктодермальных зачатков.

В связи с паразитическим типом питания путем присасывания к телу жертвы ток воды при дыхании идет через наружные жаберные отверстия в жаберные мешки и выходит обратно этим же путем. У миксин в акте дыхания есть некоторые особенности, описанные ниже. Число жаберных мешков у круглоротых варьирует от 5 до 15 (у обыкновенной миноги их 7).

Органы кровообращения. Эти органы устроены в основе по тому же плану, что и у ланцетников (рис. 25). Но у круглоротых имеется *сердце*, состоящее из двух камер — *предсердия* и *желудочка*. Оно расположено в начале *брюшной аорты* и способствует усилению кровотока. К предсердию примыкает тонкостенный *венозный синус* (венозная пазуха), куда впадают все венозные сосуды. От брюшной аорты отходят *приносящие жаберные артерии*. Собирающие кровь от жабр *выносящие жаберные артерии* впадают в непарный *корень аорты*. От него вперед отходят *сонные артерии*. Назад корень аорты продолжается в основной артериальный ствол — *спинную аорту*. Последняя расположена непосредственно под осевым скелетом (в данном случае под хордой). Кровь из спинной аорты поступает ко всем органам тела. От головы венозная кровь собирается в *парные передние кардинальные (яремные) вены*, впадающие в веноз-

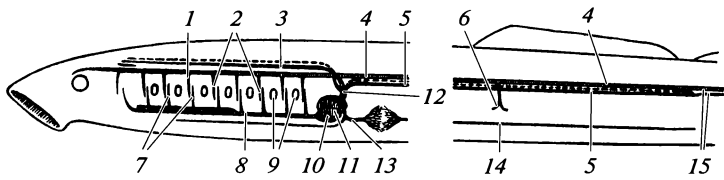


Рис. 25. Схема кровеносной системы миноги:

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

ную пазуху. Сюда же поступает кровь из *задних кардинальных вен*, собирающих кровь от туловища. От кишечника кровь собирается в *подкишечную вену*, попав в печень, она образует воротную систему кровообращения. Из печени кровь по *печеночной вене* изливается в венозную пазуху. Воротной системы почек нет. У миксин есть в венозной системе три *дополнительных сердца*: в области головы, печени и хвоста. Они усиливают венозное кровообращение.

Нервная система. *Головной мозг* имеет типичные для позвоночных отделы: *передний, промежуточный, средний, продолговатый*, а пятый отдел, *мозжечок*, почти неразвит. Размеры мозга относительно малы. Все отделы расположены в одной плоскости, т. е. не образуют типичных для более высокоорганизованных позвоночных

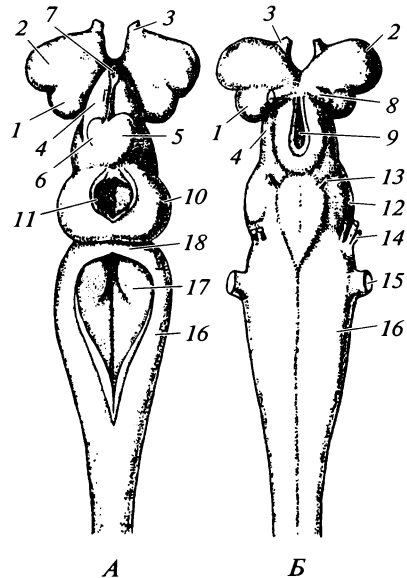


Рис. 26. Мозг миноги. Вид сверху (А) и вид снизу (Б):

1 — полушария переднего мозга; 2 — обонятельные доли; 3 — обонятельный нерв; 4 — промежуточный мозг; 5 и 6 — правый и левый габенулярные ганглии; 7 — теменной орган, прикрывающий эпифиз; 8 — зрительный нерв; 9 — мозговая воронка; 10 — зрительные доли; 11 — отверстие в крыше среднего мозга; 12 — дно среднего мозга; 13 — глазодвигательный нерв; 14 — тройничный нерв; 15 — слуховой нерв; 16 — продолговатый мозг; 17 — ромбовидная ямка; 18 — зачаточный мозжечок

изгибов (рис. 26). Крыша мозга не имеет нервного вещества и целиком эпителиальная.

Головных нервов 10 пар. Спинно-мозговые нервы отходят двумя корешками — спинным и брюшным, которые в отличие от других позвоночных не соединяются и не образуют общего смешанного нерва.

Органы чувств. Эти органы устроены очень просто. Орган слуха представлен внутренним ухом — перепончатым лабиринтом и двумя (у миног) или одним (у миксин) полукружным каналом. Глаза развиты слабо. У миног недоразвита роговица, у миксин глаза дегенерируют в связи с паразитическим образом жизни. Орган обоняния непарный. В коже по бокам тела проходят органы боковой линии. Они представлены неглубокими ямками, на дне которых расположены окончания блуждающего нерва (X пара головных нервов).

Органы выделения. Они представлены *мезонефрическими почками*, к переднему концу которых примыкают остатки *пронефроса* (некоторые считают, что у рода миксин *Bdellostoma* сохраняется функционирующий пронефрос). Мочеточниками служат *вольфовы каналы*, впадающие в *мочеполовой синус*.

Половые железы. Половые железы непарные и не имеют специальных протоков. Половые продукты через разрывы стенок гонады выпадают в полость тела, откуда попадают в мочеполовой синус и через канал мочеполового сосочка наружу.

Систематика и экология круглоротых

Современные круглоротые делятся на два хорошо обособленных отряда — *Миноги* и *Миксины*. Некоторые систематики возводят их в ранг подклассов.

Отряд Миксины (*Myxiniiformes*)

Миксины в наибольшей мере паразитические круглоротые. Они не только присасываются к жертве, но и внедряются в ее тело через проделанное отверстие или через жаберные щели, проникая глубоко внутрь. Таким образом, это временные внутренние паразиты. Они характеризуются рядом черт упрощенного строения. Кожа голая, с обильными слизистыми железами. Число жаберных отверстий от 1 до 15. Глаза недоразвиты. Миксины практически слепы и ориентируются с помощью органов обоняния и осязания. Во внутреннем ухе имеется только один полукружный канал. Наружные дыхательные отверстия объединены в общий канал, который открывается далеко у середины тела.

Развитие в отличие от миног прямое, т. е. без личиночной стадии. Питаются они рыбой, преимущественно попавшейся в рыболовные снасти, и могут причинять вред рыболовству. Распространены исключительно в морях и океанах. Найдены в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах.

Обыкновенная миксина (Muxine glutinosa), наиболее полно изученная, имеет длину около 50 см. Она распространена в северной части Атлантического океана и держится обычно в шельфовой зоне на глубине от 20 до 350 м, редко до 1 000 м. Более крупные размеры (около 1 м) имеют некоторые виды *бделлостом*, или *пиявкоротых миксин (Bdellostoma, или Eptatretidae)*, обитающие в Индийском и Тихом океанах, у берегов Северной и Южной Америки, Японии, Африки и Новой Зеландии. Они отличаются прожорливостью и наносят большой вред рыбоводству.

Отряд Миноги (Petromyzoniformes)

Паразитический образ жизни у *миног* выражен слабее, чем у миксин. Миноги часто присасываются к рыбам и питаются их кровью и мясом. Наряду с этим некоторые виды иногда поедают икру рыб; в кишечнике миног находили и водоросли. Как и у миксин, угреобразное тело миног покрыто голой кожей. Глаза развиты сравнительно хорошо. Наряду с парой глаз есть зачаточный — теменной, им минога воспринимает световые раздражения. Обонятельная капсула одна. Орган слуха — внутреннее ухо с двумя полукружными каналами. Жаберных отверстий 7 пар, все они самостоятельно открываются наружу. Глотка разделена на два отдела: верхний, выполняющий роль пищевода, и нижний, слепой, куда открываются внутренние жаберные отверстия. Рот имеет присасывательную воронку, язык буравящий, с роговыми зубами. Имеется осевой и висцеральный скелет.

В отличие от миксин развитие миног происходит с превращением: из яйца вылупляется личинка, известная под названием *пескоройка*. Она существенно отличается от взрослой миноги. Рот у нее в виде воронки с нависающей верхней губой. Глотка не разделена на дыхательный отдел и пищевод, на ее брюшной стороне находится железисто-ресничная бороздка, вполне гомологичная эндостиллю ланцетника: как и эндостиль, она улавливает взвешенные в воде пищевые частицы и направляет их в пищевод. Личинка значительную часть времени проводит зарывшись в грунт дна, образом жизни напоминая ланцетника. Весь период метаморфоза у миног занимает обычно несколько (2—5) лет. Размножаются все миноги в пресной воде, а живут в морях, озерах, реках и ручьях.

Отряд содержит одно семейство Миноговые (Petromyzonidae) с 7 родами 24 видами, распространенными почти космополитно.

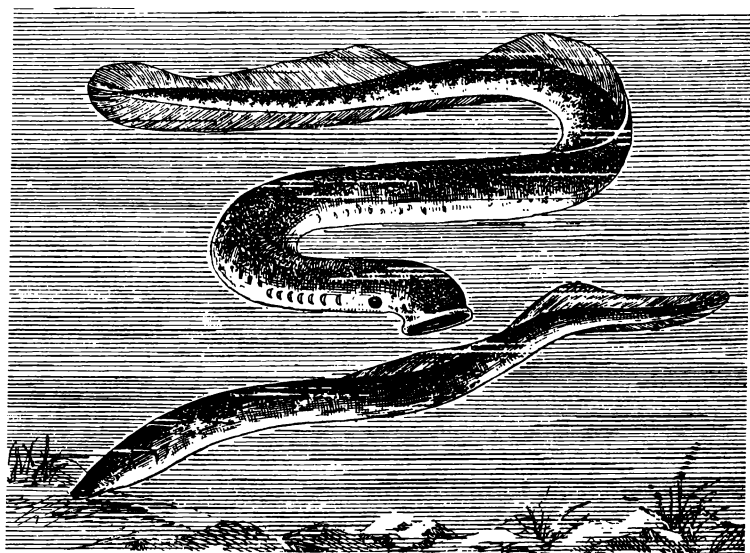


Рис. 27. Минога морская (вверху) и речная (внизу)

Морская минога (*Petromyzon marinus*, рис. 27) имеет длину 50—100 см. Она распространена в морях Атлантического океана, вблизи европейского и американского побережий, обитая на различных глубинах, иногда до 500 м. Питается чаще рыбой, изредка придонными беспозвоночными.

Для нереста заходит в реки, не поднимаясь по ним далеко вверх по течению.

Нерестовых стай не образует. Икру откладывает в ямки, которые выкапывает в грунте дна. Размножается весной. Промысловое значение невелико.

Типично проходные также *каспийская минога* (*Caspiomyzon wagneri*) и *речная минога* (*Lampetra fluviatilis*).

Речная минога (с длиной тела до 40 см) обитает в морях Европы, севера Азии и Северной Америки. Нерестится в реках. В Неву заходит стаями с мая по июнь и в конце июня нерестится. Идущие на нерест миноги перестают питаться, кишечник их атрофируется. Кроме весеннего хода бывает еще большой нерестовый ход осенью. Эти миноги перезимовывают в реках и мечут икру на следующее лето. Речная минога имеет промысловое значение, хотя и меньшее, чем каспийская.

Ручьевая минога (*Lampetra planeri*) с длиной тела до 16 см распространена в реках Европы, никогда в морях не бывает. У нас живет в реках и ручьях Европейской России.

Нерестится в мае, после нереста погибает. Промыслового значения не имеет.

РАЗДЕЛ Б. ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (GNATHOSTOMATA)

НАДКЛАСС II. РЫБЫ (PISCES)

Биологически рыбы стоят на значительно более высокой, чем круглоротые, ступени. Это выражается в энергичном движении, в активном захватывании найденной пищи, в большем разнообразии общего поведения и реагирования на условия среды и разнообразных приспособлениях к ней. Названные биологические черты связаны с более совершенным развитием многих органов, в первую очередь нервной системы, органов чувств, скелета. В отличие от круглоротых рот рыб вооружен подвижными челюстями. Имеются парные конечности, представленные грудными и брюшными плавниками и их поясами. Органами дыхания у большинства пожизненно служат жабры, жаберные лепестки имеют эктодермальное происхождение. Обонятельные органы парные. Внутреннее ухо имеет три полукружных канала. Тело, как правило, покрыто чешуей.

Рыбы имеют громадное значение в общей экономике природы как основные потребители возрастающей в воде растительной массы и низших животных, существующих за счет этого растительного вещества. Рыбы продуцируют хозяйственно ценные продукты (мясо, жир и т. п.) за счет биомассы, пока непосредственно не вовлеченной в хозяйственный оборот.

Рыбы возникли в пресных водоемах, видимо, в силуре (найлены фрагменты костей), в девоне они представляли господствующую группу животных во всех водных бассейнах. В начале девонского периода (или даже в силуре) наметилось разделение рыб на ряд ветвей, из которых до настоящего времени дожили два имеющих важное значение класса: *Хрящевые рыбы* (Chondrichthyes) и *Костные рыбы* (Osteichthyes).

КЛАСС ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)

Общая характеристика

У хрящевых — сравнительно немногочисленной современной (около 730 видов) группы рыб — сочетаются примитивные (преимущественно) и прогрессивные черты организации.

Скелет пожизненно остается хрящевым.

Кожа покрыта наиболее примитивным типом чешуи — *плакоидной* (реже кожа голая). Жаберных щелей много (5—7), и каждая открывается наружу самостоятельным щелевидным отверстием (исключение составляют химеры).

Для хрящевых рыб характерны такие прогрессивные признаки, как наличие нервного вещества в крыше переднего мозга, внутреннее осеменение, а у многих видов и живорождение.

Размеры тела различны: от 20 см до 15 и даже до 20 м. Распространены во всех морях (кроме Каспийского) и океанах, преимущественно в тропических широтах. Некоторые виды заходят в реки. Имеют значение в промысловом рыболовстве.

Класс Хрящевые рыбы подразделяют на два подкласса: *Пластинчатожаберные* (Elasmobranchii) и *Цельноголовые*, или *Химеровые* (Holocephali).

Подкласс Пластинчатожаберные (Elasmobranchii)

К подклассу Пластинчатожаберные принадлежат две группы: *Акулы* (Selachomorpha) и *Скаты* (Batomorpha). Им обычно придают ранг надотрядов. Для них характерно наличие плакоидной чешуи. Жаберных отверстий 5—7 пар, каждое из которых открывается на поверхности тела самостоятельно. Есть брызгальца. В связи с наличием выроста на переднем конце головы, так называемого рострума, ротовое отверстие расположено на нижней стороне головы в виде поперечной щели. Череп чаще *гиостилический*, реже *амфистилический*. Последний отдел кишечника — клоака.

Для более детального выяснения черт организации пластинчатожаберных рассмотрим строение акулы.

Особенности организации пластинчатожаберных (на примере акулы)

Внешний вид. Форма тела большинства акул удлинённая, веретенообразная. Голова спереди имеет носовой вырост — *рострум*. Хорошо развиты глаза. По бокам головы видны жаберные щели, обычно по 5 с каждой стороны; лишь у немногих современных акул их бывает 6—7. Позади глаз видны два отверстия, ведущие в глотку. Это так называемые *брызгальца*, представляющие собой рудименты жаберных щелей, располагавшихся между 3-й (челюстной) и 4-й (подъязычной) дугами. На нижней поверхности тела у корня хвоста расположено клоакальное отверстие. Хвостовой плавник неравнолопастный. Позвоночник заходит в верхнюю, большую лопасть плавника. Такой тип хвостового плавника называют *гетероцеркальным*.

Парные конечности — *грудные* и *брюшные плавники* — расположены горизонтально. У самцов внутренние части брюшных плавников образуют пальцеобразные выросты, птеригоподии, служащие *копулятивными органами*.

Кожные покровы содержат *эпидермис* и *кутис* (или *кориум*). Эпидермис многослойный, с многочисленными железистыми клетками, выделяющими свой секрет на поверхность кожи. Кориум плотный, волокнистый. Кожа покрыта *плакоидными чешуями*, каждая из них

в схеме представляет собой пластинку, лежащую в волокнистом слое кожи, и сидящий на этой пластинке зубец; его вершина направлена назад. Чешуя развивается в кориуме и состоит из остеодинта, костноподобного вещества, близкого к дентину зубов других позвоночных. Зубец чешуи снаружи покрыт тонким чехликом эмали — производной одноименной железы, расположенной в базальном слое эпидермиса. Чешуя покрывает все тело рыбы и заходит по краям ротовой щели на челюсти. Здесь она крупнее, чем на других частях тела, и выполняет функцию зубов. Сходство в развитии зубов и плакоидных чешуй подчеркивает их гомологию.

Скелет. У акул скелет пожизненно остается хрящевым, хотя в некоторых его участках происходит отложение известковых солей.

Осевой скелет состоит из позвоночного столба и мозговой части черепа. Позвоночник делится на два отдела: туловищный и хвостовой. Позвонки оформлены полностью и имеют тело и две дуги. Тела позвонков вогнуты спереди и сзади (*амфицельные позвонки*). В образующихся между телами соседних позвонков полостях, а также в узком отверстии в центре тел позвонков сохраняется хорда. В канале верхних дуг (невральном канале) проходит спинной мозг.

Причленяющиеся к позвоночнику короткие ребра ограничивают полость тела только сверху и немного с боков.

Мозговой череп (рис. 28) состоит из мозговой коробки, капсул органов чувств и роstrума. Капсулы органов чувств парные; они плотно срастаются с основной пластинкой черепа. *Хрящевая крыша* мозговой коробки не бывает полной: в передней ее части остается

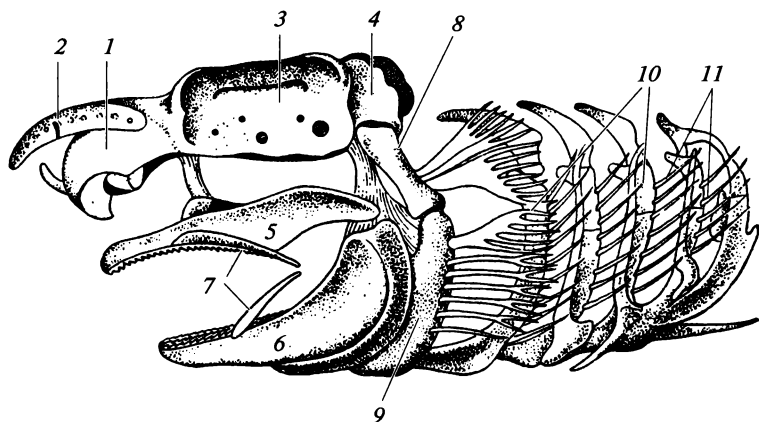


Рис. 28. Череп акулы:

1 — обонятельная капсула; 2 — носовой вырост (роstrум); 3 — орбита; 4 — затылочная капсула; 5 — нёбно-квадратный хрящ (верхняя челюсть); 6 — меккелев хрящ (нижняя челюсть); 7 — губные хрящи; 8 — подвесок (гиомандибуляре); 9 — гиоид; 10 — жаберные дуги; 11 — жаберные лучи

большое отверстие — передняя фонтанель, затянутое соединительнотканной перепонкой. Путем врастания в череп первого позвонка формируется *затылочный отдел* черепа. *Рострум* состоит из трех палочковидных хрящей, примыкающих к передней части черепа.

Висцеральный скелет существенно преобразуется. Его дуги не связаны между собой горизонтальными хрящами. Это обеспечило их функциональную перестройку, в частности образование челюстей. Висцеральный скелет включает челюстную, подъязычную жаберные дуги и две пары губных хрящей.

Челюстная дуга слагается из парных хрящей. Верхняя пара, именуемая *нёбно-квадратными хрящами*, выполняет роль верхних челюстей. Нижняя пара, выполняющая роль нижних челюстей, называется *меккелевыми хрящами*. У большинства акул нёбно-квадратный хрящ причленяется к мозговому черепу лишь в передней части. Задний отдел этого хряща непосредственно с черепом не связан, а прикрепляется к нему через верхний элемент подъязычной дуги — *гиомандибулярный хрящ (гиостилия)*.

Впереди от челюстной дуги расположены две пары маленьких хрящиков, именуемых *губными*. Они представляют собой рудименты первой и второй висцеральных дуг древних примитивных позвоночных. Следовательно, челюстная дуга современных акул является *третьей висцеральной дугой*.

Подъязычная, или гиоидная (четвертая), дуга состоит из парных *гиомандибулярных хрящей*, парных *гиоидных хрящей* и непарного соединяющего хряща — *копулы*. Гиомандибулярный хрящ сочленяется с черепом и гиоидом, а также с челюстной дугой. Копула связывает гиоиды левой и правой сторон.

Жаберные дуги, которых обычно бывает пять, состоят из четырех парных хрящей и одного непарного, лежащего на брюшной стороне тела и связывающего ее левую и правую части. Вдоль заднего края

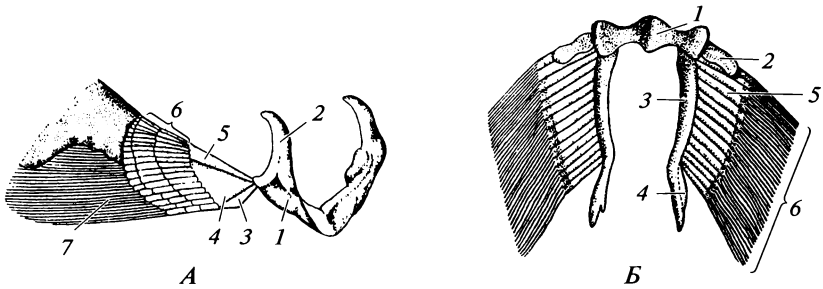


Рис. 29. Скелет поясов и парных конечностей самца акулы:

А — плечевой пояс и грудной плавник: 1 — коракоидный отдел; 2 — лопаточный отдел; 3, 4, 5 — базалии; 6 — радиалии; 7 — эластоидиновые нити; *Б* — пояс задних конечностей и брюшные плавники: 1 — собственно пояс; 2, 3 — базалии; 4 — копулятивный хрящ; 5 — радиалии; 6 — эластоидиновые нити

жаберных дуг сидят хрящевые лучи, служащие опорой для *межжаберных перегородок*.

Скелет парных конечностей включает *пояс конечностей*, лежащий в корпусе тела и служащий опорой конечностей, и *скелет свободных конечностей* (рис. 29).

Пояс передних конечностей (грудных плавников) представлен хрящевой дугой, которая лежит свободно в толще мускулатуры. Своей вершиной она обращена к брюшной поверхности. В середине каждой (левой и правой) половины дуги находятся выступы, к которым прикрепляется скелеты свободных конечностей. Отделы пояса, лежащие сверху от указанного выступа, называются *лопаточными*, а лежащие книзу — *коракоидными*.

Скелет свободной передней конечности состоит из трех отделов. В основе плавника лежат три хрящика — *базалии*, причленяющиеся к поясу. К базалиям прикрепляются палочковидные хрящи — *радиалии*, расположенные в несколько рядов. Такой плавник носит название *унисериального*. Наконец, к радиалиям прикрепляются длинные и тонкие эластоидиновые нити кожного происхождения.

Пояс задних конечностей (брюшных плавников) состоит из непарного хряща, расположенного в мускулатуре поперек тела перед клоакой. Скелет самого брюшного плавника имеет только одну или две базалии. К их наружному краю прикрепляются радиалии.

Скелет непарных плавников состоит из радиалий и эластоидиновых нитей.

Органы пищеварения. *Подвижные челюсти*, ограничивающие *ротовое отверстие*, несут обычно довольно крупные зубы. Ротовая полость переходит в глотку, прободенную жаберными щелями. В глотку открываются и упомянутые ранее брызгальца, представляющие рудиментарные жаберные щели. Короткий *пищевод* открывается в дугообразно изогнутый *желудок*, от которого отходит короткая *тонкая кишка*. В ее брыжейке лежит *поджелудочная железа*. *Толстая кишка* имеет значительный диаметр и снабжена *спиральным клапаном*. Последний у акул имеет то же значение, что и у круглоротых, но в строении его характерны более крутые извивы складок клапана, в связи с чем они образуют большее, чем у круглоротых, число оборотов. Трехлопастная *печень* снабжена *желчным пузырем*, желчный проток впадает в начальный отдел тонкой кишки. Кишечник заканчивается клоакой.

Как видим, общей морфологической особенностью пищеварительного тракта хрящевых рыб, характеризующей его усложнение, является большая, чем у круглоротых, расчлененность на отделы и общее удлинение всего тракта, что связано с образованием изгибов пищеварительной трубки.

Органы дыхания. Каждая жаберная щель внутренним краем открывается в глотку, а наружным — самостоятельно на поверхность тела. Жаберные отверстия отграничены друг от друга широкими

между жаберными перегородками, в толще которых залегают хрящевые жаберные дуги. Жаберные лепестки сидят на передней и задней стенках жаберных щелей, где они образуют полужабры. Для дыхания характерно противоточное движение крови и водной массы.

Кровеносная система. Сердце хрящевых рыб двухкамерное, оно состоит из *предсердия* и *желудочка* (рис. 30). К предсердию прилегает широкий тонкостенный *венозный синус*, в который вливается венозная кровь. К конечной (по току крови) части желудочка прилегает *артериальный конус*, он является частью желудочка, хотя внешне выглядит как начало брюшной аорты. Принадлежность артериального конуса к сердцу доказывается наличием в нем (как и в остальных частях сердца) поперечно-полосатой мускулатуры. Кровяное давление в брюшной аорте достигает 7—45 мм рт. ст.

От артериального конуса берет начало *брюшная аорта*; от нее через жабры проходят четыре пары жаберных артерий. К жаберным лепесткам кровь поступает по *приносящим жаберным артериям*; от жабр окисленную кровь несут *выносящие жаберные артерии*. Последние впадают в непарный продольный сосуд — *корень аорты*, который изливает кровь в основной артериальный ствол — *спинную аорту*. Она лежит под позвоночником и снабжает кровью внутренние органы. Вперед от первой пары выносящих артерий отходят *сонные артерии*, несущие артериальную кровь к голове. На уровне плечевого пояса от спинной аорты отходят парные подключичные артерии, несущие кровь к грудным плавникам.

Венозная кровь от головы собирается в *парные передние кардинальные вены*. От хвоста венозная кровь собирается в хвостовую вену, которая разделяется на две почечные воротные вены. После почек от туловища кровь собирается в *парные задние кардинальные*

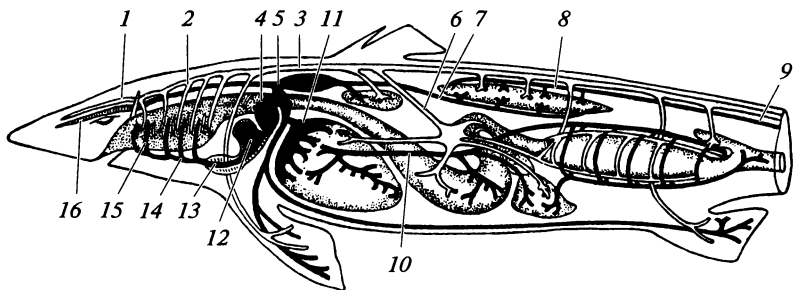


Рис. 30. Кровеносная система обыкновенной акулы (*Squalus acanthias*): 1 — сонная артерия; 2 — наджаберная, выносящая, артерия; 3 — спинная аорта; 4 — венозный синус; 5 — кювьеров проток; 6 — внутренностно-мезентериальная артерия; 7 — задняя кардинальная вена; 8 — воротная вена почки; 9 — хвостовая вена; 10 — воротная вена печени; 11 — печеночный синус; 12 — предсердие; 13 — желудочек с конусом аорты; 14 — брюшная аорта; 15 — приносящая жаберная артерия; 16 — передняя кардинальная вена

вены, которые на уровне сердца сливаются с передними кардинальными венами соответствующей стороны, образуя парные *кьюьеровы протоки*, впадающие затем в *венозный синус*. От кишечника кровь поступает в *подкишечную вену*, которая образует в печени *воротную систему* кровообращения. Из печени кровь по *печеночной вене* изливается в *венозный синус*.

В полости тела, вблизи желудка, лежит *селезенка* — кроветворный орган. В ней, как и в почках, образуются форменные элементы крови: эритроциты, лейкоциты и др.

Нервная система. Головной мозг относительно велик. Хорошо развиты все его отделы: *передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый*. Нервное вещество имеется на дне, боках и крыше переднего мозга. Мозжечок увеличен по сравнению с миногой.

Органы чувств. *Обонятельные мешки* парные лежат в хрящевых капсулах, сообщаются с внешней средой через ноздри. Акулы имеют чрезвычайно чувствительные органы обоняния и запах крови улавливают примерно за 0,5 км от объекта. Парные *глаза* имеют типичное для рыб строение: *роговица* плоская, *хрусталик* шарообразный, век нет. У немногих видов есть *мигательная перепонка*, могущая затягивать глазное яблоко от нижневнутреннего его края к верхнему. У большинства акул и скатов в сетчатке отсутствуют колбочки, поэтому цветов они, видимо, не различают, что отражается и на фоне общей окраски этих рыб. Орган слуха и равновесия представлен внутренним ухом — *перепончатым лабиринтом*. *Полукружных каналов* три. Направление водных потоков рыба ощущает *сейсмодативной системой*, представляющей собой систему каналов, расположенных вдоль головы и в виде *боковых линий* по бокам тела. У большинства рыб она представляет канал, лежащий в коже и сообщающийся с наружной средой через часто расположенные отверстия. У примитивных акул (*Chlamydoselachus*) боковая линия представляет собой канал, открытый сверху, — борозду.

Органы выделения. Органами выделения служат первичные почки — *мезонефрос*. Жидкие продукты выделения удаляются и из полости тела (через нефростомы), и из крови (через мальпигиевы тельца). В качестве их выводных протоков функционируют парные *вольфовы каналы*, впадающие в клоаку. Через жабры выводится аммиак.

Органы размножения. *Яичники* у большинства акул парные. Парные *яйцеводы* (*мюллеровы каналы*) не соединены с яичниками, а открываются воронками в полость тела в непосредственной близости от них. В верхнем отделе яйцеводов расположены *скорлуповые железы*. Расширенные нижние отделы яйцеводов открываются в клоаку. Половые и мочевые пути у самок на всем протяжении разделены. Наряду с откладыванием яиц акулам свойственно яйцеживорождение, при котором развивается желточная плацента (см. рис. 34).

Парные *семенники* самцов связаны системой канальцев с передними отделами почек. Указанные канальцы проходят через вещество

почек и впадают в *вольфовы каналы*. Они у самцов служат не только *мочеточниками*, но и *семяпроводами*. Передние отделы почек не обладают выделительной функцией и служат *придатками семенников*. Только задние отделы почек функционируют как выделительные органы.

Вольфовы каналы в нижнем отделе расширены и образуют тонкостенные *семенные пузыри*. Оба вольфова канала впадают в *мочеполовой синус*, который открывается в клоаку. Акулам свойственны разные способы размножения: от откладывания яиц до яйцеживорождения и даже образования желточной плаценты.

Надотряд Акулы (Selachomorpha)

Тело акул удлиненное торпедообразное: заостренное спереди и постепенно сужающееся в хвосту, имеет мощный гетероцеркальный плавник. Жаберные щели расположены по бокам головы.

Известно более 10 отрядов, включающих 350 видов акул (рис. 31). Распространены во всех океанах и морях, кроме Каспийского.

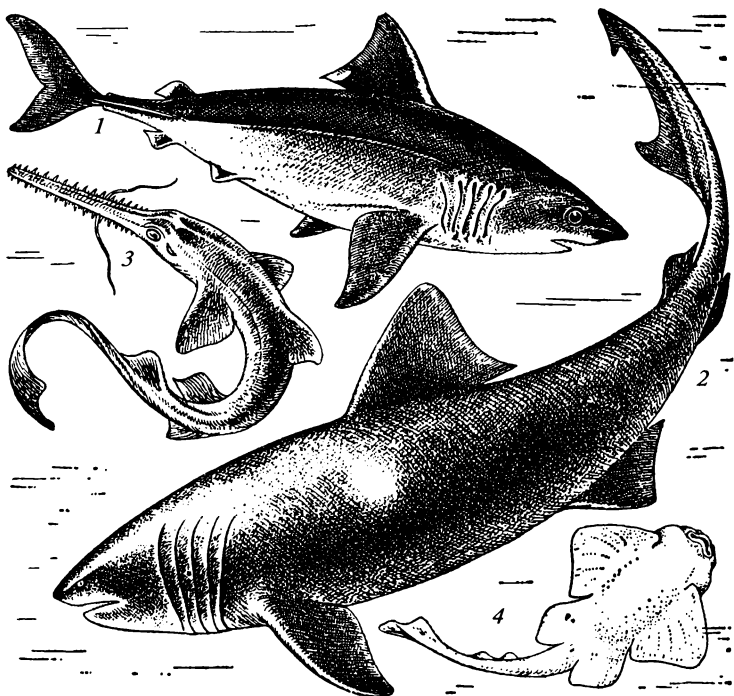


Рис. 31. Виды акул:

1 — сельдевая акула; 2 — гигантская акула; 3 — пилонос; 4 — морской ангел

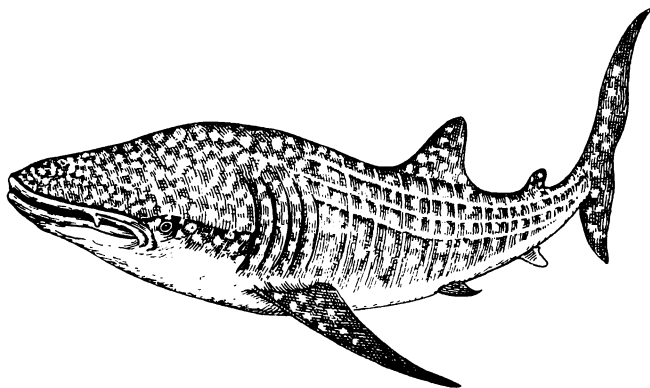


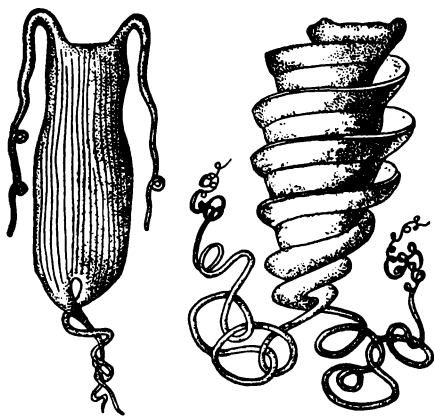
Рис. 32. Китовая акула

Своеобразный отряд *Плащеносные акулы* (*Chlamydoselachiformes*) представлен видом *Chlamydoselachus anquineus*. Шесть жаберных щелей с каждой стороны тела покрыты парными кожистыми складками, которые, сходясь на нижней стороне головы, образуют подобие плаща. Форма тела угреобразная, длина его до 2 м. В хвостовом плавнике развита нижняя лопасть. Рот в отличие от такового у большинства акул расположен на переднем конце головы, а не снизу в виде поперечной щели. Ее считают одной из наиболее древних акул. Размножается яйцеживорождением. Питается каракатицами и осьминогами. Распространена в умеренных и субтропических водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов, живет на большой глубине.

К отряду *Ковровые акулы* (*Orectolobiformes*) относится семейство *Китовые акулы* (*Rhincodontidae*) с одним видом — *Rhincodon typus* (рис. 32). Это самая крупная современная рыба, длина тела до 20 м. Питается планктоном и мелкой рыбой. Для человека неопасна. Размножение изучено плохо. Найденное яйцо имело длину несколько более 0,5 м. Распространена в субтропических и тропических водах всех океанов.

Семейство *Азиатские кошачьи акулы* (*Hemiscylliidae*) включает мелких акул, обитающих в Индийском океане. Для отряда *Кархаринообразные* (*Spharbarhiniformes*) характерно наличие двух спинных плавников. Около 80 видов обитают от прибрежного мелководья до больших глубин. Среди них укажем обыкновенную *кошачью акулу* (*Scyliorhinus canicula*), длина тела которой около полуметра. Обитает у атлантических берегов Европы и Северной Америки. Питается бентосом (моллюсками, ракообразными, червями). Откладывает от 2 до 20 яиц, одетых плотной скорлупой (рис. 33).

Отряд *Катранообразные* (*Squaliformes*) включает семейство *Колючие*, или *Катрановые, акулы* (*Squalidae*) с 20 видами. Для них характерны колючие шипы, расположенные перед спинными плавниками.



Катран (*Squalus acanthias*) распространен в умеренных водах обоих полушарий. Обитает в Черном, Баренцевом, Белом, Японском, Охотском и Беринговом морях у берегов России. Длина тела около 1 м. Яйцеживородящ. Образ жизни стайный, держится в прибрежных водах. Питается рыбой, ракообразными, моллюсками. Для человека неопасна. Местами вредит рыболовству. В ряде районов (например, в Японии, Англии и др.) — объект регулярного промысла.

К семейству *Пилоносные акулы* (Pristiophoridae) принадлежат 4—5 видов весьма своеобразных некрупных рыб. Длина тела до 1,5 м. На передней части головы располагается длинный плоский вырост, края которого усажены зубцами. Эта черта придает им внешнее сходство с пилорылыми скатами — рыбами-пилами. Распространены в тропических водах Индийского и Тихого океанов. Японская акула-пилонос (*Pristiophorus japonicus*) встречается у берегов Ко-

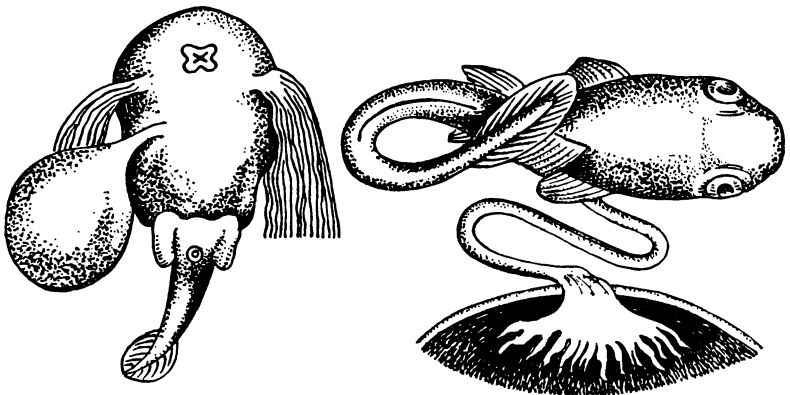


Рис. 34. Зародыш куньей акулы с желточной плацентой

реи. Питаются мелкими рыбами и бентосными беспозвоночными. Живородящи.

Среди самых опасных для людей — семейство *Серые акулы* (Spharhinidae). Один из наиболее широко распространенных видов — *тигровая акула* (*Galeocerdo cuvier*), обитающая в тропических и субтропических водах всех океанов. Крупная — до 4,8 м. Яйцеживородяща и очень плодовита — до 80 детенышей. Случаи нападения на человека часты, так как держатся акулы вблизи берега. К кошачьим акулам близки *Куньи акулы* (Triakidae) (рис. 34).

Надотряд Скаты (Batomorpha)

Скаты — хрящевые рыбы с уплощенным в спинно-брюшном направлении телом и сильно развитыми грудными плавниками (рис. 35). В связи с такой формой тела пять пар жаберных отверстий расположены на брюшной стороне. Брызгальца развиты лучше, чем у акул, и поток воды для дыхания идет через эти отверстия. Скаты

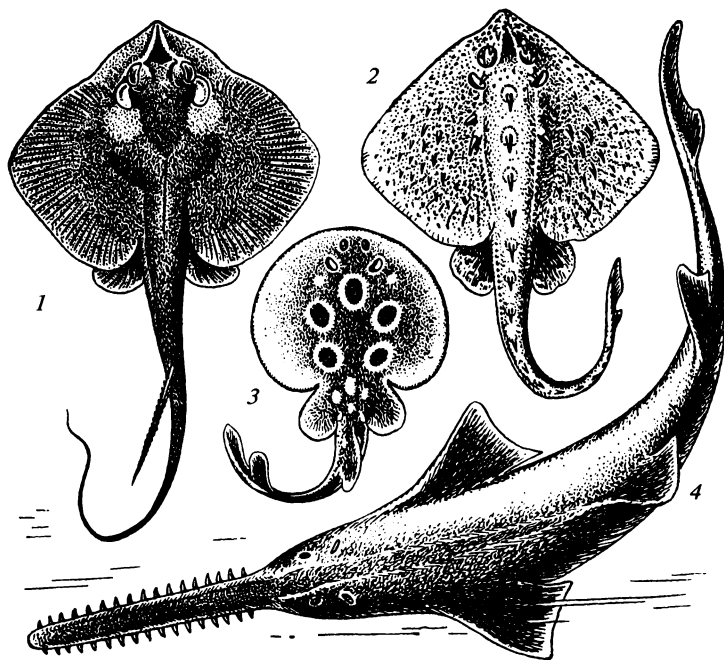


Рис. 35. Виды скатов:

1 — хвостокол; 2 — шиповатый скат; 3 — обыкновенный электрический скат; 4 — пилоносная акула

приспособились к малоподвижному придонному образу жизни. Хвостовой плавник — важнейший орган поступательного движения — развит у них довольно слабо. Питаются скаты в основном малоподвижными донными животными — моллюсками, ракообразными. Зубы у них обычно тупые, приспособленные к перемалыванию раковин моллюсков и хитиновых покровов членистоногих.

В отряде *Пилорылообразные скаты* (Pristiformes) семейство *Пилорылые скаты* (Pristidae) дает пример конвергентного сходства с пилоносими акулами, описанными ранее. Их тело уплощено, грудные плавники сращены с головой, жаберные щели открываются на нижней стороне тела. Рыло вытянуто в уплощенный вырост, усаженный по краям зубцами 16—32 с каждой стороны (в зависимости от вида). Эти крупные рыбы, длиной до 4—5 м, распространены в тропических и субтропических водах всех океанов. Кормятся бентосом и придонными стайными рыбами, которых предварительно оглушают ударами пилообразного рыла. Яйцеживородящи.

Отряд *Ромбообразные скаты* (Rajiformes) — многочисленные (до 100 видов трех семейств), имеют типичное для скатов широкое сплюснутое тело, длинный, тонкий хвост, с едва выраженным плавником. Типичные донные обитатели, распространенные в умеренных и северных, реже в тропических морях.

Типичные виды: *морская лисица* (*Raja clavata*) обитает в морях Атлантики на небольших глубинах, у нас в Черном море ее добывают для выработки жира; *звездчатый скат* (*Raja radiata*) населяет воды Северной Атлантики, у нас обычен в Баренцевом море, держится на глубине до 900 м.

Представители отряда *Хвостоклообразные* (Dasyatiformes) отличаются округлыми плавниками, срастающимися впереди рыла. Сверху основания длинного хвоста находится зазубренная ядовитая игла. Обороняясь, скат наносит этой иглой сильный удар. Распространены хвостоклолы в умеренных и южных морях. В Азовском и Черном морях встречается, например, *морской кот* (*Dasyatis pastinaca*). Семейство *Мантовые скаты* (Mobulidae) включает в себя наиболее крупных из ныне живущих скатов. Самый крупный (до 6 м в диаметре) — *гигантский морской дьявол*, или *манта* (*Manta birostris*), встречается в тропических водах всех океанов, часто можно видеть его лежащим в поверхностных слоях или выпрыгивающим из воды.

Отряд *Электрические скаты* (Torpediniformes) отличаются округлой формой тела без роострума, сравнительно коротким хвостом, с развитым плавником. Кожа гладкая. Электрические органы, лежащие между грудными плавниками и головой, способны генерировать сильные разряды (до 70 В), поражающие животных более крупных размеров, чем сами скаты. Обитают в тропических, субтропических и умеренных водах океанов, например обыкновенный *электрический скат* (*Torpedo marmorata*).

Подкласс Цельноголовые, или Слитночерепные (Holocephali)

Цельноголовые — немногочисленная и хорошо обособленная от пластинчатожаберных группа хрящевых рыб, отличается сочетанием примитивных черт и признаков узкой специализации, возникающих в связи с приспособлением к глубоководному образу жизни.

Большинство представителей имеют удлиненное веретенообразное тело, утончающееся к хвосту. Рот развит не у всех видов. Кожа голая, почти лишенная чешуи. Хорошо заметна боковая линия, представляющая собой открытую борозду.

Наружные жаберные отверстия прикрыты кожистой складкой, в связи с чем снаружи видна только одна щель, ведущая в полость, куда открываются жаберные отверстия. Брызгальца отсутствуют.

Осевой скелет примитивный, представлен в основном хордой. Череп аутостилический: небно-квадратный хрящ срастается с мозговой частью черепа. Зубы малочисленные, пластинчатой формы. Пищеварительная трубка дифференцирована слабо.

Оплодотворение внутреннее. Химеровые откладывают, как правило, по два яйца, одетых толстой сложной оболочкой.

Распространение и экология. Небольшое число современных видов (около 30) объединено в один отряд и три семейства. Распространены они в морях Атлантического, Индийского и Тихого океанов в Северном и Южном полушариях.

Большинство видов химер держится на больших глубинах (1 000 м и более) и питается донными беспозвоночными. Численность всех видов малая. Промыслового значения не имеют. У мурманского побережья встречается *химера*, или *морская кошка* (*Chimaera monstrosa*), длиной около 1,5 м, распространена от берегов Исландии, от Баренцева до Средиземного морей.

КЛАСС КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

Общая характеристика

Класс Костные рыбы включает в себя подавляющее большинство (более 20 000) видов всего надкласса Рыб. Костные рыбы распространены в самых разнообразных водоемах. Разнообразие условий жизни обуславливает богатство этой группы видами и крайнее их многообразие. Основные общие признаки класса следующие.

Скелет всегда в той или иной мере *костный*. Костный скелет возникает двумя путями. Первоначальным типом окостенений являются так называемые *кожные*, или *покровные*, *кости*. Эмбрионально они возникают в соединительнотканном слое кожи независимо от хря-

шевых элементов скелета, к которым они лишь прилегают. В связи с указанными особенностями развития покровные кости, как правило, имеют вид пластинок.

Кроме покровных костей в скелете рыб имеются *хондральные*, или *хрящевые, кости*. Эмбрионально они возникают в результате последовательного вытеснения хряща костным веществом, которое продуцируют *остеобласты*. Гистологически сформировавшиеся хондральные кости не отличаются от покровных костей. Хондральные окостенения не вносят значимых изменений в общую структуру скелета. Образование же покровных окостенений приводит к появлению новых элементов скелета, а следовательно, к общему его усложнению.

Межаберные перегородки в дыхательном аппарате редуцируются, и жаберные лепестки сидят непосредственно на костных жаберных дужках. Всегда имеется костная жаберная крышка, прикрывающая снаружи жаберный аппарат. У подавляющего большинства видов есть плавательный пузырь. Эмбрионально он возникает как вырост спинной стенки кишечника. У примитивных групп он пожизненно сохраняет связь с пищеварительной трубкой. *Плавательный пузырь* — важный гидростатический орган: изменение объема газов в нем меняет плотность тела рыбы, что, в свою очередь, имеет приспособительное значение при перемещениях рыб из одного горизонта воды в другой.

У подавляющего большинства костных рыб оплодотворение наружное, икра мелкая, лишенная рогообразных оболочек. Живорождение бывает у ничтожного числа видов.

Классификация костных рыб крайне трудна, в настоящее время существует несколько взглядов на систематику этой группы. Авторы принимают один из них за основу и выделяют два подкласса: *Лучепёрые (Actinopterygii)* и *Лопастепёрые (Sarcopterygii)*. Следует отметить, что последние обладают многими примитивными чертами, сближающими их с хрящевыми рыбами, и в большинстве учебников рассматриваются до лучепёрых. Однако лучепёрые всегда служили моделями при изучении рыб.

Подкласс Лучепёрые (Actinopterygii)

Лучепёрые — наиболее процветающая из живущих в настоящее время в акваториях Земли группа рыб, включает в себя свыше 20 000, или 95 %, всех видов рыб.

Их разнообразие и важное практическое значение позволяют в изучении костных рыб поставить их на первое место.

Одна из важных черт организации — отсутствие кожистой лопасти в основании парных плавников. Разработка классификации подкласса еще не завершена. Здесь принята система, при которой под-

класс включает два надотряда. Надотряд *Ганоидные* (Ganoidomorpha) с основными отрядами: *Осетрообразные* (Acipenseriformes); *Многопёркообразные* (Polypteriformes); *Амиеобразные* (Amiiformes); *Панцирничкообразные* (Lepisosteiformes) и надотряд *Костистые рыбы* (Teleostei), включающий около 36 отрядов. Отдельные отряды рассматриваются далее.

Надотряд Ганоидные (Ganoidomorpha)

Отряд Осетрообразные (Acipenseriformes)

Осетрообразные — немногочисленная древняя группа примитивных в некотором отношении рыб, имеющих ряд общих черт организации с хрящевыми рыбами. По внешнему виду они несколько похожи на акул. Имеется рострум, в связи с чем ротовое отверстие смещено на нижнюю сторону головы и имеет вид полулунной поперечной щели. Хвостовой плавник, как и у акул, неравнолопастный — *гетероцеркальный*. Парные плавники располагаются горизонтально. В мозговом черепе сохраняется много хрящей, прикрытых покровными костями.

Основу осевого скелета составляет пожизненно сохраняющаяся хорда, одетая толстым соединительнотканым футляром. Тела позвонков не развиваются, но есть хрящевые верхние и нижние дуги позвонков. В кишечнике есть спиральный клапан, и в сердце — артериальный конус.

Чертами, общими с таковыми у костистых рыб, следует считать наличие покровных костей в мозговом черепе. Они формируют крышу (носовые, лобные, теменные), бока и дно черепа (парасфеноид, сошник). Тело покрыто пятью рядами крупных костных пластин (жучек). Есть костная жаберная крышка, плавательный пузырь, сообщающийся с кишечником. Оплодотворение наружное, икра мелкая и многочисленная.

Немногие виды этого отряда распространены в Северном полушарии, преимущественно в умеренных его широтах (рис. 36). В отряде осетрообразных имеется два семейства.

У представителей семейства *Осетровые* (Acipenseridae) рострум чаще заостренный, рот маленький, зубов у взрослых особей нет. К этому семейству принадлежит большинство современных видов. Среди них упомянем несколько видов осетров: *русский осетр* (*Acipenser guldenstädti*), распространенный в бассейнах Черного и Каспийского морей; *сибирский осетр* (*A. baeri*), населяющий наши северные реки от Оби на западе до Колымы на востоке и предустьевые пространства морей Северного Ледовитого океана; *амурский осетр* (*A. schrenki*), обитающий в Амуре. *Себряга* (*A. stellatus*) водится в Азовском, Черном и Каспийском морях. К осетрам близка *стер-*

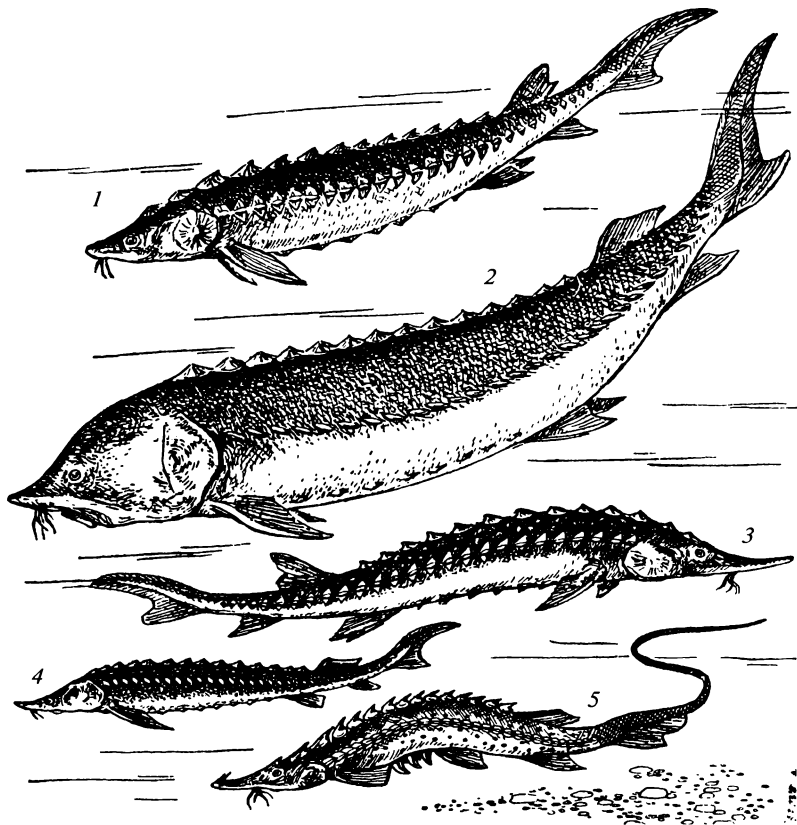


Рис. 36. Осетровые рыбы:

1 — осетр; 2 — белуга; 3 — севрюга; 4 — стерлядь; 5 — лжелопатонос

лядь (*A. ruthenus*), встречающаяся в реках бассейнов Каспийского, Черного морей и Северного Ледовитого океана (на восток до Енисея включительно).

Особый род осетровых составляют два вида белуги: *европейская белуга* (*Huso huso*) обитает в бассейнах Каспийского, Черного и Адриатического морей; *дальневосточная белуга* (*H. dauricus*), чаще называемая *калугой*, живет в бассейне Амура. Это наиболее крупные пресноводные рыбы, достигающие массы более 1 000 кг и возраста более 100 лет.

Есть виды осетровых (менее многочисленные) в Северной Америке.

У рыб из семейства *Веслоносы* (Polyodontidae) рыло вытянуто и расширено в веслообразную лопасть, рот большой, челюсти несут мелкие зубы, кожа голая. Два вида распространены в Северной

Америке и в Юго-Восточной Азии, в бассейнах Миссисипи, Хуанхэ и Янцзы.

Осетровые — частью пресноводные, частью проходные рыбы. Стерлядь и американский озерный осетр всю жизнь проводят в пресных водах и больших миграций не совершают. Белуга, русский осетр, северюга откармливаются в прибрежных водах морей, а на нерест заходят в реки, по которым нередко поднимаются далеко вверх.

Основу питания осетровых составляют животные. Белуга — хищник, поедающий рыб, а иногда нападающий на молодых тюленей. Осетры едят много моллюсков. Стерлядь кормится главным образом личинками насекомых.

Осетровые имеют большое промысловое значение: высоко ценятся их вкусное мясо и черная икра. Запасы этих рыб в Западной Европе и Северной Америке, а теперь и в России сильно истощены. В России наибольшее значение имеет лов осетровых в бассейнах Каспийского и Черного морей.

Отряд Многопёрообразные (Polypteriformes)

Многопёры — немногочисленная, своеобразная группа пресноводных рыб. В настоящее время известно немногим более 10 видов многопёров, распространенных в тропической Африке. Тело их покрыто крупными ромбическими, подвижно сочлененными между собой чешуями (рис. 37). Спинной плавник состоит из ряда маленьких плавников, в связи с чем и возникло название этих рыб. Грудные плавники в основании имеют широкую мясистую лопасть, что внешне сближает многопёрых рыб с кистепёрыми (см. ниже). Однако скелеты плавников этих рыб резко различны.

Крайне своеобразен их плавательный пузырь. Он двойной и состоит из большего правого и меньшего левого отделов. Эти два отдела пузыря сообщаются с кишечником общим каналом; они служат дополнительным органом дыхания. Однако внутренних ноздрей в отличие от двоякодышащих и кистепёрых рыб у многопёров нет. Есть парные брызгальца. В кишечнике есть спиральный клапан, в сердце — артериальный конус.

Многопёры представляют рыб, специализированных к жизни в тропических водоемах. Некоторые общие признаки с двоякодышащими и кистепёрыми рыбами возникли у них конвергентно.

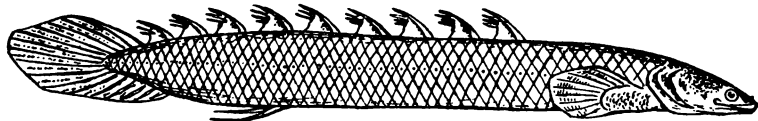


Рис. 37. Многопёр

Отряды Амиеобразные (*Amiiformes*) и Панцирникообразные (*Lepisosteiformes*)

Отряды Амиеобразные и Панцирникообразные включают сохранившихся поныне древних рыб с примитивными чертами организации: есть остатки спирального клапана в кишечнике, тело покрыто (или утратило — у амии) ганоидной чешуей, есть артериальный конус. Амия распространена в бассейне Миссисипи Северной Америки. Панцирники — крупные хищники (до 3—4 м), питающиеся рыбой, которую подкарауливают. Из панцирников — известные в настоящее время *каймановые рыбы* (7 видов) населяют пресные водоемы Северной и Центральной Америки. Типичный представитель — *пятнистая панцирная щука* (*Lepisosteus oculatus*).

Надотряд Костистые рыбы (*Teleostei*)

Особенности организации костных рыб

Представители костистых рыб — этого многочисленного и широко распространенного надотряда современных рыб — встречаются во всех морях и океанах, где заселяют различные горизонты. Многие виды обитают в пресных водоемах: реках, озерах, прудах.

В связи с многообразием условий существования и образа жизни внешний вид этих рыб крайне разнообразен. Вместе с тем они характеризуются рядом общих черт организации. Так, скелет их почти целиком костный, и хрящ сохраняется лишь небольшими участками между вытесняющими его костями. Скелет парных плавников упрощен; в грудных плавниках, как правило, нет базалий и костные радиалии причленяются непосредственно к поясу. В брюшных плавниках нет не только базалий, но и радиалий, и скелет плавников состоит из одних костных лучей.

Грудные плавники расположены относительно тела вертикально. Тело покрыто костной чешуей, представляющей собой тонкие костные пластинки, черепицеобразно налегающие одна на другую. Рот расположен на переднем конце головы. Нет клоаки. Хвостовой плавник гомоцеркальный.

Особенности организации подкласса Лучепёрые рассмотрены на примере костистых рыб, представляющих наиболее многочисленную и типичную их группу.

Кожные покровы. Тело покрыто *костной чешуей*. Она формируется за счет собственно кожи (кориума) и представляет собой тонкие полупрозрачные пластинки с ровным (*циклоидная чешуя*) или зубчатым (*ктеноидная чешуя*) наружным краем. Снаружи чешуйчатый покров покрыт тончайшим слоем эпидермиса, в котором много одноклеточных желез, выделяющих слизь на поверхность тела.

Рис. 38. Продольный разрез через канал боковой линии костистой рыбы:

1 — боковой нерв; 2 — органы боковой линии; 3 — канал; 4 — наружное отверстие канала



Размеры чешуй увеличиваются по мере роста тела рыбы, продолжающегося практически в течение всей жизни особи. Скорость роста чешуи неодинакова в разные периоды года. По числу темных и светлых полос на чешуе рыб определяют их возраст (подробнее см. далее). Есть рыбы с голой слизистой кожей, лишенной чешуи.

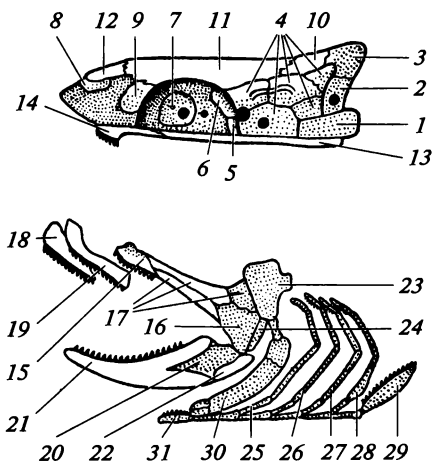
В коже расположена *боковая линия*, представляющая собой канал, идущий по бокам тела и сообщающийся с наружной средой рядом отверстий, прободающих чешую (рис. 38).

Скелет. *Осевой скелет*, как и у хрящевых рыб, включает *позвоночник* и *мозговой череп*. Позвоночник представлен костными амфицельными позвонками и разделен на туловищный и хвостовой отделы. Позвонки несут *верхние* и *нижние дуги*. Верхние дуги смыкаются, образуя спинно-мозговой канал, вверх направлены остистые отростки. Нижние дуги туловищного отдела не смыкаются, к ним причленяются *ребра*, ограничивающие полость тела сверху и с боков. В хвостовом отделе остистые отростки имеются не только на верхних, но и на нижних дугах. В сомкнутых нижних дугах лежит *гемальный канал*.

Мозговой череп в большей части костный. Он образован накладными и хондральными костями (рис. 39).

Рис. 39. Схема строения черепа костистой рыбы. Жаберная крышка и окологлазничное кольцо удалены. Обозначены кости:

1 — нижнезатылочная; 2 — боковая затылочная; 3 — верхнезатылочная; 4 — ушные; 5 — основная клиновидная; 6 — крылоклиновидная; 7 — глазоклиновидная; 8 — межобонятельная; 9 — боковая обонятельная; 10 — теменная; 11 — лобная; 12 — носовая; 13 — парасфеноид; 14 — сошник; 15 — нёбная; 16 — квадратная; 17 — крыловидные; 18 — межчелюстная; 19 — верхнечелюстная; 20 — сочленовная; 21 — зубная; 22 — угловая; 23 — гиомандибуляре; 24 — симплектик; 25—29 — жаберные дуги; 30 — гиоид; 31 — копула



Хондральные окостенения отражают стиль строения мозгового черепа хрящевых рыб. Затылочная область включает четыре *затылочные кости*: основную, две боковые и верхнюю. Они ограничивают затылочное отверстие. В области парных ушных капсул формируется по пять *ушных костей*. Область глазниц оформлена непарной *основной клиновидной*, *парными крылоклиновидными* и *глазноклиновидными костями*. В области парных обонятельных капсул развиваются непарная *срединная обонятельная кость* и парные *боковые обонятельные кости*.

Таким образом, хондральные окостенения формируют заднюю часть, бока и отчасти дно мозгового черепа.

Покровные, или накладные, кости формируют в мозговом черепе его крышу, отчасти бока и дно. Крыша черепа сложена последовательно расположенными парными *носовыми*, *лобными* и *теменными костями*.

Дно черепа слагается непарным *парасфеноидом* и лежащим впереди него также непарным *сошником*. Вокруг глазницы мелкие покровные косточки образуют *окологлазничное кольцо*.

Изменения в *висцеральном скелете* существенны. Висцеральный скелет также содержит хондральные и покровные окостенения.

Верхняя часть челюстной дуги, гомологичная *нёбно-квадратному хрящу*, у костных рыб, потеряв функцию верхней челюсти, входит в комплекс дна черепа. Она замещается в передней части смешанной по происхождению *нёбной костью*, в срединной — тремя *крыловидными костями* (две из них покровные, одна — хондральная) и в задней части — хондральной *квадратной костью*. Роль верхней челюсти выполняют парные, кожного происхождения, кости — *верхнечелюстные* и *предчелюстные*. Это — новообразования в висцеральном скелете.

Нижняя челюсть представлена большой, кожного происхождения, *зубной костью*: она покрывает меккелев хрящ. Кожного же происхождения *угловая кость* образует нижнезадний угол челюсти. а единственная хондральная кость — *сочленовная* — соединяется с квадратной костью.

Подъязычная дуга представлена теми же элементами, что и у хрящевых рыб: парными *подвесками (гиомандибуляре)*, *гиоидами* и непарной *копулой*. Все эти кости имеют хондральное происхождение. К заднему краю нижней части подъязычной дуги причленяется ряд длинных косточек — лучей жаберной перепонки.

Костные *жаберные дуги* имеют такое же строение, как и у хрящевых рыб, но последняя (пятая) дуга сильно редуцирована. Новоприобретением костных рыб является *жаберная крышка*, представленная четырьмя плоскими накладными костями.

Конечности и их пояса. Скелет грудных плавников не имеет базалий и состоит из костных радиалий, которые соединяются непосредственно с поясом, и костных лучей. Пояс передней пары состоит

из маленьких, хондрального происхождения, *жораконидов* и *лопатонок*. К указанным хондральным костям, составляющим *первичный пояс*, присоединяются кожные кости *вторичного пояса*. Основная из них — большая серповидная кость, или *клейтрум*. Через посредство более мелких костей она сочленяется с мозговой частью черепа.

Пояс задних конечностей лежит в толще мускулатуры и представлен непарной вытянутой пластинкой. Скелет брюшных плавников состоит только из кожных костных лучей.

Плавательный пузырь. Плавательный пузырь характерен для большинства костных рыб. Эмбрионально он возникает как вырост спинной стороны пищеварительной трубки. У многих видов связь пузыря с пищеводом утрачивается (*закрытопузырные* рыбы), но у некоторых она сохраняется пожизненно (*открытопузырные* рыбы). Плавательный пузырь выполняет в основном гидростатическую функцию, что обуславливается изменением объема газов в пузыре и, следовательно, ведет к изменению плотности тела рыбы. У открытопузырных рыб изменение объема пузыря достигается путем его сжатия или, наоборот, расширения при заглатывании воздуха; у закрытопузырных — путем поглощения или, наоборот, выделения газов специальной сетью капилляров *газовой железы* («чудесное сплетение»). Газ, наполняющий плавательный пузырь, — преимущественно азот.

У некоторых рыб плавательный пузырь связан системой косточек (так называемым *веберовым аппаратом*) с внутренним ухом — *перепончатым лабиринтом*. При его участии изменения объема пузыря, связанные с изменениями положения рыбы в толще воды, передаются полукружным каналам внутреннего уха, т. е. органу равновесия. Кроме того, веберов аппарат передает звуки, которые воспринимаются поверхностью тела, резонируются плавательным пузырем и передаются в слуховой орган (перепончатый лабиринт).

В целом же появление плавательного пузыря, вероятно, обусловлено утяжелением тела рыбы в связи с образованием костного скелета.

Органы пищеварения. У большинства видов рыб кости, окружающие *ротовую полость*, вооружены многочисленными одновершинными коническими *зубами*. Они расположены не только на челюстных костях — зубных, верхнечелюстных и предчелюстных, но и на нёбных, крыловидных костях, на сошнике и парасфеноиде.

Ротовая полость не отграничена ясно от *глотки*, ведущей в короткий пищевод. *Желудок* бывает разнообразных форм и размеров, у некоторых выражен сравнительно слабо. *Кишечник* морфологически менее дифференцирован, чем у хрящевых рыб. Спирального клапана нет. В самом начале кишечника у многих видов имеются *слепые отростки*, называемые *пилорическими*. Они увеличивают пищеварительную поверхность кишечника и, возможно, замедляют прохождение пищи, как и спиральный клапан у хрящевых рыб. Число пилорических отростков у разных видов рыб неодинаково: у окуня — 3, у лосося — 40, у скумбрии — около 200.

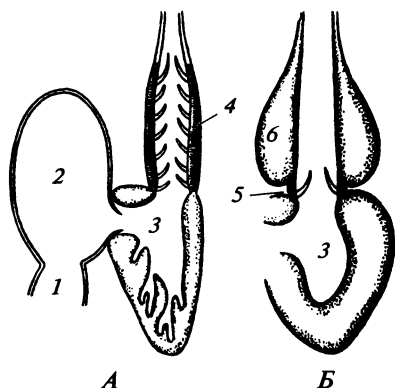


Рис. 40. Строение сердца акулы (А) и костистой рыбы (Б):

1 — венозная пазуха; 2 — предсердие; 3 — желудочек; 4 — артериальный конус; 5 — рудимент артериального конуса; 6 — луковица аорты

Печень имеет несколько лопастей и снабжена желчным пузырем. Желчный проток впадает в передний петлеобразный отдел кишки. **Поджелудочная железа** выражена слабо, в виде очень мелких долек, разбросанных по брюшке.

Органы дыхания. Костные рыбы преимущественно жабернодышащие. В отличие от хрящевых рыб межжаберных перегородок нет, и **жаберные лепестки** сидят непосредственно на одноименных дужках. Имеются четыре пары жаберных лепестков. Кроме того, на внутренней стороне жаберной крышки сидит так называемая **ложная жабра** — один ряд зачаточных лепестков. Акт дыхания осуществляется благодаря движениям **жаберных крышек** и рта, нагнетающих воду в жаберные полости и выталкивающих ее наружу. Быстроходным рыбам свойственна таранная вентиляция жабр. У рыб, лишенных чешуи, жаберное дыхание дополняется кожным.

Органы кровообращения. У большинства видов брюшная аорта в самом начале имеет вздутие — **артериальную луковицу**. Внешне она похожа на артериальный конус, но состоит не из поперечнополосатой, а из гладкой мускулатуры (рис. 40) и не способна к са-

Таблица 3

Показатели крови разных групп рыб
(из Н. П. Наумова и Н. Н. Карташева, 1979)

Группы рыб	Количество крови, в % к массе тела	Содержание гемоглобина, %	Кислородная емкость крови, % на единицу объема
Акулы	3,7—6,8	3,7—6,5	4,5—8,7
Скаты	1,5—7,2	0,8—4,5	1,1—6,0
Костные рыбы	1,1—7,3	1,1—17,4	1,5—23,0

мостоятельному пульсированию. Число приносящих и выносящих жаберных артерий (артериальных дуг) равно четырем. Вперед от корневой аорты отходят сонные артерии, снабжающие кровью головной мозг. Корни аорты соединены анастомозом и образуют характерный для костных рыб головной круг. Для венозной системы большинства видов характерна непрерывность правой кардинальной вены; только левая кардинальная вена образует в соответствующей почке *воротную систему* кровообращения (табл. 3).

Количество крови, содержание гемоглобина и ее кислородная емкость варьирует в широких пределах у разных видов рыб в зависимости от их подвижности.

Нервная система и органы чувств. Головной мозг костных рыб по ряду признаков имеет более примитивное строение по сравнению с хрящевыми. Его общие размеры относительно меньше, особенно мал передний мозг; крыша переднего мозга у большинства видов эпителиальная и не содержит нервного вещества. Впереди видны обонятельные доли. Боковые желудочки не разделены даже неполной перегородкой (как это свойственно хрящевым рыбам). Промежуточный мозг, средний и мозжечок, наоборот, относительно увеличены. Имеется 10 пар черепно-мозговых нервов.

Орган зрения. Орган зрения имеет типичное для рыб строение: плоскую *роговицу* и круглый *хрусталик*. Фокусировка осуществляется у них исключительно хрусталиком — в покое он обеспечивает близкую видимость, для дальнего зрения специальной мышцей он смещается слегка в глубь глазного яблока, т. е. аккомодация глаза у рыб достаточно примитивна. Костистые рыбы имеют *цветное зрение*. В их сетчатке наравне функционируют *палочки* и *колбочки*. Видимо, этим обусловлено и удивительное богатство окраски покровов многих костистых рыб. Правда, глубоководные формы, как и акулы, имеют только палочковое (неокрашенное) зрение.

Орган слуха. Орган слуха у костистых рыб представлен внутренним ухом — перепончатым лабиринтом. Он воспринимает звуки в широком диапазоне — 30 Гц — 12 кГц. В восприятии звуков им помогают уже упомянутые плавательный пузырь и веберов аппарат. В воспроизводстве звуков у них участвуют подвижные жаберные крышки, кости головы, движение плавников. Как выяснилось, рыбы чрезвычайно «говорливы». Звуковая сигнализация обеспечивает связь особей одного и разных видов при разыскивании корма, половых контактах, для оповещения о врагах, о занятости удобного участка. Звуки, издаваемые рыбами, разнообразны: цоканье, шепот, скрип, щелчки, трели, стоны и т. д.

Во внутреннем ухе расположен еще один из органов чувств — орган равновесия. Чувство равновесия обеспечивается тремя полукружными каналами, наполненными жидкостью с плавающими в ней твердыми включениями. Чувство равновесия — одно из самых древних чувств позвоночных животных.

Органы обоняния. У большинства костистых рыб органы обоняния представлены парными *обонятельными мешками*, расположенными в передней верхней части головы. Полость каждого обонятельного мешка сообщается с водной средой двумя (передним и задним) отверстиями. Вода прогоняется через них, а в складках обонятельного мешка происходит химическая рецепция. С ротовой полостью у костистых рыб обонятельный мешок не сообщается.

Об исключительной тонкости обоняния свидетельствуют гистологические и физиологические данные. Так, у гольяна на 1 мм^2 обонятельного эпителия приходится примерно 95 тыс. рецепторных клеток. В конце 1970-х гг. опытом установлено, что угри безошибочно реагируют на фенилэтиловый спирт в разведении до $2,8 \cdot 10^{18}$, а форель — $9,9 \cdot 10^9$.

Органы вкуса. Органы вкуса представлены *вкусовыми почками*, состоящими из групп клеток, оплетенных окончаниями нервов. Вкусовые почки расположены не только в ротовой полости, но и разбросаны по многим участкам тела в наружном слое кожи.

Органы боковой линии. Органы боковой линии представляют собой длинные каналы, лежащие в коже по бокам тела рыбы. Спереди на голове они образуют сложную сеть каналов. Чувствующие клетки лежат на дне этих каналов, а с окружающей средой они сообщаются множественными отверстиями в чешуе и костях головы. Эти видимые отверстия обычно и называются органами боковой линии.

Органами боковой линии рыба воспринимает волновые движения, распространяющиеся в воде и информирующие рыбу о предметах, находящихся вблизи от нее.

Органы выделения. Органы выделения представлены длинными парными лентовидными *мезонефрическими почками*. Они лежат по бокам позвоночника над плавательным пузырем. По внутренним краям почек тянутся мочеточники, гомологичные вольфовым каналам. Перед выходом наружу *мочеточники* объединяются в непарный канал, который открывается на конце *мочеполового сосочка*. У некоторых видов имеется *мочевой пузырь*. Через почки выводится продукт азотистого обмена — *мочевина*, растворенная в воде.

Основным конечным продуктом азотистого обмена является *аммиак*. Он обладает высокой токсичностью, и накопление его в крови в больших концентрациях нежелательно, вредно для организма. Благодаря хорошей растворимости аммиака в воде внепочечное выделение продуктов белкового обмена происходит через жабры и отчасти через кожу.

Органы размножения имеют иное строение, чем у хрящевых рыб. У самок нет мюллеровых каналов, служащих у хрящевых рыб *яйцеводами*, а у самцов *семенники* не связаны с почками, и вольфовы каналы выполняют роль только *мочеточников*. Парные семенники и *яичники* (у окуня яичник непарный) имеют внутри полость и осо-

бые каналы, которые открываются на мочеполовом сосочке отдельно от мочевого отверстия.

Икра мелкая, с тонкой студенистой оболочкой; оплодотворение, как правило, наружное.

Систематический обзор

Надотряд Костистые рыбы (Teleostei) включает в себя более 30 отрядов. Рассмотрим некоторые из них.

Отряд Сельдеобразные (*Clupeiformes*)

Сельдеобразные — наиболее примитивные современные костистые рыбы со сравнительно слабо окостеневшим черепом и легко спадающей чешуей. Лучи плавников мягкие, членистые. Чешуя циклоидная. Основное семейство — *Сельдевые*. Плавательный пузырь у сельдей пожизненно сохраняет связь с пищеводом.

Семейство *Сельдевые* (*Clupeidae*) включает большое число видов, обитающих преимущественно в морях; некоторые виды для размножения входят в реки. Сельдевые — это некрупные и мелкие стайные планктоноядные рыбы. Они широко распространены от Арктики до Субантарктики, особенно обильны в тропических водах. Общее число видов около 100. В наших водах встречается *атлантическая сельдь* (*Clupea harengus*), которая держится в Белом и Баренцевом морях на восток до Новой Земли, *тихоокеанская сельдь* (*C. pallasii*) характерна в морях Дальнего Востока. Этот вид широко мигрирует в связи со стадиями жизненного цикла.

На Дальнем Востоке распространена *сардина иваси* (*Sardinops saba*). Это типично морская, широко мигрирующая рыба, появляющаяся у берегов Приморья весной, во время нагула. Спина у сардины пятнистая.

В Балтийском и Черном морях водятся *кульки* (*Sprattus sprattus*), они знакомы нам под гастрономическим названием «шпроты», а в Каспийском и Черном морях обитают близкие к ним *тюльки* (*Clupeonella cultriventris* и *C. macrophthalma*). Эти маленькие рыбки близкородственны настоящим сельдям.

Из семейства *Анчоусовые* (*Engraulidae*) в Черном море обитает *черноморский анчоус*, или *хамса* (*Ergaulis encrasicolus*).

Отряд Лососеобразные (*Salmoniformes*)

Отряд лососеобразные включает около 400 видов рыб средней и крупной величины. Для них характерно наличие на спине мягкой кожной складки, так называемого жирового плавника. Распростра-

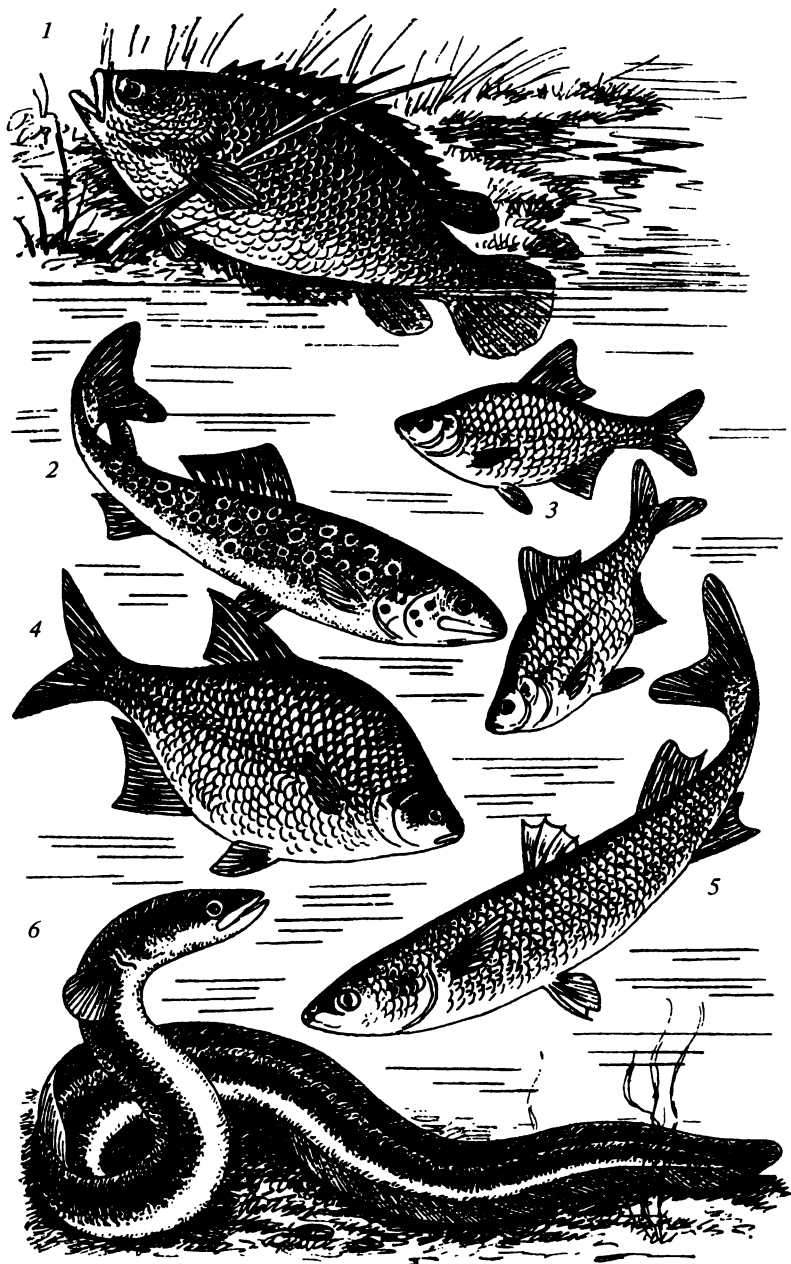


Рис. 41. Костистые рыбы:

1 — анабас; 2 — форель; 3 — вобла; 4 — лещ; 5 — кефаль; 6 — угорь

нены представители этой группы преимущественно в умеренных и северных широтах. Кроме типично пресноводных среди лососевых много проходных рыб, растущих и созревающих в морях, а для нереста идущие в реки. Особенно богаты лососевыми моря Дальнего Востока. Здесь водятся *кета* (*Oncorhynchus keta*), *горбуша* (*O. gorbuscha*), *нерка* (*O. nerka*) и др. Нерестятся эти рыбы в верховьях рек, а нерка заходит в озера. К лососевым принадлежат мелкие рыбки — корюшки, снетки.

Среди настоящих лососей надо указать *семгу* (*Salmo salar*), распространенную в морях северной части Атлантического океана, в Баренцевом и Белом морях. К нам семга заходит для нереста в реки севера европейской части России. Нерестовые миграции бывают летом и осенью. В северных морях, а также в Черном и Каспийском водится близкая к семге *кумжа* (*S. trutta*). Она размножается в реках, но для нагула далеко в море не уходит, а некоторые особи созревают в реках. В реках возникла карликовая раса кумжи — *форель* (*S. trutta morpha fario*) (рис. 41), обитающая кроме рек в некоторых горных озерах. Среди лососевых есть и настоящие оседлые пресноводные виды. Таковы, например, *сиги*, некоторые *омули* и *таймени*.

Лососевые имеют очень большое промысловое значение. В пищу используют их мясо и икру.

Низкая эффективность размножения лососевых и высокая их ценность обусловили широкое применение мероприятий по искусственному разведению этих рыб (см. далее).

Отряд Шукообразные (*Esociformes*)

Шукообразные — немногочисленная группа хищных рыб с сильно вытянутыми челюстями, вооруженными острыми зубами. Плавательный пузырь сообщается с кишечником. В реках, озерах и в определенных участках южных морей распространена *обыкновенная щука* (*Esox lucius*). Образ жизни оседлый. Держится обычно среди зарослей водной растительности. Питается рыбой, лягушками, птенцами водоплавающих птиц. Промысловое значение невелико. Крупные экземпляры достигают массы более 35 кг и более 1,5 м длины. Нерестится весной на мелководье в прибрежной зоне.

Отряд Угреобразные (*Anguilliformes*)

Представители отряда Угреобразные (около 350 видов) имеют сильно удлинённое, змеевидное тело; брюшных, а иногда и грудных плавников нет; анальный, хвостовой и спинной плавники сливаются друг с другом. Плавательный пузырь сообщается с кишечником. Распространены преимущественно в субтропической и тропической

зонах. Среди угрей есть морские и проходные виды. В России встречается *обыкновенный*, или *европейский*, угорь (*Anguilla anguilla*), распространенный от бассейна Балтийского до Черного и Средиземного морей. Образ жизни угря описан далее.

Отряд Карпообразные (Cypriniformes)

Как и сельдеобразные, карпообразные сравнительно примитивные костистые рыбы, но окостенение черепа развито у них сильнее. Плавательный пузырь сообщается с кишечником. Плавники обычно мягкие. Имеется веберов аппарат — система косточек, соединяющих переднюю часть плавательного пузыря с перепончатым лабиринтом внутреннего уха. Преимущественно пресноводные, реже проходные рыбы в отличие от лососевых, населяющие главным образом умеренные и тропические области. Живут в самых разнообразных водоемах — от горных рек до заболоченных прудов. Большинство ведет оседлый образ жизни (*плотва*, *язь*, *лещ*, *карась*), но некоторые при размножении мигрируют (*вобла*, *тарань*). Основу отряда Карпообразные составляют два семейства — *Карповые* и *Сомовые*.

Семейство *Карповые* (Cyprinidae) характеризуется отсутствием зубов на челюстях и наличием так называемых глоточных зубов, сидящих на задней жаберной дуге и служащих для раздробления хитиновых и известковых покровов животных, которыми они питаются. Это наиболее многочисленные и разнообразные рыбы пресных водоемов. К ним принадлежат обитатель рек и озер *плотва* (*Rutilus rutilus*), проходная каспийско-волжская *вобла* (*R. rutilus caspius*), проходная черноморская *тарань* (*R. r. heckeli*), речной *язь* (*Leuciscus idus*), проходной волго-каспийский *лещ* (*Abramis brama*), *сазан* (*Cyprinus carpio*) и его одомашненная раса — *капун*, *карась* (*Carassius carassius*), *лещ* (*Tinca tinca*) и др.

Семейство *Сомовые* (Siluridae) включает рыб без настоящей чешуи, с зубатым ртом. Это хищники. В водах России обитают два вида, населяющие реки южной половины страны и прибрежные части морей. Наиболее крупные экземпляры достигают 250—300 кг, чаще ловят сомов меньшего размера.

Наряду с названными видами к этому же отряду принадлежат уклей, пираньи, вьюны и прочие.

Отряд Кефалеобразные (Mugiliformes)

Кефалеобразные — небольшая группа рыб с замкнутым плавающим пузырем и без выраженной боковой линии, обитающих преимущественно в южных морях. В России в Черном и Азовском морях распространено семейство *Кефалевые* (Mugilidae). Основное промысловое значение имеет *лобан*, или *обыкновенная кефаль* (*Mugil*

септалус). Кефали — стадные кочующие рыбы. Большие косяки их в поисках пищи заходят в лагуны, осолоненные озера и устья рек, где производится их добыча. Вид кефали *сингиль* (*Liza aurata*) в 1930—1934 гг. успешно акклиматизирована в Каспийском море.

Отряд Сарганообразные (*Beloniformes*)

Сарганообразные — своеобразные, чаще морские рыбы, способные далеко выпрыгивать из воды, а некоторые — парить. Среди них есть двукрылые, имеющие очень большие грудные плавники, и четырехкрылые летучие рыбки. Пользуясь плавниками, рыбы выскакивают из воды и пролетают планирующим полетом около 150—200 м. Распространены преимущественно в тропических морях. Найдены близ Владивостока. Большую группу составляют рыбы с длинным узким телом, например *обыкновенный сарган* (*Belone belone*), обитатель Черного моря, который быстро плавает, но не способен подниматься в воздух.

Отряд Трескообразные (*Gadiformes*)

Трескообразные — многочисленная и важная в промысловом отношении группа (около 700 видов). Обычно крупные и средних размеров рыбы с мягкими лучами плавников. Распространены в умеренных и арктических морях. Многие виды заходят в предустьевые опресненные участки моря и даже в реки; таковы, например, *навага*, *сайка*, *полярная треска*. Образ жизни преимущественно придонный. *Треска* (*Gadus morhua*) распространена в России в Балтийском, Баренцевом, Белом морях и в северных морях Дальнего Востока. Она широко мигрирует, нерестится в основном у Лофотенских островов и у побережья Кольского полуострова. После нереста уходит в восточную часть Баренцева моря, где откармливается на банках (повышенные участки морского дна). Треска обладает огромной плодовитостью, она мечет от 2,5 до 10 млн икринок. Кроме трески надо упомянуть *нишу* (*Melanogrammus aeglefinus*), *сайду* (*Pollachius virens*), *сайку* (*Boreogadus saida*), *минтая* (*Theragra chalcogramma*), *пумассу* (*Micromesistius poutassou*) и др., которые тоже служат важными объектами тралового промысла в северных морях. При добыче тресковых рыб используют не только их мясо, но и жир печени, который богат витамином D и известен под названием медицинского рыбьего жира.

В северных морях и на Дальнем Востоке России распространена *навага* (*Eleginus navaga*). Зимой она часто заходит в устья рек, где ее и добывают.

Единственным пресноводным видом отряда является *налим* (*Lota lota*), населяющий реки Евразии и Северной Америки.

Отряд Колюшкообразные (*Gasterosteiformes*)

Семейство *Колюшковые* (*Gasterosteidae*) — небольшие рыбки длиной от 3,5 до 30 см, у которых передняя часть спинного плавника превращена в острые шипы, а брюшные плавники — в виде острых колючек. Чешуя образует костные пластинки. Обитают в пресных и солоноватых водах Северного полушария. Интересны тем, что икру откладывают в гнездо, сделанное самцом из растений. Самка мечет около 100 икринок. В России водится несколько видов колюшек,

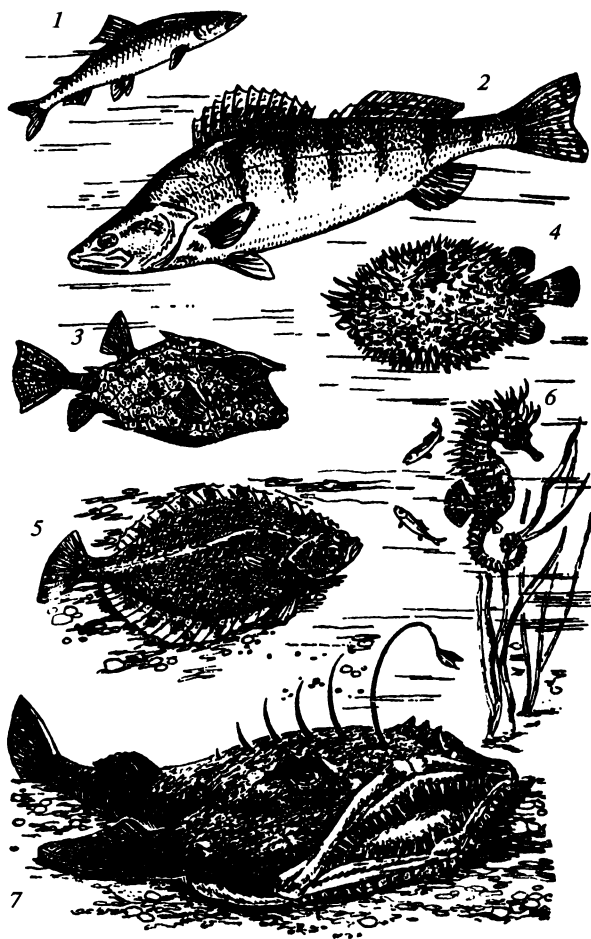


Рис. 42. Костистые рыбы:

1 — корюшка; 2 — судак; 3 — кузовок; 4 — иглобрюх (отряд Иглобрюхообразные);
5 — камбала; 6 — морской конек; 7 — морской черт (отряд Удильщиковые)

распространенных в Балтийском, Баренцевом, Черном, Азовском, Каспийском морях и в некоторых реках.

Семейство *Игловые* (Syngnathidae) — очень своеобразная группа мелких морских рыбок. Жабры редуцированы до маленьких пучков, прикрепленных к рудиментарным жаберным дугам. Тело покрыто кольцевыми костными пластинками. Голова с длинным трубкообразным рылом; рот маленький, беззубый. Самцы имеют на брюхе особые выводковые сумки, в которых они вынашивают оплодотворенные яйца. Распространены преимущественно в теплых и тропических морях. Представлены *морскими коньками* (*Hippocampus*) и *морскими иглами* (*Syngnathus*). В России встречаются в Черном, Каспийском, Балтийском и Японском морях (рис. 42).

Отряд Окунеобразные (*Perciformes*)

Окунеобразные — обширная группа (около 6 500 видов) разнообразных морских и пресноводных рыб, у которых часть лучей плавников имеет вид нерасчлененных острых шипов. Брюшные плавники обычно расположены под грудными, а иногда и впереди них. Плавательный пузырь не сообщается с кишечником.

Систематика отряда сложна и представлена множеством подотрядов, семейств, родов.

Семейство *Окуневые* (Percidae) включает 160 видов рассматриваемого отряда, многие из которых имеют важное промысловое значение. Среди представителей необходимо упомянуть *судаков* (*Lucioperca*), несколько видов которых живет в бассейнах Черного и Каспийского морей. Некоторые из них постоянно обитают в реках, другие — в морях, третьи являются полупроходными рыбами, выходящими для нагула из рек в моря. Крупные особи достигают массы 10—12 кг. Окунь (*Perca*) широко распространены в реках и озерах нашей страны. Ведут оседлый образ жизни. Достигают массы 1 кг, редко более, и длины 50 см. Местами являются важными объектами промысла.

Семейство *Лабиринтовые* (Anabantidae) — своеобразные рыбы, характерные наличием мешковидных выростов жаберной полости, служащих для дыхания воздухом. Рыбы эти, например *анабас* (*Anabas testudineus*), нередко выползают на берег, влезают на деревья. Обитают в пресных и солоноватых водоемах тропической Африки, Азии и островов Малайского архипелага.

Семейство *Скумбриевые* (Scombridae) — морские, главным образом тропические рыбы, населяющие толщу воды открытых частей моря. В России встречается несколько видов, распространенных в Балтийском и Черном морях. Широко мигрируют. Важный объект промысла (особенно в Черном море) — *обыкновенная скумбрия* (*Scomber scombrus*).

Систематически близки к скумбриям *тунцы* (Thunnus). Размеры их варьируют от 40 см до 3 м. Они распространены в прибрежных и открытых водах Мирового океана на север до побережья Скандинавии и на юг до южной оконечности Африки и Австралии. Тунцы — очень энергичные пловцы, способные развивать скорость до 90 км/ч. Вероятно, в этой связи боковая мускулатура их тела обладает исключительно сильно развитой системой кровеносных сосудов, питающих эту мускулатуру. Тунцы — важный объект промысла.

Семейство *Бычковые* (Gobiidae) — небольшие, чаще прибрежные морские, реже пресноводные рыбы. Характерны слиянием брюшных плавников в присасывательную воронку. Образ жизни придонный, кормятся донными беспозвоночными. У некоторых видов самцы во время размножения устраивают гнезда для откладывания самками икры, которую они охраняют. В России распространены главным образом в южных морях и реках. В Черном, Азовском и Каспийском морях являются объектами промысла.

Отряд Камбалообразные (Pleuronectiformes)

Камбалообразные — донные рыбы, лежат и плавают на боку. Их тело сильно сжато с боков, глаза расположены не по бокам головы, а смещены на одну ее сторону. Плавательного пузыря нет. Верхняя сторона рыбы пигментирована, нижняя — обычно белая. Личинки камбал первоначально плавают в толще воды, но в последующем, по мере перехода к донному образу жизни, их тело уплощается в боковом направлении, а глаза перемещаются на одну из сторон тела — «верхнюю». Известно около 500 видов, широко распространенных по морям земного шара. В морях России встречаются *палтусы* (*Hippoglossus*), *камбалы* (*Limanda*). Камбалы сравнительно мало мигрируют; их передвижения, связанные с выбором мест для нереста, зимовок и с поисками корма, обычно не превышают 100—200 км. Мечут икру часто у берегов или на банках. Плодовитость очень большая — до нескольких миллионов икринок. Питаются донными беспозвоночными. Важный объект тралового промысла.

Подкласс Лопастепёрые рыбы (Sarcopterygii)

Лопастепёрые известны с середины раннего девона, т. е. примерно за 300—400 млн лет до н. э. Эти рыбы сочетают в себе архаические особенности и прогрессивные черты.

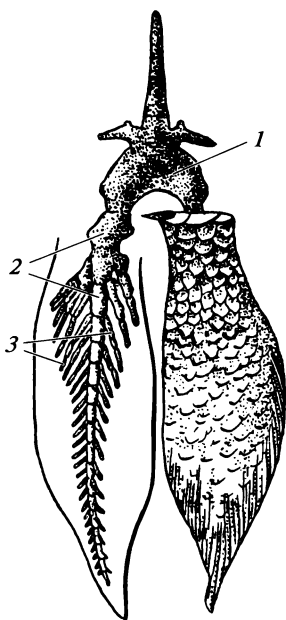
рис. 43. Газовый пояс и брюшные плавники
цератаода:

1 — таз; 2 — базалии; 3 — радиалии

Основой осевого скелета служит хорда. Нет тел позвонков, есть верхние и нижние дуги, тело покрыто космоидной чешуей, в кишечнике есть спиральный клапан, в сердце — артериальный конус.

Одновременно для них характерны и прогрессивные черты: легочные мешки, сквозные ноздри, мясистые (мускульные) лопасти парных плавников (рис. 43).

Зафиксировано, что уже в начале формирования этой группы рыб у них началась специализация в двух разных направлениях: относительно мирных моллюскоедов — надотряд *Двоякодышащие* (*Dipnoi*, или *Dipneustomorpha*) и активных хищников — надотряд *Кистепёры* (*Crossopterygii*).



Надотряд Двоякодышащие (*Dipnoi*, или *Dipneustomorpha*)

Общая характеристика

Двоякодышащие — немногочисленная древняя и очень своеобразная группа пресноводных рыб, совмещающая примитивные признаки с чертами высокой специализации к жизни в обедненных кислородом водоемах. Так, большая часть скелета у современных представителей пожизненно остается хрящевой. Сохраняется хорошо развитая хорда. Позвоночный столб представлен зачатками верхних и нижних дуг позвонков. Череп в основе хрящевой, с немногими покровными костями и с костными зубными пластинками. Как и у хрящевых рыб, в кишечнике имеется спиральный клапан, а в сердце — пульсирующий артериальный конус. Все это черты примитивной организации.

Наряду с этим у двоякодышащих рыб нёбно-квадратный хрящ прирастает непосредственно к черепу (аутостилия). Хвостовой плавник сливается со спинным и анальным (дифицеркальный). Парные конечности имеют широкую мясистую лопасть, но построены по типу бисериальных плавников. У протоптерусов они сильно утончаются и приобретают усовидную форму. Самая замечательная особенность

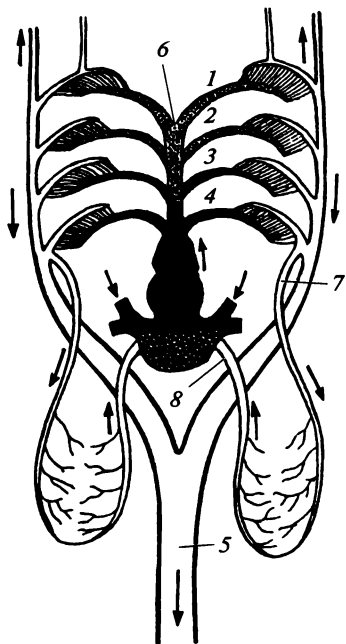


Рис. 44. Схема артериального кровообращения двоякодышащей рыбы:

1—4 — пары жаберных артериальных дуг; 5 — спинная аорта; 6 — брюшная аорта; 7 — легочная артерия; 8 — легочная вена

двоякодышащих — наличие кроме жаберного еще и легочного дыхания. В качестве органов воздушного дыхания функционируют один или два легочных пузыря, открывающихся на брюшной стороне пищевода. Образования эти, видимо, негомологичны плавательному пузырю костистых рыб. Ноздри сквозные, ведут в ротовую полость и служат для легочного дыхания. Кровь поступает в легкие по специальным сосудам, отходящим от задней (IV) пары жаберных артерий. Сосуды эти, видимо, гомологичны легочным артериям. От «легких» идут специальные сосуды, несущие кровь в сердце: их можно считать гомологами легочных вен (рис. 44). В предсердии есть небольшая перегородка, частично делящая его на левую и правую половины. В левую часть предсердия поступает кровь из легочных вен, в правую — вся остальная кровь из кювьеровых протоков и из задней полый вены. Надо подчеркнуть, что полая вена отсутствует у лучепёрых и сосуд этот характерен для наземных позвоночных. Полая вена возникает путем расщепления правой кардинальной вены.

К прогрессивным признакам двоякодышащих относится также сильное развитие переднего мозга. Наконец,

мочеполовая система близка к таковой хрящевых рыб и амфибий.

Надотряд Двоякодышащие представлен одним отрядом *Рогозубообразные* (*Ceratodontiformes*) с двумя семействами: *Рогозубовые*, или *Однолегочные* (*Ceratodontidae*, или *Монорнеумоны*), и *Чешуйчатниковые*, или *Двулегочные* (*Lepidosirenidae*, или *Дипнеумоны*).

Отряд Рогозубообразные (*Ceratodontiformes*)

Единственный современный представитель семейства Рогозубовые — *неоцератод* (*Neoceratodus forsteri*). Это самая крупная из современных двоякодышащих рыб, достигающая в длину 175 см. Распространена в реках Квинсленда Северо-Восточной Австралии. В строении характерно наличие непарного легочного мешка. Жабры

развиты хорошо. Неоцератод способен дышать, одновременно используя жабры и легкое, и каждым из них в отдельности. В связи с этим он может жить в сильно зарастающих водоемах. Летом в связи с гниением растительных остатков, сильным усыханием и обеднением водоемов кислородом неоцератод преимущественно или даже исключительно использует легочное дыхание. Рыба часто поднимается к поверхности воды и заглатывает воздух, производя в это время громкий чавкающий звук. Осенью, по мере наполнения водоемов свежей водой, значение легочного дыхания падает, и окисление крови обеспечивается прохождением ее через жабры. Неоцератоды живут в непересыхающих водоемах и в спячку не впадают. Держатся в придонных слоях воды, часто лежат на дне. Питаются ракообразными, моллюсками и червями. Размножаются, откладывая яйца среди водных растений.

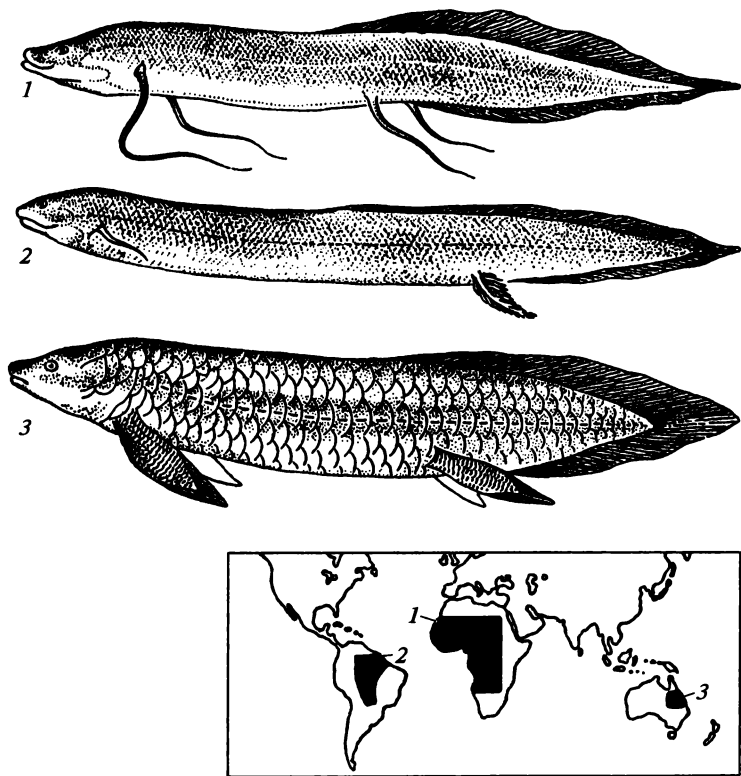


Рис. 45. Двоякодышащие рыбы и их распространение:

1 — африканский протоптерус; 2 — американский лепидосирен; 3 — австралийский неоцератод

Семейство Чешуйчатниковые, или Двулегочные (*Lepidosirenidae*, или *Dipnevmones*)

В семействе Чешуйчатниковые пять видов: четыре вида принадлежат к роду *протоптеров* (*Protopterus*) и обитают в тропической Африке, один вид рода *чешуйчатников* (*Lepidosiren*) — житель центральной части Южной Америки, бассейна реки Амазонки (рис. 45).

Характерна их способность существовать в течение всей жизни в водоемах, пересыхающих на длительный — до 9 месяцев — срок. Они впадают в спячку, зарываясь в грунт дна, а протоптеры при этом даже инкапсулируются.

Местные жители промысляют и протоптеров, и лепидосириенов, так как у этих рыб вкусное мясо.

Надотряд Кистепёрые рыбы (*Crossopterygii*)

Кистепёрые — древняя и почти вымершая группа рыб. Сравнительно широкое распространение кистепёрые имели в девоне и карбоне. Их ископаемые остатки в соответствующих слоях обнаружены в пресных и морских водах всей планеты, от Шпицбергена и Новой Земли до Южной Африки, Австралии и Антарктиды. В мезозое число видов и широта распространения их сократились.

Первый экземпляр этих удивительных рыб был добыт в 1938 г. в Индийском океане, у южных берегов Африки, близ устья реки Халумна, на глубине около 70 м. Это была крупная рыба длиной 150 см и массой 57 кг. Она была названа *латимерией* (*Latimeria chalumnae*) по имени госпожи Латимер, смотрительницы местного краеведческого музея, обнаружившей удивительную рыбу в улове траулера и сохранившую ее для науки. В последующем в этом районе

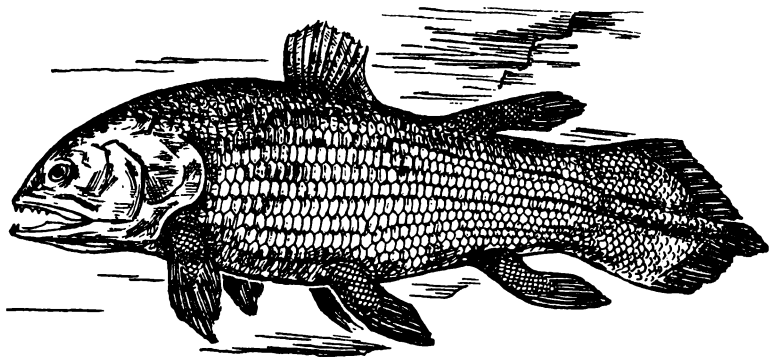


Рис. 46. Латимерия

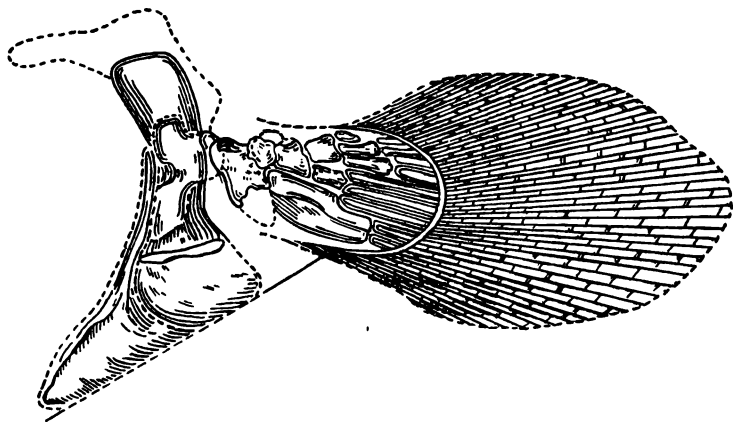


Рис. 47. Скелет плавника кистепёрой рыбы (*Sauripterus*)

неоднократно ловили кистепёрых рыб. Местное население ловит их систематически и употребляет в пищу (рис. 46).

Все современные кистепёрые — *латимерии*, или *целоканты*, обнаружены только в районе Коморских островов, где они держатся на глубине 400 — 1 000 м при температуре воды 10... 14 °С. Длина тела половозрелых особей 125 — 180 см, масса 25 — 80 кг. Позвонки зачаточны, пожизненно хорошо развита хорда. Первичный череп в значительной мере хрящевой. Целоканты — хищники: их рот вооружен многочисленными острыми зубами.

В полости тела обнаружено окруженное жиром дегенерировавшее легкое. Внутренних ноздрей у целокантов нет, и они в отличие от мезозойских кистепёрых не способны к дыханию атмосферным кислородом.

Тело кистепёрых покрыто чешуями, представляющими собой толстые костные пластинки округлой или ромбической формы, одетые сверху слоем видоизмененного дентина и тонким слоем эмали. Парные плавники имеют своеобразное устройство. В основании их расположена широкая мясистая (мышечная) лопасть, внутри которой находится скелет основной части самого плавника (рис. 47). К настоящему времени поймано около 100 латимерий.

Кистепёрые, несомненно, близки к двоякодышащим и возникли, видимо, от одного с ними корня. Они обитали первоначально в пресных водоемах, где в засаде поджидали добычу. Периодически, вероятно, они испытывали недостаток кислорода: в связи с этим развилось двойное дыхание. Засоренность водоемов отмершей растительностью явилась, видимо, предпосылкой для развития своеобразных парных конечностей, которые имели мускулатуру на самой конечности и могли использоваться не только для гребли, но и для опоры о твердый субстрат: дно, стебли, стволы деревьев.

Развитие древних кистепёрых рыб пошло по крайней мере двумя самостоятельными путями. Один из них — возникновение целокантов (отряд Целокантообразные — *Caelocantiformes*) — привел этих рыб в океан. Представители этой линии развития дожили до настоящего времени и предстали в облике латимерии. Другая группа кистепёрых — Рипидистиеобразные (*Rhipidistiiformes*) — в одной из своих эволюционных линий развития (остеолепиформные рипидистии) сочетала в своей организации черты приспособления к дыханию в наземной среде (легкие, внутренние ноздри — хоаны) и к движению по твердому субстрату (унисериальный тип парных плавников, близкий к пятипалой конечности). Вероятно, их потомками стали наземные позвоночные.

ЭКОЛОГИЯ РЫБ

Некоторые условия жизни рыб в водной среде

Жизненная арена рыб исключительно велика. При общей поверхности земного шара, равной примерно 510 млн км², 71 %, или около 361 млн км² всей площади, занято поверхностью океанов и морей. Около 2,5 млн км², или 0,5 % площади земного шара, занято внутренними водоемами. Обширность жизненного пространства рыб определяется, кроме того, и большим простираем его по вертикали. Максимальная известная глубина океана равна примерно 11 тыс. м. Океаны с глубиной более 3 тыс. м занимают примерно 51 — 58 % от всей площади морских вод. Рыбы живут в областях, расположенных от экватора до приполюсовых пространств; они есть в горных водоемах на высоте более 6 тыс. м над уровнем моря и в океанах на глубине более 10 тыс. м. Все это создает большое разнообразие условий существования.

Вода как жизненная среда обладает рядом специфических особенностей, создающих своеобразные условия для обитания в ней животных, и способствует их широчайшему видовому и экологическому многообразию.

Рассмотрим некоторые черты водной среды применительно к населяющим ее рыбам.

Подвижность водной среды. Подвижность водной среды связана с постоянными течениями в реках и морях, местными течениями в мелких замкнутых водоемах, вертикальными перемещениями слоев воды, вызываемыми различным их прогреванием.

Подвижность воды обуславливает в значительной мере пассивные перемещения рыб. К примеру, личинки норвежской сельди, которые выводятся у берегов Западной Скандинавии, увлекаются одной из ветвей течения Гольфстрим на северо-восток и за 3 месяца относятся вдоль побережья на 1 000 км (рис. 48). Мальки многих лососевых

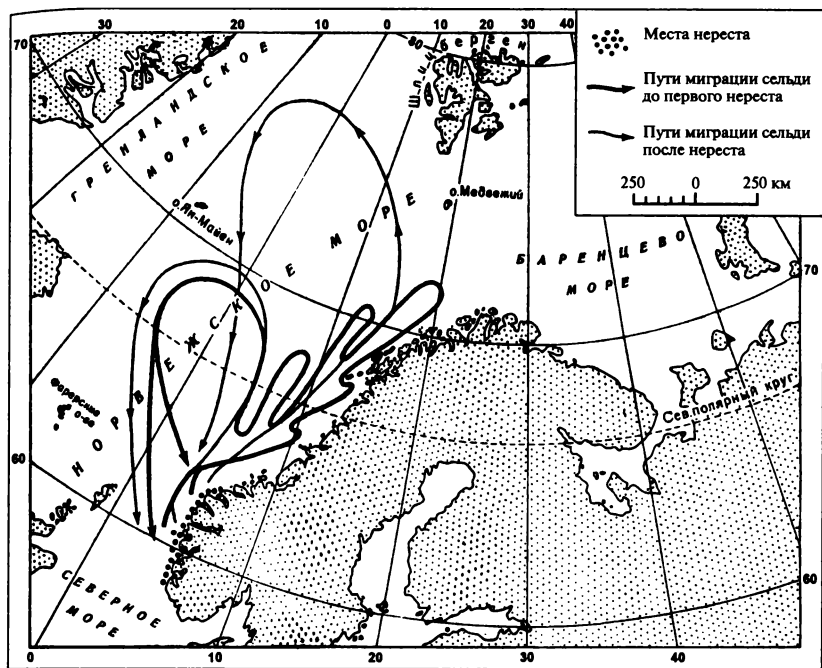


Рис. 48. Схема миграции норвежской сельди

рыб выводятся в верховьях притоков крупных рек, а основную часть жизни проводят в морях. Переход из рек в моря совершается также в значительной мере пассивно благодаря течениям рек. Наконец, подвижность воды обуславливает пассивные передвижения кормовых объектов — планктона, что, в свою очередь, влечет за собой и перемещение рыб.

Колебания температуры. Колебания температуры в водной среде значительно меньше, чем в воздушно-наземной. В подавляющем большинстве случаев верхний предел температуры, при которой встречаются рыбы, лежит ниже 30—40 °С. Особенно характерен нижний предел температуры воды, который даже в сильно соленых частях океанов не опускается ниже -2 °С. Следовательно, реальная амплитуда температур среды обитания рыб 35—45 °С. Однако и эти сравнительно ограниченные колебания температуры имеют в жизни рыб большое значение.

Рыбы принадлежат к пойкилотермным животным. Температура их тела находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды и меняется вслед за ее изменениями. Температура воздействует на организм рыб как прямо, так и косвенно — благодаря способности воды растворять газы и меняя газообмен.

Наличие кислорода в воде. Известно, что способность воды растворять газы, в частности кислород, обратно пропорциональна ее температуре и солености. Это видно из данных табл. 4. Вместе с тем по мере повышения температуры воды потребность рыб в кислороде увеличивается.

Выявлена минимальная концентрация кислорода, ниже которой рыба погибает. Для карпа при температуре 1 °С она будет равна 0,8 мг/л, при 30 °С — 1,3 мг/л, а при 40 °С — около 2,0 мг/л.

Неодинакова и потребность разных видов рыб в кислороде. По этому признаку они могут быть разбиты на четыре группы: 1) требующие очень много кислорода — 7—11 см³/л: *кумжа (Salmo trutta)*, *гольян (Phoxinus phoxinus)*, *арктический голец (Salvelinus alpinus)*; 2) требующие много кислорода — 5—7 см³/л: *хариус (Thymallus thymallus)*, *голавль (Leuciscus cephalus)*, *некарь (Gobio gobio)*; 3) потребляющие сравнительно небольшое количество кислорода — около 4 см³/л: *плотва (Rutilus rutilus)*, *окунь (Perca fluviatilis)*, *ерш (Acerina cernuus)*; 4) выдерживающие очень слабое насыщение воды кислородом и живущие даже при 0,5 см³/л: *сазан, линь, карась*. Отсюда и постоянная потребность в обновлении воды для одних видов, и способность других жить в относительно спокойных, слаботекущих или стоячих водоемах.

Огромное значение в жизни рыб, как положительное, так и отрицательное, имеет зимнее сезонное образование льда в водоемах.

Ледяной покров изолирует нижележащие слои воды от низких температур воздуха и тем самым предотвращает промерзание водоема до дна. (Лишь иногда мелководные водоемы промерзают до дна.) Это делает возможным распространение рыб в областях с очень низкими зимними температурами воздуха. Таково положительное значение ледяного покрова.

Однако покров льда играет в жизни рыб и отрицательную роль. Он затемняет водоемы, а это замедляет и даже приостанавливает жизненные процессы у многих водных организмов, прямо или кос-

Таблица 4

Количество кислорода в воде (см³/л) при разной температуре и солености

Температура воды, °С	Соленость воды, мг/л		
	0‰	20‰	35‰
0	10,3	9,0	8,0
10	8,0	7,1	6,4
20	6,6	5,9	5,4
30	5,6	5,0	4,5

венно имеющих для рыб пищевое значение. В первую очередь это касается зеленых водорослей и высших растений, которыми кормятся сами рыбы и те беспозвоночные животные, которые служат рыбам пищей.

Ледяной покров резко снижает возможность пополнения воды кислородом из воздуха. Зимой во многих водоемах в результате процессов гниения полностью расходуется кислород, растворенный в воде. Возникает явление, известное под названием «замора» рыбы. В России оно имеет широкое распространение и происходит в бассейнах, водосборная площадь которых связана в значительной мере с торфяными болотами. Большие заморы существуют, например, в бассейне реки Обь. Болотные воды, питающие здесь реки, богаты гуминовыми кислотами и оксидами железа. Последние, окисляясь, отбирают из воды растворенный в ней кислород. Возмещение же его из воздуха невозможно из-за сплошного ледяного покрова, надолго нарушающего жизнь водоемов.

Заморы бывают и в реках европейской части России. С ними ведут успешную борьбу путем создания прорубей, усиления проточности прудов и озер. В прудовых хозяйствах с высокой технической оснащенностью употребляют компрессоры, нагнетающие воду, обогащенную кислородом.

Звукопроводимость. Еще одно свойство воды — звукопроводимость. Это явление широко используется рыбами для получения всесторонней информации о пище, хищниках, об аномальных явлениях. Среди рыб хорошо развита звуковая сигнализация. Она обеспечивает обмен информацией как между особями одного вида, так и между особями разных видов. Издаваемые рыбами звуки имеют безусловно и эхолокационное значение (см. подраздел об органах чувств).

Жизненный цикл рыб. Миграции

Жизненный цикл рыб складывается из ряда последовательно сменяющихся друг друга этапов: созревания, размножения, нагула, зимовки. Во время каждого из этапов жизненного цикла рыбы нуждаются в специфических условиях среды, которые они находят в различных, зачастую далеко отстоящих друг от друга местах водоема, а иногда и в разных водоемах.

Так, условия, необходимые для нереста, отличны от условий, обеспечивающих наилучший нагул рыб. Своеобразные требования предъявляют рыбы к условиям зимовки и т. д. Это приводит к тому, что в поисках мест, подходящих для каждого жизненного отправления, рыбы совершают более или менее значительные перемещения. У видов, населяющих мелкие замкнутые водоемы (пруды, озера) или реки, перемещения имеют ничтожные масштабы, хотя и в этом слу-

чае они все же выражены вполне отчетливо. Выделяют *нерестовые, кормовые, зимовальные миграции*.

Степень развитости *нерестовых миграций* неодинакова у разных видов. Некоторые рыбы, и их большинство, ежегодно (или через некоторые интервалы) нерестятся, повторяя одни и те же передвижения. Другие в течение жизненного цикла только один раз проходят стадию созревания половых продуктов, один раз предпринимают нерестовую миграцию и только однажды в жизни размножаются. Таковы некоторые виды лососевых (кета, горбуша), речные угри.

Особенно сильно развиты миграции у *морских*, тем более у проходных рыб. Многие чисто морские рыбы совершают в связи с нерестом длительные перемещения, переходя из открытого моря к берегам или, наоборот, от прибрежий в глубину моря. Таковы морские сельди, треска, пикша и др. Длина миграционного пути зависит от того, как далеко от мест нагула расположены места, подходящие для нереста.

Чрезвычайно сложны и разнообразны нерестовые миграции у *проходных рыб*: они связаны с переходом из морей в реки — *анадромные миграции* (чаще) или, наоборот, из рек в моря (реже) — *катадромные миграции*.

Переход для размножения из морей в реки свойствен многим лососевым, осетровым, некоторым сельдям и карповым. Значительно меньше видов, кормящихся в реках и для нереста идущих в моря. Таковы, например, угри.

Протяженность нерестовых миграций весьма различна. Так, виды полупроходных карповых северной части Каспия (*вобла, тарань*) поднимаются вверх по рекам всего на несколько десятков километров. Громадные по протяженности миграции совершают многие лососевые. У дальневосточного лосося — *кеты* — миграционный путь достигает местами 2 тыс. км и более, а у сибирского вида — *нерки* — около 4 тыс. км. *Семга* поднимается по Печоре до ее верховьев. Несколько тысяч километров проходит на пути к местам нереста европейский *речной угорь*, размножающийся в западной части Атлантического океана, в Саргассовом море.

Вариабельно и время нерестовых миграций. У рыб оно вообще не может быть указано столь же определенно, как, например, сроки миграций птиц на гнездовье. Так, например, семга Белого моря входит в реки в два срока. Осенью идут особи со сравнительно слабо развитыми половыми продуктами. Они зимуют в реке и размножаются на следующий год. Наряду с осенней есть и другая биологическая раса беломорской семги, которая входит в реки летом. Половые продукты у летних особей хорошо развиты, и они мечут икру в том же году. Такое поведение способствует экологической дифференцировке вида на две сезонные группы. У дальневосточной кеты также бывает два нерестовых хода. В Амур «летняя» кета заходит в июне—июле, «осенняя» — в августе—сентябре. В отличие от семги обе биологические расы кеты нерестуют в год захода в реку. Вобла заходит в реки

Каспийского бассейна для нереста весной, некоторые сига в Сибири, наоборот, мигрируют к местам размножения только осенью.

Приведем обобщенные описания нерестовых миграций некоторых видов рыб.

Морская *норвежская сельдь* перед размножением нагуливается далеко к северо-западу от Скандинавии, у Фарерских островов, и даже в водах у Шпицбергена. В конце зимы косяки сельди начинают двигаться к берегам Норвегии и достигают их в феврале — марте. Нерест происходит в фьордах близ берега на мелких местах. Выведшиеся личинки лишь отчасти остаются в фьордах, бóльшая же их масса увлекается северо-восточной ветвью Гольфстрима — Нордкапским течением вдоль берегов Скандинавии на север. Такую пассивную миграцию личинки начинают зачастую в еще очень раннем возрасте, когда у них сохраняется желточный пузырь. За 3—4 месяца, до конца июля — начала августа, они проделывают путь в 1 000—1 200 км и достигают берегов Северной Норвегии (см. рис. 48).

Обратный путь молодые сельди проходят активно, но медленно — за 4—5 лет. Они продвигаются на юг этапами ежегодно, то приближаясь к берегам, то отходя в открытое море. В четырех- или пятилетнем возрасте сельди становятся половозрелыми и достигают к этому времени района икротетания — мест, где родились. Этим заканчивается первый, «юношеский», этап их жизни — период далекого путешествия на север. Второй период — период зрелости — связан с ежегодными миграциями от места нагула к местам нереста и обратно.

Нерестовые миграции проходных рыб рассмотрим на примере дальневосточных лососевых. Жизнь их в море в период полового созревания недостаточно изучена. Однако известно, что лососи держатся не расплывенно по огромной акватории севера Тихого океана, а концентрируются в определенных его районах.

Ход кеты в реке Амур был хорошо изучен в свое время В. К. Солдатовым и его последователями. Как уже было сказано, там наблюдаются два ее хода: летний — с конца июня и осенний — в августе—сентябре.

Кета двигается из океана вверх по течению Амура со значительной скоростью — 30—35 км, а по некоторым данным — даже 47 км в сутки. Заходя в притоки Амура и двигаясь вверх по мелким речкам, рыба вынуждена преодолевать перекаты и пороги, где струи воды несутся с очень большой силой. Лососи вполне успешно перепрыгивают водопады высотой до 1 м. Перед препятствием они обычно отдыхают и набираются сил в местах со спокойной водой, затем быстро устремляются к водопаду и делают прыжок, вылетая из воды. При неудаче, отдохнув, рыбы вновь повторяют свою попытку.

Преодолевая препятствия, рыба, естественно, расходует огромное количество энергии. По П. Ю. Шмидту, расход энергии в сутки у кеты равен у самцов 103 240 кДж, у самок — 113 560 кДж на 1 кг живой

массы. При этом надо учесть, что, заходя в реки, рыбы перестают питаться и расход энергии происходит целиком за счет накопленных в теле питательных веществ. Это приводит к резким изменениям внешнего вида и физиологического состояния мигрантов.

По мере движения к местам нереста происходит созревание половых продуктов. Так, у кеты, проходящей в районе Амурского лимана, масса гонад самки составляет 7 % от общей массы тела рыбы; на расстоянии 300 км от устья реки масса гонад увеличивается до 10 % от массы тела, на расстоянии 570 км — до 12 %, на расстоянии 1 000 км — до 17 % и у места нереста (на расстоянии 11 90 км) — до 19 %.

В местах нереста в притоках Амура, большей частью в их верховьях, в участках со спокойным течением, галечным грунтом и глубиной воды 0,5—1,2 м кета появляется с развитыми половыми продуктами и вскоре начинает нереститься. Рыба откладывает икру в специально вырытые ямки и засыпает их галькой.

Проделав огромный и трудный путь, израсходовав почти всю энергию на дорогу и процесс размножения, рыбы, за весь этот период ничего не евшие, вскоре после нереста погибают: одни на местах нереста, другие после сноса течением рек вниз, в море. Берега рек бывают усеяны трупами кеты, здесь скапливается большое количество зверей и птиц, которые поедают ослабевшую и уже погибшую рыбу. Таким образом, кета размножается один раз в жизни. Мальки кеты весной следующего года начинают двигаться вниз по течению реки и летом достигают моря. Здесь они взрослеют, нагуливают вес, становятся половозрелыми и через 3—5 лет отправляются в странствие к местам, где они родились.

Чрезвычайно сложны и интересны связанные с размножением миграции *европейского угря* (*Anguilla anguilla*). Этот вид распространен по берегам Европы и Северной Африки, где обитает в самых разнообразных пресных водоемах — в реках, ручьях, прудах. Способность угрей расселяться очень велика, так как они могут переползать по суше из одного водоема в другой. Такие сухопутные миграции совершаются ночью, угри ползут по влажной траве иногда несколько километров.

В реках жизнь угрей начинается с появлением в их устьях небольших угревидных рыбок длиной 6—8 см и с совершенно прозрачным телом. Поднимаясь по рекам, угри темнеют и при длине около 20 см тело их покрывается чешуей. Продолжительность жизни их в реках различна, но во всяком случае не менее шести, а часто 10 лет и более.

Достигнув определенного возраста, угри приобретают брачный наряд и начинают мигрировать вниз по рекам в моря. Это явление внешне малозаметно, так как угри идут чаще ночью и по глубоким местам рек. По выходе в море угри становятся почти недоступными для наблюдений, поэтому долгое время значение этих миграций

не было известно. Загадкой был и характер их размножения, так как у особей, живущих в реках, половые продукты незаметны. Это породило самые фантастические мнения. Только в конце XIX в. путем гистологических исследований удалось установить наличие у них семенников и яичников. Стало очевидным, что угри размножаются обычным половым путем. Но еще долгое время оставалось неясным, где же происходит их нерест. Ученые не знали ни зрелой икры угрей, ни их молоди.

Наряду со сказанным еще с начала прошлого столетия рыбакам и зоологам была известна маленькая прозрачная рыбка столь своеобразного строения, что ее выделили в особый род — *Лептоцефалы* (*Leptocephalus*). Эти рыбки различались размерами и строением; их было описано несколько видов. Только в 1897 г. опытным путем удалось установить, что лептоцефалы — это личинки угрей. Однако вопрос о месте их размножения оставался невыясненным.

Решить эту загадку удалось в начале XX в. знаменитому датскому ихтиологу Иоганну Шмидту. В схеме жизненный цикл угрей представляется так. Взрослые угри выходят из рек Европы и Северной Африки и, двигаясь на запад или юго-запад, достигают западных частей Атлантического океана. Они двигаются со средней скоростью 15 км в сутки, иногда их скорость достигает 40—50 км в сутки. Их путь равен 7—8 тыс. км. Весной, достигнув области между Бермудскими и Багамскими островами, угри опускаются на глубину около 1000 м, нерестятся и погибают. Выведшиеся личинки поднимаются из глубин, куда не проникает ни один луч света, на залитую тропическим солнцем поверхность океана и начинают обратное странствие на восток через весь океан. Они двигаются в значительной мере пассивно, влекомые струями Гольфстрима. Три года продолжается это путешествие, и вот у берегов Европы и Африки появляются прозрачные угри, которые входят в реки, где начинается вторая фаза их жизни. Через 6—9 (а иногда и через 10—20) лет, уже взрослыми, они вновь направляются в океан, где оставляют потомство, а сами погибают.

Как ориентируются рыбы, отыскивая места нереста, отстоящие от мест нагула на тысячи километров? Как и в связи с чем возникли явления нерестовых миграций? В общем виде дать ответ на первый вопрос сравнительно легко.

Несомненно, что в основе миграционных движений рыб лежит их нервно-чувствующая рефлекторная деятельность. При миграциях рыбы воспринимают закономерные и постепенные изменения условий среды, играющие роль своего рода сигналов-раздражителей. Так, проходные лососи ориентируются, видимо, на постепенные изменения химизма воды. Мигрирующие угри также руководствуются, видимо, закономерными изменениями температуры и солености воды. Дело в том, что место их нереста является областью самой теплой и соленой воды в океане.

Вышедшие из любого пункта европейского или африканского побережья угри, если они будут ориентироваться на постоянно повышающуюся температуру и соленость воды, должны будут прийти кратчайшим путем к области наиболее теплой и соленой воды, т. е. к месту своего икрометания.

Руководит рыбами при их тысячеверстных странствиях удивительная по тонкости способность воспринимать особенности химического и физического состояния воды и связанная с этим феноменальная память на соответствующие раздражения.

В пользу доминирующего значения обонятельной ориентации рыб при миграциях говорят и экспериментальные данные: лососи с изолированными ноздрями теряли способность к отысканию верного пути и мигрировали в разных, несвойственных им направлениях.

Причины миграции угрей еще не получили должного объяснения. Согласно данным П. Ю. Шмидта, во время максимального оледенения распределение температур в Атлантике было иным и область

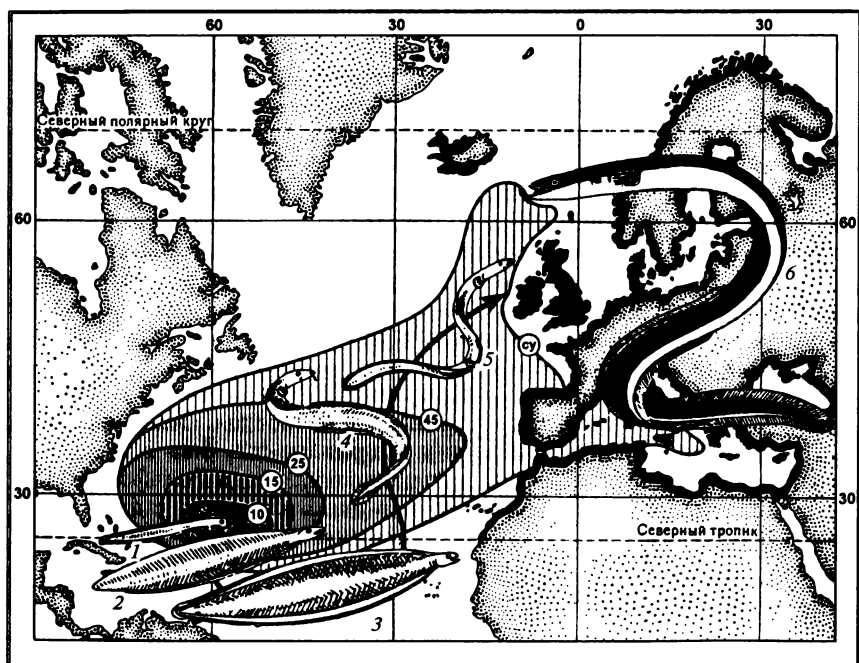


Рис. 49. Схема распространения и миграций европейского угря:

1 — только что вышедшая личинка; 2 — годовалая личинка; 3 — двухгодовалая личинка; 4 — личинка перед началом превращения; 5 — стеклянный угорь; 6 — взрослый угорь; су — ареал стадии стеклянного угря; ■ — области распространения европейского угря в пресных водоемах материков; ⑩ — средняя длина личинок, мм

наиболее теплой воды располагалась далеко к югу от современного ее положения и имела вид не овала ограниченных размеров в западных частях океана, как в настоящее время, а составляла более или менее широкую полосу, проходившую через весь океан на восток. Миграционный путь угрей, как европейских, так и американских, был в этой связи коротким.

С окончанием ледникового периода, когда Гольфстрим принял свое современное северо-восточное направление и, с другой стороны, в восточную часть океана проникли холодные воды Южного полушария, область максимальных температур сократилась и отодвинулась к западу. Угри по мере отодвигания ледника и появления на материках новых рек заселяли их. Расселение угрей на север и сокращение и отодвигание области наиболее теплой воды на запад и вызвали удлинение миграционных путей (рис. 49).

На миграции проходных лососей существуют два противоположных взгляда. То обстоятельство, что почти все проходные рыбы распространены в Северном полушарии, делает весьма вероятной также зависимость возникновения миграций от явлений ледникового периода.

По одному из предположений, опреснение морских вод в период таяния ледников сделало возможным выход взрослых речных рыб в моря, более богатые кормом, чем реки. В реки рыбы возвращались для размножения. Условия для этого здесь более благоприятны: меньше хищников и конкурентов, лучше обеспеченность воды кислородом и др.

По другой гипотезе, проходные рыбы были исконно морскими и их заход в реки — явление вторичное, связанное с сильным опреснением морей во время таяния ледников, что, в свою очередь, позволило рыбам легче приспособиться к жизни в пресной воде. Несомненно, что проходные лососевые меняют места своего обитания в зависимости от биологического состояния. Взрослые рыбы населяют обширные пространства морей, богатые кормом. Их молодь выводится в тесных пресных водоемах (верховья рек). Здесь невозможно существование всей массы выросших рыб в силу ограниченности пространства и недостатка корма, однако для вывода молоди условия более благоприятны. Это обуславливается чистой, богатой кислородом водой, возможностью закапывания икры в грунт дна и ее успешным развитием в пористом грунте.

Природа *кормовых миграций* вполне понятна, если учесть, что в период нереста рыбы выбирают условия среды, которые, как правило, не представляют большой ценности в кормовом отношении. Кроме того, большинство рыб во время размножения перестают питаться, и, следовательно, после нереста потребность в корме резко возрастает. Это заставляет рыб искать области с особо благоприятными кормовыми возможностями. Примеров кормовых миграций очень много. Рассмотрим некоторые из них.

Европейский лосось — семга в отличие от своего тихоокеанского сородича — кеты после нереста не погибает, и передвигаясь отнерестившихся рыб вниз по реке должны рассматриваться как кормовые миграции. Но и после выхода в море рыбы совершают закономерные массовые миграции в поисках мест, особо богатых пищей. *Каспийская семга*, вышедшая после нереста из Куры, пересекает Каспийское море и нагуливается преимущественно у его восточного побережья.

Широко мигрирует в поисках пищи *атлантическая треска*. Одним из основных мест ее нереста служат отмели (банки) у Лофотенских островов в Атлантическом океане. После размножения треска становится чрезвычайно прожорливой, и в поисках пищи большие ее стаи направляются вдоль берегов Скандинавии на северо-восток и далее на восток через Баренцево море к острову Колгуеву и Новой Земле, частью на север, к Медвежьему острову и далее к Шпицбергену (рис. 50). Эта миграция представляет для нас особый интерес, так как промышленный лов трески в районе Мурманска и в Канинско-Колгуевском мелководье в значительной мере базируется на добыче мигрирующих и кормящихся косяков. Треска при миграциях придерживается теплых струй Нордкапского течения, по которым проникает через Карские Ворота и Югорский Шар даже

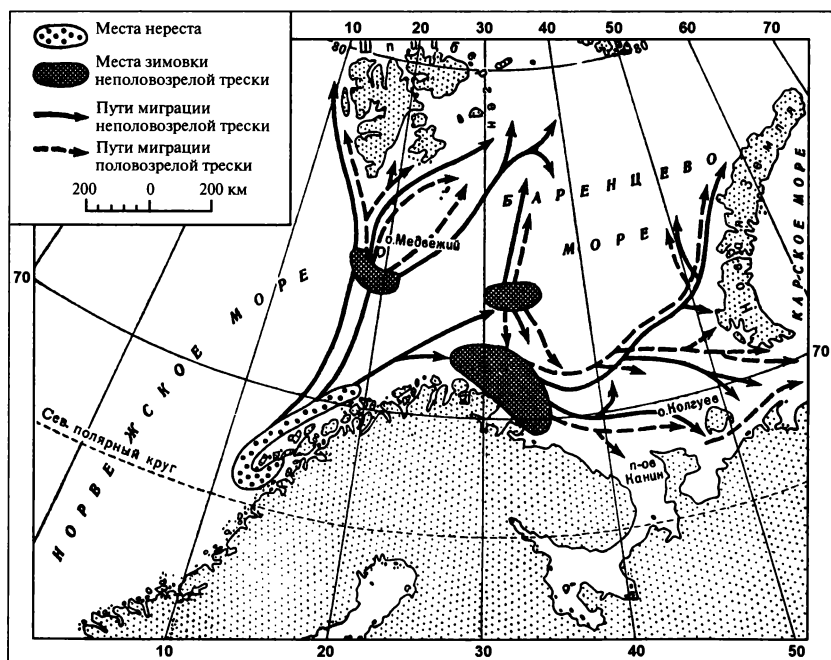


Рис. 50. Схема миграций взрослой трески

в Карское море. Наибольшее количество трески в Баренцевом море скапливается в августе.

Многие виды рыб при зимнем понижении температуры воды становятся малоактивными или даже впадают в состояние оцепенения. В этом случае они не остаются обычно в местах нагула, а собираются на ограниченных пространствах, где условия рельефа дна, грунта и температуры благоприятствуют зимовке. Это *зимовальные миграции*. Так, *сазан, лещ, судак* мигрируют в низовья Волги, Урала, Куры и других больших рек, где, скапливаясь в огромном количестве, залегают в ямы. Издавна известна зимовка осетров в ямах на реке Урал. В состоянии спячки рыбы лежат неподвижно. У многих видов поверхность тела в это время покрывается толстым слоем слизи, которая в известной мере изолирует рыб от отрицательного действия низких температур. Обмен веществ у зимующих таким образом рыб сильно понижается. Некоторые рыбы, например караси, зимуют, закапываясь в ил. Известны случаи, когда они вмерзают в ил и успешно перезимовывают, если «соки» их тела не подвергаются замораживанию. Опыты показали, что лед может окружать все тело рыбы, но внутренние «соки» остаются незамерзшими и имеют температуру до 0,2—0,3 °С.

Не всегда зимовальные миграции заканчиваются впадением рыб в состояние оцепенения. Так, *азовская хамса* по окончании нагула на зиму выходит из Азовского моря в Черное. Это обусловлено неблагоприятными условиями, возникающими зимой в Азовском море в связи с появлением ледяного покрова и сильным охлаждением этого неглубокого водоема.

Питание. Характер пищи у рыб чрезвычайно разнообразен. Рыбы кормятся почти всеми живыми существами, обитающими в воде, от мельчайших планктонных растительных и животных организмов до крупных позвоночных. При этом сравнительно немногие виды кормятся только растительной пищей, большинство же поедает животных или смешанную животно-растительную пищу. Деление рыб на хищных и мирных в значительной мере условно, так как характер пищи существенно варьирует в зависимости от условий водоема, времени года и возраста рыбы.

Особо специализированными растительноядными видами являются планктоноядные *толстолобы* (*Hypophthalmichthys*) и поедатели высшей растительности *белые амурь* (*Stenopharyngodon*) из отряда Карпообразные.

Преимущественно растительноядны *красноперка* (*Scardinius*), *маринка* (*Schizothorax*) и *храмуля* (*Varicorhins*). Большинство рыб кормится смешанной пищей. Однако в молодом возрасте все рыбы проходят стадию мирного питания планктоном и по мере взросления переходят на свойственную им пищу (бентос, нектон, планктон). У хищников переход на рыбный стол происходит в различном возрасте. Так, *щука* начинает заглатывать личинок рыб, достигнув дли-

ны тела всего 25—33 мм, *судак* — 33—35 мм; окунь же переходит на рыбное питание сравнительно поздно, при длине тела в 50—150 мм, при этом главную пищу *окуня* в течение 2—3 первых лет его жизни составляют беспозвоночные.

Разнообразны приемы добывания пищи. Многие хищники преследуют свою жертву, догоняя ее в открытой воде. Таковы *акулы*, *жерех*, *судак*. Есть хищники, подкарауливающие добычу и хватающие ее накоротке. Так охотятся, например, *щуки*, *сомы*. *Пила-рыба* и *пилонос* используют при охоте свой мечевидный орган. С большой скоростью врезаются они в стаи рыб и делают мечом несколько сильных ударов, которыми убивают или оглушают жертву. Насекомоядная рыба *полосатый брызгун* (*Toxotes jaculator*) имеет специальное приспособление, посредством которого она выбрасывает сильную струю воды, сбивающую насекомых с прибрежной растительности.

Многие донные рыбы раскапывают грунт и выбирают из него кормовые объекты. *Карп* способен доставать пищу, проникая в толщу грунта на глубину до 15 см, *лещ* — только до 5 см, *окунь* же берет корм с его поверхности. Успешно копаются в грунте *американские веслоносы* (*Polyodon*) и *среднеазиатские лжелопатоносы* (*Pseudoscaphirhynchus*), использующие для этого свой рострум (обе рыбы из отряда Осетрообразные).

Крайне своеобразно приспособление для добывания пищи у *электрического угря* (*Electrophorus electricus*). Эта рыба, перед тем как схватить свою добычу, поражает ее электрическим разрядом, достигающим у крупных особей 300 В.

Интенсивность питания рыб в течение года и жизненного цикла неодинакова. В целом в период нереста подавляющее большинство видов перестают кормиться, сильно худеют. Так, у атлантического лосося масса мышц уменьшается более чем на 30 %. Поэтому потребность в пище у этих рыб в другие этапы жизненного цикла исключительно велика. Посленерестовый период носит название периода восстановительного питания или «жора».

Размножение. Подавляющее большинство рыб раздельнополы. «Рыбий стиль» размножения характеризуется наружным оплодотворением, многочисленными половыми продуктами, как правило, отсутствием заботы о потомстве. Размер гонад у рыб ко времени размножения резко увеличивается. Нередки случаи, когда масса гонад в это время равна 25 % и даже более от общей массы тела.

Сравнительно с другими позвоночными рыбы характеризуются громадной плодовитостью. Достаточно указать, что большинство видов в год откладывают сотни тысяч икринок, а, например, *треска* — до 10 млн, *луна-рыба* — даже сотни миллионов икринок. Громадная плодовитость рыб понятна, если учесть, что яйца у подавляющего большинства видов оплодотворяются вне тела матери, когда вероятность оплодотворения резко снижается. К тому же спермии сохраняют в воде способность к оплодотворению очень недолго, в течение

короткого времени, хотя и различного в зависимости от условий нереста. Так, у *кеты* и *горбуши*, нерестящихся на быстром течении, где контакт спермы с икрой может осуществляться в очень малый промежуток времени, спермии сохраняют подвижность лишь на протяжении 10—15 с, у *русского осетра* и *севрюги*, нерестящихся на более медленном течении, — 230—290 с. У *волжской сельди* через минуту после выделения спермы в воду подвижность сохраняло только 10 % спермиев, а через 10 мин двигались лишь единичные сперматозоиды. У видов, нерестящихся в относительно малоподвижной воде, спермии сохраняют подвижность дольше. Так, у *океанической сельди* спермии сохраняют способность к оплодотворению более суток.

Икринки, попадая в воду, продуцируют стекловидную оболочку, которая вскоре не дает возможности спермиям проникнуть внутрь. Все это уменьшает вероятность оплодотворения. Опытные подсчеты показали, что у *лососей* Дальнего Востока процент оплодотворенной икры равен 80. У некоторых рыб этот процент еще меньше.

Развитие зародышей происходит в воде, они ничем не защищены и не охраняются. В силу этого вероятность гибели развивающихся личинок и мальков рыб очень велика. Для промысловых рыб Северного Каспия установлено, что из всех выведшихся из икры личинок не больше 10 % скатывается в море в виде сформировавшихся рыбок, остальные 90 % погибают.

Очень мал процент рыб, доживающих до половозрелости. Например, для *севрюги* он определяется в 0,01 %, для осенней *кеты* Амура — 0,13—0,58 %, для атлантического *лосося* — 0,125 %, для *леща* — 0,006—0,022 %.

Таким образом, очевидно, что громадная начальная плодовитость рыб служит важным биологическим приспособлением для сохранения видов. Справедливость этого положения доказывается еще и ясной зависимостью между плодовитостью и условиями размножения.

Наибольшей плодовитостью (миллионы икринок) отличаются морские пелагические рыбы и виды, имеющие плавающую икру. Вероятность гибели последней особенно велика, так как она легко может быть съедена другими рыбами, выброшена на берег и т. п. Рыбы, откладывающие тяжелую, оседающую на дно икру, которая к тому же обычно приклеивается к водорослям или камням, менее плодовиты. Многие лососевые откладывают икру в специально сооружаемые ими ямы, а некоторые засыпают потом эти ямы мелкой галькой. В этих случаях как бы проявляются первые признаки заботы о потомстве. Соответственно с этим уменьшается и плодовитость. Так, *семга* выметывает от 6 до 20 тыс. икринок, *кета* — 2—5 тыс., а *горбуша* — 1—2 тыс. Укажем для сравнения, что *севрюга* откладывает до 400 тыс. икринок, *осетры* — 400 тыс.—2 млн 500 тыс., *белуга* — 300 тыс.—8 млн, *судак* — 300—900 тыс., *сазан* — 400 тыс.—1 млн 500 тыс., *треска* — 2 млн 500 тыс. — 10 млн. Эти виды такой заботы о потомстве не проявляют.

Наконец, большинство хрящевых рыб, имеющих внутреннее осеменение и яйца с плотной оболочкой (которые они укрепляют на камнях или водорослях), откладывают их единицами или десятками.

С возрастом у большинства рыб плодовитость повышается и лишь к старости несколько снижается. Следует иметь в виду, что большинство промысловых рыб не доживают до старости, так как к этому времени они бывают уже выловлены.

Как указано ранее, для огромного большинства рыб характерно наружное оплодотворение. Исключение составляют почти все современные хрящевые рыбы и некоторые костистые. У первых в качестве копулятивного органа функционируют крайние внутренние лучи брюшных плавников, которые самцы при спаривании складывают вместе и вводят в клоаку самки. Много видов с внутренним оплодотворением в отряде *Карпозубообразные* (Сурпринодонтиформес). Копулятивным органом у этих рыб служат видоизмененные лучи анального плавника. Внутреннее оплодотворение характерно для *морского окуня* (*Sebastes marinus*), хотя копулятивных органов у него нет.

В отличие от большинства позвоночных рыбы (если говорить о надклассе вообще) не имеют определенного сезона размножения. По времени нереста можно выделить по крайней мере три группы рыб.

Первую составляют нерестящиеся весной и ранним летом — *осетровые, карповые, сомовые, сельди, щуки, окуни* и др.

К нерестящимся осенью и зимой принадлежат главным образом рыбы северного происхождения. Так, атлантический лосось *семга* начинает нереститься с начала сентября; период икрометания растягивается у него в зависимости от возраста рыбы и условий водоема до конца ноября. Поздней осенью нерестится *речная форель*. *Сиги* мечут икру в сентябре—ноябре. Из морских рыб *треска* нерестится у побережья Норвегии с декабря по июнь, а у берегов Кольского полуострова — с января до конца июня.

Как указывалось ранее (см. раздел «Миграции»), у проходных рыб, например у *кеты* и *семги*, имеются биологические расы, различающиеся временем захода в реки для нереста.

Существует, наконец, третья группа рыб, которые вовсе не имеют определенного срока размножения. К ним принадлежат главным образом тропические виды, температурные условия обитания которых в течение года существенно не меняются. Таковы, например, виды семейства *Цихлидовые* (Cichlidae).

Места нереста крайне разнообразны. В море рыбы откладывают икру, начиная от зоны приливов и отливов, например *пинагоры* (*Cyclopterus*), *атерина* (*Atherina*) и ряд других, и до глубин 500—1 000 м, где нерестятся *угри*, некоторые *камбалы* и др. *Треска* и *морские сельди* мечут икру у берегов, на сравнительно мелких местах (банках), но уже вне зоны приливов и отливов.

Не менее разнообразны условия нереста в реках. *Лещ* в низовых ильменах Волги откладывает икру на водных растениях. *Жерех*, наоборот, выбирает места с каменистым дном и быстрым течением. В заводях, заросших водорослями, нерестятся окуни, которые прикрепляют икру к подводной растительности. На очень мелких местах, заходя в небольшие речки и канавы, нерестятся *щуки*.

Условия, в которых находится икра после оплодотворения, весьма разнообразны. Большинство рыб оставляют ее на произвол судьбы, но некоторые помещают икру в специальные сооружения и более или менее длительное время ее охраняют. Бывают, наконец, случаи, когда рыбы носят оплодотворенную икру на своем теле или даже внутри своего организма.

Забота о потомстве. Приведем некоторые примеры заботы рыб о потомстве. Нерестилища *кеты* расположены в мелких притоках Амура, в местах с галечным грунтом и относительно спокойным течением, глубиной 0,5—1,2 м; при этом важно наличие подземных ключей, дающих чистую воду. Самка, сопровождаемая одним или несколькими самцами, найдя место, пригодное для откладывания икры, ложится на дно и, судорожно изгибаясь, расчищает его от травы и ила, поднимая при этом облако мути. Далее самка также ударами хвоста и изгибанием всего тела вырывает в грунте яму. После этого начинается сам процесс нереста. Самка, находясь в яме, выметывает икру, а самец, находящийся рядом с ней, выпускает молоки. Около ямы обычно стоят несколько самцов, между которыми часто бывают драки.

Икра откладывается в яме гнездами, которых обычно бывает три. Каждое гнездо засыпается галькой, а когда закончено сооружение последнего гнезда, самка насыпает над ямой бугор овальной формы (длиной 2—3 м и шириной 1,5 м), который сторожит несколько дней, мешая другим самкам вырыть здесь яму для икрометания. Вслед за этим самка погибает. Сходно с кетой строит гнездо *нерка* (рис. 51).

Еще более сложное гнездо делает *трехиглая колюшка*. Самец вырывает на дне ямку, выстилает ее обрывками водорослей, затем устраивает боковые стенки и свод, склеивая растительные остатки клейким выделением кожных желез. В готовом виде гнездо имеет форму шара с двумя отверстиями. Затем самец загоняет в гнездо одну за другой нескольких самок и поливает каждую порцию икры (по 20—100 икринок) молоками, после чего в течение 10—15 дней охраняет гнездо от врагов. При этом самец располагается относительно гнезда таким образом, что движения его грудных плавников возбуждают ток воды, идущий над икрой. Этим обеспечивается лучшая аэрация, а следовательно, и более успешное развитие икры.

Дальнейшие осложнения заботы о потомстве можно видеть у рыб, которые носят оплодотворенную икру на своем теле.

У самки сомика *аспедо* (*Aspredo filamentosus*) кожа на брюхе в период нереста заметно утолщается и размягчается. После выме-

тывания икры и оплодотворения ее самцом самка тяжестью своего тела вдавливают икру в кожу брюха. Кожа приобретает вид мелких сотов, в ячейках которых сидят икринки. Последние связаны с телом матери развивающимися стебельками, снабженными кровеносными сосудами (рис. 52).

У самцов *иглы-рыбы* (*Syngnathus acus*) и *морского конька* (*Hippocampus*) на нижней стороне тела имеются кожистые складки, обра-

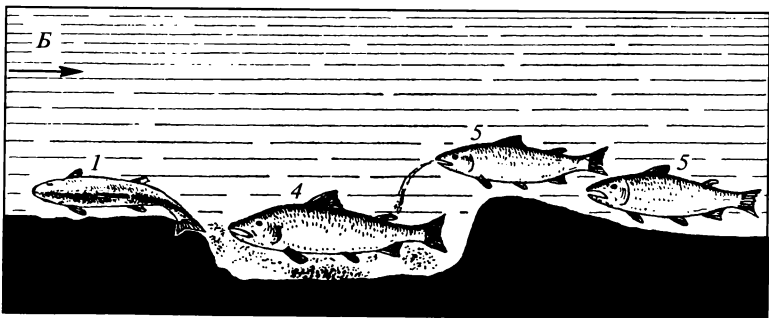
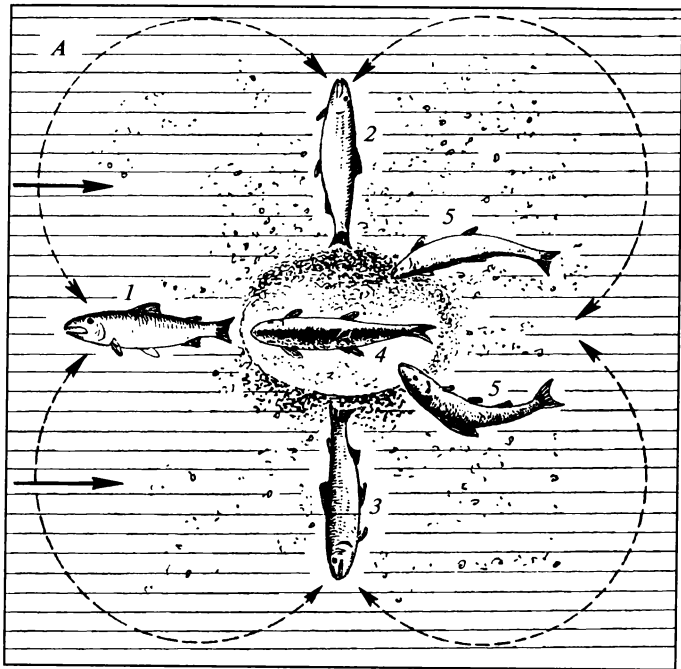


Рис. 51. Постройка гнезда и икротетание у нерки:

А — вид сверху; Б — в разрезе; 1—3 — положение самки при выкапывании грунта; 4 — главный самец; 5 — второстепенные самцы

зующие своего рода яйцевой мешок, в который самки откладывают икру. У морской иглы (рис. 53) складки лишь загибаются на брюхо и прикрывают икру. У морского конька приспособление к вынашиванию развито еще сильнее. Края яйцевого мешка у него плотно срастаются, на внутренней поверхности образовавшейся камеры развивается густая сеть кровеносных сосудов, через посредство которых, видимо, и осуществляется газообмен эмбрионов.

Есть виды, вынашивающие икру во рту. Так бывает у *американского морского сома* (*Galeichthys felis*), у которого самец в ротовой полости вынашивает до 50 яиц, и у *кардиналок* (рис. 54). В это время он, видимо, не питается. У других видов (например, рода *Tilapia*) икру носит во рту самка. Иногда во рту бывает более 100 икринок, которые самка осторожно передвигает, что связано, видимо, с обеспечением лучшей аэрации. Инкубационный период (судя по наблюдению в аквариуме) длится 10—15 дней. В это время самки почти не питаются. Любопытно, что и после вывода мальки еще некоторое время при опасности прячутся в рот матери.

Упомянем о своеобразном размножении *горчака* (*Rhodeus sericeus*) из семейства карповых, широко распространенного на юге России и в Украине. В период нереста у самки развивается длинный яйцеклад, которым она откладывает икру в мантийную полость моллюсков (*Unio* или *Anodonta*, рис. 55). Самец выделяет молоки, находясь рядом с моллюском. Яйца оплодотворяются сперматозоидами, всасываемыми моллюском с током воды через сифон. Эмбрионы развиваются на жабрах моллюска и выходят в воду, достигнув длины около 10 мм.

Последняя степень усложнения процесса размножения у рыб выражается в живорождении. Икра не поступает в наружную среду, и личинки развиваются в половых путях самки. Развитие осуществляется отчасти за счет желтка яйца, отчасти за счет материнского организма. Последнее обеспечивается тесным контактом (но не

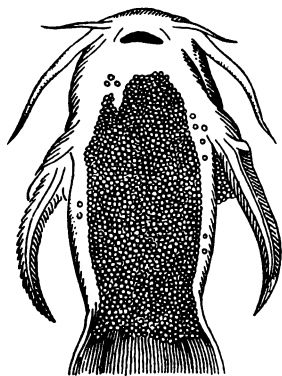


Рис. 52. Самка сомика аспреда с икрой

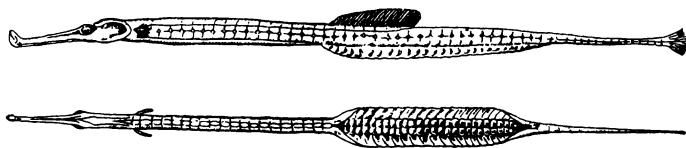


Рис. 53. Самец морской иглы с яйцевым мешком. На нижнем рисунке мешок раскрыт и видна икра

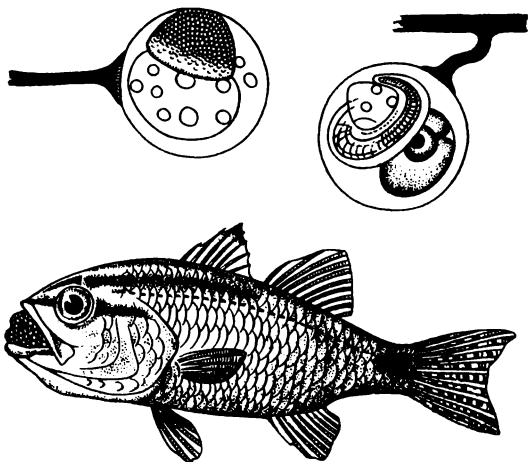


Рис. 54. Самец кардиналки (*Apogon imberbis*) с икрой в ротовой полости

слиянием) густой сети кровеносных сосудов желточного мешка эмбриона с кровеносными сосудами слизистой матки родителя. Функционально (но не анатомически) это образование подобно детскому месту млекопитающих и обозначается как *желточная плацента*.

Ведущее значение желточной плаценты в газообменных процессах и в удалении из организма эмбриона азотистых продуктов метаболизма дает основание говорить о настоящем живорождении.

Живорождение в наибольшей мере характерно для хрящевых рыб, у которых оно наблюдается даже чаще, чем откладывание яиц. Наоборот, среди костных рыб это явление встречается очень редко. В качестве примера можно указать на *байкальских голомянок* (Cottophoridae), *морских собачек* (Blenniidae), *морских окуней* (Serranidae) и особенно *карпозубых* (Cyprinodontidae). Все яйцеживородящие рыбы имеют малую плодовитость. Большинство рожают единицы детенышей, реже десятки.

Мы привели ряд случаев, когда рыбы не оставляют оплодотворенную икру на произвол судьбы и проявляют в том или ином виде заботу о ней и о развивающейся молоди. Такая забота свойственна ничтожному меньшинству видов. Основным, в наибольшей мере характерным типом размножения рыб является такой, при котором икра оплодотворяется вне тела матери и в последующем родители оставляют ее на произвол судьбы. Именно этим и объясняется огромная плодовитость рыб, обеспечивающая сохранение видов при очень большой, неизбежной в указанных условиях, гибели икры и молоди.

Подавляющее число видов рыб раздельнополы, для них характерен «рыбий стиль» размножения. Исключение составляют немногие

костные рыбы, например *морские окуни* (*Serranus scriba*) и некоторые другие. Им свойствен *гермафродитизм*. Как правило, в случае гермафродитизма половые железы функционируют попеременно то как семенники, то как яичники, и самооплодотворение в силу этого невозможно. Только у морского окуня разные части гонады одновременно выделяют яйца и сперматозоиды. Иногда встречаются гермафродитные особи у *трески*, *макрели*, *сельдей*.

У некоторых рыб иногда наблюдается *партеногенетическое развитие*, которое, однако, не приводит к формированию нормальной личинки. У *салаки* и *тихоокеанской сельди* партеногенетическое развитие доходит до стадии свободноплавающей личинки. Есть и другие примеры подобного рода.

У лососей неоплодотворенные икринки, заложенные в гнезде, не погибают и своеобразно развиваются (происходит деление клеток) до того времени, когда из оплодотворенных икринок выводятся мальки. Это своеобразное приспособление к предохранению кладки.

Известен у рыб и другой тип отклонения от нормального размножения, именуемый *гиногенезом*. В этом случае спермии проникают в яйцо, но слияния ядер яйцеклетки и спермия не происходит. Развитие идет нормально, но в потомстве развиваются только одни самки. Так бывает у *серебряного карася* и прослеживается географически. В Восточной Азии обнаруживаются как самки, так и самцы этого вида, и размножение протекает нормально. В Средней Азии, Западной Сибири и Европе самцы встречаются крайне редко, а в некоторых популяциях их нет вовсе. В таких случаях осеменение, приводящее к гиногенезу, осуществляется самцами других видов рыб (Г. В. Никольский, 1961).

Рост и возраст. Продолжительность жизни рыб различна. Есть виды, живущие немногим более года: некоторые *бычки* (Gobiidae) и *светящиеся анчоусы* (Scopelidae). С другой стороны, белуга до-

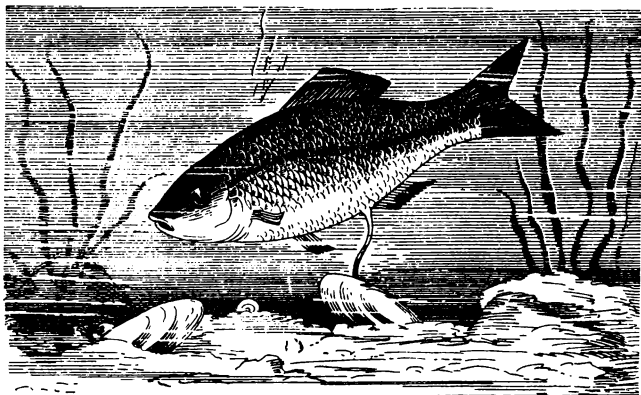
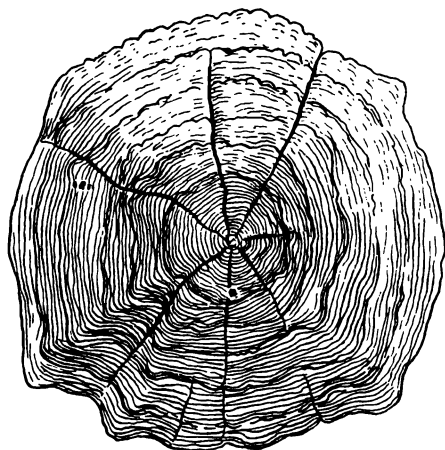


Рис. 55. Горчак, откладывающий икру

Предельные размеры и возраст некоторых видов рыб
(по Г. В. Никольскому, 1961)

Вид рыб	Водоем	Предельные размеры, см	Возраст, годы
Хамса	Азовское море	13	3
Шпрот	Балтийское море	16	6
Вобла	Северный Каспий	35	10
Сазан	Амур	90	16
Океаническая сельдь	Норвежское и Северное моря	37	23
Треска	Баренцево море	169	25
Северюга	Кура	214	31



А



Б

Рис. 56. Чешуи с годовичными кольцами у разных рыб:

А — вобла; Б — треска

живает до 100 лет и более. Некоторые камбалы живут 50—60 лет. Во всех этих случаях имеется в виду предельная потенциальная продолжительность жизни. В условиях же регулярного промысла действительная продолжительность жизни много меньше (табл. 5).

Рост рыбы в отличие от большинства позвоночных, как правило, не прекращается по достижении половой зрелости, а продолжается до старости. Отметим, что для рыб характерна четко выраженная сезонная периодичность роста. Летом, особенно во время нагула, они растут значительно быстрее, чем в малокормный зимний период. Эта неравномерность роста сказывается на строении ряда костей и чешуи. Периоды замедленного роста соответствуют узким полосам или кольцам. При рассмотрении в падающем свете они кажутся светлыми, в проходящем свете, наоборот, темными. В периоды усиленного роста откладываются широкие кольца или слои, которые в проходящем свете кажутся светлыми. Комбинация двух колец — узкого зимнего и широкого летнего — и представляет годовую отметку. Подсчет этих отметок позволяет определить возраст рыбы (рис. 56).

Определение возраста рыб имеет огромное теоретическое и практическое значение. При рационально поставленном промысле анализ возрастного состава улова служит важнейшим критерием для установления перелова или недолова. Увеличение в улове долевого значения младших возрастов и уменьшение старших указывает на напряженность промысла и угрозу перелова. Наоборот, большой процент особей старших возрастов говорит о неполном использовании запасов рыбы.

Практическое значение рыб

Значение рыб в жизни человечества исключительно велико. В белковом рационе человека в разных странах мира рыба составляет от 17 до 83 %. Кроме пищевых продуктов из рыбы получают витамины, кормовую муку, удобрения и др.

Рыба — основной извлекаемый человечеством из водной среды биологический продукт. Ее значение в общем вылове (по массе) равно примерно 85 %. Основную часть рыбы (около 90 %) добывают в морях. Из трофических групп наибольшее значение имеют планктонофаги — 65 %, 25 % хищные и около 10 % бентософаги.

Проблема рыбного промысла и хозяйствования в связи с этим промыслом может быть охарактеризована рядом ее форм (морской промысел, добыча в пресных водоемах, разведение, акклиматизация).

Морской промысел. Общая площадь Мирового океана исключительно велика, при этом площадь океанов с глубинами более 3 тыс. м составляет 50—60 %. Рыбы обнаружены на глубинах до 10 тыс. м. Все это, казалось бы, рисует Мировой океан как плацдарм

для неограниченного увеличения добычи морских продуктов, в частности и рыбы. Однако, хотя современная техника рыбного промысла позволяет вылавливать рыб, живущих на больших глубинах, опыт рыбопромысловой практики показывает, что наибольшее сосредоточение рыб и самые легкие возможности их добывания имеются на ничтожной части Мирового океана. Это прибрежная зона, которая характеризуется малыми глубинами (до 200 м) и известна под названием шельфа, или материковой ступени. Суммарная площадь шельфов всех океанов и сопутствующих им морей равна 8 % всей площади Мирового океана. Но именно в области шельфа добывается 90 % всего мирового улова рыбы.

Во второй половине XX в. вылов рыбы в Мировом океане в хозяйствовании России резко увеличился. Рыбу добывают теперь не только в таких окраинных морях, как Баренцево, Берингово, Охотское, Японское, но и в открытых пространствах Атлантического, Индийского и Тихого океанов.

По отдельным океанам и сопутствующим им морям долевое значение улова рыбы выглядит примерно так: Тихий и Атлантический океаны — по 40—45 %, Индийский океан — около 10 %, Северный Ледовитый океан — всего около 5 %. Размещение общей добычи по широтным зонам может быть иллюстрировано такими цифрами: северная зона (Северный Ледовитый океан и северные части Атлантического и Тихого океанов с сопутствующими морями) — примерно 40—50 %, тропическая зона (соответствующие части Атлантического, Тихого и Индийского океанов) — около 30 %, Южное полушарие — около 10 %. Рост вылова в указанных зонах был также весьма неравномерным: в северной зоне он увеличился во второй половине XX в. примерно на 50 %, в тропической зоне — в 4 раза, а в Южном полушарии — более чем в 10 раз. В обиход рыбного стола жителей России было введено много незнакомых раньше видов рыб: *хек*, *минтай*, *сквама*, *сабля*, *нототения*, *ледяная* и многие другие.

Добыча рыбы на шельфах осложняется внедрением в эти зоны других форм хозяйствования, в частности добычи нефти, газа. Шельфовая зона страдает от обильного курсирования танкеров и аварийного изливания их содержимого. Серьезную проблему создает возникающий временами перелов отдельных видов (морской окунь, треска, нототения и пр.).

Заключение в 1970-х годах Всемирного соглашения о 200-мильной охранной зоне усложнило для России добычу рыбы в Атлантическом и Тихом океанах.

Добыча рыбы в пресных водоемах. В первой трети XX столетия в России основной вылов рыбы производился во внутренних водоемах: в первую очередь в районах Северного Каспия и низовьях впадающих в него рек, Черного моря, в реках Сибири и Дальнего Востока. Это касалось таких проходных групп рыб, как осетровые и лососевые.

Гидростроительство на Волге, Дону, Днепре и других реках создало серьезные проблемы для вылова этих ценных рыб: преграды на путях миграций рыб к местам нереста, возникновение огромных водохранилищ. Плотины преграждают миграционные пути ценных рыб (*лососевых* и *осетровых*), естественные нерестилища которых расположены значительно выше (по течению рек) плотин. В связи с этим возникает проблема строительства рыбопропускных сооружений. Последние могут быть двух типов: *лестницы-рыбоходы* (рис. 57) и *рыбоподъемники*.

Лестница-рыбоход, устроенная в районе Туломской гидроэлектростанции, состоит из 57 ступеней с перепадами между ними по 30 см. По этой водной лестнице из нижнего бьефа в верхний на высоту 16—19 м поднимаются для нереста семга, кумжа, хариус. Скорость течения воды на порогах ступенек лестницы достигает 2,5 м/с, что не представляет для лососевых рыб существенных препятствий, так как и в естественных условиях им при ходе на нерест приходится преодолевать большие быстрины и водопады.

В Канаде при сооружении лестниц-рыбоходов устраивают и камеры для отдыха поднимающейся по ступенькам рыбы. Камеры отдыха сооружают на расстоянии 300 м друг от друга.

Пропуск через плотину осетровых рыб не может быть обеспечен сооружением подобных лестниц-рыбоходов, так как эти рыбы плохо преодолевают препятствия в виде водопадов. Здесь необходима разработка иных мероприятий. Наблюдения показали, что многие особи проходных осетровых в таких случаях размножаются не доходя до первой плотины на своем миграционном пути. Значение этой естественной черты может быть повышено путем искусственного создания участков дна с оптимальными для нереста условиями.

Важное значение имеет искусственное разведение ценных проходных рыб.

Искусственное разведение ценных проходных рыб основано на том, что при размножении в естественных условиях далеко не вся икра оказывается оплодотворенной, огромный процент икры и мальков погибает. Так, например, на Амуре во время нереста «осенней» кеты потеря икры составляет в среднем 20—40%. Много мальков гибнет в первые периоды их жизни: ко времени ухода с нерестилищ

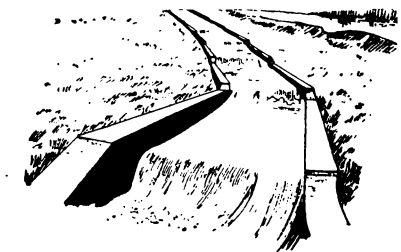


Рис. 57. Лестница-рыбоход на реке Тулома

в море в живых остается лишь около 10 % мальков кеты. Много мальков гибнет по пути с нерестилищ в море, так как зачастую путь их равен 1—1,5 тыс. км. В итоге моря достигает ничтожное количество мальков, иногда менее 1 %. Естественно, что с такими непроизводительными потерями нельзя мириться.

Еще в начале текущего столетия известный знаток дальневосточных лососевых В. К. Солдатов настойчиво рекомендовал искусственное разведение этих ценных рыб.

Искусственное разведение проходных рыб осуществляется в специальных аппаратах. Широкое распространение в России нашел так называемый «сухой» способ оплодотворения икры, предложенный более 100 лет назад русским рыбоводом В. П. Врасским. Он основан на том, что в воде спермии быстро теряют подвижность и часть икры остается неоплодотворенной. При применении метода Врасского икру выпускают в таз, в который затем оттеживают молоки самцов. Содержимое таза осторожно перемешивают так, чтобы молоки равномерно распределились среди икринок и вероятность оплодотворения стала наибольшей. Только после этого в таз наливают воду.

Оплодотворенную икру закладывают в аппараты с проточной водой, где она развивается при постоянном контроле специалистами. Мертвые и заболевшие икринки регулярно удаляют. Период инкубации икры кеты длится 103—120 дней. Выведшихся мальков содержат в специальных, отгороженных от реки, водоемах, где питание мальков осуществляется эндогенно, за счет энергетических веществ желточного мешка. Последний рассасывается только через 60—90 дней после вылупления эмбрионов из яйца (рис. 58). В последующем мальков, переходящих на экзогенное питание, выпускают в реку, по которой они скатываются в море.

Результаты работы рыбозаводных заводов весьма показательны. Так, на заводе, разводящем кету, оплодотворение икры составляет 98—99 %. Гибель икры во время инкубации составляет всего 4—8 %.

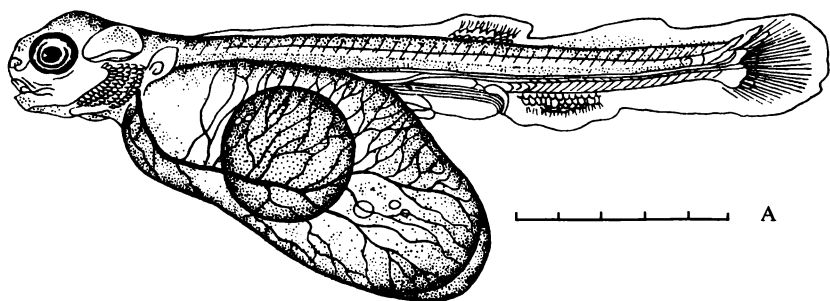


Рис. 58. Свободный эмбрион горбуши с желточным мешком. А — абсолютная величина эмбриона

а гибель личинок не превышает обычно 0,5 %. Общее количество скатывающейся молоди составляет более 90 % от инкубируемой икры, в то время как при естественном размножении лососей этот процент равен всего лишь 10.

Кроме искусственного рыборазведения описанным способом в низовьях рек (например, Волги) улучшают условия нереста полупроходных рыб (например, сазана, леща). В таких *нерестово-выростных хозяйствах* используют естественные водоемы или создают искусственные путем обваловывания близкого к реке участка суши площадью в несколько сот гектаров. Весной такой участок заполняют водой, поступающей из реки по специальному каналу. Водоемы зарыбляют отловленными в реке производителями из расчета на 1 га 8 экземпляров сазана и 30—40 экземпляров леща при соотношении полов 1 : 1. На этих нерестилищах происходят естественное размножение рыб и рост их мальков. В конце лета открывают нижний шлюз и мальки вместе со спускаемой водой выходят в реку. С 1 га сбрасывают в реку примерно 50 тыс. мальков сазана (массой 3 г) и 80 тыс. мальков леща (массой 0,5 г).

При сокращении мест естественных нерестилищ создаются разного типа *искусственные нерестилища*. Для рыб, откладывающих икру на растения (фитофильные рыбы), искусственные нерестилища могут быть стационарными или плавучими. Последние имеют особое значение в условиях сильного колебания уровня воды, например на водохранилищах при гидростроительстве.

Принимаются меры и к улучшению условий на естественных нерестилищах. Так, например, в ряде районов Дальнего Востока в суровые малоснежные зимы происходят массовое промерзание нерестовых бугров (гнезд) и гибель находящейся в них икры лососей. Борьба с этим явлением возможна путем создания более высокого уровня воды в реке зимой и строительства после окончания нереста временных подпорных плотин, снегозадержания на льду нерестового водоема и ряда других мер.

Основным объектом *прудового рыборазведения* служит карп — одомашненная форма сазана. Карпов разводят в системе прудов, имеющих разное назначение. Нерестовые пруды небольшие — площадью около 1 000 м², глубиной 0,5—1,2 м, со свежей зеленой растительностью, на которую карпы откладывают икру. Когда молодь несколько подрастет (через 10—15 дней после выхода из икры), ее переводят в большие и более глубокие *выростные пруды* из расчета 12 тыс. штук на 1 га пруда. Перезимовавших годовиков держат в *нагульных прудах* (400—500 штук на 1 га). Зимние пруды, или *зимовальники*, служат для зимнего содержания производителей и сеголеток. Эти пруды делают наиболее глубокими (более 3 м), чтобы они не промерзали. Вода в них должна быть проточной и полностью обновляться в течение 5—8 суток. В зимовальнике карпы не питаются.

Кроме комплексных хозяйств, карпа широко разводят у нас в так называемых однолетних нагульных хозяйствах. При этом молодых рыб, выращенных в специальных питомниках, выпускают в нагульные водоемы, где они растут до осени, после чего пруды спускают или рыб вылавливают неводом. При правильной постановке дела прудовое карповое хозяйство может дать на 1 га водного зеркала нагульного пруда до 600 трехлеток массой 1—1,5 кг.

Местами практикуется совместное разведение карпа и растительноядных рыб (белого амура, толстолобика). Есть удачные опыты совместного разведения карпа и шук, которые существуют за счет избыточной молодежи карпа и тем самым повышают общую рыбопродуктивность водоема.

Акклиматизация. Значительное развитие получили в России работы по искусственному обогащению промысловой фауны рыб путем акклиматизации многих ценных видов.

Так, в 30-х гг. XX столетия из Черного моря в Каспийское было пересажено около 3 млн особей *кефали*. Рыба эта успешно акклиматизировалась.

Сиги, обитающие в озерах северо-западных областей, успешно акклиматизированы в озерах Урала, Зауралья, Красноярского края. Местами в результате этого мероприятия рыбная продуктивность водоемов увеличилась в несколько раз.

В одном из наиболее крупных озер Средней Азии — Иссык-Куле — успешно акклиматизирована *форель*, вывезенная из озера Севан. Характерно, что в водоемах бассейна Иссык-Куля форель растет быстрее и достигает больших размеров. Там же хорошо акклиматизировался *лещ*.

Большие и успешные работы проведены по искусственному расселению *сазана*. Он акклиматизирован в водоемах Ленинградской, Новгородской областей, в озерах Зауралья и в других местах.

Удачно акклиматизированы *тихоокеанские лососи* у Атлантического побережья Северной Америки и Скандинавии. Предприняты удачные попытки акклиматизации растительноядных рыб Юго-Восточной Азии — *белого амура* и *толстолобика*. Эти мероприятия преследовали одновременно две цели: повышение рыбопродуктивности водоемов и борьбу с их зарастанием. Белый амур акклиматизирован также на Волге, Кубани, в Цимлянском и других водохранилищах.

Промысловый эффект акклиматизации показывает доленое значение акклиматизированных рыб в улове: в Курганской области оно составило 4 %, в Свердловской — 10 %, в Челябинской — 20 % от всего улова.

Акклиматизируют и разводят рыб и с целью борьбы с комарами. Мелкая американская рыбка *гамбузия* была завезена в пределы России в 1924 г. Она широко распространилась по южным озерам и рекам, активно питаясь личинками комаров.

В 1970-х гг. в Сибирь из Северной Америки ввезены для акклиматизации 3 вида *буффало* (*Ictiobus*) — крупных рыб из отряда *Карпообразные* с большим выходом товарной массы и т.д.

Филогения низших черепных

Численность многих популяций рыб стала чрезвычайно низкой из-за перепромысла, строительства гидросооружений, загрязнения водоемов. Так, в Красную книгу РФ включен 21 вид и подвид рыб. Особой охраны и специальных мер по восстановлению природных популяций требуют 11 видов осетрообразных, особенно белуги (*Huso huso*) и калуги (*Huso dauricus*). Из-за перепромысла подорваны популяции многих лососеобразных (*Salmoniformes*), из них 11 видов и подвидов требуют специальных мер охраны.

Среди современных черепных (или позвоночных) животных наиболее примитивны Круглоротые (*Cyclostomata*). Однако хорошо известно, что они являются в то же время и весьма специализированными. К сожалению, палеонтология не дает прямого ответа на вопрос об особенностях организации предков позвоночных.

Сохранение остатков ранних позвоночных в ископаемом состоянии в палеонтологической летописи приурочено к тому историческому периоду, когда у них возник костный скелет. Самых древних примитивных позвоночных объединяют в надкласс *Бесчелюстные* (*Agnatha*) под названием *Ostracodermii* («*Раковинкокожие*», или *Щитковые*).

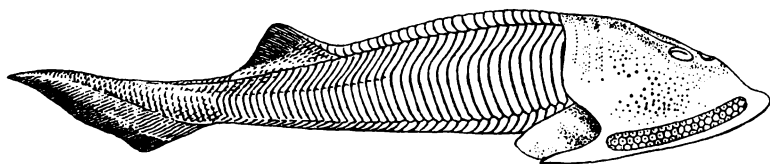


Рис. 59. Щитковое (*Cephalaspis Lyelli*) из нижнего девона

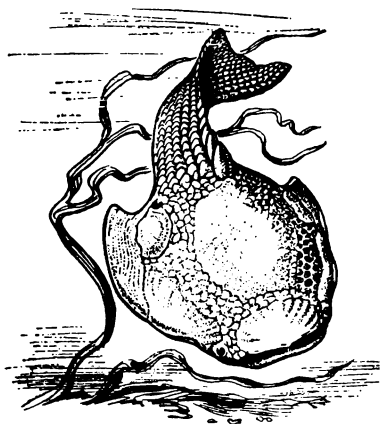


Рис. 60. Щитковое (*Psammolepis venlukovi*) из девонского периода

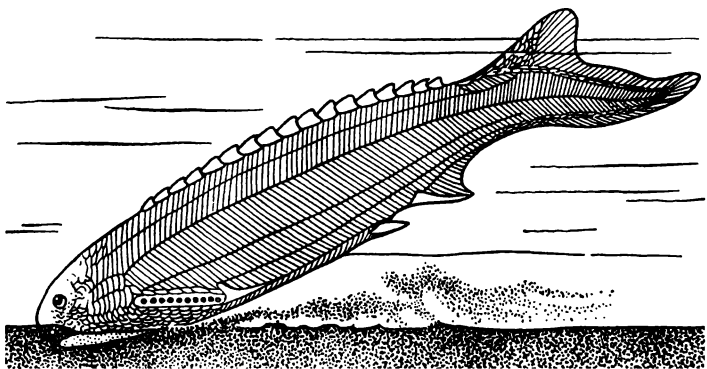


Рис. 61. Щитковое и шрафт (*Anaspida*, *Pterolepis hitida*) силурского периода

Они обладали мощным наружным скелетом в виде или сплошного панциря, или отдельных крупных костных пластин, мелких чешуй, или, наконец, сочетания всех этих образований. Некоторые *остракодермы* с тяжелым скелетом, дорсовентрально уплощенные, часто с гипоцеркальным хвостовым плавником, вели, видимо, придонный образ жизни. Другие — с гибким веретеновидным телом, покрытым мелкими чешуями, вероятно, обитали в толще воды (рис. 59, 60, 61). Щитковые в целом были разнообразной группой, включавшей так называемых костнощитковых, разнощитковых, бесщитковых и прочих. Первые описанные формы были обнаружены в отложениях ордовикского периода. Своего расцвета они достигли в силуре — девоне. К концу девона большая часть их вымерла, предположительно из-за конкуренции со стороны челюстноротых, разнообразие которых к этому времени возросло.

В последующей палеонтологической летописи их останки не обнаружены. Вместе с тем ряд черт сближает эту группу с современными *круглоротыми* — миногами и миксинами. Предполагают, что обе группы современных бесчелюстных могли появиться в карбоне. Со щитковыми их сближает сходство организации: отсут-

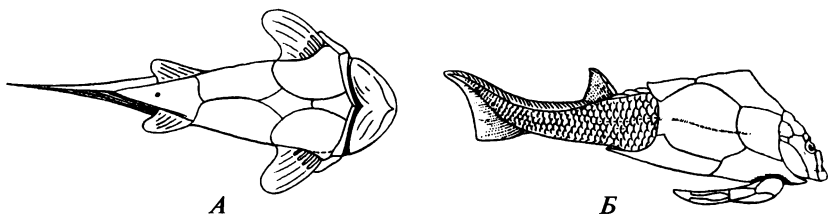


Рис. 62. Панцирные рыбы:

А — *Coccosteus* из среднего девона (вид снизу); Б — *Pterichthyes*

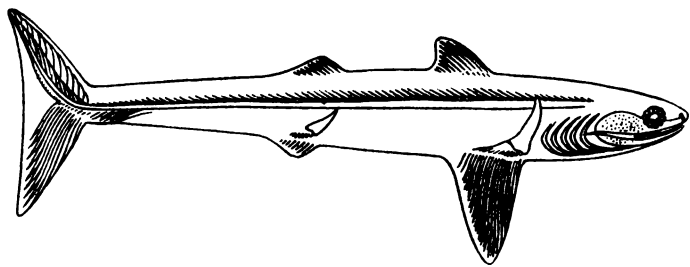


Рис. 63. *Cladoselache* — верхнедевонская акулородная рыба

ствие челюстей и парных конечностей, рот сосущего типа, два полукружных канала во внутреннем ухе, внутренний скелетный тяж — хорда, энтодермальные жабры, непарный обонятельный орган. Бесчелюстные составили одну весьма примитивную и специализированную эволюционную линию позвоночных.

Другая, ведущая, ветвь представлена *Челюстноротыми* (Gnathostomata — Ectobranchiata). Она дала рыб и всех более высокоорганизованных позвоночных. Непосредственные предки рыб пока неизвестны. Самые ранние ископаемые останки их в виде чешуй обнаружены в верхнесилурийских отложениях. В девонских отложениях находят уже представителей весьма разнообразных групп.

Одной из наиболее ранних групп, известных с раннего силура, являются *Панцирные рыбы* (Placodermi), их тело было покрыто костным панцирем (рис. 62). Наряду с примитивными чертами они имели некоторые прогрессивные особенности: внутренний скелет их состоял главным образом из хряща, и они имели костные челюсти. Парные плавники (чаще только передние) были расчленены на отделы и прикрыты костными пластинками. Панцирные рыбы обитали как в пресных водах, так и в солоноватых. Они дожили до каменноугольного периода и затем вымерли. Другой группой, столь же древней (силур) и примитивной, были мелкие пресноводные *акантодии* (*Acanthodii*), тело которых было покрыто ганоидной чешуей. Плавники их имели широкое основание, и между грудными

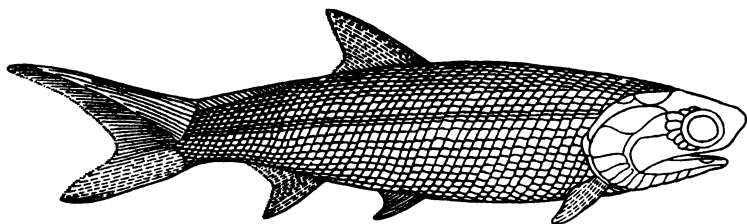


Рис. 64. *Palaeoniscus* из пермских отложений (длина тела до 25 см)

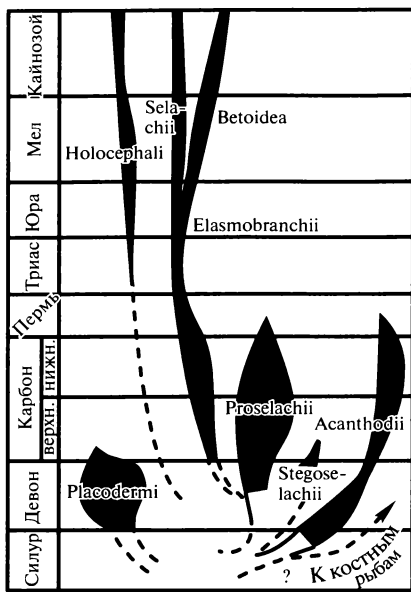


Рис. 65. Филогенетическое древо панцирных и хрящевых рыб

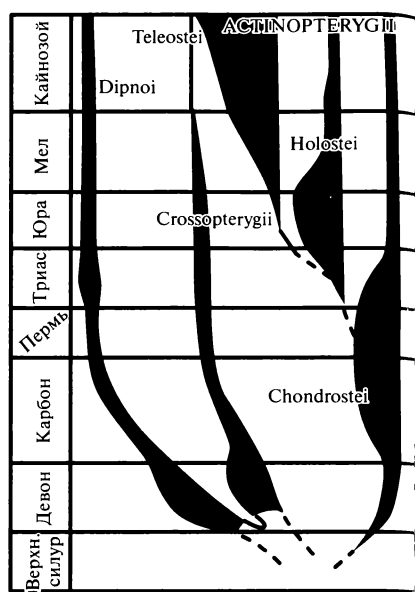


Рис. 66. Филогенетическое древо костных рыб

и брюшными плавниками находились ряды добавочных маленьких плавников, также с широкими основаниями. В этом можно видеть остатки некогда сплошных складок, находившихся на боках тела и давших начало парным конечностям. Кроме того, на примитивность описываемых рыб указывает членистость их челюстных дуг, т. е. большее, чем у других рыб, сходство челюстных дуг с другими висцеральными дугами.

Упомянем о подклассе Первичные акулы (Proselachii), из которых хорошо известна позднедевонская *Cladoselache* (рис. 63).

Собственно *Хрящевые рыбы* (Chondrichthyes) известны с раннего девона. *Пластинчатожаберные* (Elasmobranchii) пережили два всплеска адаптивной радиации — в силуре — девоне и в раннем мезозое. С конца мезозоя оформились современные семейства этого подкласса. *Цельноголовые* (Holocephalia), известные с раннего карбона, никогда не были многочисленными.

Класс *Костные рыбы* (Osteichthyes) рано оформился в две группы: подкласс *Лопастепёрые* (Sarcopterygii) и подкласс *Лучепёрые* (Actinopterygii).

Наиболее древними лучепёрыми были *Палеонисциды* (Palaeoniscoidei) (рис. 64). Они характеризуются наличием главным образом наружных кожных окостенений, гетероцеркальным хвостом, наличием рострума, ганоидной чешуей и присутствием V-образных

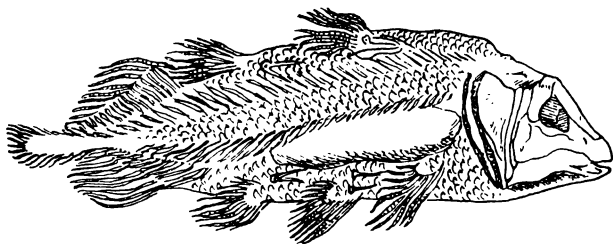


Рис. 67. Кистепёрая рыба (*Undina pencillata*) из верхней юры

чешуек — фулькры на спинном и хвостовом плавниках. Все это дает повод считать их весьма близкими к современным хрящекостным, в частности к осетровым рыбам. От палеонисцид ведут свое начало и другие *ганойдные* (*Ganoidomorpha*), возникшие в триасе и занимающие промежуточное положение между палеонисцидами и костистыми рыбами. В середине мезозоя они были господствующей группой рыб, но к настоящему времени сохранились лишь два представителя — *амия* и *кайманова рыба*.

Собственно *Костистые рыбы* (*Teleostei*) возникли в мезозое. Их эволюция шла быстро и многообразно. В настоящее время это господствующая группа рыбы (рис. 65, 66).

Подкласс *Лопастепёрые* (*Sarcopterygii*) содержит надотряды *Кистепёрые* (*Crossopterygii*) и *Двоякодышащие* (*Dipnoi*) рыбы. Предки кистепёрых и двоякодышащих, несомненно, были близки между собой. Обе группы появляются в нижнем девоне и расцвета достигают в верхнем девоне и каменноугольном периоде. Дифференцировка этих двух групп легочнодышащих рыб была связана в значительной мере с характером питания. В то время как кистепёрые (рис. 67) оставались хищниками и сохранили способность быстро плавать и хватать добычу, двоякодышащие перешли к питанию придонными беспозвоночными, они утратили хорошо развитые плавники и стали малоподвижными, что мы и наблюдаем у немногих современных представителей.

Кистепёрые рыбы представляют собой интерес в связи с тем, что из всех рыб они ближе всего стоят к исходной группе наземных позвоночных — *Панцирным амфибиям* (*Stegoccephalia*).

Рыбы возникли в пресных водоемах и только в последующем, хотя и довольно быстро, заселили Мировой океан.

НАДКЛАСС III. НАЗЕМНЫЕ, ИЛИ ЧЕТВЕРОНОГИЕ, ПОЗВОНОЧНЫЕ (TETRAPODA)

К надклассу Наземные, или Четвероногие, позвоночные принадлежат позвоночные, ведущие в той или иной мере наземное существование: земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млеко-

питающие. Некоторые представители указанных классов вторично стали частично или полностью водными животными.

В отличие от рыб они имеют легочное дыхание. Воздух в легкие поступает через сквозные ноздри. Отсутствие легких (например, у безлегочных саламандр) имеет явно выраженный вторичный характер. Парные конечности — пятипалые, в схеме представляют собой многочленные рычаги. При таком принципе строения возможно перемещение не только всей конечности относительно корпуса тела, но и отдельных частей конечности (ее рычагов) относительно друг друга. Отсутствие конечностей также имеет вторичный характер (змеи, некоторые ящерицы). В кровеносной системе тетрапод имеются два круга кровообращения.

Надкласс содержит четыре класса: *Земноводные*, или *Амфибии*, *Пресмыкающиеся*, или *Рептилии*, *Птицы*, *Млекопитающие*, или *Звери*.

КЛАСС ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

Общая характеристика

Земноводные — немногочисленная группа наиболее примитивных наземных позвоночных. Группа в целом демонстрирует черты переходности от водного образа жизни к наземному (что отражено в их названии). Подавляющее большинство амфибий обитают, в зависимости от стадий жизненного цикла, то в воде, то на суше. В течение жизни они, как правило, претерпевают метаморфоз, превращаясь из чисто водных личинок во взрослые формы, обитающие большей частью вне воды. В связи с этим в дыхательной системе происходит смена жаберного дыхания на легочное, и соответственно изменяется кровеносная система. В опорно-двигательной системе формируются пятипалые конечности, существенно видоизменяется система органов чувств. Однако степень приспособления к жизни на суше у взрослых форм в общем невелика.

Общее число видов современных амфибий примерно 4 500. Они объединяются в три отряда: *Хвостатые* (Caudata, или Urodela), *Безногие* (Apoda) и *Бесхвостые* (Anura, или Ecaudata).

Строение земноводных

Кожные покровы. Кожа у всех земноводных голая, лишенная чешуи. Многослойный эпидермис богат многоклеточными слизистыми железами (рис. 68), погруженными в кориум. Значение кожных желез многообразно. Они создают на поверхности кожи жидкостную пленку, без которой невозможен газообмен. Эта пленка в некоторой мере предохраняет тело от иссушения. Слизь помогает коагуляции инородных частиц на поверхности тела, обладает бактерицидными

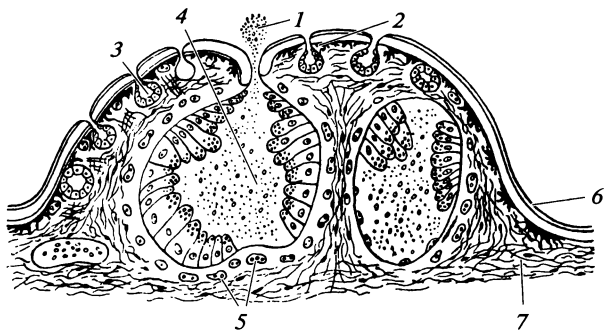


Рис. 68. Разрез через кожу саламандры:

1 — выступающий наружу секрет железы; 2 — пигментный слой; 3 — слизистые кожные железы; 4 — ядовитая кожная железа; 5 — перерезанные кровеносные сосуды; 6 — эпидермис; 7 — волокнистый слой кожи

свойствами и защищает тело от проникновения через кожу патогенных микробов. Ядовитые кожные железы в значительной степени защищают амфибий от хищников. Часто ядовитые амфибии имеют яркую окраску, предупреждающую хищников об опасности при схватывании добычи. Установлено, что у некоторых бесхвостых амфибий верхний слой эпидермиса ороговевает. Наиболее сильно это развито у жаб, роговой слой у которых на спине составляет примерно 60 % всей поверхности эпидермиса. У большинства амфибий слабое ороговение эпидермиса не препятствует проникновению через кожу воды, в расположенные под ней лимфатические мешки.

Скелет. По сравнению со скелетом рыб скелет земноводных имеет ряд изменений. В осевом скелете *позвоночник* земноводных в связи с полуназемным образом жизни более расчленен. Он включает *шейный, туло-*

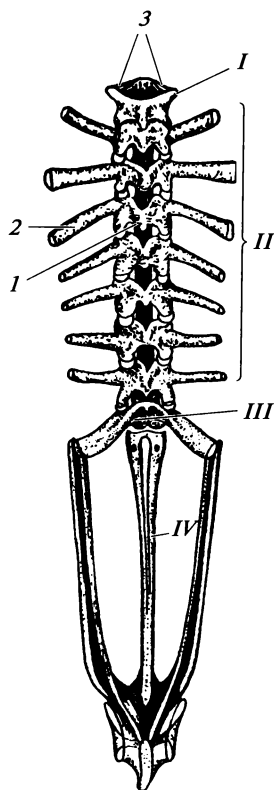


Рис. 69. Позвоночный столб лягушки вместе с тазовым поясом, вид со спинной стороны:

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

вишней, крестцовый и хвостовой отделы (рис. 69). Шейный отдел представлен одним позвонком, его тело невелико и несет две сочленовные ямки, при помощи которых позвонок сочленяется с черепом. Число туловищных позвонков различно: наименьшее — у бесхвостых (обычно 7), наибольшее — у безногих (более 100). Единственный крестцовый позвонок (у безногих отсутствующий) несет длинные поперечные отростки, к которым причленяются подвздошные кости таза. Хвостовой отдел хорошо выражен у хвостатых, у безногих он очень мал, а у бесхвостых представлен одной косточкой — *урости-лем*; во время эмбрионального развития она закладывается в виде ряда отдельных позвонков, тела которых впоследствии сливаются.

Форма позвонков у разных представителей класса Земноводные чрезвычайно вариабельна. У низших амфибий (безногие, низшие хвостатые) она бывает *амфицельной*; в этом случае между позвонками пожизненно сохраняется хорда. У бесхвостых позвонки *процельные*: вогнутые спереди и выгнутые сзади; у высших хвостатых — *опистоцельные*, т. е. выгнутые спереди и вогнутые сзади. Существует множество отступлений от этой общей характеристики, например, у примитивной новозеландской лягушки *леопельмы* (*Leopelma*) позвонки амфицельные. Настоящих ребер у бесхвостых амфибий нет, очень короткие есть у безногих; у хвостатых развиваются короткие «верхние» ребра.

Мозговой череп. Мозговая коробка в значительной своей части пожизненно остается хрящевой (рис. 70). Это обуславливается слабым развитием хондральных и накладных окостенений. В первичном мозговом черепе развиваются следующие хондральные кости. В затылочной области только две *боковые затылочные кости*; места, соответствующие основной и верхней затылочным костям рыб, остаются хрящевыми. В области слуховой капсулы формируется одна небольшая *ушная кость*, большая же часть капсулы остается хрящевой. В передней части глазницы у бесхвостых развивается одна *клинообонятельная кость*; у хвостатых эта кость парная. Обонятельная капсула хрящевая.

Покровных костей также немного. Крышу черепа составляют теменные и лобные кости, которые у бесхвостых срастаются в *лобно-теменные кости*. Впереди от них находятся *носовые* кости, у безногих они срастаются с предчелюстными костями. По бокам задней части черепа расположены *чешуйчатые кости*, особенно сильно развитые у безногих. Дно черепа выстилает большой *парасфеноид*, а впереди от него лежат парные *сошниковые* кости.

В формировании дна черепа принимают участие и кости висцерального скелета — *нёбные* и *крыловидные*. Первые прилегают к сошникам, вторые — к чешуйчатым костям. Они развиваются на нижней поверхности нёбно-квадратного хряща. Функции верхних челюстей выполняют, как у костных рыб, *предчелюстные* (или *межчелюстные*) и *верхнечелюстные* кости.

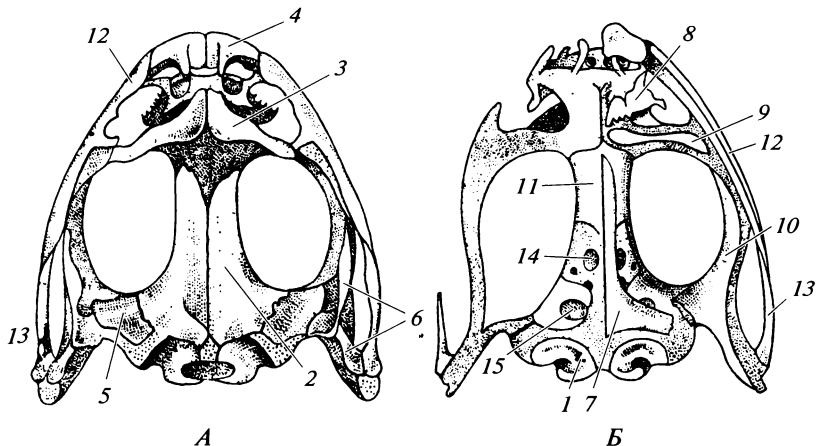


Рис. 70. Череп лягушки:

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

Нижняя челюсть представлена меккелевым хрящом, который покрыт снаружи *зубной* и *угловой* костями.

Череп амфибий *аутостилический*, т. е. нёбно-квадратный хрящ непосредственно прирастает к мозговому черепу. В связи с аутостилией черепа подъязычная дуга не принимает участия в прикреплении челюстного аппарата к черепу.

Верхний элемент этой дуги — подвесок (гиомандибуляре) — превращен в маленькую кость — *стремя*, которая проксимальным концом упирается в слуховую капсулу, а наружным (дистальным) — в барабанную перепонку. В связи с формированием полости среднего уха эта кость находится внутри указанной полости и выполняет роль слуховой косточки. Таким образом, гиомандибуляре (подвесок) выходит из системы четвертой (подъязычной) висцеральной дуги (см. рис. 70).

Нижние элементы подъязычной дуги и жаберных дуг видоизменяются в *подъязычную пластинку* и ее рожки. Эта пластинка расположена между ветвями нижней челюсти. Передние ее рожки, загибаясь вверх и охватывая с боков кишечную трубку, прикреплены к слуховым капсулам. Изменения в висцеральном скелете сопровождаются утратой жаберных крышек.

Таким образом, череп амфибий отличается от черепа большинства костных рыб: 1) слабым развитием хондральных и кожных окостенений; 2) аутостилией; 3) видоизменением подъязычной и жабер-

ных дуг, превращенных частью в слуховой, частью в подъязычный аппарат; 4) редукцией жаберной крышки.

Пояс конечностей. *Плечевой пояс* имеет вид дуги, обращенной вершиной к брюшной поверхности животного (рис. 71). Каждая половина дуги (левая и правая) состоит из следующих основных элементов. Верхняя (спинная) часть представлена *лопаткой* с широким *надлопаточным хрящом*. Нижняя (брюшная) часть включает *коракоид* и лежащий впереди него *прокоракоид*. У бесхвостых между предгрудью и лопаткой расположена тонкая палочковидная *ключица*. Перечисленные элементы пояса сходятся в точке прикрепления плечевой кости и формируют сочленовную ямку. Впереди от места соединения левого и правого коракоидов находится *предгрудина*, а сзади — *грудина*. Обе эти кости заканчиваются хрящами. Плечевой пояс в отличие от костных рыб лежит свободно в толще мускулатуры и не связан с черепом. В связи с отсутствием или неполным развитием ребер грудной клетки у амфибий нет.

Тазовый пояс (рис. 72) образован тремя парными элементами, сходящимися в области вертлужной впадины, которую они и образуют. Длинные *подвздошные кости* своими проксимальными (передними) концами прикреплены к поперечным отросткам единственного крестцового позвонка. Направленный вперед и вниз *лобковый* элемент пояса у лягушек остается хрящевым. Сзади него расположена *седалищная* кость. Такое расположение элементов тазового пояса характерно для всех наземных позвоночных.

Скелет свободных конечностей. Скелет свободных конечностей типичен для наземных позвоночных и существенно отличен от скелета конечностей рыб. В то время как конечности рыб представляют в схеме простые одночленные рычаги, перемещающиеся только относительно корпуса тела и не несущие мускулатуры, конечности наземных позвоночных представляют собой многочленные рычаги с достаточно мощными мышцами. В этом случае не только вся конечность перемещается относительно тела, но и отдельные элементы конечности перемещаются друг относительно друга.

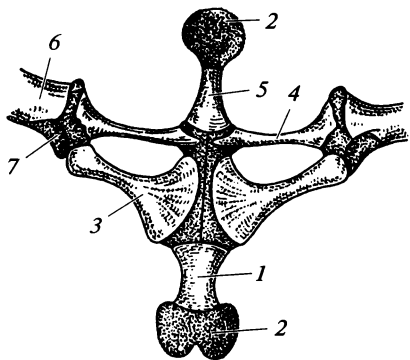


Рис. 71. Плечевой пояс лягушки, вид спереди:

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

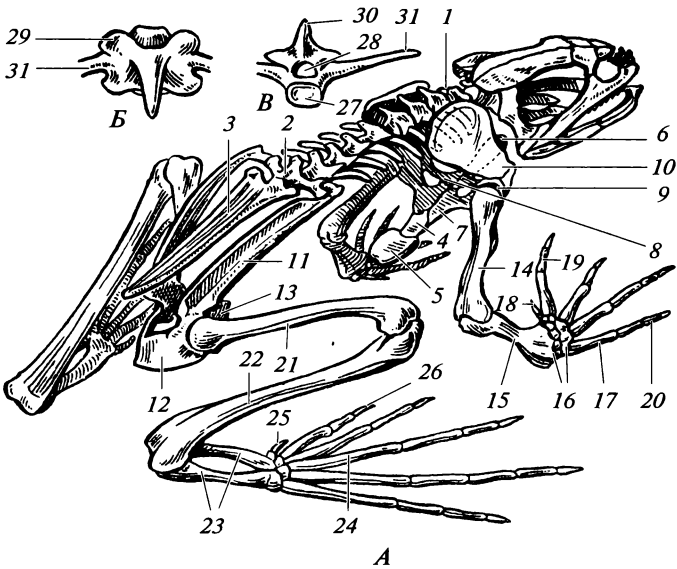


Рис. 72. Скелет лягушки:

А — общий вид; *Б* — вид позвонка сверху; *В* — вид позвонка спереди; 1 — шейный позвонок; 2 — крестцовый позвонок; 3 — уrostиль; 4 — грудина; 5 — хрящевая задняя часть грудины; 6 — предгрудина; 7 — коракоид; 8 — прокоракоид; 9 — лопатка; 10 — надлопаточный хрящ; 11 — подвздошная кость; 12 — седалищная кость; 13 — лобковый хрящ; 14 — плечевая кость; 15 — предплечье (лучевая + локтевая кости); 16 — запястье; 17 — пясть; 18 — зачаточный I палец; 19 — II палец; 20 — V палец; 21 — бедро; 22 — голень (большая и малая берцовые кости); 23 — предплюсна; 24 — плюсна; 25 — рудимент добавочного пальца; 26 — I палец; 27 — тело позвонка; 28 — спинно-мозговой канал; 29 — сочленовная площадка; 30 — остистый отросток; 31 — поперечный отросток

В схеме скелет пятипалой конечности состоит из нескольких основных отделов. В частности, у амфибий скелет передней и задней конечностей имеет отделы (см. рис. 72):

I — *плечо* в передней конечности, *бедро* — в задней; этот отдел всегда состоит из одной кости, которая проксимальным концом причленена к поясу;

II — *предплечье* в передней конечности, *голень* в задней. В типичном случае отдел состоит из двух параллельно расположенных костей: предплечье — из *локтевой* и *лучевой*, голень — из *большой берцовой* и *малой берцовой*;

III — *кисть* в передней конечности и *стопа* в задней; отдел состоит из трех подотделов:

1) *запястье* — в передней конечности, *предплюсна* — в задней; этот подотдел представлен в типичном случае 9 — 10 мелкими косточками, расположенными в три ряда;

2) *пясть* — в передней конечности, *плюсна* — в задней; в типичном случае подотдел состоит из 5 удлинённых костей, расположенных в один ряд, как бы веером, от запястья или предплюсны;

3) *фаланги четырех-пяти пальцев* представляют как бы продолжение пясти или плюсны и включают три—пять рядов косточек в каждом.

Скелет конечностей хвостатых амфибий почти полностью соответствует приведенной схеме. У лягушек произошли следующие изменения: оба элемента предплечья и голени срастаются в одну кость, срастается между собой и большая часть костей запястья (до 6 костей) и предплюсны (до 3 костей), перед первым пальцем задней конечности имеется рудимент добавочного пальца. Эти особенности имеют вторичный характер и связаны, видимо, с приспособлением лягушек к передвижению прыжками.

Мышечная система. Мышечная система земноводных существенно отличается от мышечной системы рыб двумя основными особенностями, связанными с передвижением животных при помощи пятипалых конечностей и в известной мере по твердому субстрату. Во-первых, развивается мощная и сложно организованная мускулатура на свободных конечностях. Во-вторых, в связи со сложными движениями мускулатура тела более дифференцирована, а характерная для рыб ее сегментация у амфибий нарушена. Метамерия мышечной системы выражена более четко у хвостатых и безногих. В свою очередь, у бесхвостых ее можно увидеть только в немногих местах туловища у взрослых форм и в личиночном состоянии.

Органы пищеварения. *Ротовая щель* ведет в обширную *ротоглоточную полость*, которая, сужаясь, переходит в пищевод. В ротоглоточную полость открываются *хоаны*, *евстахиевы отверстия* (полости среднего уха) и *гортанная щель*. Сюда же открываются отсутствующие у рыб протоки *слюнных желез*. Их секрет служит для смачивания пищевого комка и не воздействует на пищу химически. На дне ротоглоточной области расположен *настоящий язык*, имеющий собственную мускулатуру. Форма языка разнообразна. У некоторых хвостатых он прикреплен неподвижно, у других имеет вид гриба, сидящего на тонкой ножке. У лягушек язык прикреплен одним концом ко дну рта, а свободная его часть в спокойном состоянии обращена внутрь. У всех амфибий язык выделяет клейкое вещество и служит для ловли мелких животных. Немногие амфибии не имеют языка.

На межчелюстных и верхнечелюстных костях, на сошнике, а у некоторых и на нижней челюсти сидят *зубы*. Они имеют вид мелких однообразных конусов, вершины которых несколько загнуты назад. Некоторые виды, например жабы, зубов на костях челюстей не имеют. При глотании проталкиванию пищевого комка из ротоглоточной области в пищевод помогают глазные яблоки, которые отделены от этой полости только тонкой слизистой оболочкой и с помощью специальных мышц могут несколько втягиваться внутрь ротоглотки.

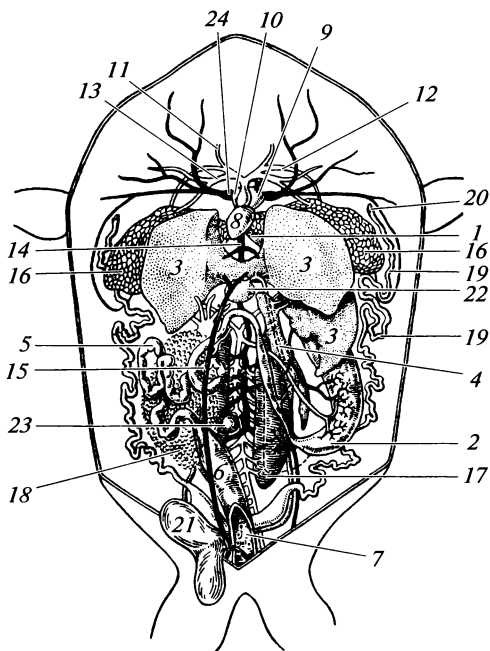
Короткий пищевод впадает в сравнительно слабо отграниченный *желудок*. Собственно *кишечник* относительно более длинный, чем у рыб. В петле переднего (*тонкого*) отдела лежит *поджелудочная железа*. Крупная *печень* имеет *желчный пузырь*, ее проток впадает в переднюю часть тонкой кишки (в двенадцатиперстную кишку). В желчный проток впадают и протоки поджелудочной железы, которая самостоятельного сообщения с кишечником не имеет (рис. 73). Второй отдел кишечника — *толстый* — отграничен от тонкого отдела нечетко. Наоборот, третий, *прямой*, отдел обособлен хорошо. Он заканчивается *клоакой*.

Органы дыхания. Органы дыхания амфибий разнообразны. Во взрослом состоянии большинство видов дышат легкими и через кожу. *Легкие* представляют собой парные мешки с тонкими ячейстыми стенками. При относительно малой поверхности легких очень велико значение *кожного дыхания*. Отношение поверхности легких к поверхности кожи у амфибий равно 2 : 3 (в то время как у млекопитающих внутренняя поверхность легких в 50 — 100 раз больше поверхности кожи). У зеленой лягушки через кожу поступает 51 % кислорода. Важна роль кожи в выделении из организма углекислоты: через кожу ее выделяется 86 %, через легкие — 14 %.

Кожное дыхание имеет большое функциональное значение не только в связи с несовершенством легких, но и как приспособление, обеспечивающее окисление крови при длительном нахождении

Рис. 73. Общее расположение внутренностей у самки лягушки:

1 — пищевод; 2 — желудок;
3 — лопасти печени; 4 — поджелудочная железа; 5 — тонкая кишка; 6 — толстая (прямая) кишка; 7 — клоака (вскрытая); 8 — желудочек сердца; 9 — левое предсердие; 10 — правое предсердие; 11 — сонная артерия (правая); 12 — левая дуга аорты; 13 — легочно-кожная дуга (правая); 14 — задняя (нижняя) полая вена; 15 — брюшная вена; 16 — легкие; 17 — левая почка (задний ее конец); 18 — правый яичник; 19 — левый яйцевод; 20 — его устье (воронка); 21 — мочевого пузыря; 22 — желчный пузырь; 23 — селезенка; 24 — передняя полая вена (правая)



Зависимость потребления O_2 и выделения CO_2 от температуры среды у зеленой лягушки (*Rana*)
(по Л. Проссеру, 1977)

Температура среды, °С	Потребление O_2 , мкл/(г·ч)		Выход CO_2 , мкл/(г·ч)	
	кожа	легкие	кожа	легкие
5	15	10	15	5
15	22	28	30	10
25	40	80	50	35

животного в воде, например во время спячки или затаивания в водоеме при преследовании наземными хищниками. В этих случаях происходит только кожное дыхание, и правое предсердие (куда через полые передние вены вливается окисленная кровь кожной вены — см. выше) получает насыщенную кислородом кровь.

У американских безлегочных саламандр и у дальневосточного тритона легкие полностью атрофированы, и газообмен у них целиком происходит через кожу и слизистую ротовой полости.

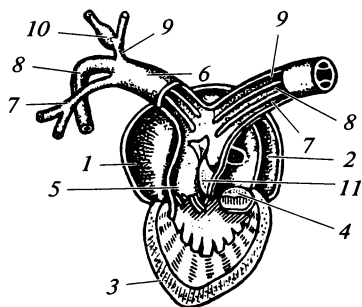
Способность кожи и легких поглощать кислород (O_2) и выделять углекислый газ (CO_2) зависит у амфибий от температуры среды (табл. 6). Как видно, при температуре окружающей среды 5 °С через кожу зеленой лягушки поступает в 1,5 раза больше кислорода, чем через легкие. При температуре 25 °С, наоборот, через легкие поступает кислорода в 2 раза больше, чем через кожу. Иначе обстоит дело с выходом CO_2 . При повышении температуры от 5 до 25 °С значение кожи в выходе углекислого газа возрастает только в 3,3 раза, а легких — в 7 раз. При любых температурах роль кожи в удалении из организма лягушки CO_2 заметно больше, чем легких.

Личинки амфибий дышат при помощи ветвистых наружных жабр, которые у подавляющего большинства видов в последующем исчезают, а у протеев и сирен сохраняются пожизненно. Амфиумы во взрослом состоянии наряду с легкими имеют и внутренние жабры.

В связи с отсутствием грудной клетки механизм легочного дыхания весьма своеобразен. Роль насоса выполняет ротоглоточная полость, дно которой то опускается (воздух при открытых ноздрях засасывается), то поднимается (воздух при закрытых ноздрях проталкивается в легкие). Поэтому череп амфибий при небольшой высоте чрезвычайно широк: эффективность легочного дыхания тем больше, чем больше расстояние между ветвями нижней челюсти. К примеру, наибольшей ширины оно достигает у жаб, ороговевшая кожа которых имеет малую дыхательную нагрузку.

Рис. 74. Схематическое строение вскрытого сердца лягушки:

1 — правое предсердие; 2 — левое предсердие; 3 — желудочек; 4 — клапан, закрывающий общее отверстие, ведущее из обоих предсердий в желудочек; 5 — артериальный конус; 6 — общий артериальный ствол; 7 — кожно-легочная артерия; 8 — дуга аорты; 9 — общая сонная артерия; 10 — сонная «железа»; 11 — спиральный клапан артериального конуса



Кровеносная система. Сердце у всех амфибий трехкамерное, состоит из двух предсердий и одного желудочка (рис. 74). У низших форм (безногие и хвостатые) левое и правое предсердия разделены не полностью. У бесхвостых перегородка между предсердиями полная, но у всех земноводных оба предсердия сообщаются с желудочком одним общим отверстием. Кроме указанных основных отделов сердца имеется *венозная пазуха*. Она принимает венозную кровь и сообщается с правым предсердием. К сердцу примыкает *артериальный конус*, в него кровь изливается из желудочка. Артериальный конус имеет *спиральную складку*, участвующую в распределении крови в выходящие из него три пары сосудов. Сердечный индекс (отношение массы сердца к массе тела в процентах) варьирует у разных видов и зависит от двигательной активности животного. Так, у сравнительно мало перемещающихся травяной и зеленой лягушек он равен 0,35—0,55%, а у полностью наземной (кроме периода размножения) и активной зеленой жабы — 0,99%.

У высших — бесхвостых — амфибий от артериального конуса берут начало *три пары артериальных дуг*.

Первая пара (считая от головы к хвосту) несет кровь к голове, это — *сонные артерии*. Они гомологичны первой паре жаберных артерий рыб. Вторая пара, также отходящая от брюшной стороны артериального конуса, гомологична второй паре жаберных сосудов рыб и носит название *системных дуг аорты*. От них отходят *подключичные артерии*, несущие кровь к плечевому поясу и передним конечностям. Правая и левая системные дуги, описав полукруг, соединяются вместе и образуют *спинную аорту*, расположенную под позвоночником; от нее отходят артерии, идущие к внутренним органам. Последняя, третья, пара, гомологичная четвертой паре жаберных артерий рыб, отходит не от брюшной, а от спинной стороны артериального конуса. Она несет кровь в легкие и представляет собой *легочные артерии*. От каждой легочной артерии отходит сосуд, несущий венозную кровь в кожу: это *кожные артерии*.

У хвостатых амфибий, имеющих легкие, схема расположения артериальных сосудов в основном такая же. Но в отличие от бесхвостых

у них сохраняется пара артерий, соответствующая третьей паре жаберных сосудов, и, таким образом, общее число парных артериальных стволов у них равно четырем, а не трем, как у бесхвостых. Кроме того, легочные артерии сохраняют связь с системными дугами аорты через посредство так называемых *боталовых протоков* (см. рис. 77).

У хвостатых амфибий, у которых пожизненно сохраняются жабры, схема кровообращения очень близка к таковой у рыб и личинок высших амфибий. У них от брюшной аорты отходят четыре пары артериальных дуг. Сонные артерии отходят от выносящей части первой дуги, и сохраняются *сонные протоки*. С появлением легких образуются легочные артерии, берущие начало от четвертой артериальной дуги. Схема кровообращения в этом случае почти тождественна таковой двоякодышащих рыб (см. рис. 44).

Венозная система низших амфибий похожа на венозную систему двоякодышащих рыб. *Хвостовая вена* делится на две *воротные вены* почек. Из почек кровь поступает в непарную *заднюю полую вену* и в парные *задние кардинальные вены*. Последние на уровне сердца сливаются с парными *яремными, подключичными* и *кожными венами* и образуют кювьеровы протоки, изливающие кровь в венозную пазуху. От кишечника кровь собирается по *подкишечной* и *брюшной венам*, которые, сливаясь, образуют *воротную вену печени*. Из печени кровь поступает в полую вену по *печеночной вене*.

У бесхвостых амфибий кардинальные вены не сохраняются, и вся кровь из туловищной области собирается в конечном счете в *заднюю полую вену*, впадающую в венозную пазуху. Как и в предыдущем случае, имеются брюшная и подкишечная вены, образующие воротную систему кровообращения в печени. В связи с отсутствием кардинальных вен у бесхвостых не образуются и кювьеровы протоки. *Яремные вены*, сливаясь с подключичными, образуют в этом случае парные *передние полые вены*, впадающие в *венозный синус*, или пазуху. В верхние полые вены впадают и *кожные вены* соответствующей стороны, которые несут не венозную, а артериальную кровь.

Легочные вены несут кровь непосредственно в левое предсердие. Венозная кровь (с довольно значительной примесью окисленной крови, поступающей из кожных вен в передние полые вены) изливается в венозную пазуху (синус), а оттуда в правое предсердие. При сокращении предсердий венозная и артериальная кровь изливается через общее для обоих предсердий отверстие в желудочек. К его правой части примыкает артериальный конус, в который поступает сначала наиболее венозная кровь, направляющаяся далее в открытое отверстие кожно-легочных артерий. Отверстия остальных артериальных дуг в это время прикрыты *спиральным клапаном артериального конуса*. При дальнейшем сокращении желудочка давление в артериальном конусе возрастает, спиральный клапан сдвигается и открываются отверстия системных дуг аорты, через которые поступает смешанная кровь из центральной части желудочка. Дальнейшее

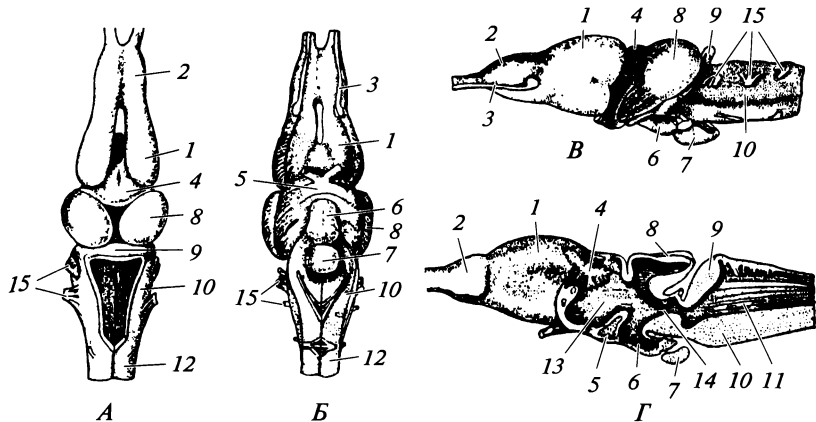


Рис. 75. Головной мозг лягушки:

вид сверху (А), снизу (Б), сбоку (В), в продольном разрезе (Г); 1 — полушария переднего мозга; 2 — обонятельная доля; 3 — обонятельный нерв; 4 — промежуточный мозг; 5 — зрительная хиазма; 6 — воронка; 7 — гипофиз; 8 — средний мозг; 9 — мозжечок; 10 — продолговатый мозг; 11 — четвертый желудочек; 12 — спинной мозг; 13 — третий желудочек; 14 — сильвиев водопровод; 15 — головные нервы

сдвигание спирального клапана освобождает устья сонных артерий, куда и проходит наиболее окисленная кровь, выходящая в артериальный конус в последнюю очередь из левой части желудочка. Однако полного разделения артериальной и венозной крови не происходит: к органам тела поступает смешанная кровь.

Скорость движения крови (важный показатель интенсивности метаболизма) у амфибий невелика. Об этом косвенно свидетельствует частота пульса. У травяной лягушки массой 50 г она равна 40—50 ударам в минуту. Для сравнения: у сходной по размерам птицы этот показатель равен примерно 500. У водных форм наблюдается брадикардия. Уровень артериального давления у амфибий также низок. У хвостатых он равен примерно 22/12—30/25, у бесхвостых — 30/20. Для сравнения: у чешуйчатых рептилий этот показатель составляет около 80/60 (Л. Проссер, 1978).

Нервная система. Головной мозг (рис. 75) характеризуется рядом прогрессивных черт. Это выражается в относительно более крупных, чем у рыб, размерах переднего мозга, в полном разделении его полушарий и в том, что не только дно боковых желудочков, но и их бока и крыша содержат нервные клетки. Таким образом, у земноводных имеется настоящий мозговой свод — *архипаллиум*, который среди костных рыб свойствен только двоякодышащим. Средний мозг сравнительно небольших размеров. Мозжечок очень мал, а у некоторых хвостатых (у протеев) он практически незаметен. Слабое развитие этой части головного мозга связано с крайне однообразными, не-

сложными движениями амфибий. Последний отдел — *продолговатый мозг* — хорошо выражен. От головного мозга отходят десять пар *головных нервов* (I—X).

Спинно-мозговые нервы у хвостатых и бесхвостых образуют плечевое и поясничное сплетения. Хорошо развита *вегетативная нервная система*, представленная нервными стволами, расположенными по бокам позвоночника.

Органы чувств у земноводных более развиты, чем у рыб. *Органы обоняния* амфибий представляют парные *обонятельные капсулы*, внутренняя поверхность которых выстлана *обонятельным эпителием*. Они сообщаются с наружной средой парными наружными ноздрями; от обонятельных капсул отходят *внутренние ноздри (хоаны)*, сообщающиеся с ротоглоточной полостью. У амфибий, как и у всех наземных позвоночных, указанная система служит для восприятия запахов и для дыхания.

Органы боковой линии свойственны личинкам всех амфибий. Во взрослом состоянии они сохраняются только у водных форм хвостатых амфибий и немногих, тоже водных, бесхвостых. В отличие от рыб чувствующие клетки этого органа расположены не в углубленном канале, а поверхностно в коже.

Органы вкуса. Расположены в ротовой полости. Предполагается, что лягушка воспринимает только горькое и соленое.

Органы зрения. Глаза амфибий имеют ряд особенностей, связанных с полуназемным образом жизни: 1) *подвижные веки* защищают глаза от высыхания и загрязнения; при этом, кроме верхнего и нижнего век, имеется еще третье веко, или *мигательная перепонка*, расположенная в переднем углу глаза; 2) есть *слезная железа*, секрет которой омывает глазное яблоко; 3) выпуклая (а не плоская, как у рыб) *роговица* и линзовидный (а не круглый, как у рыб) *хрусталик*: обе последние особенности определяют более дальнозоркое зрение амфибий (интересно, что в воде роговица у амфибий становится плоской); 4) *аккомодация зрения* достигается, как у акул, смещением хрусталика под действием ресничного мускула. Видимо, некоторые амфибии обладают цветовым зрением.

Орган слуха устроен значительно более сложно, чем у рыб, и приспособлен к восприятию звуковых раздражений в воздушной среде. Наиболее полно это выражено у бесхвостых амфибий. Кроме *внутреннего уха*, представленного, как и у рыб, *перепончатым лабиринтом*, у земноводных имеется еще *среднее ухо*. Последнее представляет собой полость, один конец которой открывается в ротоглотку, а другой подходит к самой поверхности головы и затянута тонкой перепонкой, которая называется *барабанной*. Полость эта образует изгиб, вершина которого находится у перепончатого лабиринта. Верхняя часть полости от барабанной перепонки до перепончатого лабиринта носит название *барабанной полости*. В ней расположена палочковидная косточка — *стремя*, которая одним концом упирается

в овальное окно внутреннего уха, другим — в барабанную перепонку. Нижняя часть полости среднего уха, открывающаяся в ротоглотку, именуется *евстахиевой трубой*.

Данные сравнительной анатомии и эмбриологии показывают, что полость среднего уха гомологична брызгальцу акуловых рыб, т. е. рудиментарной жаберной щели, лежащей между челюстной и подъязычной дугами, а слуховая косточка гомологична верхнему отделу подъязычной дуги — гиомандибуляре. На этом примере видно, что важное изменение органа может достигаться путем видоизменения и смены функций образований, имевшихся ранее у примитивных форм.

У безногих и хвостатых барабанная перепонка и барабанная полость отсутствуют, но слуховая косточка хорошо развита. Редукция среднего уха у этих групп, видимо, явление вторичное

Органы боковой линии свойственны личинкам всех амфибий. Во взрослом состоянии они сохраняются только у водных форм хвостатых амфибий и немногих, тоже водных, бесхвостых. В отличие от рыб чувствующие клетки этого органа расположены не в углубленном канале, а поверхностно в коже.

Органы выделения. Органы выделения (рис. 76) устроены по типу их организации у хрящевых рыб. В зародышевом состоянии органами выделения служат *пронефросы*, у взрослых — *мезонефросы* с их типичными выводными путями — *вольфовыми каналами*. Мочеточники открываются в клоаку. Сюда же у высших наземных амфибий открывается *мочевой пузырь*. После его наполнения моча через то же отверстие выводится в клоаку и затем изгоняется наружу.

Число нефронов у низших (хвостатых) амфибий около 500, у высших (бесхвостых) — около 2 000. Такая заметная разница, видимо, определяется тем, что у хвостатых, которые теснее связаны с водоемами, имеет место и внепочечное (через кожу и жабры) выделение продуктов азотистого обмена. У хвостатых в отличие от бесхвостых нефроны (или хотя бы часть их) имеют нефростомы, т. е. воронки, открывающиеся в полость тела (примитивный признак). Сосудистые клубки в боуменовых капсулах развиты хорошо, и амфибии выделяют много

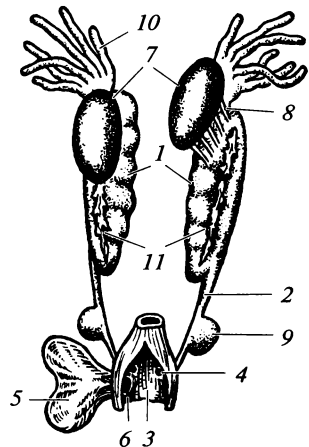


Рис. 76. Мочеполовая система самца лягушки:

1 — почки; 2 — мочеточник; 3 — полость клоаки; 4 — мочеполовое отверстие; 5 — мочевой пузырь; 6 — отверстие мочевого пузыря; 7 — семенники; 8 — семявыносящие каналы; 9 — семенной пузырек; 10 — жировое тело; 11 — надпочечники

жидкой мочи. Укажем для примера, что у лягушек рода *Rana* скорость фильтрации плазмы крови в почках составляет около 35 мл/(кг · ч).

Основным продуктом белкового обмена у амфибий служит мочеви́на, которая не очень токсична, но для выведения из организма требует большого количества воды, в которой она растворяется. Физиологически это вполне оправдано, так как поглощение воды организмом у амфибий в подавляющем случае не встречает затруднений.

Связь типа белкового обмена с условиями внешней среды доказывается и следующими примерами. У тритона осенью на суше доля аммиака в общих продуктах азотистого обмена равна 13 %, а при летнем водном существовании она возрастает до 26 %. У головастика доля аммиака равна 75 %, а у лягушонка, утерьявшего хвост, с развитыми ногами — всего 16 %.

Органы размножения. У самцов парные *семенники* не имеют самостоятельных выводных путей. *Семявыносящие каналы* проходят через передний отдел почки и впадают в вольфов канал, который, таким образом, служит не только мочеточником, но и семявыносящим каналом. Каждый вольфов канал у самцов перед впадением в клоаку образует расширение — *семенной пузырек*, в котором временно резервируется семя.

Над семенниками лежат *жировые тела* — образования неправильной формы желтого цвета. Они служат для питания семенников и развивающихся в них сперматозоидов. Величина жировых тел меняется по сезонам. Осенью они велики; весной же, во время интенсивного сперматогенеза, вещество их энергично расходуется и размеры жировых тел резко уменьшаются. Копулятивных органов у подавляющего большинства (кроме безногих) амфибий нет.

У самок развиваются парные *яичники*, над ними также лежат жировые тела. Созревшие яйца попадают в полость тела, откуда они поступают в воронкообразные расширения парных *яйцеводов* — *мюллеровых каналов*. Яйцеводы — длинные, сильно извитые трубки. задний отдел которых открывается в клоаку.

Из изложенного видно, что, как и у хрящевых рыб, у самцов земноводных мочевой и половой проток объединены и представляют собой единый вольфов канал, у самок вольфов канал выполняет функцию только мочеточника, а половые продукты выводятся через самостоятельный половой проток — яйцевод, или мюллеров канал.

Систематика и распространение современных амфибий

Современные амфибии представлены двумя подклассами. К подклассу Тонкопозвонковые (*Lepospondyli*) относятся два отряда: *Хвостатые* (*Caudata*, или *Urodela*) и *Безногие* (*Apoda*); к подклассу Дугопозвонковые (*Apsidospondyli*) относится отряд *Бесхвостые* (*Ecaudata*, или *Anura*).

Отряд Хвостатые амфибии (Caudata, или Urodela)

Хвостатые амфибии относительно примитивны. Они имеют удлинненное вальковатое тело с развитыми головным, туловищным и хвостовым отделами. Хвост в поперечном сечении круглый или сжатый с боков, иногда с кожной оторочкой в виде кия. Конечности у большинства хорошо развиты, при этом передняя и задняя пары обыкновенно одинаковой длины. У некоторых видов задних конечностей нет (сирены).

Позвонки амфицельные или опистоцельные. К туловищным позвонкам причленяются зачаточные верхние ребра. Костный череп более дифференцирован, чем у бесхвостых: лобные и теменные кости не слиты, имеются парные глазоклиновидные кости. Ключиц нет. В отличие от бесхвостых предплечье и голень имеют типичное строение и состоят из двух костей (лучевой и локтевой, большой и малой берцовых).

Кровеносная система устроена сравнительно просто. Полная перегородка между предсердиями свойственна только высшим хвостатым. Сохраняются все четыре дуги аорты (рис. 77). Наряду с задней полую веной сохраняются и кардинальные вены. У некоторых пожизненно сохраняются жабры, чаще наружные, реже внутренние. Очень сильно развито кожное дыхание.

При развитом стремечке барабанной полости и барабанной перепонки нет. У многих хвостатых в отличие от других амфибий пожизненно сохраняются органы боковой линии.

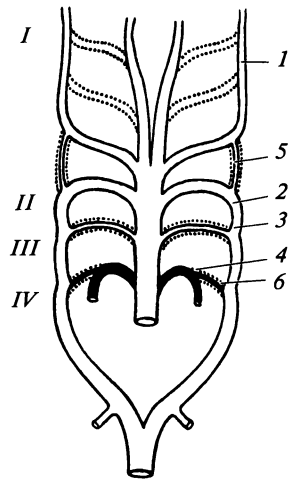


Рис. 77. Артериальные дуги хвостатой амфибии:

1 — сонные артерии (I артериальная дуга); 2 — системные дуги (II артериальная дуга); 3 — III артериальная дуга; 4 — легочные артерии (IV артериальная дуга); 5 — сонные протоки; 6 — боталов проток

Оплодотворение у большинства видов этого отряда внутреннее. Размножение происходит путем откладывания оплодотворенной икры, личинок или живорождением. Ряд видов способен размножаться в личиночной стадии (неотения).

Общее число современных видов хвостатых амфибий равно примерно 400. Распространены большей частью в умеренном поясе Западного и Восточного полушарий. В Южном полушарии практически отсутствуют.

Наибольшее число видов относится к семейству *Настоящие саламандры* (Salamandridae). Форма тела у них ящерицевидная, хвост длинный, округлый или сжатый с боков. Две пары конечностей развиты сравнительно хорошо. Личинки дышат наружными жабрами, взрослые жабр не имеют и дышат легкими и через кожу.

Обычными видами этого семейства являются различные тритоны, распространенные в Европе, на Кавказе. *Обыкновенный* и *гребенчатый тритоны* (*Triturus vulgaris* и *Triturus cristatus*) населяют летом небольшие стоячие и медленно текущие водоемы с хорошо развитой растительностью. В них происходит размножение и развитие личинок.

В конце лета тритоны покидают водоемы и держатся под стволами деревьев, под камнями или в трещинах земли. Зимуют на суше под пнями, в дуплах лежащих деревьев, в кучах листьев. Весной, когда местами еще лежит снег, тритоны вновь переселяются в воду. Питаются животной пищей.

Несколько видов рода *Настоящие саламандры* (*Salamandra*) распространены в Средней и Южной Европе, на Западном Кавказе, в Малой Азии и Северной Африке. Саламандры характеризуются неуклюжим телосложением, крупным, без кия, хвостом и обычно пятнистой окраской.

Пятнистая, или *огненная саламандра* (*S. salamandra*) обитает в сырых темных лесах Европы, Северной Африки и Малой Азии. Днем держится под корнями деревьев, под камнями или в норах. Активна обычно ночью и только после дождей выходит из убежищ днем. С водой связана меньше, чем тритоны. Оплодотворение внутреннее.

Пятнистая саламандра обычно рождает личинок с жабрами, которые заканчивают метаморфоз в водоемах.

В Северной Америке широко распространены виды семейства *Амбистомовые* (Ambystomatidae). Это сравнительно стройные животные с гладкой кожей, которая имеет вертикальные борозды. Отчего туловище кажется кольчатым. Хвост толстый, без кожистой оторочки.

Общая окраска тела буро-коричневая с мелкими светлыми пятнами. Длина тела 15—23 см. Личинки амбистом, известные под названием *аксолотлей*, способны размножаться (неотения). Они служат объектами научных исследований.

Семейство *Беззлегочные саламандры* (Plethodontidae), около 215 видов, распространено преимущественно в Северной Америке. Некоторые виды живут в Центральной и Южной Америке, а один или два вида — в Южной Европе. Все виды утратили легкие в связи с переходом к обитанию только в воде. Однако многие виды, особенно обитающие в тропиках и пещерах, вновь стали наземными. У всех видов дыхание осуществляется через кожу и отчасти через слизистую глотки.

Наземные виды откладывают яйца часто вне водоема: в норах, под корнями, в дуплах. Самка обвивается вокруг комка яиц и не покидает его до выхода молодых.

К семейству *Амфиумовые* (Amphiumidae) принадлежат три вида. Это одни из наиболее крупных современных амфибий. Длина тела некоторых видов достигает 1 м. Конечности у них развиты слабо и почти непригодны для хождения. Органами дыхания наряду с легкими служат внутренние жабры, в которые ведут жаберные щели (по одной с каждой стороны).

В озерах и болотах юго-востока Северной Америки распространена *амфиума* (*Amphiuma means*). Тело ее угревидной формы, длиной 70—100 см. Конечности рудиментарны и совершенно непригодны для передвижения по суше. Большую часть жизни амфиумы проводят в воде. Яйца откладывают на суше в сырых местах, у воды. Самка свертывается спирально вокруг комка яиц и остается так почти весь период их развития.

В семействе *Протеевые* (Proteidae) два рода и шесть современных видов. Один из них распространен в подземных водах Балканского полуострова, другие — в мелких заросших водоемах Северной Америки. *Европейский протей* (*Proteus anguinus*) в течение всей жизни сохраняет наружные пучкообразные жабры. Глаза скрыты под кожей. Конечности очень маленькие, непригодные для передвижения по суше. Протеи населяют подземные водоемы, их кожа лишена пигмента и окрашена в мясо-красный цвет. Обитающие в открытых водоемах Северной Америки имеют серую или бурую с темными пятнами окраску. Ведут ночной образ жизни. Длина тела 25—35 см. Размножаются путем откладывания оплодотворенных яиц. У балканского протейя наблюдали случаи живорождения при понижении температуры воды (ниже 15 °C).

Семейство *Сирены* (Sirenidae) включает три вида, распространенных на юго-востоке Северной Америки. Как и у протеев, у них всю жизнь сохраняются наружные жабры, имеются рудиментарные жаберные щели. Передние конечности развиты слабо. Задние конечности отсутствуют. Глаза затянuty кожей. Общая форма тела угревидная, длина тела 60—70 см. Населяют болота, где держатся под кочками и пнями.

Семейство *Углозубы* (Hynobiidae) включает в себя весьма примитивные виды (около 36), которые имеют амфицельные позвонки и на-

ружное оплодотворение. Распространено это семейство преимущественно в таежной полосе Восточной Азии. Типичный вид *сибирский углозуб* (*Hynobius keyserlingi*) распространен от Камчатки на запад до Республики Коми и Нижегородской области. В водоемах живет только в период размножения. Очень устойчив к низким температурам: даже при температуре 2...4 °С углозубы остаются активными.

К семейству *Скрытожаберные* (Cryptobranchidae) принадлежат три вида наиболее примитивных современных хвостатых амфибий. Для примера укажем на *японскую гигантскую саламандру* (*Andrias japonicus*), длина тела которой около 150 см, масса до 70 кг.

Обитает она в горных реках острова Ниппон (Япония), близкий к ней вид обитает в реках Центрального Китая. Держится под камнями и навесами подмытых берегов. Питается рыбой, лягушками, червями. Оплодотворение — наружное. Яйца откладывает в воде, в норах, на участках с тихим течением. Все виды редки и занесены в Международную Красную книгу.

Отряд Безногие амфибии (Apoada)

Безногие — своеобразная группа крайне специализированных и в то же время примитивных амфибий. Специализация связана с подземным, роющим, образом жизни. Общая форма тела червеобразная, у многих видов с наружными кольцевидными перетяжками, что придает этим животным внешнее сходство с земляными червями. Ног нет. Кожа голая, очень богатая железами, и тело обильно покрыто слизью. Хвост очень короткий, отверстие клоаки открывается почти у самого конца тела. Глаза рудиментарны, слуховые нервы развиты слабо, барабанной перепонки нет. Имеется копулятивный орган — выпячивание стенки клоаки.

В коже безногих имеются островки костной ткани, которые считаются остатками панциря стегоцефалов. Покровные кости черепа развиты значительно сильнее, чем у других земноводных, что также сближает безногих с панцирными амфибиями. Позвонки амфицельные. Есть настоящие ребра. Слуховая косточка — стремя — еще сочленяется с квадратной костью. Перегородка между предсердиями недоразвита.

Отряд объединяет шесть семейств (165 видов): *Настоящие червяги* (Caeciliidae), *Рыбозмеи* (Ichthyophiidae), *Водные червяги* (Typhlonectidae). Представители семейства Настоящие червяги распространены главным образом в Южной Америке, отчасти в тропической Африке и на юге Азии. *Кольчатая червяга* (*Siphonops annulatus*), распространенная в Южной Америке, имеет длину около 40 см. Живет во влажных местах и в землю зарывается на глубину до 50 см.

Семейство рыбозмеев включает 44 вида. В Индостане, Индокитае, на Шри-Ланке и на Больших Зондских островах распространен

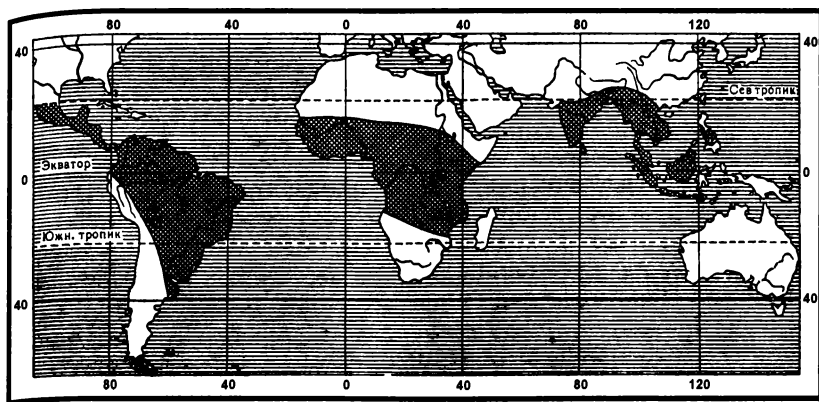


Рис. 78. Распространение безногих амфибий

цейлонский рыбозмей (*Ichthyophis glutinosus*). Длина его около 40 см. Держится в почве на глубине 20—30 см по берегам рек и озер.

В пресных водоемах Южной Америки распространены представители рода *Водные червяги* (*Typhlonectes*).

Распространение безногих амфибий показано на рис. 78.

Размножаются безногие амфибии, откладывая 20—30 яиц, которые они помещают в земляных норах, под пнями у воды. Самки обвиваются вокруг яиц и обильным выделением кожных желез предохраняют яйца от высыхания (рис. 79).

Выведшиеся личинки мигрируют в воду, где заканчивают развитие. Наружные жабры личинки теряют, еще находясь в яйце, и период их пребывания в воде короток. Некоторые виды живородящи. Оплодотворение у всех внутреннее. Питаются почвенными беспозвоночными. Некоторые виды живут в гнездах муравьев, личинками которых и питаются.

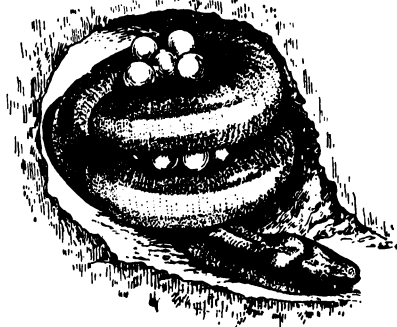


Рис. 79. Самка цейлонского рыбозмея, обвившаяся вокруг комка яиц, отложенных в специально вырытой норке

Подкласс Дугопозвонковые (Apsidospondyli)

Отряд Бесхвостые амфибии (Ecaudata, или Anura)

Бесхвостые — наиболее высокоорганизованная обширная и широко распространенная группа современных амфибий. К ней принадлежит более 4 000 видов, обитающих на всех материках, кроме Антарктиды. Особенно многочисленны бесхвостые в Южной Америке. Несмотря на обилие видов, все бесхвостые внешне довольно схожи: форма их тела лягвообразная, без наружного хвоста; всегда имеются хорошо развитые передние и задние конечности, причем задние лапы развиты сильнее передних. Этим обуславливается своеобразное скачкообразное передвижение по земле.

В скелете характерны прощельная форма позвонков (у большинства видов), отсутствие ребер, срастание лобных и теменных костей, а также лучевой и локтевой, большой и малой берцовых костей. Последнее связано с упомянутым выше типом движения по твердому субстрату. По той же причине частично срастаются кости запястья и предплюсны. Барабанная полость развита. У взрослых никогда не сохраняются наружные жабры или жаберные щели. Осеменение обычно наружное, и копулятивных органов нет.

Многочисленные виды бесхвостых амфибий объединены в 19 семейств. Рассмотрим лишь некоторые из них (рис. 80).

К наиболее древнему и примитивному семейству *Гладконогие* (Leopelmidae) относятся только четыре вида, один из которых распространен в Северной Америке, три — в Новой Зеландии. Самцы этих видов пожизненно сохраняют наружный хвост, при этом у новозеландского вида скелет хвостового отдела позвоночника сегментирован. Позвонки амфицельны. Большую часть времени гладконогие проводят в водоемах.

Представители семейства *Круглоязычные* (Discoglossidae) отличаются круглым, без вырезки, языком. Всего в семействе 16 видов. В фауне России встречаются *жерлянки* (*Bombina*) — маленькие лягушки длиной 5 см. Верх тела у них темно-оливковый, почти черный; низ очень яркий — сочетание оранжевых и черных пятен. Железы кожи выделяют едкий секрет. Держатся в небольших водоемах, часто в лужах. Распространены в средней полосе европейской части России и на юге Дальнего Востока.

К этому же семейству принадлежит и так называемая *жаба-новитуха* (*Alytes*) — небольшая лягушка (около 5 см) пепельно-серого цвета, распространенная от Средней Европы до Пиренеев. Интересна особенностями размножения. Самка откладывает около 50 яиц, соединенных в виде четкообразного шнура длиной около 1 м. После оплодотворения икры самец наматывает ее на задние

лапы и держится на суше в тенистых местах. Через 17—18 дней он переходит в воду. Развившиеся к тому времени личинки покидают яйцевые оболочки и ведут водный образ жизни.

Семейство *Настоящие жабы* (Bufonidae) объединяет 365 видов. Они сравнительно мало связаны с водой и распространены даже в пустынных областях. Это обусловлено тем, что большинство жаб, будучи ночными животными, избегают дневной жары. Кроме того, клетки верхнего слоя эпидермиса кожи частично ороговевают. У некоторых жаб выработались приспособления к размножению вне водоемов. Так, австралийские жабы рода *псевдофрина* (*Pseudophryne*) откладывают яйца (икру) на землю во влажных местах.

Самая известная южноамериканская жаба — *ага* (*Bufo marinus*) длиной около 25 см. Не избегает устьев рек с соленой водой, имеет наиболее ороговевшую кожу и наиболее развитые легкие среди всех

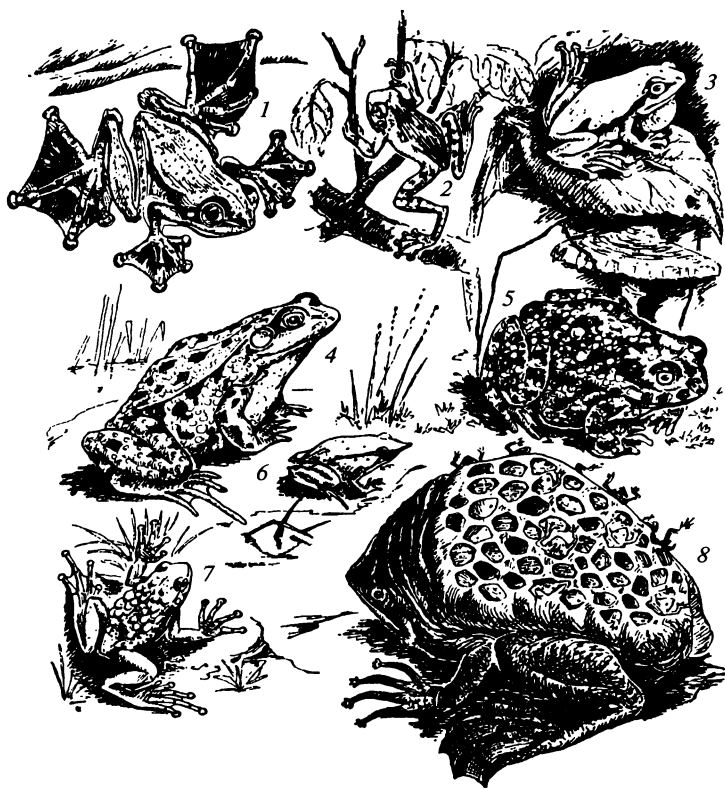


Рис. 80. Бесхвостые амфибии:

1 — яванская летающая лягушка; 2 — филломедуза; 3 — квакша; 4 — прудовая лягушка; 5 — зеленая жаба; 6 — ринодерма; 7 — сумчатая квакша; 8 — пипа суринамская

земноводных. Для борьбы с вредителями сахарного тростника она акклиматизирована во многих тропических районах.

В средних и южных широтах России встречаются два вида жаб: *обыкновенная* и *зеленая* (*Bufo bufo* и *B. viridis*). Зеленая жаба есть и в равнинной Средней Азии, где обитает в оазисах. Оба вида откладывают яйца в воду. Поедают насекомых и моллюсков, чем приносят пользу сельскому хозяйству.

Многочисленны виды одного из самых обширных в отряде семейства *Квакша* (Hylidae) — мелкие лягушки, ведущие древесный образ жизни. Число видов — около 580. На концах пальцев, а у некоторых и на брюхе, имеются присоски, при помощи которых они удерживаются на стволах деревьев, на ветвях и других предметах. Распространены чрезвычайно широко (Европа, Юго-Восточная и Юго-Западная Азия, Северная Африка, Австралия, Северная и Южная Америка). *Обыкновенная квакша* (*Hyla arborea*) водится в Украине, в Крыму, на Кавказе.

На Дальнем Востоке живет *дальневосточная квакша* (*Hyla japonica*). Обитает в широколиственных лесах, реже в тростниках или среди другой высокой травянистой растительности. Вне периода размножения квакша много времени проводит на деревьях, по которым лазает с удивительной быстротой и ловкостью. Икрометание происходит в воде.

У самок *сумчатых квакш* Южной Америки рода *Gastrotheca* на спине имеется кожистый карман, в который самец помещает оплодотворенные яйца. Развитие молоди происходит в сумке, причем у одних видов головастики уходят в воду и там заканчивают свое превращение, у других все стадии превращения проходят в сумке, и из нее выходят уже сформировавшиеся четвероногие лягушата. Южноамериканские *квакши филломедузы* (*Phyllomedusa*) размножаются на деревьях и яйца откладывают в свернутые трубочкой листья. Другие виды тропических квакш выметывают икру в воду, скопившуюся в дуплах, в пазухах листьев, на пнях.

Представители (более 550 видов) семейства *Настоящие лягушки* (Ranidae) встречаются на всех материках, кроме Австралии и Антарктиды. Большинство размножается в воде. В России обитают *озерная лягушка* (*Rana ridibunda*) и близкая к ней *прудовая лягушка* (*R. esculenta*). В европейской части России они распространены от юга таежной зоны. Очень привязаны к водоемам. Значительно менее связаны с водой *травяная лягушка* (*R. temporaria*), обитающая в Европе, Западной Сибири (на восток до Оби), на Дальнем Востоке, и *остромордая лягушка* (*R. arvalis*), имеющая обширный ареал, на севере местами доходящий до Полярного круга, на востоке — до бассейна Амура. В водоемах лягушки держатся только во время размножения. Летом живут на суше, часто далеко от ближайшего водоема. Питаются насекомыми, в том числе вредителями сельского и лесного хозяйства.

Наиболее крупная из них африканская лягушка — *голиаф* (*R. goliath*) — достигает длины 25 см и массы свыше 3 кг.

Хотя большинство лягушек — наземные или полуводные жители, есть виды, ведущие древесный образ жизни. Такова *яванская летающая лягушка* (*Rhacophorus reinwardti*) из семейства *Веслоногие лягушки* (Rhacophoridae). Большую часть времени она проводит на деревьях, по которым хорошо лазает и легко перепрыгивает с дерева на дерево. Прыжок облегчается большими перепонками между пальцами, которые лягушка при прыжке широко раздвигает. При длине лягушки около 7 см поверхность перепонки между растопыренными пальцами равна примерно 20 см². Планируя, лягушка может перелетать расстояние в 10—15 м.

Древесные лазающие, но нелетающие лягушки есть также в Африке. Так, например, *хватаящая лягушка* (*Ascaphus truei*) из семейства *Гиперолииды* (Hyperoliidae) откладывает икру на ветвях деревьев и на листьях, расположенных над водой. Вылупляющиеся личинки падают в воду и там заканчивают свое развитие.

В тропиках Южной Америки живет очень интересная лягушка — *суринамская пипа* (*Pipa pipa*), принадлежащая к особому эндемичному для Южной Америки семейству *Пиповые* (Pipidae). Эта лягушка живет в водоемах, и органы боковой линии у нее сохраняются и во взрослом состоянии. Крайне своеобразно размножение пипы.

Происхождение земноводных

Происхождение земноводных представляет исключительный интерес. В данном случае мы имеем дело не только с возникновением еще одного нового класса животных, но и с появлением позвоночных в новой, наземно-воздушной среде обитания. Выход позвоночных из водной среды на сушу привел их к столкновению с новыми и значительно более разнообразными условиями жизни, обусловил новые, сложные пути их эволюционного развития, приведшие к появлению в последующем высших позвоночных — рептилий, птиц и млекопитающих.

Переход позвоночных от водного к наземному образу жизни сопровождался появлением в основном двух решающих приспособлений: дыхания кислородом воздуха и передвижения по твердому субстрату. Другими словами, жаберное дыхание сменилось легочным, а конечности типа плавника — пятипалыми конечностями, представляющими собой многочленные рычаги, служащие для опоры тела о твердый субстрат. Параллельно изменялись и другие системы органов: покровы, кровообращение, органы чувств, нервная система.

Намеки на появление указанных приспособлений встречаются среди разнообразных групп рыб. Известны случаи, когда рыбы на некоторое время выходят из воды, и кровь у них частично окисляется

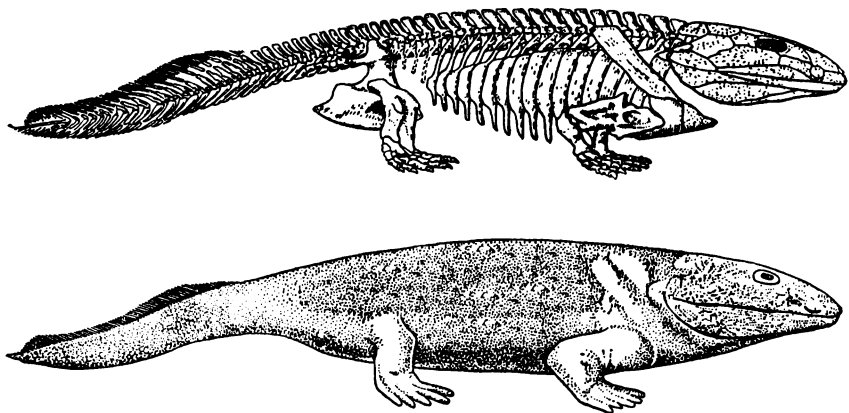


Рис. 81. Ихтиостега (скелет и реконструкция внешнего вида)

за счет кислорода атмосферы. Таков, например, *ползун* (*Anabas*), который, выходя из воды, даже взбирается на деревья и там подолгу сидит. Выползают на сушу некоторые *бычки* (*Gobiidae*) и *прыгуны* (*Periophthalmus*). Последние свою добычу ловят чаще на суше, чем в воде. Хорошо известна способность находиться вне воды некоторых *двоякодышащих*. Однако все эти приспособления носят частный характер. Предков земноводных надо искать среди других, менее специализированных групп пресноводных рыб.

Первые амфибии, появившиеся в пресных водоемах в конце девона, — *ихтиостегиды* (*Ichthyostegidae*). Они были настоящими переходными формами между кистепёрыми рыбами и земноводными (И. И. Шмальгаузен, 1964). У них были рудименты жаберной крышки, настоящий рыбий хвост, сохранялся клейтрум. Кожа была покрыта мелкой рыбьей чешуей. Однако наряду с этим они имели парные пятипалые конечности наземных позвоночных. Ихтиостегиды жили не только в воде, но и на суше. Можно предположить, что они не только размножались, но и кормились в воде, периодически выползая на сушу (рис. 81).

В дальнейшем в каменноугольном периоде возник ряд ветвей, которым придают таксономическое значение надотрядов или отрядов. Надотряд *Лабиринтодонты* (*Labyrinthodontia*) был очень неоднороден. Ранние формы имели сравнительно небольшие размеры и рыбообразное тело. Более поздние достигали весьма крупных размеров (1 м и более в длину), тело их было уплощено и заканчивалось коротким толстым хвостом. Лабиринтодонты существовали до конца триаса и занимали наземные, околотовные и водные местообитания.

К некоторым лабиринтодонтам относительно близки предки бесхвостых — отряды *Роанура*, *Еоанура*, известные с конца карбона и из пермских отложений.

В карбоне возникла еще одна ветвь первичных амфибий — *лепоспондилы* (Lepospondyli), которые имели относительно небольшие размеры и вели околоводный образ жизни. Некоторые из них вторично утратили конечности и просуществовали до середины пермского периода. Полагают, что они дали начало отрядам современных амфибий — Хвостатые (Caudata) и Безногие (Apoда). В целом все палеозойские амфибии вымерли в течение триаса.

Древних амфибий, обобщая, именуют *стегоцефалами* (панцирноголовыми) за сплошной панцирь из кожных костей, покрывавший черепную коробку сверху и с боков, так что оставались отверстия только для ноздрей, глаз и теменного органа. Кроме того, у многих был брюшной панцирь из налегающих друг на друга костных чешуй. Предками стегоцефалов, несомненно, были костные рыбы, сочетавшие примитивные черты организации (например, слабое окостенение первичного скелета) с наличием дополнительных органов дыхания в виде легочных мешков. Их парные конечности могли служить не только для гребли, но и для опоры о твердый субстрат, и из них, следовательно, могли развиваться пятипалые конечности наземного типа (рис. 82).

Наиболее близки к стегоцефалам *кистепёрые рыбы*. Они обладали легочным дыханием, их конечности имели скелет, сходный с таковым у стегоцефалов (рис. 83). Проксимальный отдел состоял из одной кости, соответствующей плечу или бедру, следующий сегмент



Рис. 82. Реставрация стегоцефала в условиях болотистого леса каменноугольного периода

состоял из двух костей, соответствующих предплечью или голени; далее располагался отдел, состоявший из нескольких рядов костей, он соответствовал кисти или стопе. Обращает, наконец, внимание удивительное сходство в расположении покровных костей черепа у древних кистепёрых и стегоцефалов. Из всего многообразия кистепёрых рыб к ихтиостегидам наиболее близки были остеолепиформные рипидистии (*Osteolepiformes*).

В левонский период жизнь во многих пресных водоемах была для рыб затруднительна. Обеднению воды кислородом и затрудненности плавания в ней способствовала обильная растительность, произраставшая в каменноугольное время по болотам и берегам водоемов. Растения падали в воду. В этих условиях у рыб могли возникнуть приспособления к дополнительному дыханию легочными мешками. Само по себе обеднение воды кислородом еще не было предпосылкой для выхода на сушу. В этих условиях кистепёрые рыбы могли подниматься на поверхность воды и заглатывать воздух. Но при сильном зарастании водоемов жизнь для рыб резко осложнялась. Только те из водных позвоночных, которые одновременно со способностью к легочному дыханию приобрели конечности, обеспечивающие опору на субстрат, могли переживать эти условия. Они выползали на сушу и переходили в соседние водоемы, где еще сохранялась вода. Однако передвижение по суше для животных, покрытых толстым слоем тяжелой костной чешуи, было затруднено, и костный чешуйчатый панцирь на теле затруднял возможность кожного дыхания, столь характерного для всех амфибий. Указанные обстоятельства, видимо, явились предпосылкой для редукции костного панциря на большей части тела. У отдельных групп древних амфибий он сохранился (не считая панциря черепа) только на брюхе. Двигаясь по суше, они волочили тело по земле, и брюшной панцирь служил надежной защитой тела от механических повреждений.

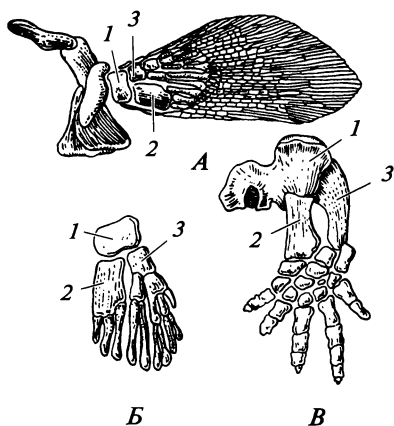


Рис. 83. Передняя конечность девонской кистепёрой рыбы (*Sauripterus*) (А и Б) и пермской панцирной амфибии (В):

1 — гомолог плечевой кости; 2 — гомолог лучевой кости; 3 — гомолог локтевой кости

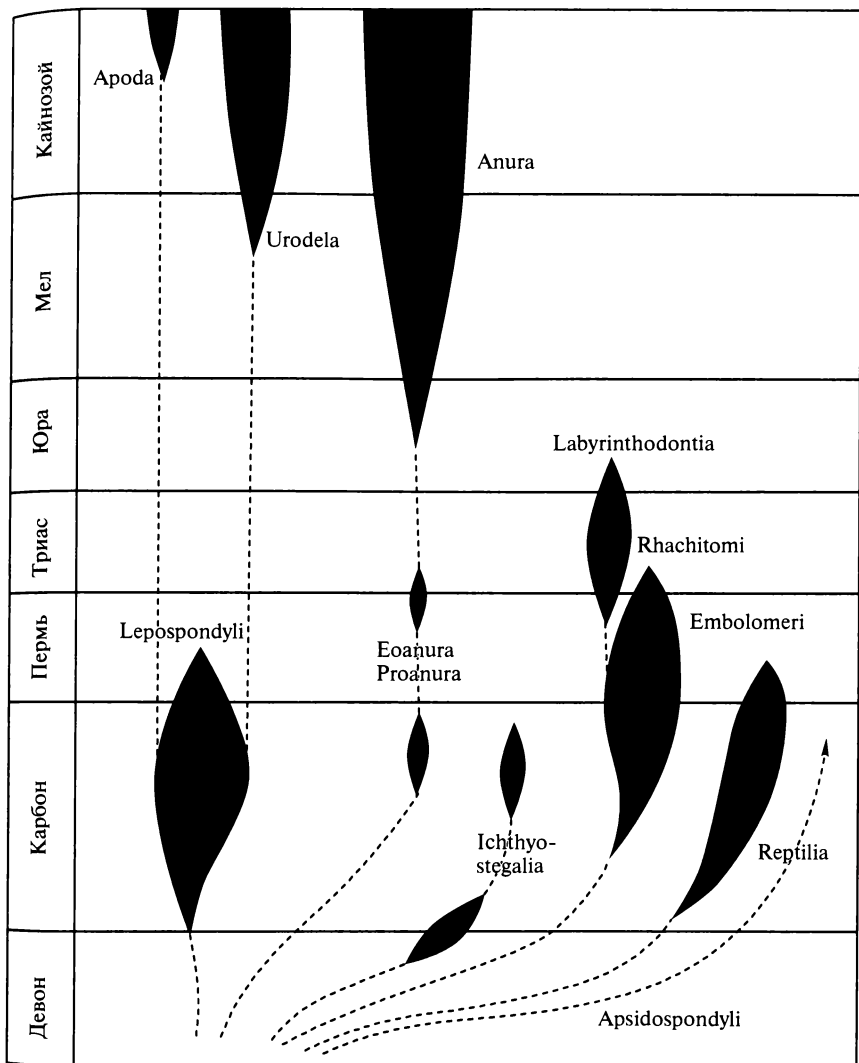


Рис. 84. Филогения земноводных

Стегоцефалы дожили до начала мезозоя. Современные же отряды амфибий оформляются только в конце мезозоя (конец юры — начало мела). Таким образом, непосредственной связи между ними установить пока не удастся. Схема на рис. 84 дает представление о предполагаемых эволюционных связях.

Адаптивная радиация, интенсивное видообразование современных земноводных начались в раннем мезозое.

Условия существования и общее распространение. Земноводные — это пресноводные животные. Экологическое разнообразие амфибий достаточно велико. Среди них есть чисто водные формы, никогда не выходящие на сушу. Большинство их принадлежит к хвостатым амфибиям; таковы *протеи*, *сирены*, некоторые *амфиумовые*. Немногие бесхвостые также живут исключительно в воде, например *африканские шпорцевые лягушки*, *волосатая лягушка*.

Большинство бесхвостых ведут полуводный образ жизни. Они живут в водоемах в период размножения. Многие зимуют также в воде. В остальное время эти виды живут на суше и часто уходят от водоемов на большие расстояния. Таковы *жабы*, *бурые лягушки*, *огненная* и *кавказская саламандры*. Много времени *зеленые лягушки* проводят вне воды, но от водоемов далеко не уходят и при опасности одним прыжком скрываются в воду.

Известны бесхвостые, живущие на деревьях. В большинстве это обитатели тропических лесов. Степень связанности с деревьями и приспособленности к древесному образу жизни у них различна. *Квакши* лазают по деревьям при помощи больших округлых присосок, расположенных на концах пальцев и богатых железами, выделяющими клейкий секрет. У других видов клейкий секрет выделяется на некоторых участках брюшной поверхности. У *филломедуз* пальцы приспособлены для обхватывания ветвей. Есть сведения, что если это животное ухватило за ветку, его невозможно оторвать, не повредив лапку. У *африканских хватающих лягушек (Chiromantis)* специализация лап еще большая: два внутренних пальца у них могут противопоставляться остальным, образуя своего рода клешни. Упомянем и *яванскую летающую веслоногую лягушку (Rhacophorus)*, у которой между удлинненными пальцами расположены перепонки, служащие для планирования.

Еще одна биологическая группа амфибий — это виды, роющиеся в земле. К ним относятся почти все *безногие* — обычные обитатели толщи почвы, редко выходящие днем на поверхность. Среди бесхвостых есть также виды, которые глубоко закапываются в почву. Такова, например, *чесночница*. Для подавляющего большинства лягушек почва служит лишь местом временного нахождения, а не постоянной средой обитания, как для безногих наземных земноводных.

Хотя амфибии и живут в разнообразных условиях, их географическое распространение связано с наличием весьма специфических сочетаний тепла и воды. Основные из них следующие: высокая температура, наличие водоемов, значительная влажность воздуха, определенный химизм воды и почвы.

Тепло — обязательное условие успешного существования земноводных. При температуре 7—8 °С большинство видов уже впадают в оцепенение, а при температуре -2 °С погибают. Низкая температура

воды не обеспечивает развития яиц и личинок. Вот почему амфибии наиболее многочисленны в тропических областях. По мере движения к полюсам их становится все меньше. За Северный полярный круг немного заходят (и то в немногих местах) только *травяная* и *остромордая лягушки*, *сибирский четырехпалый тритон* и *сибирский углозуб*.

Весьма неблагоприятен для амфибий и засушливый жаркий климат. Верхний температурный предел жизнедеятельности для большинства видов лягушек равен примерно 40 °С. Имея тонкую кожу, они теряют много влаги. При быстром высыхании лягушки умирают при потере 15 % первоначальной массы, но при медленном высыхании выдерживают почти вдвое большую потерю массы. А вот у *австралийской циклораны* в мочевом пузыре содержится запас воды, который составляет до 50 % массы тела.

Лучше других засушливые условия переносят жабы, что связано с ороговением их эпидермиса, защищающего тело от иссушения. Кроме того, жабы ведут ночной образ жизни и в силу этого избегают действия дневного зноя. Жабы обитают даже в пустынных областях Средней Азии, где встречаются, однако, только в оазисах.

Сухость воздуха имеет значение не только для эффективности дыхания, но и для поддержания температуры тела.

Важное значение для амфибий имеет химизм среды. Амфибии не могут жить в соленой воде или на сильно засоленных почвах. Установлено, что раствор хлорида натрия концентрацией около 1 % губителен для личинок и для многих взрослых форм. Это обуславливается гипотоничностью тканевых растворов и крови амфибий по отношению к морской воде и большой проницаемостью их кожи. Поэтому морские проливы представляют непреодолимую преграду для расселения земноводных, и они отсутствуют на большинстве океанических островов, даже в тропических странах с их оптимальными для существования этих животных условиями.

Защитные приспособления. Защитные приспособления у амфибий развиты сравнительно слабо, и в подавляющем большинстве случаев действие их не имеет активного характера.

Наиболее действенным защитным приспособлением, видимо, являются кожные железы, секрет которых ядовит. Особенно сильно развиты ядовитые железы у *жаб*, *жерлянок*, *чесночниц* и *саламандр*. По этой причине их почти не трогают птицы и звери. Попадая на слизистые оболочки, яд вызывает сильное раздражение и отравление. Лягушки, посаженные в одну банку с жерлянками, уже через несколько часов погибали, отравленные секретом их кожных желез. Еще сильнее действует этот секрет при попадании в кровяное русло. При значительной его дозе собака, например, погибает менее чем через час.

Наиболее ядовиты представители рода *Листолазы* (*Phyllobatus*), обитающие в лесах Колумбийских Анд. Их яд сильнее кураре — к ним

опасно прикасаться. Индейцы использовали яд листолазов для отравленных стрел.

Ядовитые формы — саламандры, жерлянки — окрашены очень ярко, что, видимо, имеет предостерегающее значение. Неядовитые зеленые и бурые лягушки имеют криптическую окраску и малозаметны в окружающей обстановке. Некоторые виды квакш меняют окраску в зависимости от места нахождения. Так, на листьях квакши становятся ярко-зелеными, на стволах деревьев — бурыми.

Активно защищаются лишь немногие виды. Крупные лягушки, например рогатые, бросаются на преследователя и делают попытку кусаться.

Упомянем, наконец, о способности к регенерации. Некоторые саламандры, будучи схвачены за хвост, отбрасывают его. В последующем хвост отрастает вновь — регенерирует. Установлено, что регенерируют и другие части тела, например конечности. Особенно наглядно эта способность выражена у личинок. Во взрослом состоянии она хорошо проявляется у хвостатых. Бесхвостые после метаморфоза эту способность утрачивают вовсе.

Питание. Питание амфибий довольно однообразно. Пищей служат почти исключительно животные организмы, и только личинки кормятся и растениями. Бесхвостые и большинство хвостатых ловят главным образом беспозвоночных: земляных червей, пиявок, моллюсков и различных насекомых. Зеленые лягушки нападают иногда на птенцов, мелких грызунов и рыб. Лягушка-бык и рогатая лягушка ловят птенцов, мышей, крыс, иногда хватают водяных змей. Гигантская саламандра питается в значительной мере рыбой и икрой. Икру едят и другие хвостатые. Безногие поедают земляных червей и муравьев, в гнездах которых они нередко селятся.

Личинки большинства бесхвостых кормятся в значительной мере растительной пищей. Они заглатывают плавающие водоросли, скоблят роговыми «хоботками» стебли подводных растений. Одновременно они захватывают и планктонных беспозвоночных: инфузорий, коловраток, мелких ракообразных. В связи с питанием растительной пищей кишечник личинок бесхвостых относительно длиннее, чем у взрослых. Личинки хвостатых и безногих амфибий питаются животными организмами.

Техника добывания пищи различна у разных групп. Бесхвостые ловят только двигающуюся добычу, которую они захватывают, выбрасывая клейкий язык. Реже (главным образом зеленые лягушки) они хватают добычу челюстями и лапами. Распознают добычу они, видимо, только зрением, если объекты питания находятся в движении. Безногие и хвостатые отыскивают добычу при помощи обоняния и ловят не только двигающиеся, но и неподвижные объекты, которые захватывают челюстями или языком.

Размножение. Внешние различия между самцами и самками у амфибий выражены сравнительно слабо. У некоторых (главным об-

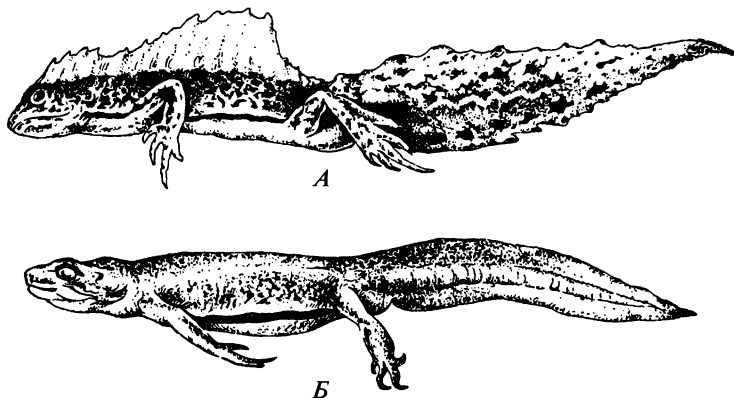


Рис. 85. Половой диморфизм у тритонов: брачный наряд у малоазиатского тритона (*Triturus vittatus*):

А — самец; Б — самка

разом у бесхвостых) самцы несколько мельче самок. Самцы *бурых лягушек* весной приобретают фиолетовый оттенок на спине и на горле. Яркая пятнистая окраска характерна для брачного наряда *тритонов*. Есть отличия и морфологического характера. Так, у самцов *гребенчатого тритона* кожистая фестончатая оторочка на спине и на хвосте разрастается весной особенно сильно, и в ней развивается густая сеть кровеносных сосудов (рис. 85). У самцов бесхвостых на внутренних пальцах передних ног имеются мозолистые утолщения, увеличивающиеся в брачный период, когда они помогают самцу плотнее обхватить самку и крепче ее удерживать. У некоторых видов брачные мозоли имеются и на других частях конечностей.

Стиль размножения большинства амфибий — «рыбий». Икра мелкая, многочисленная, оплодотворение наружное (рис. 86).

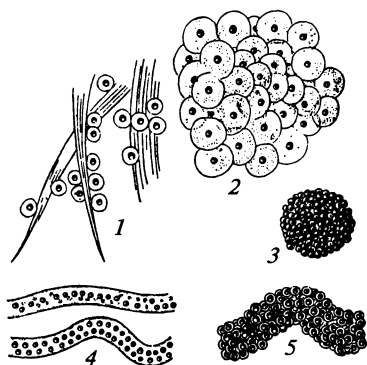


Рис. 86. Икра разных видов бесхвостых:

1 — жерлянки; 2 — лягушки; 3 — квакши;
4 — жабы; 5 — чесночницы

Общей особенностью размножения амфибий является их привязанность в этот период к воде, в которую они откладывают яйца, где происходит развитие личинок. Несомненно, что это было изначально чертой земноводных, унаследованной от рыб. В последующем у ряда видов выработались новые приспособления, позволившие им размножаться и вне водоемов. Однако эти способности имеют явно вторичный характер и свойственны лишь немногим земноводным. Подробнее об этом будет сказано далее.

Оплодотворение у *бесхвостых*, за немногими исключениями, наружное. Самец, сидящий на спине самки, обхватывает ее передними лапками и сжимает с большой силой, выдавливая яйца. Объятия длятся долго, иногда несколько дней. Животные в это время держатся в воде. У большинства *хвостатых* и всех *безногих* оплодотворение внутреннее, однако только у последних бывает настоящее совокупление, и самцы у них имеют копулятивные органы. У *тритонов* самец после довольно длительного ухаживания за самкой выпускает в воду семя, заключенное в продолговатые пакетики — сперматофоры. Они приклеиваются к подводным растениям, и самка, подплывая, захватывает их клоакой. У более наземных хвостатых (например, у саламандр) спаривание бывает на суше.

Как правило, оплодотворенные яйца земноводных развиваются в водоемах, где родители оставляют их на произвол судьбы. Однако известны и исключения. Так, *безногие* в большинстве случаев откладывают яйца в земляной норе, под корнями или камнями. Отложив около 20 яиц, самка обвивается вокруг них и остается в таком положении до выхода личинок. Личинки переселяются в воду, где очень быстро заканчивают метаморфоз.

Сумчатые квакши (*Gastrotheca*) оплодотворенные яйца помещают в глубокую складку кожи на спине (рис. 87). У некоторых видов головастики после выхода из сумки заканчивают свое развитие в воде; у других все стадии развития проходят в сумке, откуда выходят уже закончившие превращение лягушата.

Самки *суринамской пипы* (*Pipa*) вынашивают яйца у себя на спине. К периоду размножения у них выпячивается клоака, образуя длинный яйцеклад, который самец, влезая на самку, заворачивает ей на спину и вдавливая яйца в сильно разбухающую к этому времени кожу спины самки так, что каждое яйцо располагается в своей ячейке. Число яиц в кладке бывает 50—100. Все стадии развития проходят в ячейках, и наружу выходят или лягушата, уже закончившие превращение, или личинки.

В очень своеобразных условиях развиваются яйца южноамериканской лягушки — *ринодермы Дарвина* (*Rhinoderma darwini*). Самец заглатывает оплодотворенные яйца и проталкивает их в длинный голосовой мешок, расположенный под кожей на груди и брюхе. Одновременно в мешке помещаются 20—30 яиц. Их развитие первоначально идет за счет желтка. В последующем личинки сростаются

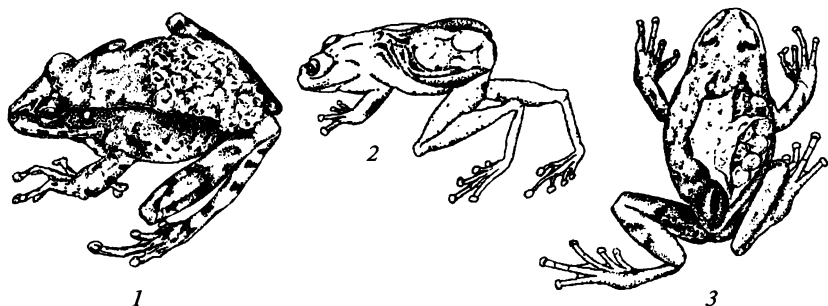


Рис. 87. Эволюция выводковой сумки у квакш:

1 — квакша (*Hyla evansi*); отложенные самкой яйца помещаются на ее спине между спинно-боковыми складками; 2 — карликовая сумчатая квакша (*Nototrema rugmaea*); яйца помещаются между сильно разрастающимися складками кожи на спине самки; образующийся таким образом выводковый мешок открывается большой продольной щелью (на рисунке одна из складок мешка сильно оттянута); 3 — сумчатая квакша (*Nototrema marsupiatum*); яйца помещаются в выводковую сумку самки через небольшое отверстие на задней части спины, так как кожные складки сумки на большем своем протяжении сращены. (На рисунке показана вскрытая сумка.)

поверхностью спины и хвоста со стенками голосового мешка родителя, и через богатую кровеносную сеть происходит обмен веществ. Наружу выходят лягушата, уже закончившие превращение.

Некоторые виды лягушек откладывают яйца в своего рода гнезда. Так, южноамериканские филломедузы спариваются на ветвях растений, свисающих над водой. Они сближают края листьев и помещают в образовавшийся пакет оплодотворенные яйца (рис. 88). При этом края листьев склеиваются студенистыми оболочками яиц. Выведшиеся личинки некоторое время находятся в разжиженной массе оболочек, после чего вываливаются в воду, где и заканчивают метаморфоз.

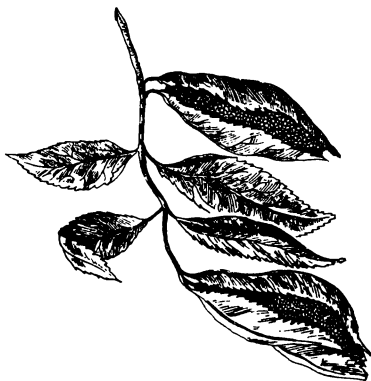


Рис. 88. Гнездо филломедузы (*Phyllomedusa hypochondrialis*)

Немногим из амфибий свойственно живорождение, и чаще оно встречается у хвостатых, реже — у безногих и немногих видов пустынных жаб.

Так, *пятнистая саламандра* (*Salamandra salamandra*) обычно живородяща, но иногда (при содержании в неволе) она откладывает яйца, из которых тотчас же выходят личинки, снабженные уже наружными жабрами.

Вполне сформировавшихся детенышей рожают распространенные в Италии *пещерные саламандры* (*Hydromantes*) и некоторые виды безногих.

Все описанные случаи отклонения от типичного для амфибий стиля размножения представляют приспособления, обеспечивающие успех воспроизведения видов, обитающих в специфической жизненной обстановке. Напомним, что внутреннее оплодотворение, забота о потомстве, заключающаяся в предохранении яиц от высыхания, или живорождение свойственны безногим, обитающим в совершенно необычной для амфибий обстановке — под землей. В водоемах, менее пригодных для развития яиц, — в быстрых горных ручьях — живорождение возникает у некоторых саламандр. Наряду с этим многие их виды ведут преимущественно наземный образ жизни, и внутреннее оплодотворение, несомненно, является приспособительной особенностью в этих условиях.

Такие специфические формы, как вынашивание яиц в кожистой сумке (*гастротекс*), в голосовых мешках (*ринодерма*), устройство гнезд (*филломедуза*), присасывание личинок к телу взрослых при их миграциях (*древотазы*), свойственны видам, населяющим тропические области с их резкими чередованиями засушливых и дождливых периодов, и древесным видам, т. е. заселившим новую, вторичную для земноводных, среду. Появление своеобразных приспособлений к размножению в этих необычных условиях вполне понятно.

Существует зависимость между совершенствованием приспособлений к размножению и плодовитостью. Наибольшее число яиц откладывают виды, мечущие их в воду и оставляющие на произвол

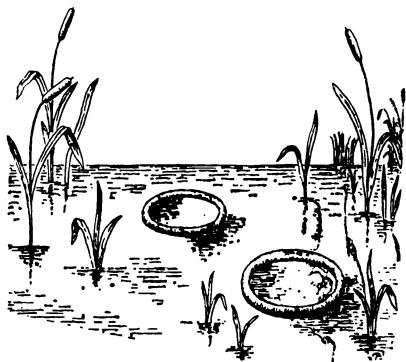


Рис. 89. Гнездо квакши-кузнеца (*Hyla faber*)

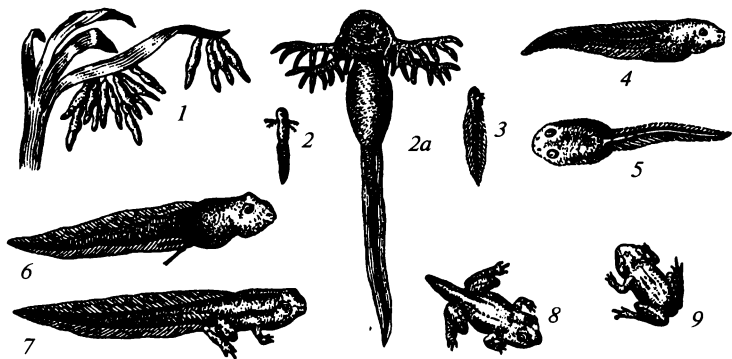


Рис. 90. Последовательные стадии развития головастика (1—8) до его превращения в молодую лягушку (9) (2a — стадия 2 при большом увеличении)

судьбы. *Травяная лягушка* откладывает 1,5—3 тыс. яиц, *зеленая лягушка* — 3—8 тыс. икринок, *жаба* — около 10 тыс. Виды же с выраженной заботой о потомстве имеют меньшую плодовитость. Так, *черная саламандра* рождает одновременно только двух детенышей, а *пятнистая саламандра* — одного. Несколько большее число яиц имеют виды, вынашивающие их на теле или обвивающиеся вокруг яиц. Так, *цейлонский рыбозмей* откладывает 10—15 яиц, *кольчатая червяга* — 5—10 яиц, у *пиры* число яиц равно 50—100, у *ринодермы Дарвина* — 20—30. Еще больше яиц у видов, строящих для них гнезда: у *летающей яванской лягушки* — около 70, у *филломедузы* — около 100, у *квакши-кузнеца* — несколько десятков (рис. 89).

Развитие. Желток в яйцах амфибии распределен неравномерно и сконцентрирован на нижней, более светлой, части яйца. Пигментированная шапочка на верхней (анимальной) части яйца, видимо, является приспособлением для защиты от вредного действия ультрафиолетовых лучей. Дробится яйцо полностью, но неравномерно. Через 8—10 суток после оплодотворения зародыш (у лягушек) прорывает яйцевые оболочки и в виде личинки — головастика — выходит наружу. Первоначально у головастика нет парных конечностей и органом движения служит хвост, окаймленный хорошо развитой перепонкой. Передние и задние конечности закладываются почти одновременно, но снаружи они долго незаметны и сначала становятся видны задние конечности. Вслед за этим у бесхвостых начинается укорачиваться, а затем и вовсе пропадает хвост (рис. 90).

Все личинки имеют по-разному развитые органы боковой линии, которые у безногих и бесхвостых (за немногими исключениями) затем исчезают. Органами дыхания первоначально служат две-три пары наружных ветвистых жабр. Далее у большинства видов наружные жабры атрофируются и взамен развиваются жаберные щели с лепест-

ками. Только у некоторых хвостатых наружные жабры сохраняются пожизненно. Поначалу головастики имеет двухкамерное сердце, так как в предсердии еще нет перегородки. Существует только один круг кровообращения, принципиально не отличимый от такового у рыб. В последующем из переднего (глоточного) отдела пищеварительной трубки путем парных выпячиваний формируются легкие. Они снабжаются кровью от четвертой артериальной дуги, однако четвертая пара жабр у земноводных не развивается. По мере развития легких внутренние жабры исчезают и, естественно, видоизменяется кровеносная система. Первая пара жаберных сосудов превращается в сонные артерии, вторая — в системные дуги аорты, третья у большинства недоразвивается; четвертая становится легочными артериями.

Происходят изменения и в других системах органов. Пронефрические почки головастика исчезают и заменяются мезонефрическими. Кишечник укорачивается. Головастик становится лягушонком.

Неотения. Уже давно было замечено, что иногда головастики некоторых бесхвостых (лягушек, жаб, чесночниц, жерлянок) не заканчивают в обычный срок метаморфоза, а остаются личинками и на следующий год жизни. Рост их при этом не прекращается, и личинки достигают необычно больших размеров. Однако размножаться они не способны. Такое явление получило название *неполной неотении*. Более своеобразные отклонения в развитии свойственны хвостатым. У некоторых видов личинки достигают размеров взрослых (а иногда и более), и у них созревают половые продукты. Животные начинают размножаться, сохранив все внешние личиночные признаки. Подобное явление, известное под названием *полной неотении*, свойственно некоторым видам тритонов и особенно американским амбистомам, неотенические формы которых широко известны под названием *аксолотлей*. Последних ученые долгое время считали самостоятельными видами. В естественных условиях известны случаи нормального развития амбистомы, когда животное, закончив превращение, после утраты наружных жабр и перехода от водного к наземному образу жизни начинает размножаться. Однако чаще и в природной обстановке встречаются неотенические формы амбистом, т.е. аксолотли.

В неволе превращения аксолотля в амбистому можно добиться путем соответствующих воздействий на развивающийся организм. Установлено, что у аксолотлей недоразвита щитовидная железа. Ее пониженная продукция и служит основной причиной неотении. При введении в организм аксолотлей гормона щитовидной железы тироксина начинается быстрый метаморфоз, превращению способствует также изменение условий их жизни. Затрудняя аксолотлям пребывание в воде и дыхание жабрами и стимулируя наземное существование и легочное дыхание, иногда удается вызвать метаморфоз без введения гормона. Видимо, при таких условиях жизни повышается активность щитовидной железы. Надо думать, что и в природной обстановке

превращение аксолотля в амбистому происходит в тех случаях, когда условия жизни стимулируют повышенную гормональную активность щитовидной железы.

Годовой цикл. Сравнительно малая приспособленность амфибий к обитанию в наземной среде обуславливает резкие изменения их образа жизни в связи с сезонными изменениями условий существования. В густых тропических лесах относительно ровная температура и высокая влажность в течение всего года обеспечивают круглогодичное активное существование амфибий. Однако в некоторых областях тропической зоны чередование дождливых и засушливых сезонов приводит к резким изменениям условий жизни. В периоды засух амфибии исчезают. Они зарываются в ил, прячутся в норы, под корни или под камни. Например, на Яве такая летняя спячка длится около пяти месяцев.

В умеренных и северных широтах летней спячки не бывает, амфибии перестают быть активными зимой. Условия зимней спячки у разных групп амфибий различны. В средней полосе России лягушки собираются на места зимовок уже в сентябре, когда температура воздуха становится в среднем $8-12^{\circ}\text{C}$, а минимальная падает до $3-5^{\circ}\text{C}$. Отдельные активные особи встречаются под Москвой и до середины октября.

Осенью происходит миграция амфибий к местам зимовок. Травяные лягушки в это время собираются в довольно значительные группы. Меняется и их суточная активность. Из ночных они становятся дневными, что связано с понижением температуры ночью. Надо учесть, что понижение температуры совпадает и с прекращением активности насекомых и червей, служащих лягушкам кормом.

Вопреки распространенному мнению *бурые травяные лягушки* (*Rana temporaria*) зимой обычно в ил не закапываются, а держатся на дне под камнями, в зарослях водорослей. Для зимовки выбирают ручейки с быстрым течением и глубокими бочагами. В глубоких канавах и ямах с торфяным дном лягушки зимуют реже, и здесь они зарываются в ил довольно глубоко.

Жабы и *квакши* зимуют на суше в нежилых норах грызунов, под корнями деревьев, под камнями, в подвалах под домами.

Тритоны и *саламандры* зимуют также на суше. Они зарываются в мох, залезают в норы, под корни деревьев или под камни, где нередко собирается по несколько десятков экземпляров. Установлено, что тритоны переносят более низкие температуры, чем лягушки. Они способны выносить охлаждение до $-1,5^{\circ}\text{C}$, в то время как лягушки только до $-0,5-0,8^{\circ}\text{C}$.

Весной раньше всех пробуждаются *бурые травяные лягушки*. Под Москвой они появляются в первых числах апреля, иногда уже в конце марта. *Зеленые лягушки* выходят позднее — в первой половине мая. *Тритоны* пробуждаются довольно рано — в середине апреля, когда местами в Центральной России еще лежит снег.

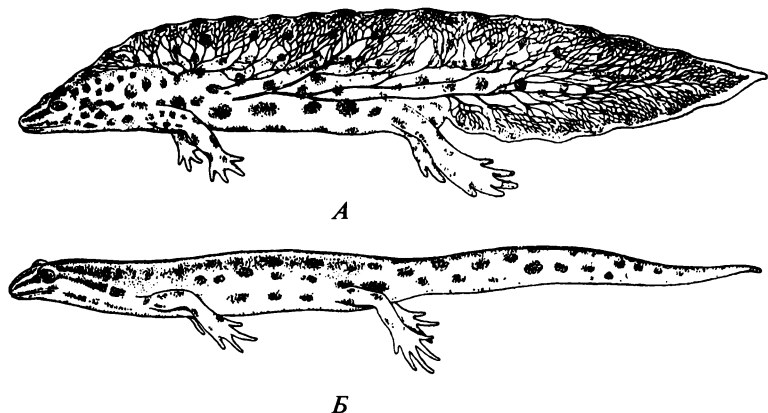


Рис. 91. Самцы обыкновенного тритона в период размножения (А) и в период обитания на суше (Б)

После весеннего пробуждения амфибии ведут очень активный образ жизни, что связано с периодом размножения. Подавляющее большинство их переселяется в воду, где происходят спаривание и откладывание икры. После размножения поведение амфибий существенно меняется. Жабы и травяные лягушки покидают водоемы. Жабы становятся активными только ночью, травяные лягушки также активны преимущественно в сумерках и ночью. Тритоны остаются в воде около 2—3 месяцев, в это время они активны круглые сутки. В середине лета тритоны покидают водоемы и становятся сухопутными животными. В этот период они активны только ночью.

Смена условий жизни отражается и на морфологической организации животных. Так, у тритонов кожа тонкая, обильно увлажняемая выделениями желез только в период водного существования. При жизни на суше она становится толстой и грубой, что, несомненно, носит приспособительный характер к жизни вне воды. Одновременно меняется и внешний вид животного. У обыкновенного тритона вовсе исчезает бахромчатый плавник, у гребенчатого тритона он заметно уменьшается. Установлено, что разрастающаяся в период водного существования кожистая оторочка на спине и на хвосте служит местом наибольшего ветвления кожных кровеносных сосудов (рис. 91) и способствует кожному дыханию.

Таким образом, сезонные изменения условий жизни вызывают резкие изменения биологии амфибий.

Значение земноводных. Земноводные занимают заметное место в биоценозах, в цепях питания. Лягушки и жабы уничтожают много беспозвоночных животных, в том числе вредителей сельского и лесного хозяйства, членистоногих, моллюсков. Водные виды поедают личинок вредящих человеку насекомых и животных, распростра-

няющих болезни. Так, тритоны уничтожают личинок комаров, в том числе и тех видов, которые передают малярию. Польза амфибий, особенно жаб, усиливается тем, что они часто активны ночью, когда спит большинство насекомых птиц. Известны случаи преднамеренного завоза и выпуска амфибий (главным образом жаб) для биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства.

В средней полосе России одна травяная лягушка съедает за сутки примерно семь животных — вредителей сельского и лесного хозяйства (насекомых, их личинок, брюхоногих моллюсков), а за 6 месяцев периода активности — около 1 200.

Сравнительно с другими позвоночными земноводные не имеют большого практического значения. В общем они очень полезны для человека. Некоторые амфибии служат пищей для ценных пушных хищников, например для черного хоря и енотовидной собаки. Пища последней часто состоит более чем наполовину (до 65 %) из лягушек и головастиков. Лягушками и головастиками кормятся и многие птицы, например утки, цапли, журавли и др. Есть опыты разведения головастика для откорма домашних уток. Наконец, в некоторых странах население употребляет в пищу мясо лягушек и крупных саламандр.

Лягушек в громадном количестве используют для научных и учебных целей. Однако в ряде стран добыча амфибий без специальных разрешений запрещена.

Реальная отрицательная роль земноводных практически не установлена. Номинально она проявляется лишь местами, в определенных условиях. Так, озерная зеленая лягушка поедает молодь рыб. В желудках лягушек, добытых в местах скопления молоди рыб, находили до 30 — 40 мальков сазана и воблы длиной 10 — 20 мм. Однако исследования В. К. Маркузе (1964), проведенные в низовьях Волги в условиях нересто-выростных хозяйств, показали, что вся популяция лягушек за время нахождения мальков в рыбхозе уничтожает менее 0,1 % мальков.

Охрана земноводных. Состояние природных популяций многих видов амфибий на сильно измененных человеком территориях вызывает опасения из-за быстрого сокращения численности этих животных. Наибольшую опасность представляет разрушение естественных мест обитания. При хозяйственном освоении естественных природных территорий наибольшую угрозу для амфибий представляют вырубка лесов, осушение и загрязнение водоемов, избыточное использование удобрений и ядохимикатов. Сильно подорваны природные популяции видов, используемых человеком в гастрономических целях, для научных экспериментов и в учебной практике при подготовке медиков и биологов. Предпринимаются попытки разводить в неволе 30 видов амфибий.

В Красную книгу Международного Союза охраны природы (МСОП) включено немного видов амфибий из-за недостатка сведений о современном состоянии их природных популяций.

В Западной Европе численность одной трети видов амфибий находится в угрожающем состоянии. Несомненно, что одним из наиболее редких эндемичных видов является *европейский протей* (*Proteus anguinus*), обитающий в водоемах карстовых пещер Югославии. Раньше его ловили в больших количествах, когда животных выносило из подземных водоемов во время паводков. Сейчас ловить его запрещено, он включен в Красную книгу МСОП.

Вызывает опасение состояние природных популяций *техасской слепой саламандры* (*Typhlomolge rathbuni*), также включенной в Красную книгу МСОП. Теперь она встречается очень редко в водоемах пещер и глубоких колодцах Техаса (США).

В Красную книгу Российской Федерации (2001) включены 8 видов амфибий, среди них следующие эндемичные виды. *Уссурийский когтистый тритон* (*Onychodactylus fischeri*) — редкий, сокращающий свою численность вид юга Хабаровского и Приморского краев. Он также включен в Красную книгу МСОП. Эндемичный *малоазиатский тритон* (*Triturus vittatus*), обитающий в горных лесах у водоемов на юге Краснодарского края. *Кавказская крестовка* (*Pelodytes caucasicus*) — эндемик Кавказа, sporadически распространена в Краснодарском крае и Северной Осетии. В Красную книгу РФ включена *камышовая жаба* (*Bufo calamita*). Она обладает широким ареалом: обитает в Прибалтике, Белоруссии, Западной Европе, но на территории России встречается только в Калининградской области, где численность ее сокращается.

ПОЗВОНОЧНЫЕ С ЗАРОДЫШЕВЫМИ ОБОЛОЧКАМИ (АМНИОТА)

Группу высших позвоночных, ведущих наземный образ жизни, составляют пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие. Хотя известны случаи обитания высших позвоночных в воде, все они результат вторичного приспособления к водной среде. Об этом говорят многие данные палеонтологии, эмбриологии и экологии.

Все высшие позвоночные имеют внутреннее оплодотворение. Они размножаются на суше, и только немногие живородящие виды (например, китообразные) размножаются в воде. При эмбриональном развитии у высших позвоночных развиваются особые зародышевые оболочки. По названию одной из зародышевых оболочек — амниотической — высшие позвоночные именуется *амниотами*; низшие же позвоночные, у которых при эмбриональном развитии зародышевые оболочки не формируются, носят название *анамний*. У видов, откладывающих яйца, зародышевые оболочки наряду с яйцевыми обеспечивают возможность развития зародыша в наземно-воздушной среде.

Общая характеристика

Пресмыкающиеся — первые типичные наземные позвоночные животные, все основные черты Amniota у них ярко выражены.

Они дышат только легкими и имеют оформленные дыхательные проводящие пути; механизм дыхания — всасывательного типа при помощи грудной клетки; их тело покрыто кожей с ороговевшими щитками, лишенной желез. У пресмыкающихся прогрессивно изменяются скелет и мускулатура, обеспечивая движение по твердому субстрату и пищевую активность. Особенности размножения характеризуются внутренним оплодотворением, развитием яйцевых и зародышевых оболочек, усилением заботы о потомстве.

Ряд особенностей рептилий свидетельствует о примитивности организации: пойкилотермия, низкий уровень обменных процессов, смешение крови в сердце и др. Общее число видов современных рептилий около 7 000.

Строение пресмыкающихся

(на примере ящерицы рода *Lacerta*)

Кожные покровы. Кожные покровы рептилий существенно отличаются от кожных покровов амфибий (рис. 92). Верхний слой эпидермиса ороговевает и постоянно слущивается. Его регенерация обеспечивается деятельностью нижнего, живого, слоя эпидермиса. В нем формируются *роговые щитки*, или чешуи. Ороговение эпидермиса и наличие роговых чешуй имеют важное приспособительное значение, предохраняют тело животных от иссушения. Однако распространенное мнение о непроницаемости кожи рептилий для воды не совсем точно. Мало воды через кожу теряют виды, обитающие

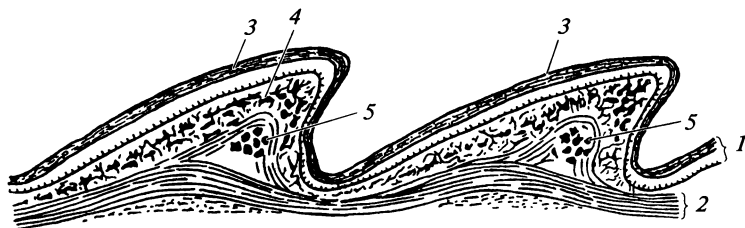


Рис. 92. Продольный разрез через кожу ящерицы (*Lacerta*):

1 — эпидермис; 2 — собственно кожа; 3 — роговой слой; 4 — пигментные клетки; 5 — кожные окостенения

в пустынных засушливых областях. У крокодилов же до 75 % всех влагопотерь осуществляется через кожу.

У некоторых видов под роговыми чешуями залегают *костные бляшки*, развивающиеся как кожные окостенения в кутисе. Кожа рептилий в отличие от амфибий плотно прилегает к телу и не образует столь характерных, как, например, для лягушек, подкожных лимфатических мешков. Кожных желез у рептилий почти нет. У ящериц по внутреннему краю бедер имеется ряд отверстий — бедренных пор, из которых в период размножения выделяется вязкий секрет. Значение бедренных пор невыяснено. Немногочисленные *кожные железы* развиты у крокодилов, особенно у молодых. Они расположены на спине, на нижней челюсти, в области клоаки. Есть зачатки кожных желез и у змей. Относительно хорошо кожные железы развиты у некоторых черепаха.

Скелет. Позвоночник большинства ящериц составлен *процельными позвонками*. У низших рептилий (агамы, гекконы) тела позвонков амфицельные. Позвоночный столб более расчлененный и подвижный, чем у амфибий. Он состоит из четырех отделов: шейного, грудопоясничного, крестцового и хвостового.

В *шейном* отделе у ящериц восемь позвонков. Особенностью этого отдела является не только значительно большее, чем у амфибий, число позвонков, но и своеобразное строение (как и у прочих высших позвоночных) двух первых шейных позвонков. Первый шейный позвонок, *атлас*, или *атлант*, представляет собой костное кольцо, разделенное связкой на нижнюю и верхнюю половины. Верхнее отверстие служит для соединения головного мозга со спинным; в нижнее заходит зубовидный отросток второго шейного позвонка — *эпистрофея*. Атлас вращается вокруг этого зубовидного отростка. Данные эмбрионального развития показывают, что зубовидный отросток представляет собой тело первого шейного позвонка, сочленившееся (но у рептилий не срастающееся) с телом эпистрофея. Эта особенность шейного отдела позвоночника обеспечивает подвижность головы.

Грудопоясничный отдел у ящериц состоит из 22 позвонков. Все они несут ребра. Ребра первых пяти позвонков присоединены к груди и формируют настоящую *грудную клетку*, свойственную большинству пресмыкающихся (полной грудной клетки нет, например, у змей, у которых нет и грудины). Грудина ящериц хрящевая, эмбрионально она возникает в результате срастания грудных концов ребер.

В *крестцовом* отделе два позвонка. К их поперечным отросткам причленяются подвздошные кости таза.

Хвостовой отдел включает несколько десятков позвонков. Передние из них несут остистые и поперечные отростки и даже зачаточные ребра. К концу хвоста позвонки утрачивают отростки и приобретают вид палочковидных косточек. Тела почти всех хвостовых позвонков разделены тонкой неокостеневающей прослойкой на передние и задние отделы. При отбрасывании хвоста (аутомии) разрыв проис-

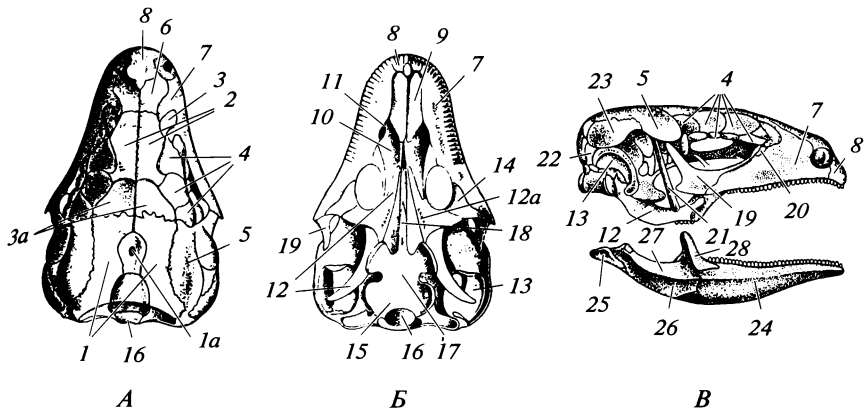


Рис. 93. Череп ящерицы (*Lacerta*):

вид сверху (А); снизу (Б); сбоку (В). Кости: 1 — теменные (1а — отверстие для теменного глаза); 2 — лобные; 3 — предлобная; 3а — предтеменные; 4 — надглазничные; 5 — заглазничная; 6 — носовая; 7 — верхнечелюстная; 8 — межчелюстные; 9 — сошник; 10 — нёбная; 11 — хоана; 12 — крыловидная (12а — зубы на крыловидной кости); 13 — квадратная; 14 — поперечная; 15 — основная затылочная; 16 — затылочный мышелок; 17 — основная клиновидная; 18 — остаток парасфеноида; 19 — скуловая; 20 — слезная; 21 — столбчатая (надкрыловидная); 22 — чешуйчатая; 23 — надвисочная; 24 — зубная; 25 — сочленовная; 26 — угловая; 27 — надугловая; 28 — венечная

ходит не между двумя позвонками, а посередине какого-либо позвонка, в области этой прослойки. Разрыв обуславливается сокращением специальных мышц хвоста, имеющих вид вставленных друг в друга конусов, вершины которых обращены к корню хвоста.

Из всего изложенного видно, что позвоночный столб рептилий характеризуется большей дифференцировкой, обуславливающей лучшую подвижность головы и более прочное прикрепление к осевому скелету пояса задних конечностей. Кроме того, возникновение грудной клетки делает возможным иной, чем у амфибий, механизм воздушного дыхания.

Череп. Особенностью черепа рептилий является почти полное окостенение первичного хрящевого черепа и развитие большого числа кожных костей, формирующих его крышу, бока и дно (рис. 93).

В *затылочной области*, сформированной четырьмя одноименными костями, характерно развитие только одного (а не двух, как у амфибий) *затылочного мышелка*. Область слуховых капсул сложена тремя парами *ушных костей*. В височной области типично наличие *чешуйчатых костей* — важного звена в системе прикрепления задней части верхней челюсти к мозговому черепу. Крыша черепа составлена парными *носовыми, предлобными, лобными, предтеменными, теменными*, группами *окологлазничных костей*.

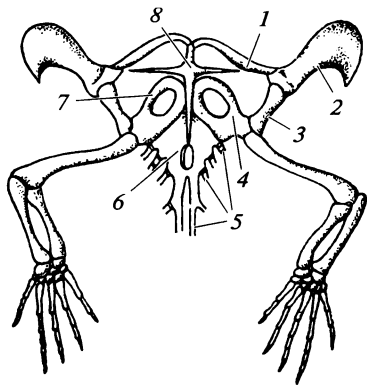


Рис. 94. Плечевой пояс и передние конечности ящерицы (*Lacerta*):

1 — ключица; 2 — надлопаточный хрящ; 3 — лопатка; 4 — кораконд; 5 — ребра; 6 — грудина; 7 — переднекоракондальный хрящ; 8 — надгрудинник

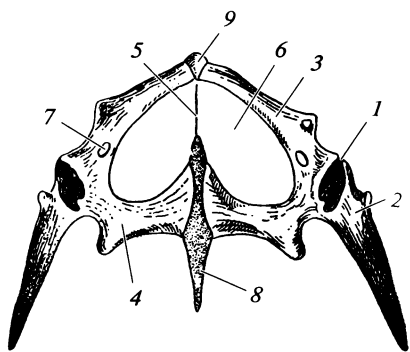


Рис. 95. Тазовый пояс живородящей ящерицы, вид снизу:

1 — суставная впадина для головки бедра; 2 — подвздошная кость; 3 — лобковая кость; 4 — седалищная кость; 5 — связка; 6 — «окно»; 7 — запирающее отверстие; 8 — задний хрящевой отросток; 9 — передний хрящевой отросток

Дно мозгового черепа формируют парные *сошники*, а также *нёбные*, *крыловидные*, *квадратные* и *поперечные* кости. Последняя пара сверху прикрепляется к чешуйчатым костям, а снизу с ней сочленяется нижняя челюсть, состоящая из пяти парных костей: *зубной*, *угловой*, *сочленовной*, *надугловой* и *венечной*. Верхние челюсти представлены парными меж- и верхнечелюстными костями. Сбоку видна *столбчатая* кость.

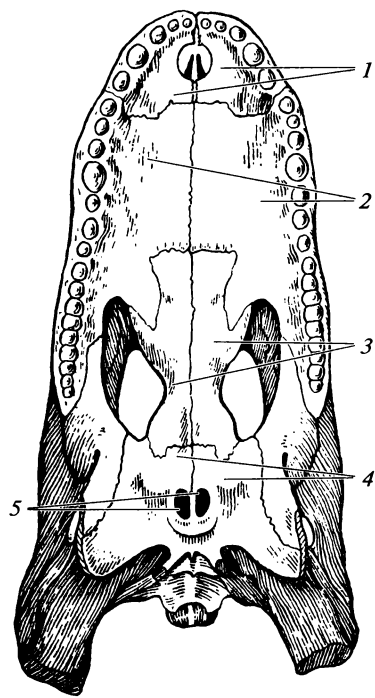
Плечевой и *тазовый* пояса, а также скелет конечностей не имеют принципиальных отличий от таковых у амфибий (рис. 94, 95).

Мускулатура. Рептилии утратили свойственное низшим позвоночным метамерное расположение мускулатуры. Усиление пятипалых конечностей, появление шейного отдела и большая расчлененность скелета — все это приводит к сложной дифференцировке мышечной системы. Оформляется жевательная, шейная, подкожная мускулатура. Важно появление межреберной мускулатуры, играющей роль в механизме дыхания у всех высших позвоночных.

Органы пищеварения. Органы пищеварения устроены несколько сложнее, чем у амфибий. Это выражается в большей расчлененности пищеварительного тракта и в появлении некоторых новых образований. *Ротовая полость* заметно отграничена от глотки. У черепах и крокодилов носоглоточные ходы отделены от ротовой полости *вторичным костным нёбом*. Оно возникает за счет разрастания нёбных отростков межчелюстных и верхнечелюстных костей.

рис. 96. Вторичное костное нёбо у крокодила:

1 — межчелюстные кости; 2 — верхнечелюстные кости; 3 — нёбные кости; 4 — крыловидные кости; 5 — хоаны



самых нёбных и крыловидных костей (рис. 96). На дне ротовой полости располагается подвижный мускулистый язык, способный далеко выбрасываться за пределы ротовой полости. Различна форма языка. У змей и многих ящериц он тонкий и часто раздвоенный на конце. У хамелеонов конец языка расширен. Форма языка связана с характером пищи и способами ее добывания.

Зубы свойственны большинству рептилий и сидят на верхнечелюстных, межчелюстных, крыловидных и нижнечелюстных костях. На сошнике они есть только у гаттерии. Зубы прирастают к краям соответствующих костей, и только у крокодилов они сидят в альвеолах. У черепах челюсти покрыты роговыми пластинами. Слюнные железы развиты сильнее, чем у амфибий.

Желудок хорошо выражен и снабжен сильной мускулатурой. На границе между *тонкой* и *толстой* кишкой находится зачаток *слепой* кишки, развитой лучше у растительноядных сухопутных черепах. Кишечник заканчивается клоакой. **Поджелудочная железа** располагается типично, в первой петле кишечника. **Печень** имеет *селечный пузырь*, проток которого впадает в кишечник вблизи прохода поджелудочной железы.

Органы дыхания. Взрослые рептилии дышат легкими, в связи с развитием рогового покрова кожное дыхание у них отсутствует. Дыхательная система в целом претерпевает ряд изменений.

Как у амфибий, общая форма *легких* мешковидная, однако внутренняя полость значительно уменьшена, так как от стенок легких внутрь отходит сложная сеть перегородок, делящих внутреннюю полость на множество мелких ячеек. Особенно сильно развиты они

у черепах и крокодилов. У наиболее примитивной современной рептилии — гаттерии — внутренняя полость легких еще велика.

У многих видов ящериц и особенно у хамелеонов задняя часть легких не имеет ячеек и перегородок и часто вытянута в виде тонкостенных пальцевидных выростов — *легочных мешков*. Окисления крови в них не происходит.

Выделение шейного отдела сопровождается дифференцировкой дыхательных путей. Оформляется *гортань*, поддерживаемая непарным *перстневидным* и парным *черпаловидным* хрящами. От гортани отходит длинная *трахея*, которая делится на два *bronха*, идущие в легкие.

Механизм дыхания иной, чем у амфибий. Воздух не заглатывается ртом, а втягивается в легкие и выталкивается обратно путем расширения и сужения грудной клетки, обусловленных движением ребер и межреберной мускулатуры. Такой тип дыхания свойствен высшим позвоночным. Более сложная структура легких обеспечивают и более совершенный газообмен.

Увеличивается частота вентиляции легких. Она меняется в зависимости от температуры внешней среды, что имеет некоторое терморегуляционное значение. Так, у некоторых ящериц при температуре воздуха 15 °С частота дыхательных движений в минуту — 26, при 25 °С — 31, а при 35 °С — 37. У некоторых пустынных черепах (например, *Testudo sulcata*) при значительном повышении температуры воздуха резко возрастает отделение слюны, которая, вытекая изо рта, смачивает нижнюю часть головы, шею и конечности. Испарение слюны с этих поверхностей существенно увеличивает теплоотдачу. Однако эти приспособления имеют ограниченное значение и не могут обеспечить постоянство температуры тела и поддержание ее на высоком уровне.

В эмбриональном состоянии газообмен у рептилий осуществляется с помощью аллантоиса.

Органы кровообращения. Органы кровообращения рептилий в большей степени, чем у амфибий, соответствуют наземному образу жизни и связанному с ним легочному дыханию. Это выражается в первую очередь в более полном разделении артериального и венозного потоков крови, что обусловлено изменениями в сердце в артериальной и венозной системах.

Сердце у большинства рептилий, как и у амфибий, трехкамерное. Перегородка между предсердиями всегда полная. В желудочке имеется неполная перегородка (рис. 97). Она отходит от брюшной стороны желудочка и в состоянии систолы делит его на короткий момент на левую и правую части. У крокодилов эта перегородка почти полная, и сердце можно считать четырехкамерным.

Сердечный индекс заметно больше, чем у амфибий (до 2,1). Возрастает и частота пульса: у прыткой ящерицы она равна 65 ударам в минуту. Следовательно, кровоток у рептилий более быстрый, чем

у амфибий, что является важной предпосылкой интенсификации обмена веществ.

Артериальная система имеет ряд существенных особенностей. Артериальный ствол разделен на три сосуда, самостоятельно отходящих от различных частей желудочка. От правой части желудочка (содержащей венозную кровь) отходит общий *легочный сосуд*, который вскоре делится на *левую* и *правую легочные артерии*. От левой части желудочка (содержащей артериальную кровь) отходит *правая дуга аорты*, от нее, в свою очередь, — *сонные* и *подключичные артерии*. Наконец, от середины желудочка отходит левая дуга аорты. Обогнув сердце, она соединяется с правой дугой аорты и образует *спинную аорту*.

В связи с такой дифференцировкой артериальных сосудов в легочные артерии поступает только венозная кровь; в правую дугу аорты, а следовательно, и в сонные и подключичные артерии — чистая артериальная кровь. Только в левую дугу аорты поступает смешанная кровь, и, следовательно, в спинной аорте кровь также смешанная, но с явным преобладанием артериальной. Спинная аорта тянется под позвоночником и отсылает ветви к внутренним органам и мускулатуре. В области таза от спинной аорты отходят крупные подвздошные артерии, несущие кровь к задним конечностям и к хвосту.

Венозная система рептилий не имеет столь существенных особенностей, как артериальная (рис. 98). Из хвостового отдела тела кровь собирается в *хвостовую вену*, которая делится на две *тазовые вены*. Тазовые вены принимают в себя сосуды от задних конечностей, после чего, отделив две *воротные вены почек*, они объединяются в *брюшную вену*. Последняя, приняв ряд вен от внутренних органов, впадает в печень, где образует *воротную систему* кровообращения.

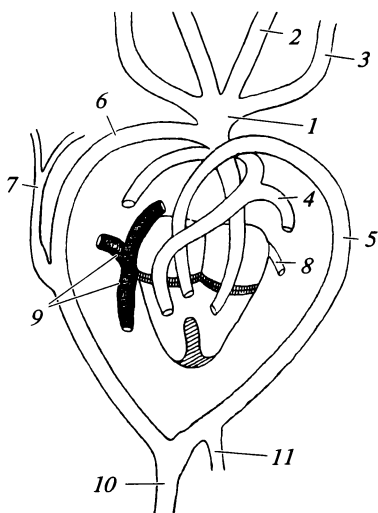


Рис. 97. Сердце ящерицы:

- общий ствол сонных артерий; 2 — внутренняя сонная артерия; 3 — наружная сонная артерия; 4 — легочная артерия; 5 — правая дуга аорты; 6 — левая дуга аорты; 7 — подключичная артерия; 8 — легочная вена; 9 — полая вена (нижняя) и две почечные вены (верхние); 10 — спинная аорта; 11 — желудочно-кишечная артерия (к внутренностям)

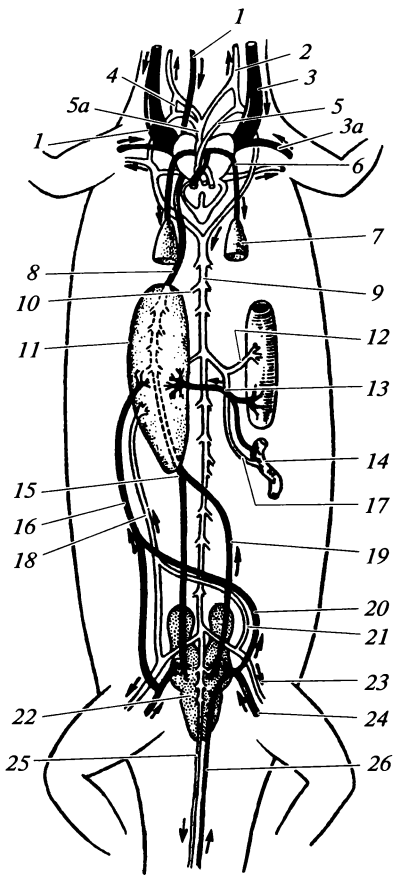


Рис. 98. Схема кровообращения ящерицы:

1 — передняя полая вена; 2 — сонная артерия; 3 — яремная вена; 3a — подключичная вена; 4 — сонный проток; 5 — левая дуга аорты; 5a — правая дуга аорты; 6 — легочная артерия; 7 — легкое; 8 — нижняя полая вена; 9 — спинная аорта; 10 — межпозвоночная артерия; 11 — печень; 12 — кишечная артерия; 13 — воротная вена печени; 14 — тонкие кишки (отрезок); 15 — задняя полая вена; 16 — брюшная вена; 17 — брыжеечная артерия; 18 — наружная брыжеечная артерия; 19 — почечная вена (выносящая); 20 — левая тазовая вена; 21 — левая тазовая артерия; 22 — почка; 23 — артерия задней конечности; 24 — вена задней конечности; 25 — хвостовая артерия; 26 — хвостовая вена

Вены, выносящие кровь из почек, образуют основной венозный сосуд туловищной области — *нижнюю полую вену*. Она тянется под позвоночником и изливает кровь в правое предсердие. В нее впадает *печеночная вена*, прошедшая через воротную систему сосудов печени.

От головы кровь собирается в парные *яремные вены*, которые, соединившись с парными *подключичными венами*, образуют две (левую и правую) *передние полые вены*. Они впадают в правое предсердие. В левое предсердие изливают кровь *легочные вены*. У некоторых видов перед впадением в сердце они объединяются в один сосуд.

Органы выделения. Органы выделения взрослых рептилий представлены *тазовыми почками (метанефрос)*. Они развиваются позади зачатков туловищных почек из общей с ними зачатковой ткани. Туловищные почки формируются как зародышевые органы выделения, функционирующие до вылупления молодых животных

из яйца и некоторое время после вылупления. При развитии тазовой почки от вольфов канала отделяется канал, соединяющийся с выделительными трубочками новой почки. Таким образом формируется *мочеточник*. Левый и правый мочеточники впадают со спинной стороны в клоаку. С брюшной стороны в клоаку открывается *мочевой пузырь*. У крокодилов, змей и некоторых ящериц мочевой пузырь недоразвит.

После образования тазовых почек туловищные почки у самок практически редуцируются. Однако у самцов передние их части сохраняются и представляют собой *придатки семенников*, через которые проходят семявыносящие каналы.

Заметно изменяется структура тазовой почки. В ней возрастает число нефронов: в среднем у рептилий их около 5 тыс. Существенно меняется строение нефронов: достаточно явственно развитые сосудистые клубки есть только у черепах и крокодилов, т. е. у форм, ведущих в той или иной мере полуводный образ жизни. У чешуйчатых сосудистые клубки развиты слабо. Мочеотделение в этом случае осуществляется преимущественно за счет секреции извитыми канальцами нефронов. В соответствии со сказанным скорость фильтрации мочи у рептилий значительно медленнее, чем у амфибий.

Моча у подавляющего большинства рептилий кашицеобразная. Основным продуктом азотистого обмена в аридных условиях служит *мочевая кислота* — вещество, плохо растворимое в воде, для ее выведения требуется ничтожно малое количество воды. В общеизвестной триаде конечных продуктов азотистого обмена — аммиак — мочевины — мочевая кислота — последняя обладает наименьшей токсичностью. Такой тип обмена сложился в связи с принципиально иными сравнительно с амфибиями условиями эмбрионального развития рептилий, сопровождающегося наличием яйцевых и зародышевых оболочек. В этом случае принято говорить о «замкнутых» яйцах в отличие от «открытых» яиц рыб и амфибий. Важно подчеркнуть, что откладывание мочевой кислоты в системе яйца при развитии зародыша не грозит самоотравлением.

Органы размножения. *Половые железы* самцов лежат в полости тела по бокам позвоночника. К *семенникам* примыкают *придатки*, представляющие, как сказано, остатки *мезонефроса*. Канальцы придатка впадают в *вольфов канал*, служащий у самцов рептилий (как и у остальных высших позвоночных) только *семяпроводом*. Парные семяпроводы выводят мочевую кислоту в клоаку. Все рептилии, кроме гаттерии, имеют *совокупительные органы*. У ящериц и змей это парные выросты задней стенки клоаки, которые в период возбуждения выворачиваются наружу (рис. 99). У крокодилов и черепах копулятивный орган непарный.

У самок формируются парные гроздевидные *яичники*. В качестве *яйцеводов* функционируют *мюллеровы каналы*, представляющие собой тонкостенные трубки, открывающиеся воронками в полость тела,

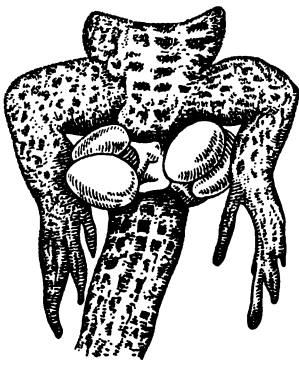


Рис. 99. Наружные выпячивания клоаки самца ящерицы. Видны два выпятившихся копулятивных мешка

а другим концом — в клоаку. В среднем отделе яйцевода имеется железа, выделяющая белковую оболочку яйца. В нижней части яйцевода находятся железы, формирующие пергаментобразную, а у черепах и крокодилов — известковую оболочки яйца. Вольфовы каналы у самок не сохраняются.

Нервная система. Нервная система рептилий более совершенна, чем у амфибий. Полушария переднего мозга относительно крупнее. Большая часть переднего мозга состоит из полосатых тел, кора представлена архипаллиумом. В связи со значительным развитием полушарий переднего мозга *промежуточный мозг* сверху почти не виден. Заметен эпифиз и хорошо развит *теменной орган*. Он помещается в отверстии межтеменной кости и весьма эффективно воспринимает световые раздражения (рис. 100). У гаттерий теменной орган своим строением напоминает глаз. В нем различают уплотненный прозрачный передний отдел, в известной мере подоб-

эффективно воспринимает световые раздражения (рис. 100). У гаттерий теменной орган своим строением напоминает глаз. В нем различают уплотненный прозрачный передний отдел, в известной мере подоб-

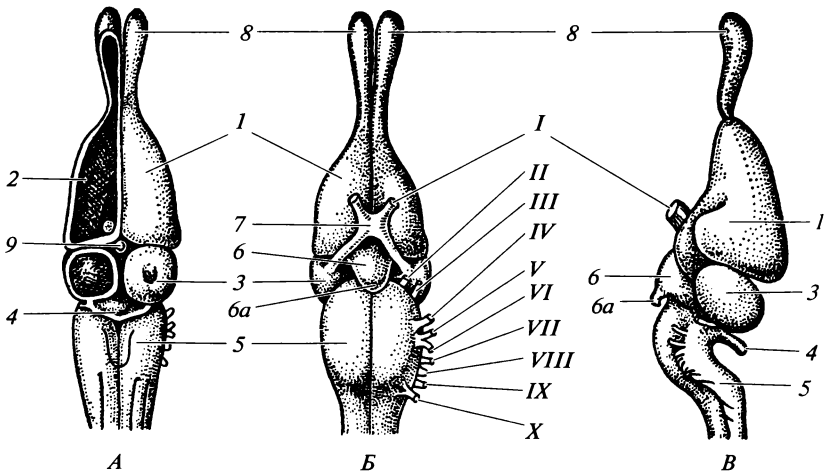


Рис. 100. Головной мозг ящерицы:

вид сверху (А); снизу (Б); сбоку (В); 1 — передний мозг; 2 — полосатое тело; 3 — средний мозг; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 6 — воронка; 6а — гипофиз; 7 — хиазма; 8 — обонятельная доля; 9 — эпифиз; I — X — черепные нервы

ный хрусталику, и бокалообразную заднюю часть, внутренняя стенка которой имеет чувствующие и пигментные клетки — она может быть уподоблена *ретине*. Средний мозг увеличен.

Сильно развит *мозжечок*. *Продолговатый мозг* образует в вертикальной плоскости ясный изгиб, что характерно для всех высших позвоночных. Черепных нервов XI пар.

Поведение рептилий по сравнению с амфибиями иное, демонстрирующее возможности более сложных приспособлений при проявлении врожденных рефлексов и инстинктов: у них в 2 раза быстрее формируются новые условные рефлексy.

Органы чувств. Органы чувств пресмыкающихся в значительно большей мере, чем у амфибий, соответствуют наземному образу жизни. Механические раздражения воспринимаются так называемыми *осязательными «волосками»*, расположенными на чешуйках и связанными с осязательными пятнами — скоплениями чувствующих клеток, лежащими под эпидермисом.

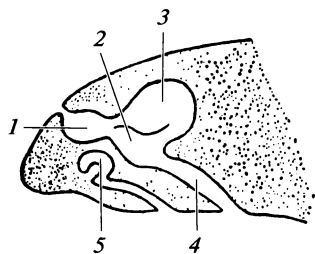
Высока чувствительность *органов обоняния*. Серединная часть носового хода делится на нижний, дыхательный и верхний, собственно обонятельный, отделы. В начале носового хода обособляется преддверие, а его задний отдел, открывающийся в глотку, представляет собой носоглоточный ход (рис. 101).

Есть специализированный *якобсонов орган* — извитая и слепо заканчивающаяся полость, отходящая вверх от крыши ротовой полости. Считают, что это образование служит для восприятия запахов пищи, уже находящейся во рту. К тому же многие рептилии (например, ящерицы) ощупывают различные предметы при помощи далеко выдвигаемого языка. Втягивая язык в ротовую полость, они переносят мельчайшие частицы предметов в рот, где их запах воспринимается якобсоновым органом.

Орган зрения — глаза снабжены *подвижными веками*. Нижнее развито сильнее и более подвижно. Имеется третье веко — *мигательная перепонка*, закрывающая глаз из его переднего угла. У змей и гекконов верхнее и нижнее веки сращены и прозрачны. *Аккомодация* более совершенная, чем у амфибий. *Ресничная мышца* имеет поперечнополосатую мускулатуру и не только перемещает хрусталик, но и несколько меняет его форму, что в условиях наземной среды

Рис. 101. Обонятельный мешок и якобсонов орган у ящерицы:

- 1 — преддверие; 2 — дыхательный отдел; 3 — обонятельный отдел; 4 — носоглоточный ход; 5 — якобсонов орган



улучшает рассматривание предметов, находящихся на разном расстоянии.

Орган слуха, как и у амфибий, включает *внутреннее* и *среднее ухо*. Среднее содержит одну косточку — *стремя*. Перепончатый лабиринт более дифференцирован; в нем обособлен мешкообразный выступ — зачаток *улитки*. У ящериц намечается *наружный слуховой проход*. Рептилии воспринимают звуки в диапазоне 20—6 000 Гц.

У некоторых змей (удавов, гремучих) на щитках верхних и нижних челюстей имеются ямки, иннервируемые ветвями тройничного нерва. Они способны воспринимать *тепловые* излучения, исходящие от теплокровных животных (потенциальной добычи), на расстоянии 1—2 м. Полагают, что эти органы могут различать разницу температуры в 0,001 °С.

Систематический обзор современных пресмыкающихся

Сравнительно с амфибиями класс Пресмыкающиеся значительно более многочисленный. Его представители более разнообразны и широко распространены. Общее число современных видов примерно 7 500.

Современные рептилии, составляющие ничтожную часть класса, процветавшего в мезозойскую эру, группируются следующим образом:

Подкласс Анапсидные (Anapsida).

Отряд *Черепахи* (Testudines, или Chelonia).

Подкласс Лепидозавры (Lepidosauria).

Отряд *Клювоголовые* (Rhynchocephalia).

Отряд *Чешуйчатые* (Squamata).

Подкласс Архозавры (Archosauria).

Отряд *Крокодилы* (Crocodylia).

Рассмотрим некоторые группы.

ПОДКЛАСС АНАПСИДНЫЕ (ANAPSIDA)

Отряд Черепахи (Testudines, или Chelonia)

Среди современных рептилий черепахи представляют собой наиболее древнюю и специализированную группу. Основной их особенностью является наличие *костного панциря*, в который заключено туловище и в который в той или иной мере могут убираться шея, голова, конечности и хвост. Костный панцирь — весьма эффективное приспособление для пассивной защиты от врагов. Его верхняя половина — *карапакс* — образована костными пластинами кожного происхождения. Изнутри с ними сливаются ребра и большая часть

позвоночника. Нижняя половина панциря — *пластрон* — образована также костными пластинами (видимо, гомологичными брюшным ребрам) и слившимися с ними грудиной и ключицами. Сверху костный панцирь у большинства видов покрыт роговыми щитками, которые не сбрасываются при линьке и растут в течение всей жизни. По слоям на роговых щитках можно определить возраст черепахи.

Шейный и хвостовой отделы позвоночника, лопатка и коракоид свободны, остальные отделы скелета обычно срастаются с карапаксом или пластроном. Кости таза прикреплены к карапаксу при помощи связок или срастаются с ним.

В строении черепа характерно в той или иной мере развитое вторичное костное небо, отсутствие зубов, которые функционально заменены роговыми чехлами, одевающими челюстные кости.

Мускулатура туловищного отдела в связи с наличием панциря развита слабо. Наоборот, мускулатура шеи, конечностей и хвоста очень мощная. Своеобразен механизм дыхания. Роль насоса выполняет ротовая полость, дно которой то опускается, то поднимается; воздух засасывается через ноздри в ротовую полость и оттуда проталкивается в легкие. Кроме того, механизм дыхания связан с движением шеи и конечностей, которые, выдвигаясь, растягивают легкие, а при втягивании давят на них и вытесняют воздух. Легкие черепах имеют сложное губчатое строение, что, видимо, связано с несовершенством механизма дыхания.

В настоящее время насчитывается около 250 видов черепах, группируемых в 90 родов и 13 семейств, распространенных в областях с теплым климатом. Они живут во влажных тропиках и в жарких пустынях. В умеренном климате их мало.

Подотряд Скрытошейные черепахи (Cryptodira)

Скрытошейные — многочисленная группа (150 видов) черепах, включающая 2/3 современных представителей. Втягивая голову в панцирь, они изгибают шею S-образно в вертикальной плоскости. В связи с этим шейные позвонки лишены поперечных отростков или имеют только зачатки их. Таз не сращен с панцирем. Конечности различного строения — в зависимости от того, водный или наземный образ жизни ведет черепаха. Спинной щит явственно выпуклый, особенно у наземных видов.

Распространены по всему жаркому и умеренному поясу земного шара, кроме Австралии. Большинство их растительноядны (рис. 102).

Говоря о семействе *сухонутных черепах* (Testudinidae), упомянем обычную в Средней Азии и Казахстане *среднеазиатскую степную черепаху* (*Agriionemys horsfieldi*). Она обитает в песчаных пустынях и глинистых степях, реже встречается на невысоких горах и в оазисах. Длина панциря у самок до 25 см, у самцов заметно меньше.

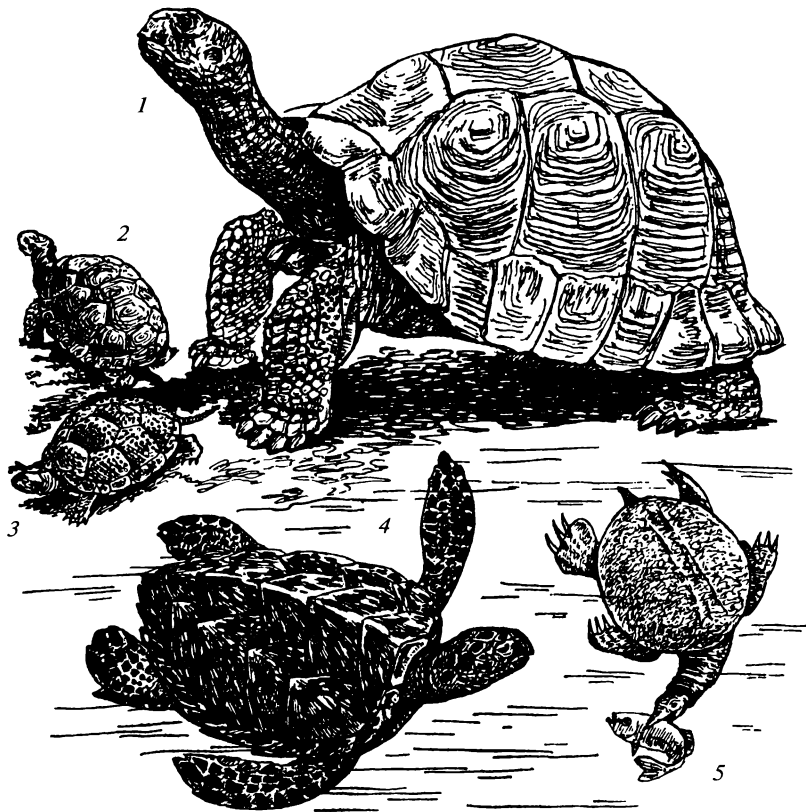


Рис. 102. Черепахи:

1 — слоновая черепаха; 2 — степная черепаха; 3 — болотная черепаха; 4 — каретта; 5 — уссурийская мягкокожистая черепаха

Весной черепахи появляются после спячки в марте — начале апреля. В апреле — мае самки откладывают яйца (2—5) в ямку, которую вырывают в песке и затем засыпают. Развитие эмбрионов длится 70—80 дней. Выведшиеся черепашки часто остаются в земляных камерах на зимовку, иногда выползают на короткое время на поверхность. Взрослые черепахи при выгорании растительности в середине лета впадают в спячку, закапываясь в песок. В песчаных пустынях спячка может длиться до 9—10 месяцев.

В прошлом столетии на безлюдных островах Индийского и Тихого океанов, особенно на Галапагосских островах, во множестве водились *исполинские черепахи*. Их подробно описал Ч. Дарвин, посетивший эти острова в 1835 г. Систематически они близки к *настоящим сухопутным черепахам* и ведут наземную жизнь. Наиболее известна *слоновая черепаха* (*Geochelone elephantopus*), длина

которой достигает 2 м, а масса — 200 кг. Большинство исполинских черепах истреблено. Предпринимаются попытки по восстановлению их численности и расселению по местам прежнего обитания. Все подвиды внесены в Красную книгу МСОП.

В степной полосе европейской части России, в Крыму и на Кавказе широко распространена *болотная черепаха* (*Emys orbicularis*). Она держится у стоячих или медленно текущих водоемов, хорошо плавает. Пищу составляют главным образом наземные беспозвоночные. Для отдыха часто вылезает на кочки и прибрежные участки берега, где остается часами. При опасности уходит в воду. Зиму проводит в спячке. Яйца откладывает в песок прибрежья водоемов. Ее относят к семейству *Пресноводные черепахи* (Emydidae).

Подотряд Морские черепахи (Chelonioidae)

Подотряд Морские черепахи включает одно семейство с 6—7 специализированными видами, приспособленными к жизни в море. Конечности у них превращены в ласты, причем кости кисти и стопы сплющены, удлинены и зачастую не имеют суставов, так как сращены неподвижно. Панцирь менее развит, чем у других черепах. Так, у некоторых он состоит из отдельных костных пластинок, с которыми позвоночник и ребра не сращены. В связи со слабым развитием панциря голова и лапы не втягиваются в него полностью.

Типичный представитель — *суповая, или зеленая, черепаха* (*Chelonia mydas*) — крупное животное длиной несколько более 1 м, массой до 200 кг. Распространена в морях тропического и субтропического поясов. Местами многочисленна. Держится чаще в прибрежной зоне, изредка в устьях рек, иногда уплывает и далеко в море. Нередко образует стада. Кормится водорослями и разнообразными животными. Яйца откладывает на песчаных берегах островов. Одна самка откладывает до 200 яиц (в несколько приемов). Нуждается в охране из-за перепромысла.

К описанному виду близка *бисса, или каретта* (*Eretmohelys imbricata*). Она мельче суповой черепахи, длина ее панциря достигает 50—80 см. Распространена в прибрежной зоне тропических морей обоих полушарий, где питается исключительно водными животными. Каретта служит объектом промысла ради получения очень красивых щитков панциря. Нуждается в охране.

Подотряд Мягкотелые черепахи (Trionychoidea)

В подотряд Мягкотелые черепахи включают 25 видов. Они резко отличаются от всех прочих отсутствием роговых пластинок на панцире. Наружные покровы представлены мягкой морщинистой или бугорчатой кожей. Лежащий под кожей костный панцирь развит

слабо. Только центральная часть спинного щита представляет собой костную пластинку, окаймленную хрящом. На голове находится длинный подвижный хоботок, на конце которого открываются ноздри. Ноги имеют плавательные перепонки.

Мягкокожистые черепахи — обитатели пресных вод. Распространены в Африке, Южной Азии и Северной Америке. Типичным видом является *китайский трионикс* (*Trionyx sinensis*), распространенный в Китае и на Дальнем Востоке России, в бассейнах рек Уссури, Сунгари, на озере Ханка. Эта черепаха большую часть жизни проводит в воде, быстро плавает и может проплыть несколько километров. Долго остается под водой и может дышать, используя глотку с обильной сетью кровеносных сосудов. На берег черепаха выходит для размножения. От воды далеко не уходит и при опасности скрывается в водоем. Пищей служат рыбы, моллюски, ракообразные. На зимовку уходит в воду к началу октября. Весной появляется в середине мая. В начале июня происходит откладывание яиц. В ямку, вырытую на песчаной отмели, черепаха помещает 30—70 яиц. Период развития длится 45—60 дней, а массовый выход молодых особей на озере Ханка происходит в середине августа. В КНР и Японии промышляют. В России она редка и внесена в Красную книгу.

Подотряд Бокошейные черепахи (Pleurodira)

Представители подотряда Бокошейные черепахи (около 50 видов), убирая голову в панцирь, изгибают шею в сторону, так что конец головы входит в правую или левую подмышечную впадину. Поэтому поперечные отростки шейных позвонков и связанная с ними мускулатура сильно развиты. Характерно неподвижное сращение таза с брюшным и спинным щитами панциря. Все виды этой группы ведут водный образ жизни и распространены в Южном полушарии: в Африке, Австралии и Южной Америке.

В реках бассейна Ориноко и Амазонки живет своеобразный вид, именуемый по-местному *аппау*, или *таптаруга* (*Podocnemis expansa*). Это крупная черепаха, длина панциря которой достигает 80 см. Держится по лесным речкам и болотам, местами образуя большие скопления. Яйца откладывает в песок на отмелях.

Подотряд Бесщитковые черепахи (Athecae)

Подотряд Бесщитковые черепахи включает один самый крупный среди ныне живущих видов — *кожистую черепаху* (*Dermochelys coriacea*). Длина тела крупных особей достигает 2 м и масса до 400 кг. Эта черепаха широко распространена в тропических и субтропических водах трех океанов. Занесена в Международную Красную книгу.

Подкласс Лепидозавры (Lepidosauria)

Отряд Клювоголовые (*Rhynchocephalia*)

К отряду Клювоголовые принадлежит одна из наиболее древних групп рептилий, из которых до наших дней дожил единственный вид — *гаттерия*, или *туатара* (*Sphenodon punctatus*). Внешне гаттерия похожа на крупную ящерицу, однако многие особенности указывают на ее архаичность. Длина тела около 50 см, старые самцы иногда достигают в длину 70—75 см. Туловище и голова сверху покрыты мелкими примитивными зернистыми роговыми чешуйками. Местами в складках кожи на спине и на брюхе чешуи имеют вид относительно крупных пластинок. По хребту тянется киль из треугольных роговых пластинок (рис. 103).

Позвонки гаттерии амфицельные, как у рыб и низших амфибий. Между телами позвонков сохраняется хорда. Имеются так называемые брюшные ребра — мелкие косточки кожного происхождения, лежащие под кожей на брюшной стороне тела и, возможно, представляющие остатки брюшного панциря предков наземных животных — стегоцефалов. У молодых особей зубы сидят не только на челюстных и нёбных костях, но, как и у амфибий, на сошнике. У взрослых гаттерий большинство зубов стирается. На поверхности головы между теменными костями заметен теменной глаз. Он имеет роговицу, хрусталик и сетчатку. Барабанной полости и барабанной перепонки нет. Копулятивные органы отсутствуют.

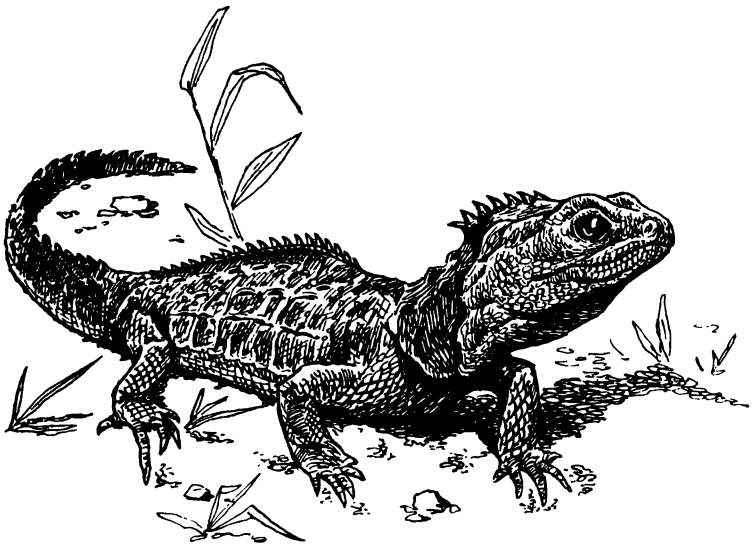


Рис. 103. Гаттерия

Гаттерия — малоподвижное животное, ведущее преимущественно ночной образ жизни. Днем укрывается в норах альбатросов и других океанических птиц, нередко в одной норе гнездится птица и живет гаттерия. Питается гаттерия червями, насекомыми и улитками. Размножение происходит весной, в Южном полушарии — в ноябре—декабре. Яйца откладывает в ямку, которую вырывает в земле и после завершения яйцекладки засыпает ее. Яиц в кладке 8—12, редко 15—17. Развитие их длится долго — 12—14 месяцев. Молодые достигают половой зрелости примерно в 20 лет. В неволе доживают до 70 лет.

В настоящее время гаттерия сохранилась лишь на небольших островах, лежащих к северо-востоку от Северного острова Новой Зеландии и в проливе Кука. В XIX столетии она населяла оба основных острова Новой Зеландии, но преследование людьми, истребление собаками и свиньями привели к резкому сокращению ареала этого интереснейшего животного.

Отряд Чешуйчатые (Squamata)

Чешуйчатые — наиболее многочисленная группа современных пресмыкающихся. Она включает более 6 тыс. видов, распространенных по всем материкам и обитающих в самых разных условиях. К чешуйчатым относятся ящерицы, хамелеоны и змеи. Строение и внешний вид их весьма разнообразны, однако в один отряд их объединяет ряд общих признаков. Тело покрыто роговыми чешуйками различной величины и формы. Немногим видам свойственны костные пластины, лежащие под роговым покровом. Позвонки обычно процельные, у низших форм амфицельные. Вторичного костного неба нет. Зубы приращены к челюстным костям. В отличие от других рептилий квадратная кость подвижно соединена с черепом. Клоакальное отверстие в виде поперечной щели. Есть копулятивные органы.

Подотряд Ящерицы (Sauria)

В подотряде Ящерицы около 4 300 видов. Внешний вид ящериц весьма разнообразен. Большинство обладают вытянутым телом с длинным подвижным хвостом и четко выраженной шеей. У многих хорошо развиты конечности, но есть виды с редуцированными конечностями и вовсе лишенные ног. Внешне такие ящерицы похожи на змей, однако у безногих ящериц сохраняется грудина, а у большинства — и пояса конечностей. Кости верхней челюсти неподвижно прикреплены к черепу. Левая и правая половины нижней челюсти сращены. Имеются подвижные веки и заметная снаружи барабанная

перепонка. При схватывании хищником многие виды способны отбрасывать часть хвоста (аутоотомия). Через некоторое время хвост восстанавливается, но в укороченном виде.

Географически ящерицы очень широко распространены. Большинство видов обитают в тропиках, некоторые представители доходят до Полярного круга, а в горах поднимаются вверх до 4 тыс. м. Некоторые ящерицы ведут подземный и полудревесный образ жизни. В воде встречаются редко — это представители небольшой группы морских игуан (*Amblyrhynchus*) (рис. 104).

Семейство *Гекконы* (Gekkonidae) включает 900 видов мелких, наиболее примитивных ящериц в большинстве своем с двояковогнутыми позвонками. Это ночные животные, хорошо лазающие по скалам, стволам деревьев, стенам домов. Пальцы снизу снабжены расширенными пластинками, на которых располагаются щеточки микроскопически мелких волосков, способных охватывать самые мельчайшие неровности субстрата. Эта особенность позволяет передвигаться по гладким, вертикальным поверхностям и даже по потолку. Днем большинство гекконов прячется в щелях, под камнями, под корой деревьев или закапываются в песок. Распространены в жарких пустынях, в тропиках и в субтропиках обоих полушарий. Встречаются в Крыму, Закавказье, Средней Азии и Казахстане.

Семейство *Агамы* (Agamidae) содержит 350 видов мелких и средней величины ящериц с длинным гибким и неломким хвостом. Конечности хорошо развиты, обычно с длинными пальцами. Агамы — наземные или древесные животные, населяющие в основном пустынные области Африки, Азии, Австралии. Есть агамы в горных странах и в тропических лесах. В Средней Азии обычна крупная (длиной 25—35 см) *стенная агама* (*Agama sanguinolenta*), обитающая в глинистых и песчаных кустарниковых пустынях. Близка к степной *кавказская агама* (*A. caucasicus*), живущая в горах Дагестана, Закавказья, Копетдага. Обитает в песчаных пустынях Средней Азии. *Ушастая круглоголовка* (*Phrynocephalus mystaceus*) имеет широкую выпуклую голову с большими кожными бахромчатыми выростами, расположенными в углах рта. Испуганная круглоголовка широко раскрывает рот и раздвигает эти выросты — «уши». *Песчаная круглоголовка* (*Ph. interscapularis*) — маленькая ящерица (длиной 6—8 см) — обитатель песчаных пустынь Средней Азии. Круглоголовки при опасности молниеносно закапываются в песок, совершая колебательные движения прижатом к песку телом.

В лесах Южной Азии распространен *летающий дракон* (*Draco volans*) — небольшая ящерица, способная к планирующему полету благодаря расположенным по бокам тела кожным складкам, которые в полете поддерживаются 6—7 удлиненными ложными ребрами. Прыгая с дерева на дерево, пролетает расстояние до 30 м.

Семейство *Игуаны* (Iguanidae) имеет около 700 видов крупных ящериц (до 1,5 м), во многом сходных с агамами, но распространен-



Рис. 104. Ящерицы:

1 — степной геккон; 2 — степная агама; 3 — ушастая круглоголовка; 4 — плащесная ящерица; 5 — быстрая ящурка; 6 — прыткая ящерица; 7 — серый варан;
8 — желтопузик

ных почти исключительно в Западном полушарии. Обитают игуаны в горах, лесах, пустынях; некоторые виды живут в воде, даже в море. Размножаются откладыванием яиц и яйцеживорождением. Мясо и яйца игуан местное население использует в пищу.

Семейство *Веретеницевые* (Anguidae) — безобидные ящерицы, характерные тем, что виды их образуют полный ряд переходов от форм

с развитыми конечностями до безногих, внешне схожих со змеями. Большинство видов распространено в Северной Америке, немногие обитают в Южной Америке, Европе и Юго-Восточной Азии. В России встречаются два полностью безногих вида: *веретеница ломкая* (*Anguis fragilis*) и *желтопузик* (*Ophisaurus apodus*). Веретеница населяет леса европейской части России. Размножается живорождением. Более крупный (длиной до 1 м) желтопузик распространен в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Держится в сухих степях, часто по склонам оврагов. Размножается, откладывая яйца.

Семейство *Ядозубы* (Helodermatidae) — неуклюжие ящерицы с короткими конечностями и толстым тупым хвостом; длина тела до 60 см. Ядовиты, укус опасен для человека. Два вида встречаются на юго-западе Северной Америки.

Семейство *Вараны* (Varanidae) включает очень крупных, стройных ящериц с длинным подвижным хвостом и хорошо развитыми ногами. Бегают быстро, держа тело высоко поднятым над землей. Распространены в Африке, Южной Азии, Австралии и на островах Океании. Многие виды живут около воды и часто погружаются в водоемы. В песчаных пустынях Туркмении и в Узбекистане обитает *серый варан* (*Varanus griseus*). Самый крупный комодосский варан (*V. komodoensis*) живет в Индонезии, на островах Комодо и Флорес. Длина его тела до 3,65 м. Плотояден. Ловит мелких млекопитающих и птиц. Нередко поедает диких свиней, убитых охотниками. Известно 30 видов варанов.

Семейство *Настоящие ящерицы* (Lacertidae) — мелкие и средней величины стройные животные с длинным ломким хвостом и хорошо развитыми пятипалыми конечностями. Общее число видов около 200. Наибольшее число их обитает в степях, пустынях и предгорьях, а в лесной полосе они придерживаются участков с сухой, хорошо обогреваемой почвой. Известное исключение представляет *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*), широко распространенная в России в затененных лесах, часто на влажной, покрытой мхом почве. Это единственный вид, проникающий за Полярный круг. В средней полосе России обычна *прыткая*, или *проворная*, *ящерица* (*L. agilis*); в Украине и на Кавказе распространена крупная *зеленая ящерица* (*L. viridis*). Ряд видов живет в Азии и Африке.

Многие представители семейства *Сцинковые* (Scincidae) обитают в почве. Конечности их более или менее редуцированы. Ряд видов живет в горах и хорошо лазает по камням. Гладкие роговые чешуи у сцинков расположены черепицеобразно и внешне похожи на чешуи костистых рыб. Распространены в умеренном и жарком климате всего света.

В Армении и на юге Средней Азии водятся *золотистая мабуя* (*Mabuia aurata*), конечности у которой хорошо развиты, и *пустынный гологлаз* (*Ablepharus deserti*) с несколько редуцированными конечностями.

Семейство *Хамелеоны* (Chamaeleontidae) распространено на Мадагаскаре, в Африке, Малой Азии, Индии и на юге Испании. Большинство видов живет в лесах (рис. 105).

Это высокоспециализированные, но близкие к ящерицам рептилии, приспособленные к древесному образу жизни. Размеры мелкие и средние: большинство видов имеют длину тела 25—35 см, наиболее крупные достигают 50 и даже 60 см, самые мелкие — 3—5 см.

Тело хамелеона сжато с боков и на спине несет острый киль. Ноги длинные, приспособленные к лазанию. Пальцы срастаются в две противопоставленные друг другу группы, имеют вид клешней, которые могут плотно обхватывать ветви деревьев. Длинным цепким хвостом животное пользуется при лазании. Очень своеобразны их глаза. Сросшиеся, толстые, выпуклые веки покрыты мелкими чешуйками, с маленьким отверстием в центре для зрачка. Движения левого глаза и правого совершаются несогласованно, что увеличивает широту обзора и имеет большое значение при ловле насекомых. Хамелеон может сильно раздуваться, что связано с заполнением воздухом легочных мешков. Хорошо известна изменчивость окраски хамелеонов, обусловленная перераспределением пигментов кожи под влиянием света, температуры, испуга животного и т. п.

Охотясь за насекомыми, хамелеон молниеносно выбрасывает длинный, более половины длины тела, язык, утолщенный конец которого имеет вид вырезанного спереди цилиндра. Во время охоты хамелеоны часами сидят на ветвях деревьев, высматривая пролетающих и ползающих насекомых. Тело хамелеона остается при



Рис. 105. Хамелеоны

этом неподвижным, а глаза постоянно двигаются. Иногда хамелеоны медленно подкрадываются к добыче.

Подотряд Змеи (*Ophidia*, или *Serpentes*)

Змеи — специализированные безногие чешуйчатые, приспособившиеся к ползанию среди густой растительности, по ветвям деревьев и кустарников, к питанию сравнительно крупной добычей, которую заглатывают целиком. От безногих ящериц змеи отличаются подвижным сочленением левой и правой половин челюстей, отсутствием подвижных век и барабанной перепонки, плечевого пояса и свободных конечностей и некоторыми другими признаками. Только у удавов есть небольшие рудименты бедренных и подвздошных костей (рис. 106 и 107). Остатки таза есть также у слепунов (*Typhlopidae*).

Тело змей сверху покрыто мелкими роговыми чешуйками, а снизу щитками. Кожных желез нет (исключение — некоторые виды ужей). Линька протекает весьма своеобразно. Старый поверхностный слой кожи отделяется на челюстях и постепенно сходит с тела, выворачиваясь, как палец перчатки. При линьке сходит и поверхностный слой сросшихся век, поэтому после линьки глаза змей наиболее прозрачны.

В связи с характером движения позвоночник состоит из большого числа (140—435) однообразных позвонков. Их структура обеспечивает особую прочность и вместе с тем подвижность позвоночного столба, что важно при ползании посредством изгибания тела. Позвонки несут свободно заканчивающиеся ребра. Последние своими свободными концами упираются в слой мускулатуры, связанной с брюшными роговыми щитками. Движения ребер обеспечивают более совершенное передвижение тела, особенно когда змея двигается в узкой норе.

Череп змей своеобразный, имеющий следующие приспособительные черты. Подвижное соединение костей челюстного аппарата и связанных с ними небных, крыловидных и чешуйчатых костей делает возможным заглатывание целиком крупных животных. При заглатывании добычи змея попеременно выдвигает то левую, то правую половину нижней челюсти. Она как бы наползает на свою добычу. Заглатывание крупного пищевого комка облегчается обильными выделениями слюнных желез. Большинство змей неядовиты и убивают жертву механическим действием зубов или обвиваясь вокруг нее. У ядовитых змей передние более крупные зубы имеют бороздки или каналы, по которым стекает яд, выделение видоизмененных слюнных желез. Расположение ядовитых зубов и их перемещение при кусании показано на рис. 108.

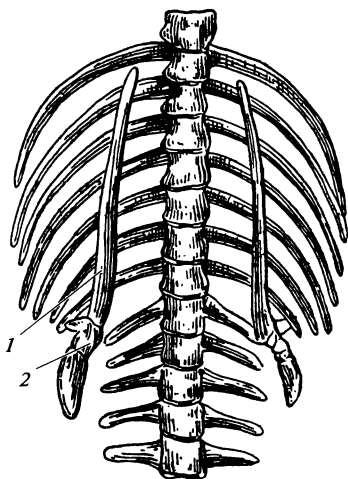


Рис. 106. Скелет пояса задних конечностей удава. Видны рудименты подвздошной кости (1) и бедра (2)

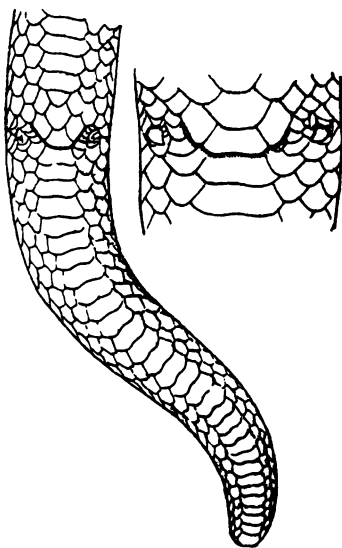


Рис. 107. Рудименты задних конечностей у степного удавчика

В строении других органов отметим следующие особенности. Развито только одно правое лёгкое, левое лёгкое рудиментарно. Мочевого пузыря нет, почки и гонады сильно вытянуты. Половые железы находятся впереди почек.

Общее число современных видов змей около 3 000. Они встречаются во всех частях света, но численно преобладают в жарких странах. На севере Европы змеи местами заходят за Полярный круг. На юг распространены до оконечности Южной Америки.

Змей нет на Огненной Земле, в Новой Зеландии и на ряде островов Полинезии. Существуют эти рептилии в весьма разнообразных экологических условиях: в лесах, степях, пустынях, горах. Большинство видов наземны, некоторые живут на деревьях, под землей и в воде.

Размножаются откладыванием яиц, яйцеживорождением и живорождением. Питаются исключительно животной пищей, поедая животных разнообразной величины — от детенышей оленей до мелких грызунов и насекомых. Добывают пищу, подстерегая животных, на которых бросаются с молниеносной быстротой. Добавим к этому, что на человека ядовитые змеи бросаются только будучи потревоженными.

Систематика змей сложна. Назовем некоторые их семейства.

К семейству *Ложноногие* (Boidae) принадлежат самые крупные представители отряда — питоны и удавы (85 видов). Среди удавов есть и очень мелкие (длиной всего до 1 м). Сравнительно с другими змеями голова удавов явственно отграничена от шеи. Имеются рудименты задних конечностей, которые в виде двух выростов

расположены по бокам клоаки. В скелете сохраняются рудименты таза и бедра. Окраска чаще пестрая.

Почти все удавы распространены в тропических областях Восточного и Западного полушарий. Лишь немногие виды встречаются в субтропиках и даже пустынях и степях Средней Азии и Кавказа. В тропиках удавы населяют преимущественно густые влажные леса, где многочисленны у рек и озер. Живут удавы и в зарослях кустарников, и в болотах. Удавы деятельны чаще ночью, особенно в открытых местностях. В густых лесах, где и днем стоят сумерки, они охотятся и в светлое время суток. К добыче подползают медленно и очень осторожно и ловят ее, бросаясь с короткого расстояния. Душат добычу, обвиваясь вокруг нее телом в несколько витков.

Наиболее известен *сетчатый питон* (*Python reticulatus*), достигающий 10 м. Распространен на юге Азии и на Индо-Малайском архипелаге. *Обыкновенный удав* (*Boa constrictor*), длина его тела 5—6 м, обитает в Южной Америке. В Средней Азии и на Кавказе живет самый мелкий представитель семейства — *западный удавчик* (*Eryx jaculus*). Длина его тела не превышает 1 м. Обитает в песчаных пустынях и сухих степях. Ведет ночной образ жизни. Днем прячется в норах грызунов или зарывается в песок, под поверхностным слоем которого может свободно передвигаться. Ловит тушканчиков, песчанок, мелких рептилий.

Семейство *Ужеобразные* (Colubridae) — наиболее обширная группа змей, включающая более 2 000 видов. Среди них есть как безобидные, так и очень ядовитые. В отличие от гадюковых ядовитые зубы

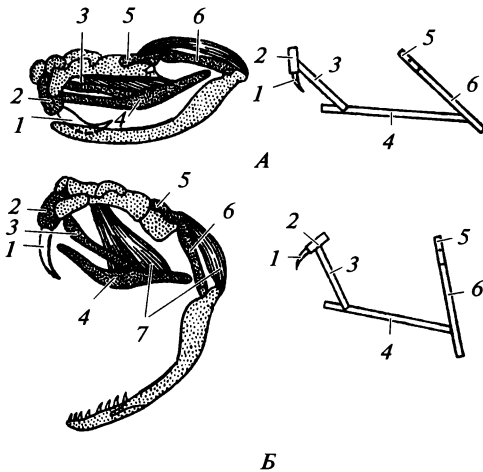


Рис. 108. Череп гремучей змеи с закрытой (А) и раскрытой (Б) пастью: 1 — ядовитый зуб; 2 — верхнечелюстная кость; 3 — поперечная кость; 4 — крыло-видная кость; 5 — чешуйчатая кость; 6 — квадратная кость; 7 — мышцы

ужеобразных не имеют канала и яд стекает по бороздке на переднюю поверхность зубов.

Обыкновенный уж (Natrix natrix) хорошо отличим по темной, почти черной окраске и двум желтым симметрично расположенным позади висков пятнам (только у немногих особей эти пятна отсутствуют).

Распространен в европейской части России, в Сибири — на восток до Забайкалья. Держится по берегам болот, рек, прудов. Питается лягушками, ящерицами, грызунами, реже насекомыми. Размножается откладыванием яиц, которые помещает в гниющую растительную ветошь в сырых местах.

В южной полосе нашей страны живет *водяной уж (N. tessellata)*, хорошо отличимый от предыдущего светлой оливково-серой с черно-ватыми пятнами окраской. Этот вид еще больше связан с водоемами. Рыбу ест чаще обыкновенного ужа.

Близкие к ужам *полозы (Coluber, Elaphe)*, достигающие в длину нередко 2 м, ядовитых зубов не имеют, а при преследовании бросаются на человека и больно кусают. Распространены в южнорусских степях, на Кавказе, в Средней Азии, на Дальнем Востоке.

Медянка (Coronella austriaca) — мелкая змея (длиной до 75 см) красновато-бурого цвета, с нечетким рисунком из темно-бурых пятен. Встречается в средней и южной полосе европейской части России. Держится чаще в кустарниках или в лесу. Сырых мест избегает. Неядовита. Питается главным образом ящерицами.

К семейству *Аспидовые (Elapidae)* относится самая большая ядовитая змея *королевская кобра (Ophiophagus hannah)*. *Очковая змея (Naja naja)* имеет ясный рисунок в виде двух светлых пятен в форме очков на верхней стороне шеи. Распространены в Южной и Юго-Восточной Азии.

В Южной Туркмении обитает *серая среднеазиатская кобра (Naja oxiana)*. Ее окраска одноцветная, серая, без пятен в виде очков, характерных для южных видов. Живет в ущельях и близ селений человека. Укус ее очень опасен. Для кобр характерна способность поднимать переднюю треть туловища и расширять шею, раздвигая в стороны ребра шейных позвонков. Такую позу кобры принимают в возбужденном состоянии.

Семейство *Морские змеи (Hydrophiidae)* — обитатели тропических районов Тихого и Индийского океанов, с широким, ластообразным

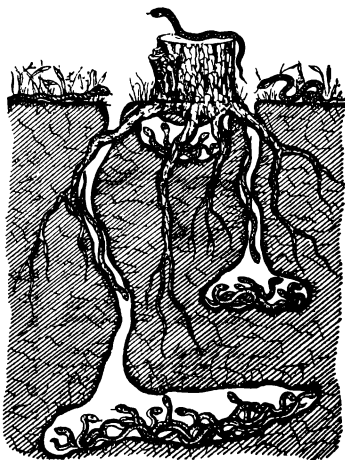


Рис. 109. Зимовка гадюк

хвостом. Ноздри вытянуты на верхнюю сторону головы, что облегчает дыхание воздухом. Большинство живородящи. Все виды ядовиты.

Семейство *Гадюковые* (Viperidae) — ядовитые змеи с хорошо развитым ядовитым аппаратом. Ядовитые зубы прободены каналами и при открывании рта опускаются и направлены вперед. Всего 210 видов.

Обыкновенная гадюка (*Vipera berus*) широко распространена как в европейской части России, так и в Сибири. Тела гадюк окрашены по-разному: чаще бывают серыми с черной полоской на спине или совершенно черными. Живут гадюки обычно в лесу, болот избегают. Днем их нередко можно увидеть на кучах хвороста, на пнях, на южных склонах оврагов. Охотятся ночью. Ловят мышей, полевок, режущих птиц, ящериц, лягушек, насекомых. Размножаются яйцеживорождением. На зиму гадюки собираются в подземные убежища, где скапливаются в большом количестве (рис. 109). Укус гадюки особенно опасен для больных людей и детей. Иногда он может быть смертелен.

В Средней Азии, на Кавказе живет близкая к гадюке *гюрза* (*Vipera lebetina*) длиной до 2 м. Обитает она в сухих степях и на невысоких горах. Укус очень опасен. В южной части Средней Азии, в Африке и Аравии распространена *песчаная эфа* (*Echis carinatus*) — небольшая гадюка длиной до 70 см. Общая окраска песчано-желтоватая. Укус эфы опасен.

К гадюковым близки американские *Гремучие змеи* (Crotalidae). Своё название они получили в связи с наличием особой гремучки — подвижно соединенных роговых секторов — щитков, расположенных на одном уровне на хвосте (рис. 110). Возбужденная змея производит хвостом колебательные движения, которые и вызывают звучание гремучки. Укус очень опасен.

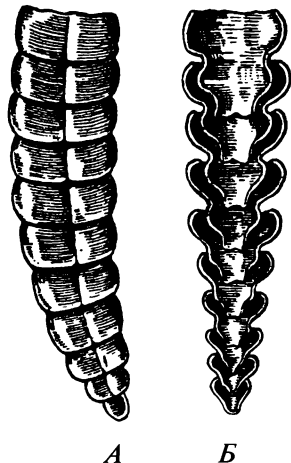


Рис. 110. Гремучка гремучей змеи (вид снаружи (А) и в продольном разрезе (Б))

Подкласс Архозавры (Archosauria)

Отряд Крокодилы (Crocodylia)

Среди современных рептилий крокодилы — наиболее высокоорганизованная группа, приспособленная к полуводному образу жизни.

Вытянутые туловище и голова сплюснуты сверху вниз. Хвост сжат с боков и служит основным орудием при плавании. Передние лапы с пятью свободными пальцами, задние лапы несут по четыре пальца, которые соединены перепонкой. Тело покрыто роговыми щитками, под которыми (чаще на спине) развиваются костные пластинки. В отличие от большинства рептилий крокодилы имеют кожные железы (правда, весьма немногочисленные), расположенные на хребте, под нижней челюстью и в области клоаки. Значение желез пока не вполне ясно.

Зубы расположены только на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях и сидят в альвеолах, как у млекопитающих. В связи с разрастанием нёбных отростков межчелюстных и верхнечелюстных костей, а также нёбных костей развивается костный помост, известный под названием вторичного костного нёба, разделяющий полость рта на верхний отдел — носоглоточный ход и нижний отдел — собственно ротовую полость (рис. 111).

С такой перегородкой внутренние отверстия ноздрей открываются не непосредственно в ротовую полость, а в носоглоточный ход, который, в свою очередь, сообщается с глоткой; поэтому пища, находящаяся во рту, не мешает дыханию. Это, несомненно, прогрессивный признак, свойственный также млекопитающим.

Отделы позвоночника хорошо выражены. Шейный отдел содержит обычно девять позвонков, грудной — 12—13, поясничный — 2—4, крестцовый — 2—3, хвостовой — 30—40. Позвонки процельные. Плечевой пояс не имеет ключиц и состоит только из лопаток и коракоидов.

В связи с водным образом жизни есть своеобразные особенности в органах пищеварения и дыхания. Так, от заднего края нёба свешивается мускулистая складка, известная под названием нёбной завесы, которая своим нижним краем может примыкать к тыльной части языка. При таком положении нёбной завесы ротовая полость оказывается изолированной от глотки и крокодилы могут дышать, когда рот в воде раскрыт для принятия добычи и наружу выставлен только конец морды с ноздрями. У наружного края ноздрей располагаются клапаны, при погружении в воду всей головы они могут замыкать ноздри.

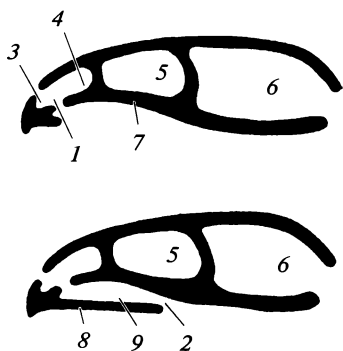


Рис. 111. Схема образования вторичного твердого костного нёба у пресмыкающихся:

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

Легкие большие и имеют сложное строение, что связано с нахождением крокодилов под водой иногда в течение долгого времени.

В кровеносной системе характерно разделение желудочка на две изолированные половины. Следовательно, сердце крокодилов четырехкамерное (как у птиц и млекопитающих). Однако желудочки между собой сообщаются и наряду с правой дугой аорты, выходящей из левого (артериального) желудочка, имеется и левая дуга аорты, выходящая из правого (венозного) желудочка. Эти особенности способствуют смешению крови в спинной аорте (рис. 112).

В настоящее время эта немногочисленная группа насчитывает 25 видов, относящихся к трем семействам, распространенным в тропических и субтропических областях обоих полушарий.

Семейство *Гавиалы* (Gavialidae) включает один вид — *Гавиал* (*Gavialis gangeticus*). Он характеризуется чрезвычайно длинным рылом, которое на конце несколько вздуто (особенно у самцов). Длина тела до 6 м. Обитает на юге Индии. Наиболее многочисленно семейство *Настоящие крокодилы* (Crocodylidae) — 14 видов. Они имеют умеренно вытянутую морду. Распространены в Африке, Южной Азии, Северной Австралии и тропической Америке. Типичный вид — *нильский крокодил* (*Crocodylus niloticus*), имеющий длину тела до 8, а по некоторым данным, и до 10 м. Семейство *Аллигаторы* (Alligatoridae) включает 8 видов, в том числе *китайский аллигатор* (*Alligator sinensis*) — очень мелкий вид, длиной всего до 2 м (рис. 113). Распространен в Китае.

Крокодилы живут в воде, чаще в медленно текущих реках, озерах, многоводных болотах. Реже они встречаются в лагунах моря. На сушу выходят редко: для размножения, отдыха или при переселении из пересыхающего водоема в другой, более полноводный. Бывают случаи, когда крокодилы, не найдя в период засухи подходящего водоема, впадают в спячку, зарываясь в ил.

Размножаются откладывая яйца. Яйца (несколько десятков) величиной с гусиные, покрыты крепкой известковой скорлупой.

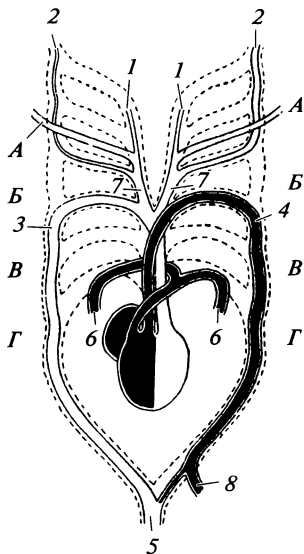


Рис. 112. Схема строения сердца и артериальных дуг у крокодила (с брюшной стороны):

А—Г— жаберные дуги (рыб); 1 — внутренняя сонная артерия; 2 — наружная сонная артерия (правая почти атрофирована); 3 — правая системная дуга аорты; 4 — левая системная дуга; 5 — спинная аорта; 6 — легочная артерия; 7 — безымянная артерия; 8 — желудочно-кишечная артерия

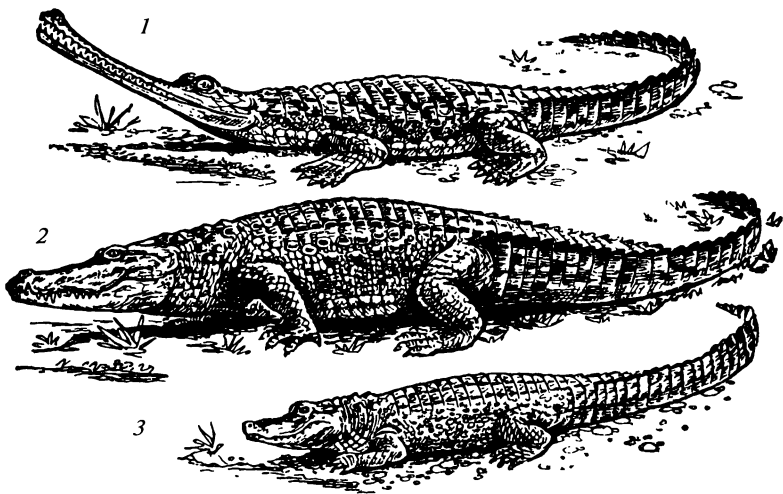


Рис. 113. Крокодилы:

1 — гавиал; 2 — нильский крокодил; 3 — китайский аллигатор

Крокодилы откладывают их в вырытые на берегу ямки, зарывают их. У некоторых видов самка остается у гнезда и охраняет его от врагов. Период инкубации 1,5—2 месяца. Развитие эмбриона происходит при высокой температуре окружающей среды.

Питаются крокодилы разнообразными животными — от моллюсков и раков до птиц и сравнительно крупных млекопитающих. Известны случаи нападения на людей. Добычу чаще ловят в воде, медленно подкрадываясь к ней. Пасть при этом у крокодилов раскрыта, тело погружено в воду. Ловят птиц и зверей, находящихся на берегу. При охоте ориентируются главным образом с помощью слуха и зрения. Обоняние и осязание развиты слабо. В воде крокодилы очень проворны, плавают с большой ловкостью и быстротой. На суше они неуклюжи и медлительны.

Крокодилы служат предметом промысла, местами численность их заметно сократилась. Люди используют кожу и мясо этих животных. Во многих местах их промысел запрещен, создаются специальные фермы для искусственного разведения крокодилов. Почти все виды настоящих крокодилов включены в Красную книгу МСОП.

Происхождение и эволюция рептилий

Наземные позвоночные возникли в девоне. Это были *панцирно-головые амфибии*, или *стегоцефалы*. Они обитали близ водоемов и были тесно связаны с ними, так как размножались только в воде.

Освоение отдаленных от водоемов пространств требовало существенной перестройки организации: приспособлений к защите тела от иссушения, совершенствования дыхания кислородом воздуха, хождения по твердому субстрату, способности размножаться вне воды и, конечно, усложнения форм поведения. Это основные предпосылки для возникновения качественных отличий, возникших у новой группы животных. Все эти черты оформились у рептилий.

К этому надо добавить, что к концу карбона произошли большие изменения природной обстановки, которые привели к возникновению на планете более разнообразного климата, развитию всевозможной растительности, ее распространению на отдаленных от водоемов территориях, а в этой связи и к широкому расселению трахейнодышащих членистоногих, возможных кормовых объектов рептилий, которые распространились и на водораздельные пространства суши.

Эволюция рептилий шла очень быстро и бурно. Еще задолго до конца пермского периода палеозоя они вытеснили большинство стегоцефалов. Получив возможность существовать на суше, рептилии в новой среде столкнулись с новыми и крайне разнообразными условиями. Многоплановость этого разнообразия и отсутствие на суше существенной конкуренции со стороны других животных послужили основными причинами расцвета рептилий в последующее время. Рептилии мезозоя — это прежде всего наземные животные. Многие из них вторично в той или иной мере приспособились к жизни в воде. Некоторые освоили воздушную среду. Приспособленность рептилий была поразительной. С полным основанием мезозой считают веком рептилий.

Ранние рептилии. Древнейшие рептилии известны из верхних пермских отложений Северной Америки, Западной Европы, России и Китая. Их называют котилозаврами. По ряду признаков они еще очень близки к стегоцефалам. Их череп представлял сплошную костную коробку с отверстиями только для глаз, ноздрей и теменного органа, шейный отдел позвоночника был слабо оформлен, крестец имел только один позвонок; в плечевом поясе сохранялся клейтрум — кожная кость, свойственная рыбам; конечности были коротки и широко расставлены.

Многочисленные остатки примитивных рептилий были найдены В. П. Амалицким в пермских отложениях Восточной Европы, на Северной Двине. Среди них — трехметровые растительноядные парейазавры (*Pareiasaurus*). Возможно, что котилозавры были потомками каменноугольных стегоцефалов — эмболомеров.

Котилозавры достигли расцвета в средней перми. Но лишь немногие сохранились до конца перми, а в триасе эта группа исчезла, уступив место более высокоорганизованным и специализированным группам рептилий, развивавшимся из различных отрядов котилозавров (рис. 114).

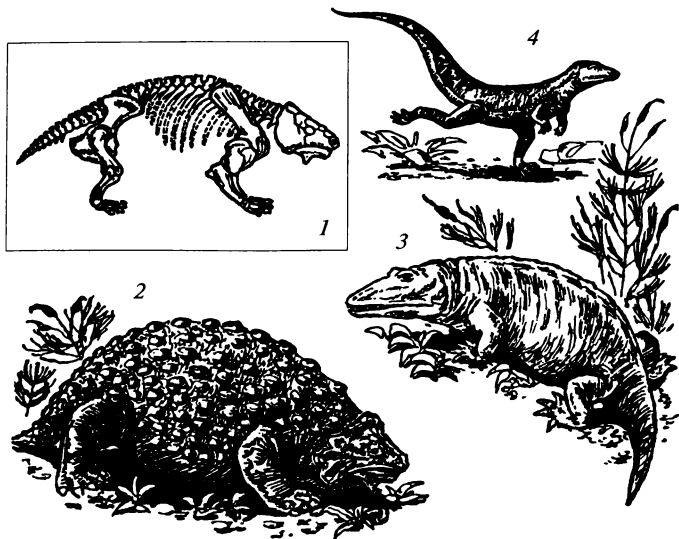


Рис. 114. Котилозавры (1, 2, 3) и псевдозухия (4):

1 — парейзавр (верхняя пермь), скелет; 2 — парейзавр, реставрация внешнего облика животного; 3 — сеймурия; 4 — псевдозухия

Дальнейшая эволюция рептилий сопровождалась изменчивостью их в связи с воздействием разнообразных условий жизни, с которыми они сталкивались при расселении. Большинство рептилий приобрели большую подвижность; скелет их стал легче и прочнее. Рептилии использовали более разнообразную пищу, чем амфибии. Изменялась техника ее добывания. В этой связи существенным изменениям подверглось строение конечностей, осевого скелета и черепа. У большинства конечности стали длиннее, таз приобрел большую устойчивость за счет прикрепления к двум и более крестцовым позвонкам. В плечевом поясе исчезла кость клейтрум. Сплошной панцирь черепа подвергся частичной редукции. В связи с большей дифференцировкой мускулатуры челюстного аппарата в височной области черепа возникли ямы и разделяющие их костные мосты — дуги, которые служили для прикрепления сложной системы мускулов.

Далее рассматриваются главнейшие группы рептилий, обзор которых должен показать исключительное разнообразие этих животных, их приспособительную специализацию и вероятное соотношение с ныне живущими группами.

В становлении облика древних рептилий и в оценке их последующей судьбы существенна характеристика их черепа. Примитивность стегоцефалов («цельночерепных») и ранних рептилий выражалась в структуре черепа: отсутствием в нем каких-либо впадин, кроме

глазных и обонятельных. Эта особенность отразилась в названии Anapsida. Височная область у рептилий этой группы была закрыта костями. Вероятными потомками этого направления стали черепахи (ныне Testudines, или Chelonia), у них позади глазниц сохраняется сплошной костный покров. Предком черепах принято считать пермского *эунотозавра* (*Eunotosaurus*) — небольшое ящерообразное животное с короткими и очень широкими ребрами, образующими подобие брюшного щита (рис. 115). Спинного щита у него не было. Имелись зубы. Наиболее ранние черепахи известны из нижнего триаса мезозоя. Их ископаемые останки обнаружены на территории Германии. Череп, зубы, структура панциря древних черепах чрезвычайно близки современным.

Мезозойские черепахи первоначально были сухопутными и, видимо, роющими животными. Некоторые группы впоследствии перешли к водному образу жизни, и в связи с этим многие даже частично утратили костный и роговой панцирь.

С триаса и до наших дней черепахи сохранили основные черты своей организации. Они пережили все испытания, которые погубили большинство рептилий, и в настоящее время так же процветают, как и в мезозое.

Нынешние скрытошейные и бокошейные в большей мере хранят первичный облик сухопутных черепах триаса. Морские и мягкокожистые появились в позднем мезозое.

Все прочие рептилии, как древние, так и современные, приобрели в структуре черепа одну или две височные впадины. Одну, нижнюю, височную впадину имели *Синапсидные*. Одна верхняя височная впадина отмечена в двух группах: *Парапсидные* и *Эвриапсидные*. И наконец, две впадины имели *Диапсидные*.

Эволюционная судьба этих групп различна. Первыми от предкового ствола отошли *Синапсиды* (Synapsida) — рептилии с нижними височными впадинами, ограниченными скуловой, чешуйчатой и заглазничной костями. Уже в позднем карбоне эта группа из первых амниот стала самой многочисленной. В палеонтологической летописи они представлены двумя последовательно существовавшими отрядами: *Пеликозавры* (Pelicosauria) и *Терапсиды* (Therapsida). Их еще именуют *Звероподобные* (Theromorpha). Период своего расцвета звероподобные пережили задолго до того, как появились первые динозавры.

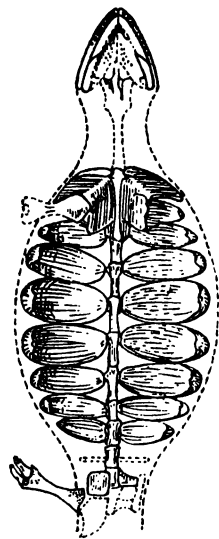


Рис. 115. Реконструкция скелета *Eunotosaurus africanus* — вероятного предка черепах (из пермских отложений)

Их непосредственными родичами были котилозавры. В частности, *пеликозавры* (*Pelicosauria*) были еще очень близки к котилозаврам. Их останки нашли в Северной Америке и в Европе. Внешне они походили на ящериц и имели небольшие размеры (1—2 м), двояковогнутые позвонки и хорошо развитые брюшные ребра. Однако зубы их сидели в альвеолах. У некоторых намечалась, хотя и в небольшой степени, дифференцировка зубов.

В средней перми пеликозавров сменили более высокоорганизованные *Зверозубые* (Theriodontia). Зубы у них были явно дифференцированы, появилось вторичное костное нёбо. Единственный затылочный мышелок разделился на два. Нижняя челюсть в основном была представлена зубной костью. Положение конечностей также изменилось. Локоть переместился назад, а колено — вперед, и в итоге конечности начали занимать положение под туловищем, а не по бокам его, как у других рептилий. В скелете появилось много черт, общих с таковым у млекопитающих.

Многочисленные пермские зверозубые рептилии были весьма разнообразны по облику и образу жизни. Многие были хищниками. Возможно, такой была найденная экспедицией В. П. Амалицкого в отложениях пермского периода на Северной Двине *иностранцевия* (*Inostrancevia alexandrovi*, рис. 116). Другие питались растительной или смешанной пищей. Эти малоспециализированные виды стоят ближе всего к млекопитающим. Среди них надо указать на *циногнатуса* (*Synognathus*), имевшего много прогрессивных черт организации.

Зверозубые были многочисленны еще в раннем триасе, но при появлении хищных динозавров они исчезли. Любопытные материалы, приведенные в табл. 7, свидетельствуют о резком сокращении разнообразия звероподобных на протяжении триаса. Звероподобные представляют большой интерес как группа, давшая начало млекопитающим.

Следующей группой, отделившейся от анапсидных котилозавров, были *Диапсидные* (Diapsida). Их череп имеет две височные впадины, расположенные выше и ниже заглазничной кости. Диапсидные в конце палеозоя (пермь) дали чрезвычайно широкую адаптивную радиацию систематическим группам и видам, которых обна-



1



2

Рис. 116. Зверозубые:

1 — иностранцевия, верхняя пермь (реставрация животного); 2 — череп циногнатуса

**Соотношение родов звероподобных и завропсидных
(ящероподобных рептилий) в конце палеозоя — начале мезозоя
(П. Робинсон, 1977)**

Период	Звероподобные	Завропсидные
Верхний триас	17	8
Средний триас	23	29
Нижний триас	36	20
Верхняя пермь	170	15

руживают и среди вымерших форм, и среди нынешних рептилий. Среди диапсидных наметились две основные группы (инфраклассы): инфракласс *Лепидозавроморфы* (*Lepidosauromorpha*) и инфракласс *Архозавроморфы* (*Archosauromorpha*).

Палеонтологи не располагают точными сведениями, для того чтобы сказать, кто из них древнее и моложе по времени появления, но эволюционная судьба их различна.

Кто такие лепидозавроморфы? Этот древний инфракласс объединяет ныне живущих гаттерию, ящериц, змей, хамелеонов и их вымерших предков.

Гаттерия, или *сфенодон* (*Sphenodon punctatus*), живущая сейчас на небольших островах у побережья Новой Зеландии, — потомок достаточно распространенных в середине мезозоя первоящеров, или клинозубых (надотряд *Prosauria*, или *Lepidontidae*). Для них характерно множество клиновидных зубов, сидящих на костях челюстей и на нёбе, как у амфибий, и амфицельные позвонки.

Ящерицы, змеи и хамелеоны составляют ныне широкое многообразие отряда *Чешуйчатые* (*Squamata*). Ящерицы — одни из древнейших продвинутых групп рептилий, их останки известны из верхней перми.

Ученые обнаруживают много черт сходства ящериц и сфенодонов. Их конечности широко расставлены и тело движется, волнообразно изгибая позвоночный столб. Любопытно, что среди общих черт их морфологического сходства — присутствие интертарзального сустава. Змеи появляются только в мелу. Хамелеоны — это специализированная группа более поздней эпохи — кайнозоя (палеоцен, миоцен).

Архозавров считают самыми удивительными из всех рептилий, когда-либо живших на Земле. Среди них — крокодилы, птерозав-



Рис. 117. Птерозавры

ры, динозавры. Крокодилы — единственные архозавры, дожившие до наших дней.

Крокодилы (Crocodylia) появляются в конце триаса. Юрские крокодилы существенно отличны от современных отсутствием настоящего костного нёба. Их внутренние ноздри открывались между нёбными костями. Позвонки были еще амфицельными. Крокодилы современного типа с полностью развитым вторичным костным нёбом и процельными позвонками произошли от древних архозавров — псевдозухий. Известны они с мела (около 200 млн лет назад). Большинство обитало в пресных водоемах, но среди юрских форм известны и настоящие морские виды.

Крылатые ящеры, или *птерозавры* (Pterosauria), представляют собой один из замечательных примеров специализации мезозойских рептилий. Это были летающие животные весьма своеобразного строения. Их крылья представляли складки кожи, натянутые между боками тела и очень длинным четвертым пальцем передних конечностей. Широкая грудина имела хорошо развитый киль, как у птиц; кости черепа срастались рано; многие кости были пневматичны-

ми. Вытянутые в клюв челюсти несли зубы. Длина хвоста и форма крыльев варьировали. У одних (*рапфоринхи*) были длинные узкие крылья и длинный хвост, летали они, видимо, скользящим полетом, часто планируя. У других (*птеродактили*) хвост был очень короткий, а крылья широкие; полет их чаще был гребной (рис. 117). Судя по тому, что остатки птерозавров обнаружены в отложениях соленых водоемов, это были обитатели побережий. Они питались рыбой и по поведению, видимо, были близки к чайкам и крачкам. Размеры варьировали от нескольких сантиметров до метра и более.

Самые крупные среди летающих позвоночных принадлежат к поздне меловым крылатым ящерам. Это птеронодоны. Предполагаемый размах их крыльев 7—12 м, масса тела около 65 кг. Они обнаружены на всех континентах, кроме Антарктиды.

Палеонтологи предполагают постепенное угасание в эволюции этой группы, что совпало по времени с появлением птиц.

Динозавры (*Dinosauria*) известны в палеонтологической летописи с середины триаса. Это наиболее многочисленная и разнообразная группа рептилий, когда-либо живших на суше. Среди динозавров были мелкие животные с длиной тела менее метра, и гиганты длиной почти до 30 м. Одни из них ходили только на задних лапах, другие — на всех четырех. Очень разнообразен был и общий облик, но у всех голова относительно тела была мала, а спинной мозг в крестцовой области образовывал местное расширение, объем которого превосходил объем головного мозга (рис. 118).

В самом начале формирования динозавры разделились на две ветви, развитие которых шло параллельно. Характерной особенностью их было строение тазового пояса, в связи с чем эти группы именуется ящеротазовыми и птицетазовыми.

Ящеротазовые (*Saurischia*) первоначально были сравнительно мелкими хищными животными, передвигавшимися скачками только на задних ногах, в то время как передние служили для схватывания пищи. Для опоры служил и длинный хвост. В последующем появились крупные растительноядные формы, ходившие на всех четырех ногах. К ним относились самые крупные позвоночные, когда-либо жившие на суше: *бронтозавр* имел длину тела около 20 м, *диплодок* — до 26 м. Большинство гигантских ящеротазовых, видимо, были полуводными животными и питались сочной водной растительностью.

Птицетазовые (*Ornithischia*) получили свое название в связи с удлинненным тазом, похожим на таз птиц. Первоначально они передвигались на одних удлинненных задних ногах, но более поздние виды имели обе соразмерно развитые пары конечностей и ходили на четырех ногах. По характеру питания птицетазовые были исключительно растительноядными животными. Среди них — *игуанодон*, ходивший на задних ногах и достигавший в высоту 9 м. *Трицератопс* внешне был очень похож на носорога, обладал обычно небольшим рогом на конце морды и двумя длинными рогами над глазами. Длина

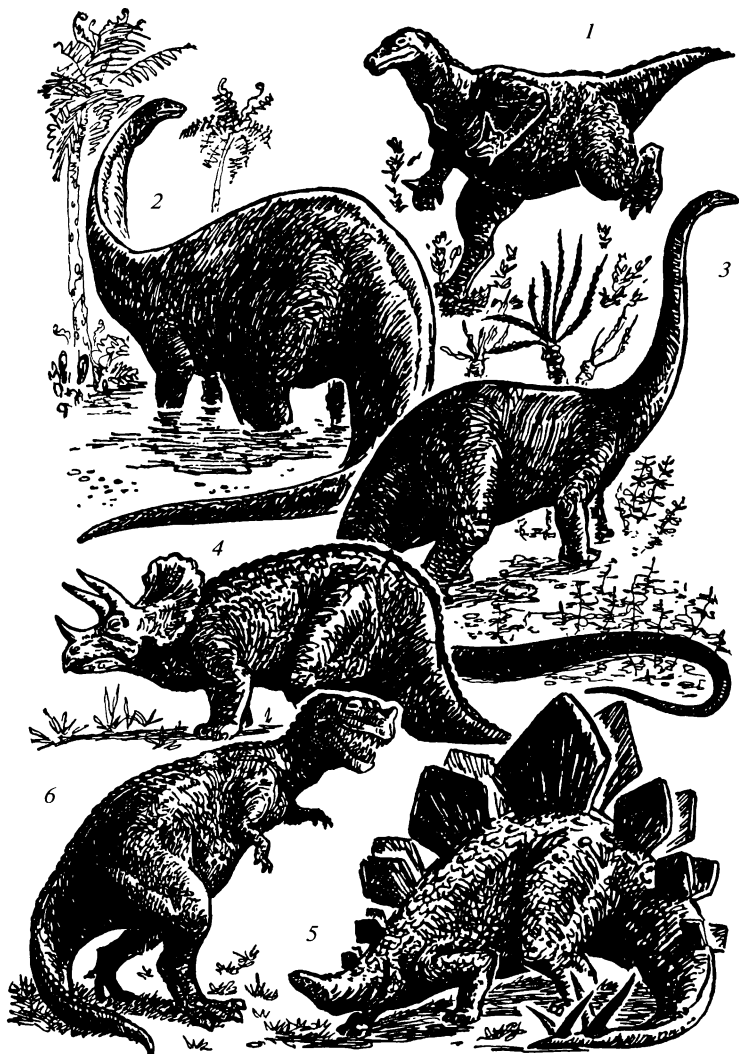


Рис. 118. Динозавры:

1 — игуанодон; 2 — бронтозавр; 3 — диплодок; 4 — трицератопс; 5 — стегозавр
6 — цератозавр

его доходила до 8 м. *Стегозавр* отличался несоразмерно маленькой головой и двумя рядами высоких костных пластинок, располагавшихся на спине. Длина его тела была около 5 м.

Динозавры были распространены почти по всему земному шару и обитали в крайне разнообразных условиях. Они населяли пустыни.

леса, болота. Некоторые вели полуводный образ жизни. Несомненно, что в мезозое эта группа рептилий была на суше господствующей. Наибольшего расцвета динозавры достигли в меловое время, а к концу этого периода вымерли.

Наконец, необходимо вспомнить еще об одной группе рептилий, в черепе которых имелась только одна верхняя височная впадина. Это было характерно для парапсидных и эвриапсидных. Высказано предположение, что они произошли от диапсидных путем утраты нижней впадины. В палеонтологической летописи они были представлены двумя группами: *Ихтиозавры* (Ichthyosauria) и *Плезиозавры* (Plesiosauria). В течение всего мезозоя, с раннего триаса до мела, они господствовали в морских биоценозах. Как подмечено Р. Кэрролом (1993), пресмыкающиеся становились вторичноводными всякий раз, когда жизнь в воде оказывалась выгоднее с точки зрения наличия источников пищи и малого числа хищников.

Ихтиозавры (Ichthyosauria) занимали в мезозое то же место, которое ныне занимают китообразные. Они плавали, волнообразно изгибая тело, особенно хвостовую его часть, плавники у них служили для управления. Их конвергентное сходство с дельфинами поразительно: веретенообразное тело, вытянутое рыло и большой двухлопастный плавник (рис. 119). Парные конечности у них превратились в ласты, при этом задние конечности и таз были недоразвиты. Фаланги пальцев были удлинены, а число пальцев у некоторых доходило до 8. Кожа была голой. Размеры тела варьировали от 1 до 14 м. Ихтиозавры жили только в воде и питались рыбой, отчасти беспозвоночными. Установлено, что они были живородящими. Ихтиозавры появились в триасе, в конце мела они вымерли.

Плезиозавры (Plesiosauria) имели иные, чем ихтиозавры, приспособительные особенности в связи с жизнью в море: широкое и плоское тело со сравнительно слабо развитым хвостом.

Орудием плавания служили мощные ласты. В отличие от ихтиозавров у них была хорошо развита шея, несущая небольшую голову. Их облик напоминал ластоногих. Размеры тела от 50 см до 15 м. Отличен был и образ жизни. Во всяком случае, некоторые виды населяли прибрежные воды. Питались рыбой и моллюсками. Появившись

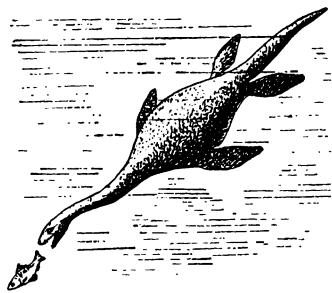
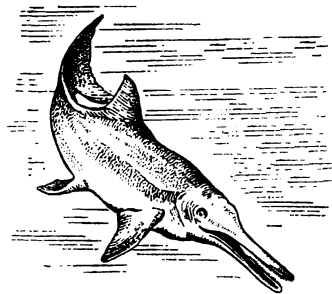


Рис. 119. Ихтиозавр и плезиозавр

в начале триаса, плезиозавры, как и ихтиозавры, вымерли в конце мелового периода.

Из приведенного краткого обзора филогении рептилий видно, что подавляющее большинство крупных систематических групп (отрядов) вымерли до начала кайнозойской эры и современные рептилии представляют собой лишь жалкие остатки богатейшей мезозойской фауны рептилий. Причина этого грандиозного явления понятна лишь в самых общих чертах. Большинство мезозойских рептилий представляли собой чрезвычайно специализированных животных. Успех их существования зависел от наличия своеобразных жизненных условий. Надо думать, что односторонняя глубокая специализация была одной из предпосылок их исчезновения.

Установлено, что хотя вымирание отдельных групп рептилий происходило в течение всего мезозоя, наиболее резко это проявилось в конце мелового периода. В это время за сравнительно короткий срок вымерло большинство мезозойских пресмыкающихся. Если справедливо называть мезозой веком рептилий, то не менее оправданно название конца этой эры веком великого вымирания.

Следует принять во внимание, что в меловое время произошли значительные изменения климата и ландшафтов. Это совпало с существенными перераспределениями суши и моря и движениями земной коры, приведшими к громадным горообразовательным явлениям, известным в геологии под названием альпийской стадии горообразования. Считают, что в это время вблизи Земли проходило крупное космическое тело. Нарушения сложившихся условий жизни в этой связи были значительными. Однако они заключаются не только в из-

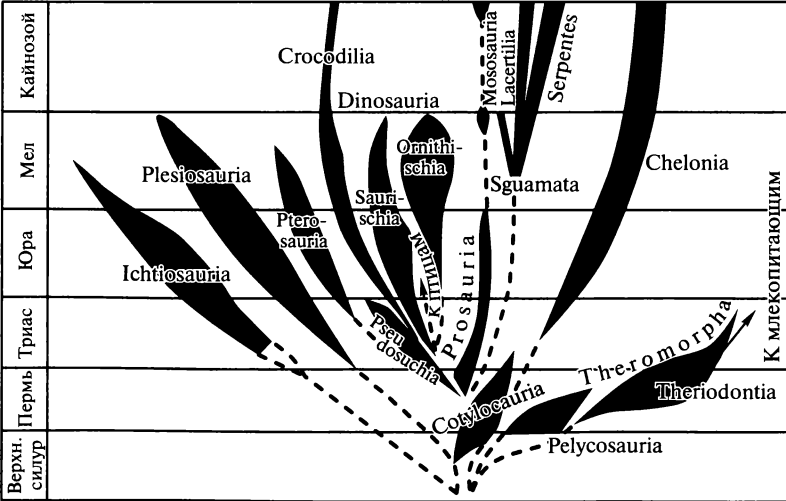


Рис. 120. Филогенетическое древо пресмыкающихся

менении физического состояния Земли и других условий неживой природы.

В середине мелового периода произошла смена мезозойской флоры хвойных, саговниковых и других растений представителями флоры нового типа, а именно покрытосеменными. Не исключены и генетические изменения в природе самих рептилий. Естественно, что все это не могло не отразиться на успехе существования всех животных и специализированных в первую очередь.

Наконец, надо учесть, что к концу мезозоя все большее развитие получали несравненно более высокоорганизованные птицы и млекопитающие, сыгравшие важную роль в борьбе за существование между группами наземных животных.

На рис. 120 дана общая схема филогении рептилий.

Экология пресмыкающихся

Условия существования и общее распространение. По сравнению с условиями жизни земноводных условия жизни современных пресмыкающихся более разнообразны. Это связано с более высоким уровнем организации пресмыкающихся, обусловившим широкое их распространение в различных местообитаниях. Одной из наиболее важных в этом смысле особенностей является их способность переносить сухость наземной среды как во взрослом состоянии, так и в период эмбрионального развития. У взрослых животных это связано с изменением структуры кожи, в частности с ороговением эпидермиса. Эмбриональные приспособления будут описаны далее, в разделе о размножении.

Рептилии приспособлены к обитанию и в условиях теплого влажного климата, и в обстановке сухих жарких пустынь. Общее географическое распространение пресмыкающихся значительно расширилось в сравнении с амфибиями. Они заселяют все климатические зоны земного шара, за исключением арктической и антарктической. Однако в связи с пойкилотермностью рептилии успешно существуют только при относительно высокой температуре среды. Так, например, змеи уже при 10°C становятся малоактивными, при $6-8^{\circ}\text{C}$ они перестают двигаться, а при температуре $2, 3^{\circ}\text{C}$ впадают в оцепенение. Охлаждение тела до $-4-6^{\circ}\text{C}$ вызывает гибель.

В результате рептилии наиболее многочисленны в тропическом поясе, а по направлению к полюсам обилие видов и особей уменьшается. Так, на островах Индонезии живет 150—200 видов, а в Среднем Китае всего лишь около 30. В Средней Азии обитает около 50 видов, на Кавказе — 68, в средней полосе Западной Европы — 12, наконец, до Северного полярного круга в западной (наиболее теплой) части Европы доходят только два вида (гадюка и живородящая ящерица). В горных странах по мере поднятия вверх над уровнем моря обилие



Рис. 121. Степная агама

рептилий также заметно сокращается. Верхний предел распространения рептилий в Центральной Азии лежит на высоте около 5 000 м над уровнем моря. В Кордильерах Южной Америки на высоте 4 900 м над уровнем моря встречается только один вид ящериц (*Liolaemus multiformes*).

Вместе с тем чрезмерно высокая температура окружающей среды для рептилий губительна. Ящурка, находящаяся на песке, температура которого 55 °С, через 1,5—4 мин при невозможности куда-либо укрыться погибает. Спасаясь от перегревания, в наиболее жаркую часть дня ящерицы (агама) прячутся в норы или залезают на ветки кустарников (рис. 121). Было прослежено, что в песчаных пустынях Средней Азии летом в середине дня температура воздуха на ветке на высоте 2 м над почвой была в тени на 10 °С

ниже температуры почвы, а при прямом солнечном освещении этот разрыв достигал 28 °С (табл. 8).

Есть основания предполагать наличие у рептилий некоторых механизмов физической терморегуляции, но на очень низком уровне их проявления. Так, у живородящей ящерицы при подъеме температуры внешней среды от 16 до 42 °С частота дыхания увеличивалась от 31 до 114 раз в 1 минуту. Это явление можно трактовать как тепловую одышку, способствующую удалению из тела с дыханием избыточного

Таблица 8

Температура 2 июня на разной высоте от поверхности песка, °С, в пустынном районе Туркмении

Высота	Температура		
	в 10 ч	в 12 ч	в 14 ч
На поверхности песка	45	57	63
2 см, т. е. на уровне тела песчаной круглоголовки	39	43	46
4 см, т. е. на уровне тела ушастой круглоголовки	36	40	43

тепла. Кроме того, установлено, что у американских сцинков и игуан весьма существенное значение для терморегуляции имеет потеря воды через кожу. Эти потери, исчисленные в процентах от общей водопотери организма, равняются 66—76 % (Л. Проссер, 1977).

Высокая температура оказывает и косвенное отрицательное влияние на жизнедеятельность рептилий. Так, выгорание растительности служит причиной летней спячки степных черепах. В тропиках высокая температура и пересыхание водоемов вызывают спячку у крокодилов, некоторых черепах и змей.

Наличие в воде или почве солей не мешает в отличие от земноводных существованию пресмыкающихся. Многие виды ящериц и змей живут на сильно засоленных почвах, где обитание амфибий невозможно. Змеи, черепахи (в том числе даже лишённые рогового панциря) долгое время без вреда для организма проводят в соленой воде морей и озер.

Общее экологическое разнообразие пресмыкающихся исключительно велико. Среди них есть виды наземные, подземные, живущие на деревьях, полуводные, водные. Современные рептилии отсутствуют только в воздухе. Такое многообразие жизненных форм понятно, если учесть, что живущие ныне рептилии — остатки многих, далеко разошедшихся ветвей, представители которых издавна были приспособлены к обитанию в разных условиях.

Наибольшее число видов ведет наземный образ жизни, используя все разнообразие наземных условий. Они встречаются в песчаных, глинистых и каменистых пустынях, в зарослях густой травы, в лесу, на болотах и т.д. Вместе с тем большинство предпочитает открытые участки, где много солнца и растительность не мешает передвижению.

Характер передвижения рептилий различен (рис. 122), и только некоторые из них могут быть названы «пресмыкающимися» в полном смысле этого слова, т.е. животными, волочащими свое тело по земле. Крокодилы, вараны и многие ящерицы бегают, высоко приподняв тело на ногах. Некоторые сухопутные черепахи также не волочат брюхо по земле, а поднимают его. Есть виды, способные пробегать большое расстояние на одних только задних ногах. Таковы некоторые агамы, игуаны и особенно характерная в этом отношении австралийская *плащеносная ящерица (Chlamydosaurus)*. Особенно много таких рептилий было среди вымерших мезозойских групп.

Способность пустынных рептилий бегать, высоко приподнимаясь на ногах, несомненно, имеет приспособительное значение, так как при таком положении тело не испытывает губительного воздействия раскаленного солнцем грунта. Это видно из данных табл. 8, составленной применительно к условиям Туркменистана.

Рептилии, живущие в песчаных пустынях, обладают рядом приспособлений для передвижения по сыпучему грунту: у агам, гекконов, ящериц, игуан на краях пальцев есть оторочки из роговых зубчиков. У одного из видов *гекконов (Palmatogecko rangi)*, живущего в пес-

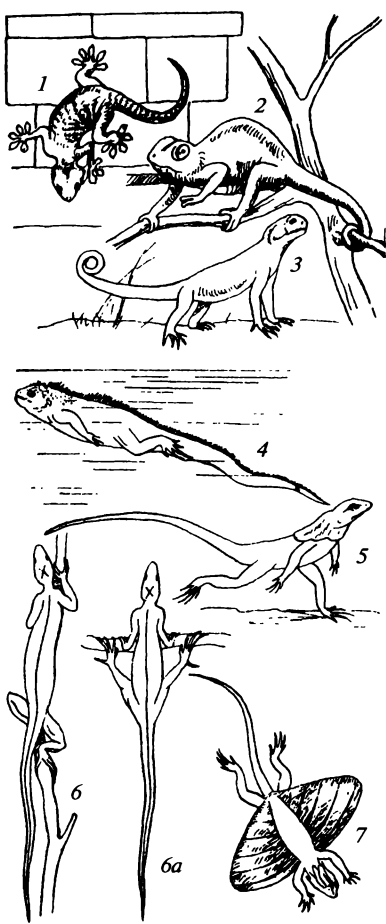


Рис. 122. Различные формы движения у ящериц:

1 — степной геккон; 2 — лопаственный хамелеон; 3 — ушастая круглоголовка; 4 — морская ящерица; 5 — плашениосная ящерица; 6, 6а — игуана; 7 — летучий дракон

К примеру, легко зарывается в песок и свободно ползает под его покровом песчаный удавчик.

Своеобразно закапываются в песок круглоголовки. По бокам их уплощенного тела располагаются кожистые оторочки, снабженные чешуйками. Спасаясь от врагов, животное плотно прижимается к земле и, быстро перемещая тело вправо и влево, разгребает песок,

чанных пустынях Южной Африки, между пальцами имеются кожистые перепонки.

Обширная и разнообразная по составу группа рептилий приспособлена к передвижению в густой траве, среди кустов и растительных остатков. С этим связано приобретение «змеевидной» формы тела, частичной или полной редукции конечностей. Наиболее совершенно эта черта организации развита у змей, большинство видов которых полностью утратили не только свободные конечности, но и их пояса. Рудименты тазового пояса и задних конечностей имеются у удавов (*Boa*), слепунов (*Typhlopidae*), у вальковатых змей (*Anilidae*, старое название *Iliiidae*). Но и среди ящериц есть полностью безногие. Такова, например, обычная в лесах России веретеница.

Очень многие пресмыкающиеся хотя бы часть времени проводят под землей, в которую закапываются сами, залезают в трещины в почве, в норы других животных. Приспособления к рытью различны. Сухопутные черепахи роют норы обеими парами ног (в норах они спасаются от дневной жары). Так же поступают и некоторые ящерицы. Но большинство, закапываясь, раздвигают грунт с помощью головы. Межчелюстной щиток многих роющих змей выдается вперед и служит как бы заступом.

который засыпает его тело сверху. Круглоголовка утопает в песке, опускаясь в него под углом (как это делают змеи и другие ящерицы), а отвесно вниз. Подобные приспособления есть и у некоторых змей (рогатая гадюка, эфа).

Среди рептилий есть много видов, хорошо лазающих по отвесным плитам камней, кустам и деревьям. Эта особенность свойственна разным систематическим группам и связана с такими приспособлениями. У некоторых ящериц сильно развиты пальцы с длинными изогнутыми когтями, длинный необламывающийся хвост, который может закручиваться вокруг ветвей и служит дополнительной точкой опоры. Интересно приспособление к удержанию на ветвях, свойственное хамелеонам: пальцы их ног срастаются так, что животные обхватывают ими ветки, как клещами. Среди ящериц хорошо лазают по кустам агамы. Есть лазающие виды и среди змей.

Немногим пресмыкающимся свойственна способность к планирующему полету, развившаяся в связи с древесным образом жизни. У живущего в лесах Зондских островов *лопатохвостого геккона (Ptychozoon)* по бокам головы, тела, хвоста и между пальцами имеются кожистые перепонки, служащие парашютом. Еще более оригинальное приспособление имеет *летающий дракон (Draco draco)* — обитатель лесов Малайского архипелага. Парашютом служит широкая складка кожи, находящаяся по бокам тела и растягивающаяся при прыжке 5—6 парами ребер. Длина прыжка достигает 20 м. Эта ящерица нередко на лету ловит насекомых.

Значительное число рептилий ведет в той или иной мере водный образ жизни. Крокодилы плавают при помощи сжатого с боков хвоста; лишь отчасти плаванию им помогают лапы. Живущая на Галапагосских островах *морская игуана (Amblyrhynchus)* плавает только при помощи хвоста, а лапы держит плотно прижатыми к туловищу. Изгибая хвостовую часть тела (также сжатую с боков), плавают морские змеи. Иное приспособление имеют водные черепахи: орудием плавания у них служат ластообразные конечности.

Наряду с основными органами передвижения (плавания) у водных рептилий имеются и другие приспособления к жизни в воде. Напомним о клапанах, закрывающих ноздри. У настоящих водных черепах в той или иной мере редуцируется костный и роговой панцирь. Изменены органы дыхания. Легкие имеют сложное строение и обеспечивают лучший газообмен при больших интервалах между вдохами. К примеру, игуанам свойственно замедление кровотока и даже остановка сердца при нырянии. Кроме того, у черепах и водных змей в глотке появляются вздутые участки, богатые кровеносными сосудами и являющиеся своего рода внутренними «жабрами».

Питание. Рептилии питаются самыми различными животными — от мелких наземных и водных беспозвоночных до крупных млекопитающих. Ряд видов едят растительную пищу, но все же большинство добывают животные корма. Так, ящерицы ловят наземных насеко-

мых, червей и моллюсков. Кроме этого, некоторые из них (агамы, игуаны) охотно поедают и растительную пищу. Морские черепахи и морские змеи обычно питаются рыбами. Ужи отлавливают много амфибий. Некоторые морские змеи, например пеламида, кормятся почти исключительно головоногими моллюсками. Крупные ящерицы, например вараны, и многие наземные змеи добывают мелких зверьков, птиц и пресмыкающихся. Крокодилы и крупные змеи едят не только мелких животных, но и крупных зверей, например молодых оленей. Известны случаи нападения их на людей.

Настоящими растительноядными рептилиями являются наземные черепахи (например, среднеазиатская черепаха). Лишь иногда они поедают мелких животных. Большинство рептилий пьют воду, и только виды, обитающие в пустынях, получают ее из съеденной пищи.

Способы отыскивания и добывания пищи различны. Ящерицы и некоторые змеи, разыскивая еду, много бродяжничают. Добычу они ловят как на поверхности, так и под землей. Например, *сетчатая ящурка* (*Eremias grammica*) в пустынях Средней Азии выкапывает из песка насекомых, зарывающихся на глубину до 10 см. Сцинки, роющиеся в песке на глубине нескольких сантиметров, легко обнаруживают пищу, находящуюся на поверхности, и как бы выныривают из песка, чтобы схватить ее. Некоторые змеи (например, удавы), крокодилы и водные черепахи подкарауливают добычу и бросаются на нее. Караулят, сидя на ветвях, свою добычу и хамелеоны.

Почти все рептилии пищу глотают целиком, не разделяя ее на части и не подвергая во рту измельчению. Черепахи и крокодилы отделяют куски пищи. У крокодилов имеется вторичное костное нёбо, позволяющее задерживать пищевой комок во рту без помехи для дыхания. Большинство рептилий пожирают свою добычу, предварительно не умерщвляя ее. Ядовитые змеи и удавы глотают уже убитую жертву. Обычно змеи, заглатывая жертву, как бы наползают на ее тело.

Размножение. Размножение рептилий существенно отличается от размножения амфибий и имеет много особенностей, приспособленных к наземному существованию. Оплодотворение всегда внутреннее, и самцы имеют копулятивные органы. Яйца развиваются вне воды. Развитие проходит без превращения, т. е. в отличие от амфибий личиночной стадии не бывает, и вылупившаяся из яйца молодь живет в тех же условиях, что и взрослые.

Основные приспособления к размножению на суше заключаются в особенностях строения и развития яйца. Рептилии имеют сравнительно с амфибиями крупные яйца. Укрупнение яиц идет за счет обогащения их желтком, а у некоторых (черепах и крокодилов) и за счет появления «белка». Большой запас питательных веществ в яйце обуславливает возможность прямого (без превращения) развития эмбрионов. В связи с откладыванием яиц на суше возник ряд приспособлений, защищающих их от иссушения, механического повреж-

дения и обеспечивающих развивающемуся эмбриону возможность газообмена, снабжения его водой и выведения (хотя бы частично) продуктов распада. Приспособления эти выражаются в основном в появлении ряда оболочек, покрывающих яйцо.

Эмбриональному развитию рептилий сопутствуют два типа оболочек: яйцевые и зародышевые. *Яйцевые оболочки* формируются при прохождении яйца по яйцеводу после того, как произошло его оплодотворение. Яйца всех рептилий имеют прочную *волокнистую оболочку*, предохраняющую их от высыхания, растекания, механических повреждений и от проникновения бактерий; *скорлуповая оболочка* возникает в результате пропитывания волокнистой оболочки солями кальция.

У черепах и крокодилов, кроме того, имеется *белковая оболочка* (подобная белку птичьего яйца), которая является основным местом накопления в яйце воды, обеспечивающей развитие зародыша (рис. 123). У прочих рептилий необходимая для нормального развития эмбриона вода высвобождается в результате окисления жира, весьма обильного в желтке, — так называемая *метаболическая вода*; часть воды проникает извне через наружные оболочки яйца. Укажем для сравнения, что в то время, как у амфибий доля жира в яйце составляет 8—11 %, у рептилий она достигает 40 % и более. Волокнистая, скорлуповая и белковая оболочки продуцируются соответствующими отделами яйцеводов.

В яйце рептилий (как и прочих амниот) по мере развития зародыша за счет превращений в закладывающихся зародышевых листках возникает еще ряд оболочек, имеющих исключительно важное приспособительное значение; таковы *амнион*, *сероза* и *аллантоис* (рис. 124). Их называют *зародышевыми оболочками*.

На ранних стадиях развития зародыш погружается в желток. В результате разрастания эктодермы возникают складки, известные под названием *амниотических*. Они растут навстречу друг другу и в итоге

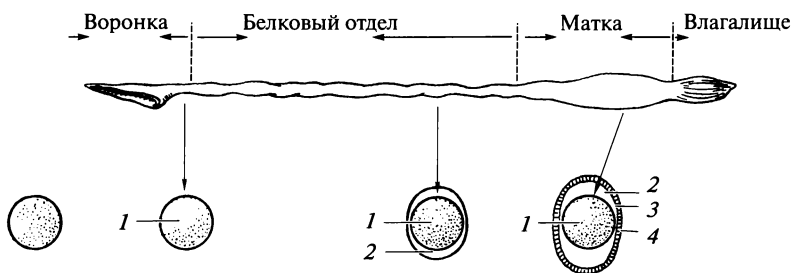
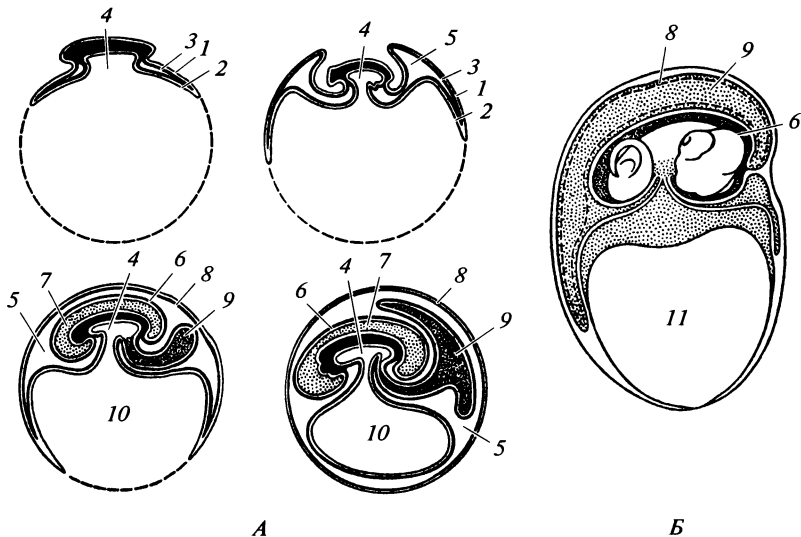


Рис. 123. Схема развития яйцевых оболочек у среднеазиатской черепахи (*Testudo horsfieldi*) в различных отделах яйцевода:

1 — оплодотворенная яйцеклетка; 2 — белковая оболочка; 3 — волокнистая оболочка; 4 — скорлуповая оболочка



А

Б

Рис. 124. Последовательные стадии развития зародышевых оболочек у амниот (А) и развивающаяся ящерица (Б):

1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — мезодерма; 4 — полость кишечника; 5 — внезародышевая полость тела; 6 — амнион; 7 — амниотическая полость, заполненная амниотической жидкостью, в которую погружен зародыш; 8 — сероза; 9 — аллантаис; 10 — желточный мешок; 11 — желток

замыкают зародыш. Возникающий таким путем амнион представляет собой сплошной замкнутый мешок, заполненный жидкостью, внутри которого находится зародыш. Таким образом, зародыш как бы погружается в маленький «водоем» — относительно постоянную среду. Роль амниона заключается еще и в том, что он предохраняет зародыш от соприкосновения с твердыми яйцевыми оболочками.

При наличии оболочек, отделяющих зародыш от наружной среды, естественно возникает вопрос, как дышит зародыш и как выводятся наружу продукты обмена. Первоначальным приспособлением для дыхания служит густая сеть кровеносных сосудов, оплетающих желток, — *желточный круг кровообращения*. В дальнейшем он постепенно замещается новым образованием — сетью сосудов, развивающихся в *аллантаисе*. Аллантаис возникает как мешковидный вырост брюшной стенки задней кишки. По мере развития он приобретает вид большого пузыря, лежащего между желточным мешком и *серозой*, третьей зародышевой оболочкой. К концу развития аллантаис полностью окружает тело зародыша и желточный мешок.

Аллантаис выполняет одновременно две функции: он является органом дыхания и зародышевым мочевым пузырем. При этом аллантаис не только является пассивным приемником мочи, но и вос-

принимает из мочи излишнюю воду, которая через сеть кровеносных сосудов вновь вводится в тело зародыша. Кроме того, часть продуктов обмена зародыша выводится наружу в газообразном состоянии, в частности углекислый газ, так как основным энергетическим запасом в яйце рептилий служит жир, окисляющийся до воды и CO_2 .

Все описанные особенности строения яйца и развития эмбриона рептилий носят явно выраженный приспособительный характер: 1) предохраняют яйца от растекания, механических повреждений, иссушения (волоконистая и известковая оболочки); 2) создают возможность прямого развития (обилие питательного материала — желтка); 3) не препятствуют поступлению воды в яйцо из наружной среды (гигроскопичность яйца и пористость оболочек); 4) обеспечивают запас воды в самом яйце (жир желтка, а у некоторых — богатый водой белок); 5) создают относительно постоянные условия для эмбриона (жидкость амниотической полости); 6) обеспечивают возможность дыхания и выведения газообразных продуктов обмена из яйца, покрытого рядом оболочек (аллантоис). Эти особенности эмбрионального развития имели решающее значение при освоении рептилиями наземной среды обитания.

Большинство пресмыкающихся размножаются путем откладывания оплодотворенных яиц чаще всего в специально сооружаемую в земле ямку в сравнительно влажных и хорошо обогреваемых солнцем местах. Есть виды, откладывающие яйца в кучи растительного мусора, в гнилые пни. Американские крокодилы, к примеру, вырыв в болотистой почве ямку, засыпают яйца гниющими растениями. Морские черепахи выкапывают ямы в песке и затем засыпают отложенную кладку.

Как правило, отложив яйца, самки покидают их. Но некоторые крокодилы остаются вблизи «гнезда» и охраняют яйца от других животных. Самки питонов обвиваются вокруг яиц своим телом, обеспечивая таким образом не только сохранность яиц, но и относительно постоянную температуру. В таком гнезде она на $2-4^\circ\text{C}$ выше температуры окружающей среды. Охраняет яйца и самка варана.

Наряду с откладыванием яиц у некоторых рептилий существует яйцеживорождение. В простейшем случае оплодотворенные яйца остаются в половых путях и проходят там все стадии развития. Детеныши вылупляются из яиц тотчас же после откладывания их во внешнюю среду. Так бывает у гадюки, живородящей ящерицы, веретеницы.

Любопытно, что у ужей срок развития яиц вне тела матери варьирует от 30 до 60 суток: это зависит от того, сколько времени оплодотворенные яйца находились в теле матери. В отложенных яйцах зародыши оказываются сформированными примерно наполовину. Большая разница в длине периода внутриутробного нахождения яиц наблюдалась и у прыткой ящерицы (15—20 суток), при этом зародыши оказывались развитыми на $1/3$ и более. Таким образом, предпосылкой для развития яйцеживорождения служит возможность более или менее длительной задержки оплодотворенных яиц в теле

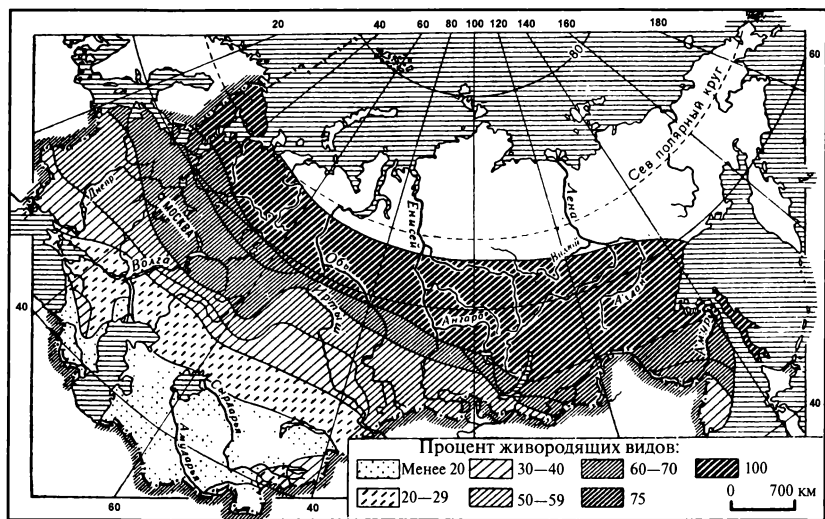


Рис. 125. Распределение живородящих рептилий по территории СНГ

матери. Кроме указанных видов яйцеживорождение свойственно некоторым удавам, в частности песчаному удавчику, морским змеям, многим узам, ящерицам.

Немногим видам свойственно настоящее живорождение, при котором кровеносные сосуды желточного мешка тесно сближены с сосудами маточного отдела яйцевода, и питание эмбриона идет в значительной степени за счет организма матери. Таковы некоторые сцинки.

Наконец, у некоторых змей и ящериц формируется настоящая аллантаидная плацента, при которой ворсинки *хориоаллантаиса* зародыша внедряются в слизистую оболочку половых путей самки.

В явлении живорождения (включая и яйцеживорождение) существуют довольно ясно выраженные географические закономерности. Установлено, что наибольшее число живородящих видов характерно для северных широт и высокогорных областей (рис. 125). Учеными обнаружены виды, которые в разных частях ареалов бывают то яйцеродными, то живородящими. Так, *тибетская круглоголовка* (*Phrynocephalus theobaldi*) на высоте 2—3 тыс. м размножается откладыванием яиц, а на высоте 4—5 тыс. м она живородяща. Установлено, что *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*) на юге ареала (во Франции) откладывает яйца.

Очевидно, что основной причиной живорождения у рептилий является холодный климат. При нахождении яиц в теле матери обеспечивается более постоянная и высокая, чем в окружающей среде, температура, необходимая для их успешного развития. В отличие от млекопитающих, обогревающих своих эмбрионов постоянным теплом собственного тела, у рептилий это достигается тем, что самка

своим поведением, перемещаясь в наиболее хорошо обогреваемые места, регулирует термические условия развития зародышей (например, гелиотермия). Дополнительной причиной живорождения, проявляющейся у немногих видов, служит водный и отчасти древесный и подземный образ жизни, усложняющий откладывание яиц. Так, живородящи морские змеи и некоторые хамелеоны.

В заключение подчеркнем, что живорождение (во всех его вариантах) свойственно только чешуйчатым с их сравнительно просто организованными яйцами. У крокодилов и черепах яйца более сложного строения: покрыты белковой, а у некоторых и известковой оболочкой. И у этих животных нет даже намеков на живорождение.

Все это позволяет заключить, что среди современных рептилий намечаются два различных пути совершенствования размножения. Один состоит в совершенствовании яйцекладности (усложнение строения яйца, устройство хотя бы примитивных гнезд, начальные элементы охраны будущего потомства); это свойственно крокодилам, черепахам и крупным змеям. Второй путь — живорождение в разных модификациях, вплоть до формирования аллантаидной плаценты, принципиально не отличимой от плаценты млекопитающих. Этот путь демонстрируют чешуйчатые.

Количество яиц, откладываемых рептилиями, сравнительно невелико. Некоторые крокодилы, крупные черепахи и змеи откладывают 50—100 яиц, но обычно не более 30. Мелкие виды ящериц откладывают всего 1—2 яйца. Любопытно, что в этом случае бывает несколько кладок в год. Откладывание яиц в несколько приемов свойственно и некоторым некрупным черепахам. В общем плодовитость у рептилий заметно меньше, чем у амфибий и тем более рыб, что говорит о прямой связи с более совершенным стилем всего процесса размножения рептилий.

Половая зрелость наступает в различные сроки: у крокодилов и большинства черепах в 8—10-летнем возрасте, у змей — чаще в возрасте 3—5 лет, у ящериц обычно на 2—3-м году жизни, но некоторые мелкие виды становятся половозрелыми уже на следующую весну, т. е. в возрасте 9—10 месяцев. Крайне интересно, что у некоторых скальных ящериц, распространенных в Восточном Закавказье (например, *Lacerta armeniaca*), самцы неизвестны вовсе или встречаются крайне редко. Самки размножаются партеногенетически и рожают только самок.

Говоря о взаимоотношении полов у рептилий, отметим, что у большинства видов самки и самцы расходятся после совокупления. Есть случаи объединения в пары на длительное время. Таковы некоторые агамы, ящерицы и немногие черепахи. По некоторым наблюдениям, самки *миссисипского аллигатора* не только строят гнездо и охраняют его, но и помогают выведшимся молодым выбраться из гнезда. Молодые держатся вместе с матерью по крайней мере в течение одного сезона.

Среди пресмыкающихся фауны России нет видов, вредящих хозяйству человека: все они заслуживают самого бережного отношения. Ящерицы и змеи уничтожают насекомых и мелких грызунов — вредителей сельского и лесного хозяйства. Например, прыткая ящерица в средней полосе европейской части России поедает насекомых-вредителей чаще, чем обыкновенная овсянка и пеночка-весничка, и лишь немного реже, чем садовая славка. Опасность ядовитых змей неоправданно преувеличена. Сами змеи делают попытку укусить человека только в том случае, если их потревожить или преследовать. Многолетний опыт наблюдений за змеями, широко практикуемый в южных районах нашей страны, наглядно это подтверждает. Вместе с тем надо учесть исключительно большую ценность змеиногo яда, используемого в медицинской промышленности. Это обстоятельство послужило предпосылкой для организации специальных питомников, в которых содержат отловленных змей и периодически берут от них яд. Такие питомники есть в тропической Азии, на юге Африки, в Южной Америке. Ряд питомников организован в Средней Азии. В них содержат кобр, гюрз, степных гадюк и змей некоторых других видов. К сожалению, змеи в питомниках не размножаются.

Охрана рептилий. В естественных природных биоценозах рептилии нигде не достигают высокой численности. Человек часто неоправданно преследует и добывает рептилий, используя в пищу их мясо и яйца. Кожу крупных ящериц, змей, крокодилов используют для различных поделок. Красивый роговой панцирь морских черепах бисс идет на изготовление изящных женских украшений. Неумеренный промысел гигантских слоновых и крупных морских черепах привел к исчезновению одних видов и поставил на грань исчезновения другие. Гигантские сухопутные черепахи были почти истреблены мореплавателями, китобоями и пиратами в XVII — XIX вв. На Галапагосских островах раньше обитало 15 видов (с многими подвидами) слоновых черепах (*Geochelone*), сейчас сохранилось 11, шесть из них разводят в неволе для расселения по местам прежнего обитания. Только на двух из 13 Галапагосских островов (раньше черепахи обитали на 11 островах) численность слоновых черепах достаточно высока, на остальных нужны специальные меры для их сохранения.

Использование деликатесного мяса и яиц морских черепах местными жителями и гурманами во многих странах, продолжающийся браконьерский промысел прибывающих в период размножения на побережья поставили на грань гибели многие виды морских черепах. К сожалению, не везде запретительные меры приводят к эффективной охране и восстановлению их численности.

Все виды и подвиды слоновой черепахи внесены в Красную книгу МСОП. На Галапагосских островах создан Национальный парк, а в 1964 г. открыта Биологическая станция им. Ч. Дарвина.

Промысел крокодилов теперь везде ограничен, во многих местах запрещен, созданы специальные питомники и фермы по их разведению.

В Красную книгу МСОП занесена самая ценная в гастрономическом отношении *зеленая*, или *суповая*, *черепаха* (*Chelonia mydas*), которая могла быть важнейшим источником пищи на берегах тропических морей, если бы ее не уничтожали так быстро. Популяция ее и сейчас значительна, но мест, где она размножается, осталось очень мало. Не вымерла она только благодаря резервату Тортугеро в Коста-Рике, откуда в последние десятилетия ежегодно вывозится 20 тыс. вылупившихся черепашек в разные части Карибского бассейна.

Из настоящих крокодилов в Красную книгу МСОП занесено 15 видов, в том числе *кубинский крокодил* (*Crocodylus rhombifer*). Промысел его запрещен. В болотах полуострова Сапата создан крокодиловый питомник.

В Красной книге МСОП находятся несколько видов галапагосских наземных игуан (*Conolopus*), гигантский *комодосский варан* (*Varanus komodoensis*).

В Красную книгу Российской Федерации (2001 г.) занесен 21 вид рептилий. Среди них *кавказская гадюка* (*Vipera kaznakovi*), эндемик Западного Кавказа. Этот вид внесен также в Красную книгу МСОП. В Красную книгу Российской Федерации занесены *дальневосточная кожистая черепаха* (*Trionyx sinensis*), распространенная в Приморье, *средиземноморская черепаха* (*Testudo graeca*), встречающаяся в Краснодарском крае и в Дагестане.

Большинство «краснокнижных видов» в России находится у северных пределов ареалов, где их численность продолжает сокращаться, хотя в Российской Федерации существует закон, охраняющий виды, включенные в Красную книгу РФ.

КЛАСС ПТИЦЫ (AVES)

Общая характеристика

Птицы — прогрессивная специализированная ветвь рептилий, приспособившихся к полету. Прогрессивные черты организации птиц, принципиально отличающие их от рептилий, заключаются: 1) в более высоком уровне развития нервной системы, а в связи с этим и в более разнообразном и совершенном приспособительном поведении; 2) высокой и постоянной температуре тела, связанной со значительно возросшей интенсивностью обмена веществ и с более совершенной терморегуляцией; 3) способности к полету, что не ведет в подавляющем большинстве случаев к потере возможности передвигаться по твердому субстрату или лазать; 4) более совершенном

размножении: откладывании, насиживании яиц, обогреве, охране и выкармливании птенцов.

Указанные особенности позволили птицам, несмотря на относительную молодость класса, распространиться по всему земному шару и заселить разнообразные места обитания. В связи с широким распространением и разнообразием жизненной обстановки класс птиц характеризуется большим, чем рептилии, многообразием и обилием видов. Он включает в себя около 10 тыс. ныне живущих видов, объединенных в 30—35 отрядов.

Морфологически птицы характеризуются тем, что тело их покрыто перьями, передние конечности превращены в крылья, кости пневматические, череп с одним затылочным мышелком, сердце четырехкамерное с одной правой дугой аорты, зубы у современных птиц отсутствуют и функционально замещены роговым клювом.

Морфофизиологический обзор

Кожные покровы и их производные. Кожа птиц тонкая, не имеет каких-либо костных образований и почти лишена желез. Исключение составляет лишь *копчиковая железа*, расположенная над корнем хвоста, секрет которой служит для смазывания перьев и для придания перьевому покрову водонепроницаемости. Копчиковая железа сильно развита у водоплавающих птиц, а у некоторых наземных видов, например страусов и дроф, обитающих в засушливом климате, она отсутствует.

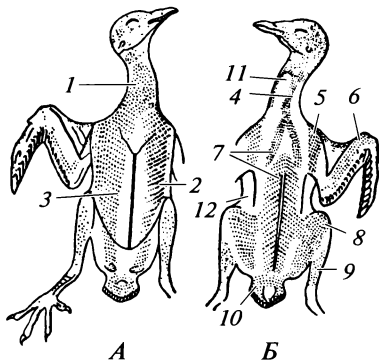


Рис. 126. Птерилии и аптерии голубя:

вид с брюшной (А) и спинной (Б) сторон; 1 — шейная птерилия; 2 — брюшная птерилия; 3 — брюшная аптерия; 4 — шейная птерилия; 5 — плечевая птерилия; 6 — крыловая птерилия; 7 — спинная птерилия; 8 — бедренная птерилия; 9 — голенная птерилия; 10 — хвостовая птерилия; 11 — шейная аптерия; 12 — боковая аптерия

Наряду с отсутствием в коже костных образований обильны и разнообразны роговые производные эпидермиса. Так, верхняя и нижняя челюсти покрыты роговыми чехлами, образующими клюв. На концах пальцев имеются когти, а на нижней части ног (на пальцах, цевке, а у некоторых на голени) — роговые щитки. Тело покрыто перьями, которые у подавляющего большинства видов располагаются не повсеместно, а лишь на некоторых участках — *птерилиях*. На других участках — *аптериях* — перьев вовсе или почти нет. Такое рас-

положение перьев, свойственное летающим птицам, имеет приспособительное значение, так как облегчает сокращение мышц, подвижность кожи и перемещение перьев на туловище, связанное с движением крыльев. Подобное же значение имеют аптерии и при движениях задних конечностей и шеи (рис. 126).

Перья птиц различны по строению и функции. Снаружи тело покрыто контурными перьями, состоящими из полого *стержня*, к которому более или менее симметрично прикреплены две боковые пластинки — *опахала*. Нижняя часть стержня погружена в кожу и носит название *очина*; большую верхнюю часть стержня, к которой прикреплены опахала, называют *стволом* (рис. 127). Опахало состоит из многочисленных длинных *бородок первого порядка*, на которых сидят *бородки второго порядка*. Последние снабжены очень мелкими *крючками*, сцепляющими бородки второго порядка между собой. В итоге опахало представляет собой упругую эластичную пластинку (рис. 128).

Контурные перья являются основой оперения. Они предохраняют тело птиц от потери тепла и механических воздействий, образуют гребную лопасть крыла и рулевую плоскость хвоста. В зависимости от расположения на теле контурные перья разделяются на группы. Так, длинные перья, расположенные по заднему краю передних конечностей и формирующие лопасти крыльев, называют *маховыми*, длинные перья хвоста — *рулевыми*, перья, покрывающие крылья сверху и снизу, — *кроющими крыла*, верхнюю часть хвоста — *надхвостьем* и т. д.

Общее число контурных перьев больше у крупных птиц, чем у мелких. Так, у рубиногорлого колибри их около 100, у мелких воробьиных 1,5—2,5 тыс., у чаек 5—6 тыс., у уток 10—12 тыс., у лебедей 25 тыс.

Под контурными перьями находятся мелкие *пуховые перья*. Стержень их тонок, бородок второго порядка нет, поэтому опахала не образуют сомкнутых пластинок. Часто стержень пухового пера

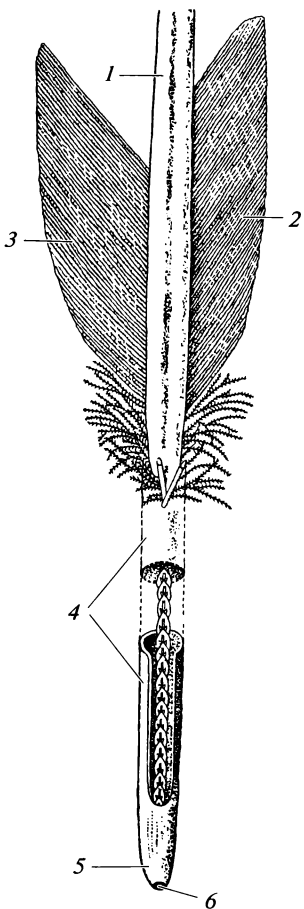
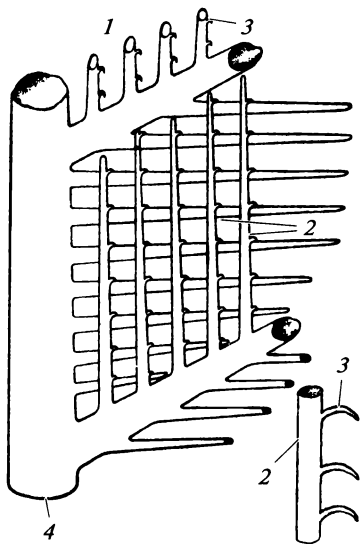


Рис. 127. Контурное перо (очин вскрыт, чтобы показать дужку пера):

1 — стержень; 2 — наружное опахало; 3 — внутреннее опахало; 4 — очин; 5 — отверстие очина; 6 — дужка пера



настолько укорочен, что бородки отходят от вершины одним пучком. Такое перо называют собственно *пухом*. Пуховые перья и пух особенно сильно развиты у водоплавающих и видов, обитающих в холодных странах. Основная их роль в уменьшении теплоотдачи.

Среди пуха находятся чувствующие *нитевидные* перья, в углах рта у многих птиц имеются *щетки*. У насекомоядных видов, ловящих добычу в воздухе, они образуют при раскрытом клюве как бы воронку, увеличивающую возможность ловли насекомых.

Закладка и начальные стадии развития перьев сходны с чешуями рептилий. Зачаток пера, как и зачаток роговой чешуи, представляет собой бугорок соединительнотканного слоя кожи, покрытый снаружи эпидермисом. По мере роста бугорок отклоняется назад, а основание его опускается

Рис. 128. Схема строения опахала:

1 — бородка; 2 — бородочки; 3 — крючочки; 4 — ствол

в глубь кожи, образуя влагалище будущего пера и его сосочек, богатый кровью, через который происходит питание растущего пера. Эктодермальная часть зачатка, разрастаясь, дифференцируется на продольное утолщение — будущий стержень и два продольных кия этого утолщения, которые в последующем распадаются на бородки опахала. Вначале зачаток пера покрыт снаружи тонким роговым чехликом, который разрушается в последующем по мере формирования пера. После этого опахала освобождаются, и левая и правая их половинки раздвигаются в стороны (рис. 129).

Перья регулярно сменяются. У многих птиц в году бывает не одна, а две или три *линьки*. В последнем случае меняется обычно не все оперение, а только определенные его участки. Многократная линька связана с наличием сезонного полиморфизма и брачным нарядом. Характер линьки у птиц различен. Хищные и насекомоядные, ловящие добычу в воздухе, линяют постепенно и не теряют способности к полету. Куриные, обитатели лесов, кустарниковых и травянистых зарослей линяют быстро. В это время они с трудом могут подняться в воздух и держатся в укромных местах, затаиваясь при приближении опасности в чаще кустов или травы. Очень своеобразно линяют утки, гуси, лебеди, чистики, поганки, гагары и большинство пастушковых. Маховые перья у них выпадают почти одновременно, и птицы на долгое время утрачивают возможность летать. Гуси, некоторые

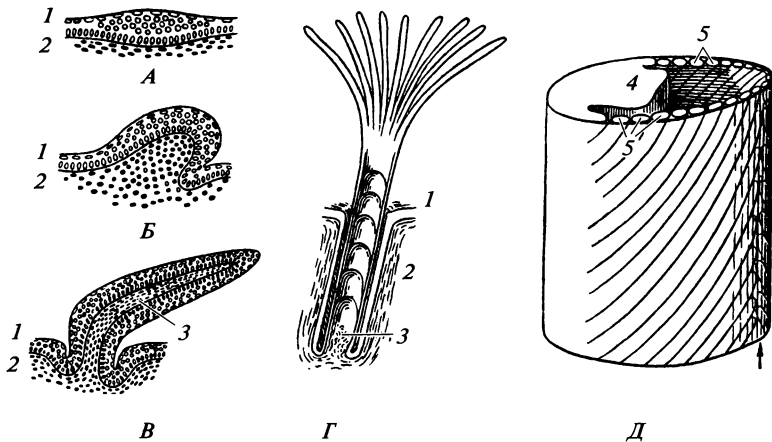


Рис. 129. Схема развития пера:

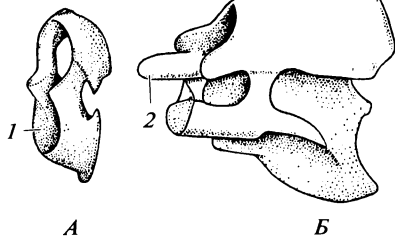
А, Б и В — продольные разрезы через зачатки пера разного возраста; *Г* — эмбриональное перо в разрезе; *Д* — стереограмма развивающегося контурного пера; *1* — эпидермис; *2* — кутикула; *3* — сосочек пера; *4* — зачаток стержня; *5* — зачатки бородок. После сбрасывания наружной кожицы бородки опахала освобождаются и раздвигаются в обе стороны по линии, указанной стрелкой

утки, лебеди в это время собираются в глухих, труднодоступных местах по берегам рек, озер и морей, концентрируясь здесь в огромном количестве, иногда помногу тысяч особей.

При линьке происходит не только смена оперения, но меняется (у ряда видов) и его структура. Так, в летнем оперении чижа насчитывается примерно 1 500 перьев, а в зимнем — 2 100—2 400, у одного из видов синиц летом 1 100 перьев, зимой — 1700. У белой куропатки длина контурных перьев на спине зимой равна в среднем 5,4 см, летом — 3,8 см; пуховая часть их соответственно равна 1,8 и 1,4 см; побочный ствол — 3,7—2,5 см (А. В. Михеев, 1960).

Мускулатура. Мускулатура птиц обладает рядом особенностей, связанных с основными чертами их жизнедеятельности. Во-первых, мышечная система более дифференцирована, чем у рептилий, что обусловлено сложными движениями при полете, хождении, лазании, добыче пищи. Во-вторых, наиболее крупные мышцы, приводящие в движение крылья, располагаются на туловище, а к самим конечностям идут сухожилия. Наконец, в-третьих, в связи с огромной работой, выполняемой крыльями, основная масса мускулатуры располагается не на спинной стороне тела, а на груди, где лежат мышцы, приводящие в движение крылья.

Особого внимания заслуживают мышцы конечностей. Огромные *грудные* мышцы, прикрепляющиеся к килю грудины и достигающие 20 % общей массы тела птицы, служат для опускания крыла. Лежащие под ними *подключичные* мышцы имеют несколько меньшие размеры



1 — сочленовная ямка для мышелка черепа; 2 — зубовидный отросток

и служат для поднятия крыльев. Очень сложную мускулатуру имеют задние конечности (до 35 мышц). Большой интерес представляет имеющаяся у некоторых видов *обходящая* мышца ноги. Она начинается на тазе, тянется вдоль бедра, далее в виде тяжа перекидывается через колено и затем соединяется со *сгибателем пальцев*. Птица, севшая на ветку, сгибает колени и этим движением натягивает обходящую мышцу, а следовательно, и сгибатель пальцев, в результате чего пальцы сжимаются, плотно обхватывая ветку. Чем ниже садится птица, тем сильнее натягивается обходящая мышца и тем сильнее птица обхватывает пальцами ветку. Спящая птица автоматически удерживается на ветке.

У других видов (например, у воробьиных) механизм автоматического сгибания пальцев иной. Он обусловлен действием мышцы, называемой *глубоким сгибателем* пальцев. Ее сухожилия, идущие к концам пальцев, имеют сильно шероховатую нижнюю поверхность и двигаются во влагалищах, внутренняя поверхность которых обладает поперечными ребрами. Когда птица садится на ветку и обхватывает ее пальцами, шероховатая поверхность сухожилий под тяжестью птицы прижимается к влагалищу и закрепляется на его ребрышках. В итоге пальцы фиксируются в согнутом положении и плотно обхватывают ветку без участия мышц.

Скелет. Скелет птиц имеет ряд специфических особенностей, связанных с приспособлениями к полету и хождению по суше только на задних конечностях. Особенности строения скелета заключаются, во-первых, в своеобразных видоизменениях конечностей и их поясов, во-вторых, в легкости и прочности всего скелета. Легкость его обеспечивается пневматичностью большинства костей, прочность — минерализацией и срастанием многих костей еще на ранних стадиях онтогенеза, поэтому у взрослой птицы швы между отдельными костями часто вовсе не заметны.

Позвоночник. Позвоночник включает *шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой* отделы. Шейный отдел имеет значительную длину и высокий уровень подвижности. Подвижность обуславливается своеобразной формой позвонков, которые имеют

седлообразные сочленовные поверхности. Такие позвонки называют *гетероцельными*.

Число шейных позвонков у разных видов птиц неодинаково и варьирует от 11 до 25. Два первых шейных позвонка имеют типичное для амниот строение, т. е. представлены атлантом и эпистрофеем (рис. 130). Шейный отдел участвует в сложных движениях головы. Угол поворота головы достигает обычно 180° , а у сов даже 270° .

Грудные позвонки (от 3 до 10) сращены между собой и с крестцом. Они несут ребра, подвижно сочлененные с грудиной. Ребро состоит из двух отделов, спинного и грудного, подвижно соединенных друг с другом и образующих угол, направленный вершиной назад. В связи с таким строением ребер грудина при сокращении соответствующих мышц может то отодвигаться, то приближаться к позвоночнику. Это изменяет объем грудной клетки и играет важную роль в механизме дыхания.

Своеобразное строение имеет *грудина*. Она представляет собой широкую, слегка выгнутую наружу костную пластинку, к краям которой причленяются грудные ребра. У современных летающих птиц грудина несет костный *киль*. К килю симметрично слева и справа прикреплены мышцы, приводящие в движение крылья. Только страусовые птицы (немногие виды, вторично утерявшие способность летать) не имеют киля, их грудина лишь слегка выпуклая. У пингвинов киль развит сильно, так как передние конечности у них выполняют большую работу при плавании.

Поясничные позвонки срастаются между собой, с подвздошными костями и с крестцовыми позвонками. С крестцовыми позвонками срастается часть хвостовых позвонков. В итоге образуется характерный для птиц *сложный крестец*, состоящий из большого числа позвонков (от 10 до 22). Однако истинных крестцовых позвонков у птиц, как и у рептилий, только два. Сложный крестец имеет важное приспособительное значение в связи с опорой тела птиц только на задние конечности при движении по земле. Свободных хвостовых позвонков у птиц 6—9; хвостовой отдел заканчивается вертикальной костной пластинкой — *копчиковой* костью, или *пигостилем*, представляющим несколько сросшихся позвонков. Копчиковая кость служит опорой для прикрепления рулевых перьев.

Череп. Череп птиц по общей схеме строения близок к черепу рептилий. Затылочный отдел составлен обычными четырьмя *затылочными* костями (*основной*, двумя *боковыми* и *верхней*). *Затылочный мыщелок*, как и у рептилий, один. Слуховая капсула формируется, как и у рептилий, тремя *ушными* костями, которые у взрослых птиц сливаются в одну ушную кость.

Дно черепа образовано *основной клиновидной* и *переднеклиновидной* костями, а также *нёбными* и *крыловидными* костями. Крышу черепа формируют парные *носовые*, *лобные*, *теменные* и *чешуйчатые* кости. Верхняя челюсть представлена *межчелюстными* и *верхнечелюстными* костями.

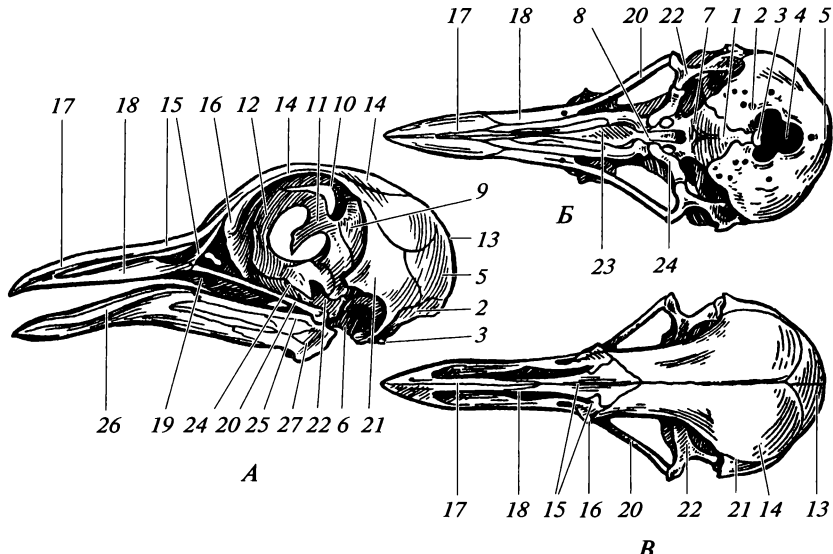


Рис. 131. Череп молодого голубя:

вид сбоку (А); снизу (Б); сверху (В); кости: 1 — основная затылочная; 2 — боковая затылочная; 3 — затылочный мыщелок; 4 — большое затылочное отверстие; 5 — верхнезатылочная; 6 — ушная; 7 — основная клиновидная; 8 — переднеклиновидная; 9 — крылоклиновидная; 10 — глазоклиновидная; 11 — межглазничная перегородка; 12 — средняя обонятельная; 13 — теменная; 14 — лобная; 15 — носовая; 16 — слезная; 17 — межчелюстная; 18 — верхнечелюстная; 19 — скуловая; 20 — квадратно-скуловая; 21 — чешуйчатая; 22 — квадратная; 23 — сошник; 24 — крыловидная; 25 — сочленовная; 26 — зубная; 27 — угловая

люстными костями. К последним сзади причленяются палочковидные *скуловые* и *квадратно-скуловые* кости, которые, в свою очередь, соединяются с *квадратными* костями. В итоге образуется характерная для птиц *нижняя височная дуга*, отграничивающая глазницу и височную яму. Нижняя челюсть состоит из гомологичной меккелеву хрящу *сочленовной* кости и из кожного происхождения *зубной*, *пластинчатой*, *угловой* и *венечной* (надугловой) костей (рис. 131).

Подъязычный аппарат костный, в виде удлиненной пластинки и очень длинных рожков, гомологичных первой паре жаберных дуг, лежит в области гортани.

Слуховая косточка, как и у рептилий, одна (стремечко).

Наряду со сходством общей схемы строения череп птиц существенно отличается от черепа рептилий рядом особенностей приспособительного характера. Обращает внимание относительно крупный объем мозговой коробки и огромные глазничные впадины, что связано с хорошим развитием головного мозга (главным образом его полушарий) и очень крупными глазами, которые у птиц являются

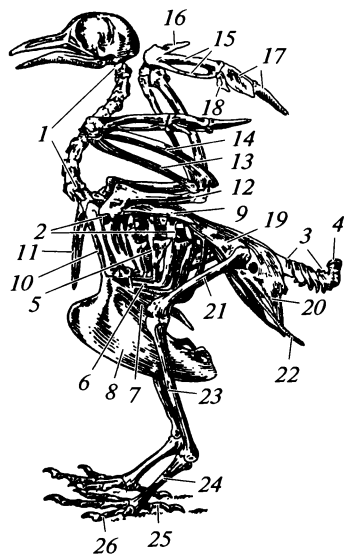
важнейшим органом чувств. *Челюсти* сильно вытянуты, и кости их срастаются между собой. Возникает весьма совершенный прочный хватательный аппарат. Кости мозговой коробки тонкие и срастаются очень рано; мозговая коробка легкая и прочная. Добавим к этому, что ряд костей черепа пневматичен.

Передние конечности и их пояс. В связи с приспособлениями к полету передние конечности и их пояс имеют ряд особенностей. Пояс состоит из *лопатки*, *коракоида* и *ключицы*, которые своими проксимальными концами формируют площадку для приращения плечевой кости. Лопатки длинные, саблевидно изогнутые, лежат на ребрах, по которым они могут свободно скользить. Крупный коракоид, развитый очень сильно, одним концом упирается в грудину, другой конец дает опору для приращения плеча. Левая и правая ключицы срастаются между собой, образуя характерную для птиц *вилочку*, придающую поясу особую упругость (рис. 132).

Скелет самого крыла состоит из всех типичных для пятипалой конечности отделов. При этом *плечо* и *предплечье* существенно не изменены, а *кисть*, наоборот, имеет ряд своеобразных особенностей. *Запястье* сильно редуцировано. Его проксимальные части срастаются в две косточки, а дистальные — с пястью. *Пясть* состоит из двух удлинненных костей, сращенных как в проксимальном, так и в дистальном отделе и образующих в итоге сложную *пястно-запястную* кость, *пряжку*. Основной сустав — *межзапястный*, или *интеркарпальный*. Из пальцев сохраняются только три — второй, третий и четвертый, при этом только третий палец имеет две фаланги, а второй и четвертый — по одной.

Рис. 132. Скелет голубя:

1 — шейные позвонки; 2 — грудные позвонки; 3 — хвостовые позвонки; 4 — копчиковая кость; 5 — спинная часть ребра с крючковидным отростком; 6 — брюшная часть ребра; 7 — грудина; 8 — киль грудины; 9 — лопатка; 10 — коракоид; 11 — ключица; 12 — плечо; 13 — лучевая кость; 14 — локтевая кость; 15 — пястно-запястная кость; 16 — II палец; 17 — III палец; 18 — IV палец крыла; 19 — подвздошная кость; 20 — седалищная кость; 21 — бедро; 22 — лобковая кость; 23 — голень; 24 — цевка; 25 — I палец; 26 — IV палец ноги



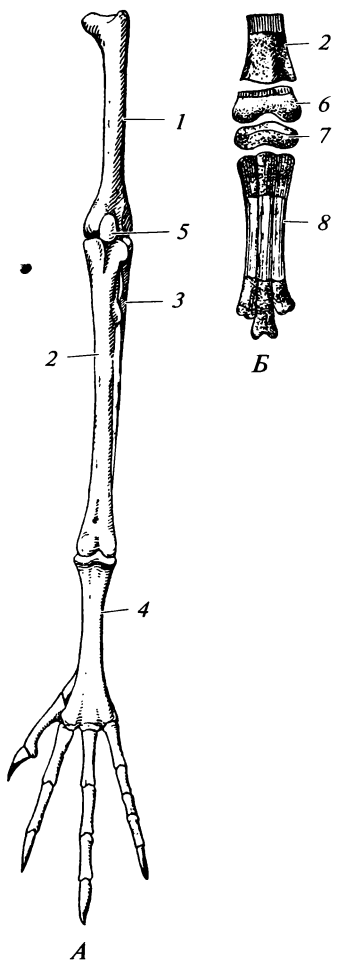


Рис. 133. Скелет задней конечности голубя (А) и часть задней конечности его птенца (Б):

1 — бедро; 2 — большая берцовая кость; 3 — редуцированная малая берцовая кость; 4 — цевка; 5 — чашечка; 6 — сросшиеся проксимальные элементы предплюсны, прирастающие позднее к большой берцовой кости; 7 — сросшиеся дистальные элементы предплюсны, прирастающие позднее к основаниям плюсневых костей; 8 — срастающиеся кости плюсны

В связи с наличием особых мускулов, сухожилий и кожистых перепонки кости крыла соединены между собой так, что все крыло не может быть вытянуто по прямой и его отделы остаются под некоторым углом друг к другу. Отделы конечности могут двигаться только в одном направлении — в плоскости крыла, складывая и расправляя его.

Задние конечности и их пояс. Задние конечности и их пояс также имеют ряд особенностей, связанных с тем, что при хождении вся тяжесть тела переносится на задние конечности. Прочность таза определяется срастанием больших *подвздошных* костей по всей их длине со сложным крестцом. С подвздошными костями срастаются также весьма крупные *седалищные* кости. *Лобковые* кости, наоборот, малы; в виде тонких

палочек они присоединены к наружному краю седалищных. Все три кости таза принимают участие в образовании вертлужной впадины. На брюшной стороне левая и правая половины таза широко расставлены, что связано с откладыванием крупных яиц, покрытых твердой скорлупой.

Бедро типичного строения. *Голень* состоит из двух типичных костей, однако полностью развивается только *большая берцовая* кость, *малая берцовая* кость рудиментарна и прирастает к первой. К дистальной ее части прирастает проксимальный ряд косточек *предплюсны*. Срастание здесь столь полное, что у взрослой птицы швы утрачиваются полностью. Лежащий вслед за голенью отдел конечности носит название *цевки*. У взрослой птицы он состоит из одной длинной кости. Однако эмбрионально эта кость возника-

ет в результате срастания костей плюсны и нижней (дистального) ряда костей предплюсны. В итоге голеностопное сочленение у птиц (как и у пресмыкающихся) расположено между двумя рядами костей предплюсны, а не между предплюсной и голенью, как у амфибии. Это сочленение правильнее именовать *межпредплюсневым*, или *интертарзальным* (рис. 133).

Пальцев у птиц чаще всего бывает четыре, реже три и только в одном случае (африканский страус) — два.

Органы пищеварения. Все современные птицы не имеют зубов, и функцию их как орудия захвата и удерживания пищевых объектов выполняют роговые чехлы, одевающие верхнюю и нижнюю челюсти. Форма клюва сильно варьирует и находится в прямой зависимости от характера пищи и способов ее добывания. Так, у хищных птиц большая часть клюва покрыта толстым роговым чехлом; клюв у них крючкообразно изогнут. У зерноядных птиц клюв конический, приспособленный для расщепления твердых оболочек семян. У гусиных клюв уплощенный, с роговыми пластинками, выполняющими роль цедильного аппарата. У пеликанов между ветвями нижней челюсти находится большой кожистый мешок, служащий для зачерпывания рыбы.

К дну ротовой полости прикреплен *язык*, форма которого также разнообразна. Так, у хищных птиц он короткий и твердый, у гусиных — мясистый и уплощенный, у дятлов, вертишеек — очень длинный, тонкий. У питающихся цветочным нектаром птиц (колибри, цветочницы и др.) язык очень подвижен и сворачивается в трубочку, через которую они сосут нектар.

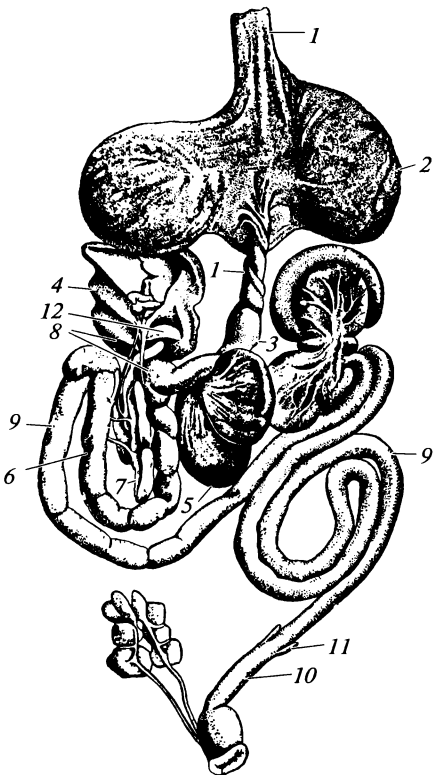
Слюнные железы развиты у птиц различно, а у некоторых (например, у козодоев) они почти отсутствуют. Слюна смачивает пищу, облегчая ее заглатывание. Особенно велика продукция слюнных желез у стрижей-саланганов, которые строят из затвердевающей на воздухе слюны свои гнезда, известные под неправильным названием «ласточкиных». У некоторых птиц в слюне присутствует фермент амилаза, поэтому переваривание углеводов начинается уже во рту.

Длинный *пищевод* у некоторых птиц (хищных, куриных, голубей) образует расширение — *зоб*. Он служит для временного пребывания в нем проглоченной пищи. У голубей стенки зоба в период выкармливания птенцов выделяют жирное творожистое вещество — так называемое «молочко» (содержит более 10 % белка и 12 — 15 % жира), которым птицы кормят своих птенцов. Выделениями стенок пищевода кормят птенцов также трубконосые, фламинго и некоторые другие.

Пищевод ведет в тонкостенный *железистый желудок*, где пища подвергается воздействию секрета пищеварительных желез. Вслед за железистым желудком располагается толстостенный *мускульный желудок*, который изнутри выстлан плотной рогоподобной кутикулой. Здесь пища перетирается сокращением сильных мускульных стенок

Рис. 134. Пищеварительная система голубя:

1 — пищевод; 2 — зоб; 3 — железистый желудок; 4 — печень; 5 — мускулистый желудок; 6 — двенадцатиперстная кишка; 7 — поджелудочная железа; 8 — желчные протоки; 9 — тонкая кишка; 10 — толстая кишка; 11 — слепые выросты кишки; 12 — селезенка



желудка (до 30 сокращений в 1 с) и камешками, которые находятся в полости желудка и играют роль жерновов. Развитость мускульного желудка связана с характером пищи. Меньше он развит у насекомоядных и хищных птиц, хорошо развит у зерноядных, наибольшего развития достигает у куриных, питающихся грубыми вегетативными частями растений (хвоей, концами веток, почками). У зерноядных птиц в мускульном желудке создается давление до 20—30 кг/см². Скорость переваривания велика. Так, у домового воробья зерна перевариваются за 3—4 ч, жуки — за 1 ч, гусеницы — за 15 мин.

Тонкий отдел кишечника относительно длинный. В петле двенадцатиперстной кишки лежит *поджелудочная железа*. Хорошо отграниченный *задний отдел кишечника* сравнительно короток и недифференцирован на толстую и прямую кишку. На границе между толстым и тонким отделами кишечника у большинства птиц имеются два небольших слепых выроста. Короткая *толстая кишка* открывается в *клоаку*, на спинной стороне которой у многих птиц имеется слепой вырост — *фабрициева сумка*, играющая, видимо, роль железы внутренней секреции и участвующая в иммунологической защите организма. С возрастом она уменьшается в размерах.

Относительная длина кишечника различна и зависит от характера пищи. Так, у африканского страуса кишечник в 20 раз превышает длину тела, у баклана и коршуна — в 11 — 12 раз, у дневных хищников — в 7 — 8 раз, у большинства насекомыхядных — в 4 — 7 раз.

Печень большая, двухлопастная. **Желчный пузырь** имеется у большинства видов (у голубя его нет). **Желчный проток** открывается в двенадцатиперстную кишку (рис. 134).

Таким образом, общие признаки пищеварительной системы птиц следующие: 1) отсутствие зубов, функционально замещенных отчасти роговым клювом (захват и удерживание пищи), отчасти мускульным отделом желудка (механическое перетирание пищи); 2) относительно небольшая длина кишечника. Так, у травоядных млекопитающих кишечник в 20 раз превышает длину тела, а у растительноядных птиц (у куриных) он длиннее тела всего в 8 раз; 3) дифференцировка желудка на два отдела, что связано с отсутствием способности измельчать пищу в ротовой полости и с необходимостью весьма интенсивного химического воздействия на пищу из-за укороченности кишечника; 4) отсутствие дифференцировки задней кишки на толстый и прямой отделы, видимо, надо рассматривать как приспособление к облегчению тела, так как функция прямой кишки в основе сводится к временному скапливанию фекальных масс и всасыванию из них воды; 5) наличие фабрициевой сумки — своеобразной железы внутренней секреции.

Органы дыхания. Органы дыхания крайне своеобразны и больше чем какая-либо другая система внутренних органов приспособлены к воздушному образу жизни.

Гортанная щель ведет в *трахею*, верхняя часть которой образует *гортань*, поддерживаемую непарным *перстневидным хрящом* и парными *черпаловидными хрящами*. Эта гортань у птиц известна под названием верхней и не играет роли голосового аппарата. Функцию такового выполняет так называемая нижняя гортань, свойственная только птицам. Она располагается в месте разделения трахеи на два

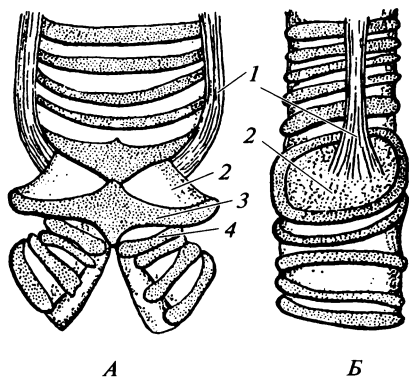


Рис. 135. Нижняя, или певчая, гортань голубя:

вид спереди (А) и сбоку (Б); 1 — бронхо-трахейные мышцы; 2 — наружная голо-
сочная перепонка; 3 — последнее кольцо трахеи; 4 — первое кольцо бронха

бронха и представляет расширение и поддерживаемое хрящевыми кольцами (рис. 135). Внутри полости нижней гортани от ее стенок вдаются *наружные голосовые перепонки*, а снизу, от места ветвления трахеи, вдаются *внутренние голосовые перепонки*. Голосовые перепонки в связи с сокращением специальных певчих мышц могут менять положение и форму, чем и обуславливается разнообразие издаваемых ими звуков.

Верхние дыхательные пути имеют важное значение для терморегуляции. Установлено, что при повышении температуры внешней среды дыхание птиц резко учащается и становится поверхностным. Одновременно происходит очень сильное расширение кровеносных сосудов в полости рта и в глотке. Поэтому и возникает усиленная отдача тепла из организма птицы.

Легкие птиц представляют собой не полые мешки, как у амфибий и отчасти у рептилий, а плотные губчатые тела, прикрепленные к спинной стенке грудной клетки. *Бронхи*, войдя в легкие, многократно дихотомически ветвятся, и их главные разветвления пронизывают легкие насквозь и впадают в *воздушные мешки* (см. ниже). Ветки бронхов соединяются между собой тонкими каналами — третичными бронхами или *парабронхами*. Стенки парабронхов имеют небольшие углубления, оплетенные кровеносными капиллярами. Именно здесь происходит насыщение крови кислородом.

Часть разветвлений бронхов, как сказано, выходит за пределы собственно легких и расширяется в огромные тонкостенные воздушные мешки, объем которых примерно в 10 раз превосходит объем легких.

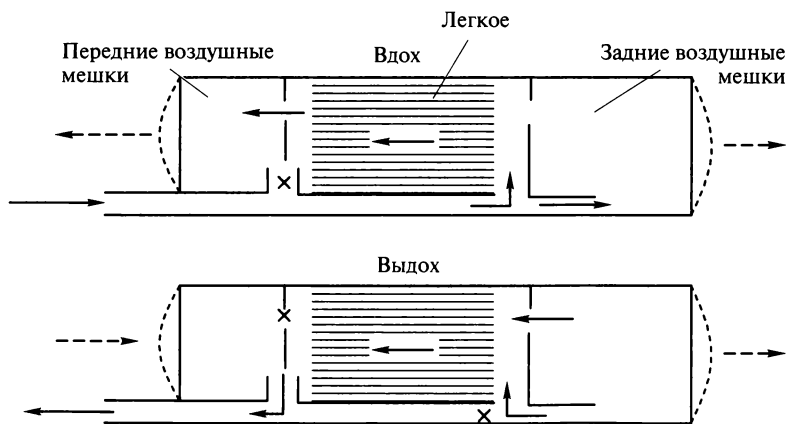


Рис. 136. Схема движения воздуха в дыхательной системе птиц (по К. Шмидт-Ниельсону, 1976).

Сплошными стрелками показано направление воздушного потока, пунктирными — расширение или сжатие воздушных мешков, значком \times — места перекрытия потока воздуха при данной фазе дыхания

Воздушные мешки располагаются между различными внутренними органами, а их ответвления проходят между мышцами под кожу и заходят в пневматичные кости. У птиц несколько воздушных мешков: два *шейных*, один *межключичный*, две-три пары *грудных* и одна пара очень крупных *брюшных*.

Значение воздушных мешков велико и разнообразно. Основная их роль заключается в том, что они обеспечивают механизм дыхания. Они растягиваются, и воздух по *центральным бронхам* с силой засасывается в задние воздушные мешки. При первом вдохе в задние воздушные мешки попадает богатый кислородом воздух. При первом выдохе из задних воздушных мешков в легкие поступает воздух с большим содержанием кислорода. На этой фазе дыхания происходит основное окисление крови.

При втором вдохе воздух из легких перемещается в передние воздушные мешки. При втором выдохе воздух из передних воздушных мешков выталкивается наружу. Таким образом, движение воздуха в дыхательной системе птиц происходит всегда в одном направлении (рис. 136): из задних воздушных мешков через легкие в передние воздушные мешки и наружу.

Кроме обеспечения акта дыхания (продвижения воздуха через легкие) воздушные мешки имеют и другие функции. Так, при усиленной работе мускулатуры во время полета они предохраняют его от перегревания, так как относительно холодный воздух «обтекает» практически все внутренние органы, а частично и мускулатуру. Воздушные мешки уменьшают во время полета трение между органами. Наконец, они уменьшают плотность тела, увеличивают внутрибрюшное давление и способствуют дефекации.

Частота дыхания у разных видов неодинаковая. У голубя в состоянии покоя число дыханий в одну минуту в среднем равно 26, при ходьбе — 77, в полете — 400. При этом легочная вентиляция в 2,5 раза превосходит потребность в метаболическом газообмене и служит для сброса избыточного тепла с легочным испарением. Следует учесть, что теплопродукция в полете в 8 раз больше, чем в состоянии покоя. Частота дыхания у мелких птиц, как правило, больше, чем у крупных: среднее число дыхательных движений в минуту у утки 30—43, у мелкой воробьиной птицы — 90—100.

Мелкие птицы обладают более интенсивным обменом веществ и потребляют значительно больше кислорода, чем крупные. Так, колибри с массой тела от 3 до 7 г употребляет от 4 до 10 мл кислорода за 1 ч на 1 г массы тела; кукушка с массой тела 71 г потребляет 1,75 мл, голубь при массе тела 150 г — 0,98, страус эму при массе 38 кг — 0,023 мл. Указанные примеры подтверждают правило общей обратной зависимости размеров тела и интенсивности метаболизма у гомойотермных животных. Укажем для сравнения, что у филогенетически ниже стоящих рептилий этот показатель равен всего 0,1—0,3 (Л. Проссер, 1977).

Органы кровообращения. Основной особенностью кровообращения у птиц является полное разделение артериальной и венозной крови, что обуславливается строением их сердца и отводящей системы артериальных дуг (рис. 137).

Сердце четырехкамерное, состоящее из *двух предсердий* и *двух желудочков*. Относительные размеры сердца у птиц сравнительно с другими позвоночными велики, что связано с высокой интенсивностью обмена веществ, особенно во время полета. Так, сердечный индекс (масса сердца/масса тела, %) утки равен 0,6, а у сходного с ней по массе кролика — всего 0,2. Масса сердца у мелких птиц относительно большая, чем у крупных, что связано с более интенсивным обменом веществ (в свою очередь, это обусловлено тем, что у мелких животных менее выгодное соотношение между объемом тела и его поверхностью, отдающей тепло). Например, у снегиря при массе тела в 23 г относительная масса сердца составляет 1,3 %, у чечетки массой 13 г — 1,6 %, а у синицы-московки массой 8 г — 1,8 %.

Существует также зависимость между относительной массой сердца и энергичностью движений. У хорошего летуна сокола-чеглока масса сердца составляет в среднем 1,7 % от массы тела, у менее хорошего летуна пустельги — 1,2 %, а у плохого летуна сороки — всего около 0,9 %.

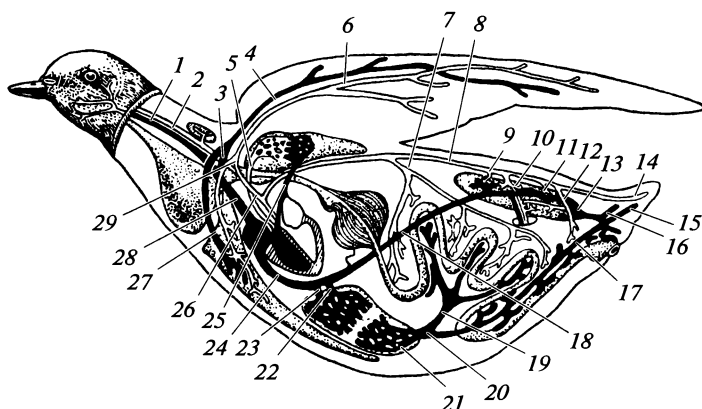


Рис. 137. Кровообращение голубя:

1 — яремная вена; 2 — сонная артерия; 3 — подключичные вены; 4 — плечевая вена; 5 — легочные вены; 6 — плечевая артерия; 7 — внутренностная артерия; 8 — спинная аорта; 9 — почечные артерии; 10 — седалищная артерия; 11 — почечная артерия; 12 — подвздошная артерия; 13 — внутренняя подвздошная вена; 14 — средняя копчиковая артерия; 15 — копчиковая вена; 16 — хвостовая вена; 17 — копчиково-брыжеечная вена; 18 — нижняя полая вена; 19 — мезентериальная вена; 20 — воротная вена печени; 21 — воротная система печени; 22 — правая печеночная вена; 23 — левая печеночная вена; 24 — нижняя полая вена; 25 — легочная артерия; 26 — трахейно-бронхиальная артерия; 27 — грудная вена; 28 — верхняя полая вена; 29 — подключичная артерия

Сердце у птиц работает более энергично, чем у низших наземных позвоночных. Так, у травяной лягушки число сокращений сердца в минуту 40—50, у снегиря — в среднем 730. Хорошо видна зависимость частоты сокращений сердца от размеров тела. У голубя массой 250 г число сокращений сердца в минуту в среднем 248, у зеленушки массой 22 г — 697, у шегла массой 13 г — 754, у московки массой 8 г — 1037. Число сердечных сокращений зависит и от состояния птицы. Так, у голубя в покое оно равно в среднем 165 ударам в одну минуту, а в полете — 550. При нырянии у птиц возникает брадикардия, т. е. снижение частоты сокращений сердечной мышцы. У оляпки через 5 с после погружения в воду сердечный ритм уменьшается от первоначального до 73 %, через 10 с — до 48 % и через 15 с — до 42 %.

Прогрессивной чертой птиц является и общее увеличение объема крови. У костистых рыб масса крови составляет примерно 3 % массы тела, у бесхвостых амфибий — 6 %, у птиц — 9 %. Кислородная емкость крови у птиц возрастает примерно в 2 раза в сравнении с рептилиями. Все эти черты организации служат важной предпосылкой повышения общего уровня обмена веществ птиц.

От *левого желудочка* отходит единственная *правая дуга аорты*, которая вскоре отдает парные *безымянные артерии*, в свою очередь, делящиеся на парные *сонные* и *подключичные артерии*. Так снабжаются кровью голова, пояс передних конечностей и сами конечности. Дуга аорты огибает сердце с правой стороны и в виде *спинной аорты* тянется под позвоночником к хвостовому отделу тела. От спинной аорты к желудку и кишечнику отходят непарные *внутренностная* и *брыжеечная артерии*. Парные *бедренные* и *седалищные артерии* снабжают кровью мышцы брюшной стенки, органы таза и задние конечности с их поясом.

От правого желудочка отходит *общая легочная артерия*, несущая венозную кровь. Она распадается на две короткие ветви — *левую* и *правую легочные артерии*.

Венозная кровь от головы собирается в парные *яремные вены*. Сливаясь с парными *подключичными венами*, они образуют левую и правую *передние полые вены*, изливающие кровь в правое предсердие. Венозная система туловищной области похожа на таковую у рептилий. Основные отличия в том, что *брюшная вена*, образующая у рептилий вместе с некоторыми другими, более мелкими, венами *воротную систему печени*, у птиц функционально заменена *копчиково-брыжеечной веной*. Кроме того, частично редуцирована *воротная система почек*. *Задняя полая вена* впадает в правое предсердие.

В связи с полным разделением большого и малого кругов кровообращения все органы снабжаются чистой артериальной кровью. Это обстоятельство, а также быстрая циркуляция крови и энергично идущий газообмен обуславливают высокую температуру тела птицы, в среднем равную 42 °С. У крупных птиц она обычно 38—40 °С, а у мелких достигает 45 °С.

Подтверждением высокого уровня метаболизма у птиц служит и уровень *артериального давления*. Так, у голубя он равен 135/105, а у чешуйчатых рептилий — 80/60 — 14/10 мм рт. ст. (Л. Проссер, 1977).

Важное и принципиально новое физиологическое свойство птиц заключается в многообразии у них *механизмов терморегуляции*. Это касается как *химической*, так и *физической терморегуляции*. Первая состоит в изменении интенсивности обмена, т.е. величины теплопродукции в зависимости от температуры внешней среды, количества и качества потребляемой пищи. Так, падение внешней температуры с 33 до 10 °С вызывает у воробья повышение потребления кислорода в 3 раза. Физическая терморегуляция заключается в изменении величины теплоотдачи. Существенное значение у птиц имеет так называемая *тепловая одышка* (или полипноэ): учащение дыхания приводит к увеличению отдачи тепла с выдыхаемым воздухом и испарению влаги из органов дыхания и дыхательных путей. Этим способом, например, мелкие птицы могут рассеять около половины накопленного в теле тепла. У крупных птиц рассеивание тепла таким образом может даже превосходить теплопродукцию. Благодаря этому, например, страусы и даже голуби могут выдерживать почти без перегревания температуру среды в 51 °С.

Нервная система. Центральная нервная система птиц сложнее, чем у рептилий. Это связано с более высоким уровнем жизненных отправления и с более сложными взаимоотношениями птиц с условиями жизни. Нервно-рефлекторная деятельность и приспособительное

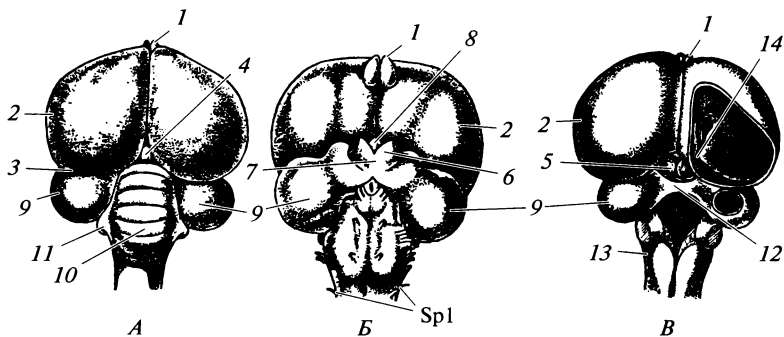


Рис. 138. Головной мозг голубя:

вид со спинной (А) и с брюшной сторон (Б), со вскрытыми желудочками и удаленным мозжечком (В); 1 — обонятельные доли переднего мозга; 2 — большие полушария переднего мозга; 3 — промежуточный мозг; 4 — надмозговая железа (эпифиз); 5 — зрительные бугры среднего мозга; 6 — зрительные тракты; 7 — хиазма; 8 — воронка с гипофизом; 9 — зрительные доли среднего мозга; 10 — мозжечок; 11 — боковые выступы мозжечка; 12 — зрительная комиссура; 13 — продолговатый мозг; 14 — полосатые тела; Sp1 — первая пара спинно-мозговых нервов

поведение у птиц весьма разнообразны и сложны. Морфологически это обусловлено относительно крупными и размерами *головного мозга*. У рептилий масса головного мозга примерно равна массе спинного, у птиц головной мозг всегда больше: у куриных в 1,5, у голубей в 2,5 раза. Его укрупнение обусловлено развитием *полушарий переднего мозга* (рис. 138). Так, отношение массы переднего мозга к массе всех других отделов головного мозга у куриных равно 1:1, у хищных — 2:1, у воробьиных и попугаев — даже 3:1. Однако, как и у рептилий, большая часть переднего мозга образована *полосатыми телами* разрастанием архипаллиума в дне и стенках боковых желудочков. Наоборот, *крыша полушарий* в сравнении, к примеру, с млекопитающими развита относительно слабо и представлена тонким слоем нервных клеток. *Обонятельные доли* малы, что связано с недоразвитием органов обоняния. В *промежуточном мозге* на его верхней поверхности, прикрытой большими полушариями, находится *эпифиз*, а в дне, позади хиазмы зрительных нервов, — крупный *гипофиз*. *Мозжечок* очень большой, состоящий преимущественно из средней доли — *червячка*, испещренного характерными поперечными бороздами. Развитие *мозжечка* связано со сложными, требующими координации, движениями во время полета. Благодаря развитию мозжечка *зрительные доли среднего мозга* сильно отодвинуты в бока. Головных нервов одиннадцать пар.

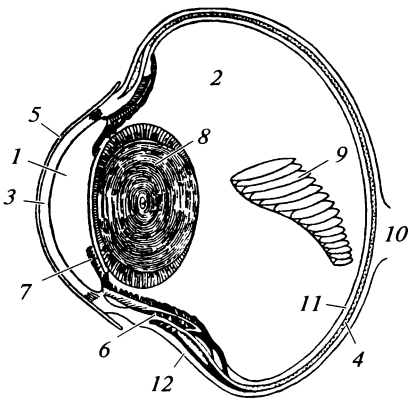
Спинальный мозг, как и у рептилий, имеет расширения в области плечевого и поясничного сплетений нервов.

Органы чувств. *Орган слуха* включает три отдела, как и у рептилий, есть *внутреннее* и *среднее ухо*. *Канал улитки* развит сильнее и отделен от мешочка перехватом. *Евстахиевы трубы* открываются в глотку. В среднем ухе — *слуховая косточка* одна. У птиц выражено наружное ухо. *Барабанная перепонка* лежит несколько вглубь от уровня кожных покровов, на дне небольшого воронкообразного углубления, представляющего собой наружный слуховой проход. У некоторых ночных птиц, например у сов, полость этого углубления большая и оторочена кожистой складкой, усиливающей тонкость слуха, а расположенные вокруг перья обеспечивают лучшее улавливание и направление звука. Птицы слышат очень хорошо, в диапазоне 30 Гц — 30 кГц, и орган слуха наряду с глазами является их важнейшим органом чувств. Зачастую об опасности птицы узнают в первую очередь именно при помощи слуха. Совы во время охоты ориентируются в основном при помощи слуха, определяя источник звука с расстояния 20 — 25 м с точностью до 1°, и почти без промаха ловят пробегающую мышь.

Установлено, что у некоторых птиц, например у яванского *салангана* (*Callocalia fuciphaga*), есть способность к эхолокации. Он издает звуковые импульсы с частотой 1,5 — 4,5 кГц с повторением 9 — 10 раз в секунду. Эта птица может летать в полной темноте в пещерах, успешно избегая столкновения с другими птицами и окружающими

Рис. 139. Поперечный разрез глаза хищной птицы:

1 — передняя камера; 2 — задняя камера, заполненная стекловидным телом; 3 — роговица; 4 — сосудистая оболочка; 5 — соединительнотканная оболочка; 6 — ресничная мышца; 7 — радужина; 8 — хрусталик; 9 — гребень; 10 — зрительный нерв; 11 — сетчатка; 12 — склера



предметами. Полагают, что эхолокацией пользуются пингвины при охоте в воде, кроншнепы в тумане.

Органы зрения у птиц развиты очень хорошо (рис. 139). В отличие от амфибий, рептилий и млекопитающих среди птиц нет видов с недоразвитыми глазами. *Глазные яблоки* относительно крупные, особенно у тех видов, которые деятельны в сумерках и ночью, либо у высматривающих добычу издалека. Отношение массы глазных яблок к общей массе тела у разных по биологии видов таково: гуси (кормятся травой) — $1/570$; сороки (кормятся медленно передвигающейся добычей, насекомыми, которых разыскивают вблизи от себя) — $1/70$; соколы (кормятся птицами, которых ловят чаще в полете, или насекомыми, высматриваемыми издалека) — $1/40$; совы (кормятся ночью главным образом мелкими грызунами) — $1/30$. У разных видов птиц на 1 мм^2 сетчатки находится от 50 до 300 тыс.

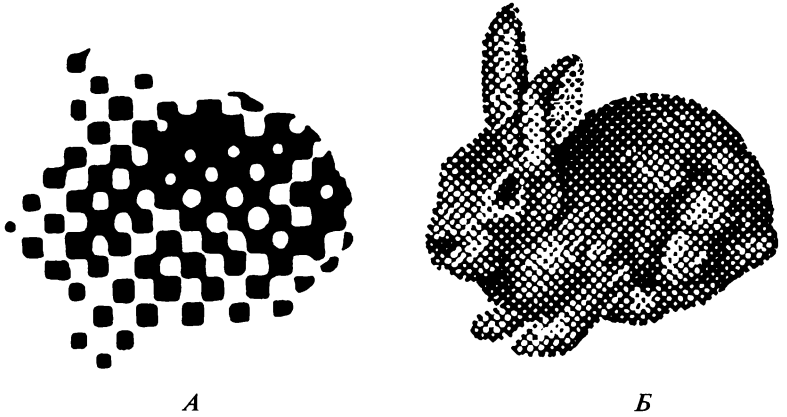


Рис. 140. Восприятие сетчаткой глаз изображения кролика человеком (А) и ястребом (Б)

фоторецепторов — палочек и колбочек, а в области острого зрения — 500 тыс. — 1,5 млн. Разное сочетание палочек и колбочек у разных видов позволяет различать либо многие детали объекта, либо его контуры при малой освещенности. Наиболее чувствительное место на сетчатке глаза человека — желтое пятно — имеет 200 тыс. фоторецепторов. По этому показателю дневные хищные птицы по остроте зрения превосходят человека в 8 раз (рис. 140). Сокол-сапсан, например, реагирует на двигающуюся птицу, находящуюся на расстоянии до 1 100 м; сокол-дербник — до 800 м.

У большинства птиц зрение почти монокулярное. Поле зрения каждого глаза составляет примерно 150° , а поле бинокулярного зрения равно всего $30 - 50^\circ$. У сов зрение в большей мере бинокулярное, что обеспечивает определение точного расстояния до жертвы.

Аккомодация в глазу птицы достигается двумя способами: 1) изменением формы *хрусталика* под действием *ресничной мышцы*; 2) изменением расстояния между хрусталиком и сетчаткой, возникающим при действии *кольцевых мышц*, окружающих склеру и меняющих форму *глазного яблока*. Кроме верхнего и нижнего век имеется еще *третье веко*, или *мигательная перепонка*, прикрепленная основанием к внутреннему (переднему) краю глаза и способная, подобно шторе, затягивать весь глаз.

Обоняние развито слабо. Видимо, только некоторые птицы способны хорошо воспринимать запахи. Таковы новозеландские киви. Сравнительно с другими видами обоняние лучше развито у трубконосых, куликов, уток и грифов. Морфологически обонятельные органы птиц отличаются от таковых у рептилий большей дифференцировкой обонятельных раковин.

Органы выделения. Органы выделения устроены весьма сходно с органами выделения рептилий. У эмбрионов птиц закладываются *туловищные почки*, которые впоследствии замещаются, как и у прочих амниот, *тазовыми почками*.

Относительный размер почек у птиц больший, чем у рептилий и даже млекопитающих. Так, у скворца он составляет 1,2 % массы тела, у крачек — 1,6, у крохали — 2,6 %. Укрупнение почек стоит в прямой связи с очень интенсивным общим обменом веществ у птиц. Об этом же свидетельствует и большое количество нефронов, исчисляемое десятками тысяч. В строении нефронов, как и у рептилий, характерна редукция сосудистого клубка; мочеотделение происходит в большей мере за счет секреторной деятельности извитых канальцев.

Основным продуктом белкового обмена, как у рептилий, является *мочевая кислота*. Такой тип белкового метаболизма, несомненно, обусловлен, во-первых, наземным развитием в яйце эмбриона, при котором он практически полностью лишен возможности воспринимать воду из внешней среды, а во-вторых, необходимостью резервации продуктов метаболизма в системе замкнутого яйца. Естественно,

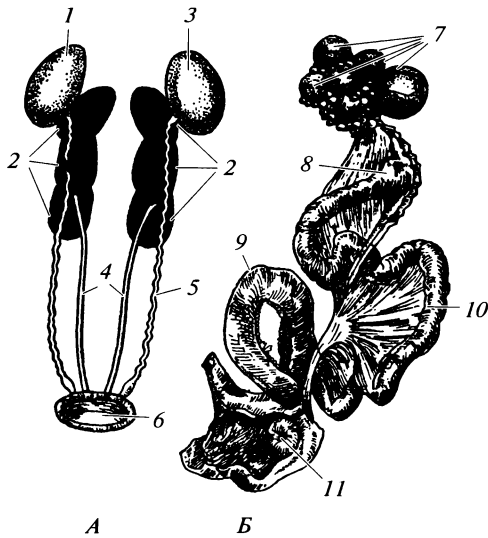


Рис. 141. Половые органы самца (А) и самки (Б) птиц:

1, 3 — семенники; 2 — почечные доли; 4 — мочеточники; 5 — семяпровод; 6 — клоака; 7 — граафовы пузырьки; 8 — воронка яйцевода; 9 — матка; 10 — часть яйцевода, выделяющая белок; 11 — отверстие кишки

что в такой ситуации не мог проявиться мочевиный тип обмена, при котором необходим очень большой расход воды при мочеотделении. Кроме того, мочевая кислота обладает наименьшей токсичностью, что позволяет этому продукту метаболизма сохраняться в системе яйца в течение всего периода развития. Таким образом, птицы дают еще один пример, когда в системе «закрытого» яйца возникает не мочевиный, как у рыб, амфибий и млекопитающих, а *мочевокислотный тип обмена*.

Моча проходит через мочевыводящие пути очень быстро, что связано, видимо, с плохой растворимостью мочевой кислоты и возможностью закупорки мочевыми солями проводящих путей. С этим же связано и отсутствие у птиц мочевого пузыря. Иногда приводимое в учебниках объяснение, связывающее отсутствие мочевого пузыря с облегчением массы тела, не имеет оснований. Потеря воды при мочеиспускании у птиц невелика, так как в клоаке происходит обратное всасывание воды из мочи в организм. Это обстоятельство наряду с отсутствием сколько-нибудь значительного кожного испарения обуславливает ничтожную потребность птиц в поглощении воды. Многие виды не пьют воду вовсе. Таково большинство хищных птиц, некоторые воробьиные.

Органы размножения. *Семенники* представляют собой пару бобовидных тел, расположенных над верхней долей почек и под-

вешенных на брыжейке (рис. 141). Величина семенников меняется по сезонам года. У зяблика, например, к периоду размножения объем семенников увеличивается в 1 125 раз, у скворца — в 1 500 раз. К внутренним краям семенников примыкают слабовыраженные *придатки*, гомологичные передним отделам туловищных почек эмбриона. От придатков отходят *семяпроводы*, которые тянутся параллельно мочеточникам и впадают в клоаку. У некоторых видов семяпроводы перед впадением в клоаку образуют расширения — семенные пузыри, служащие в качестве резервуара для семени.

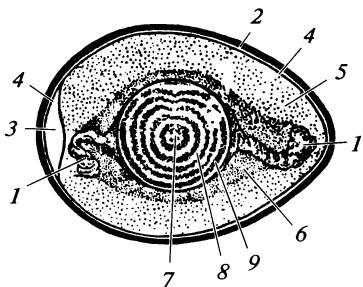
Копулятивные органы есть только у немногих видов. Соответствующие выпячивания клоаки есть у гусиных, тинаму и страусовых. У цапель, аистов, дроф они рудиментарны. У большинства птиц совокупительных органов нет, и внутреннее оплодотворение достигается путем сближения отверстий клоак самца и самки, при котором сперма попадает в половые пути самки.

Репродуктивная система самок, за очень немногими исключениями, устроена резко асимметрично и состоит из *левого яичника* и *левого яйцевода* (см. рис. 141). Правый яичник развивается только иногда у дневных хищников, сов, гагар, попугаев, пастушков, куриных. Особенно часто он присутствует у попугаев. Однако функционирует правый яичник весьма редко. Любопытно, что в большинстве случаев яйцеклетки, созревшие в правом яичнике, выводятся через левый яйцевод. Причина редукции правой половины половых органов у самок птиц заключается, видимо, в откладывании относительно крупных яиц с жесткой скорлупой и длительном их перемещении. Яйцо движется по яйцеводу 1—2 суток.

Яичник птицы представляет собой зернистое тело неправильной формы, лежащее впереди от левой почки. Размеры яичника сильно варьируют в зависимости от зрелости и размеров формирующихся в нем яйцеклеток. *Яйцевод* имеет вид длинной трубки, один конец которой открывается воронкой в полость тела, другой (нижний) — в клоаку. Созревшая *яйцеклетка*, богатая желтком, попадает из полости тела в воронку яйцевода, где оплодотворяется и транспортируется по нему далее. Собственно яйцевод состоит из нескольких отделов. Начальный отдел почти по всей длине (кроме самой верхней части) очень богат железами, выделяющими *белок*, который покрывает проходящее яйцо толстым слоем. У курицы в этом отделе яйцо находится 3—6 ч. В следующем, более тонком, отделе яйцо покрывается двумя *пергаментообразными подскорлуповыми оболочками*. Далее следует так называемая *матка* — отдел, богатый железами, которые образуют *известковую скорлупу* яйца, окрашивающие ее пигменты и тонкую надскорлуповую оболочку. В матке яйцо находится 12—20 ч. Последний отдел яйцевода (*влагалище*) короток, обладает значительной мускулатурой; из него яйцо выходит в клоаку и затем наружу.

Весь период прохождения яйца по яйцеводу составляет у курицы около суток, у голубя — 41 час.

Рис. 142. Строение яйца птиц:



1 — халаза; 2 — скорлупа; 3 — воздушная камера; 4 — наружная подскорлуповая оболочка; 5 — жидкий белок; 6 — плотный белок; 7 — зародышевый диск; 8 — светлый желток; 9 — темный желток

Яйцо. Из приведенного описания видно, что собственно *яйце-клеткой* является лишь то, что в быту называют желтком, который покрыт первичной яйцевой оболочкой. После оплодотворения яйцеклетки образуется *зигота*, которая при движении яйца по яйцеводу начинает дробиться, формируя многоклеточный *зародышевый диск*. При откладывании яйца дробление клеток в зародышевом диске приостанавливается и возобновляется с началом насиживания. Остальные, дополняющие яйцо образования (например, белок) представляют собой оболочки, продуцируемые уже не яичником, а яйцеводом (рис. 142).

Желток состоит из мельчайших пузырьков — *темного желтка*, прослоенного *яйцевой плазмой*, или *светлым желтком*. Слои светлого желтка и темного желтка располагаются концентрически. В желтке накоплен запас питательных веществ и воды, которые расходуются развивающимся эмбрионом при его формировании. Состав желтка у разных видов варьирует, обращает внимание обилие в нем жиров и воды. При развитии зародыша яйца птиц не поглощают воду из наружной среды, подобно яйцам большинства рептилий, и весь запас воды, необходимый для развития, находится в самом яйце.

Жир в желтке при окислении дает воду. Куриный желток содержит воды 50 %, жиров — 23, протеинов — 16, липоидов — 11; в желтке гусиного яйца: воды — 44, жиров — 36, протеинов — 17, прочего — 3 %.

Белок представляет собой вторичную яйцевую оболочку полужидкой консистенции. Основное значение белка состоит в том, что он предохраняет собственно яйцо (т.е. желток) от механических повреждений, резких толчков и, кроме того, служит важным источником получения воды при развитии эмбриона. Состав куриного белка: вода — 87 %, протеины — 12, прочее — 1 %. Снаружи белок одет двумя *тонкими оболочками*, которые несколько расходятся на тупом конце яйца, образуя *воздушную камеру*, обеспечивающую возможность изменения объема яйца при перемене температуры. От скорлуповой оболочки у полюсов яйца в толще белка к желтку идут уплотненные слои белка, имеющие вид закрученных шнуров — *халазы*. Своими внутренними концами они прикрепляются к обо-

лочке желтка. В итоге последний не плавает в белке свободно, а как бы растянут на халазах, которые предохраняют желток от толчков. Кроме того, в связи с большой массой питательной части желтка его вегетативный полюс при любом положении яйца оказывается внизу, а зародышевый диск, наоборот, сверху. Халазы при этом скручиваются. Такое приспособление имеет большое значение для инкубации яиц, так как зародышевый диск всегда находится в наилучших условиях для обогривания.

Скорлупа состоит в основном из бикарбоната кальция (89—97 %) и включает незначительное количество других солей и органических веществ. Основное значение скорлупы состоит в защите яйца от механических повреждений, она не препятствует газообмену, но предотвращает проникновение бактерий. Как правило, яйца у птиц, гнездящихся открыто и имеющих крупные размеры, одеты более толстой скорлупой. Во время развития эмбриона скорлупа утончается, так как частично расходуется на построение скелета. Так, у курицы масса известковых элементов скорлупы за время насиживания понижается почти на 8 %, в то же время содержание извести в развивающемся эмбрионе на 20-е сутки насиживания увеличивается на 500 %.

Газообмен зародыша в яйце обеспечивается пористостью скорлупы. Число пор в скорлупе куриного яйца более 7 тыс., при этом они сосредоточены главным образом у тупого конца яйца. По мере насиживания и усиления газообмена просвет пор увеличивается.

Самой наружной оболочкой яйца является *кутикулярный слой*, формирующийся за счет белковых выделений, поступающих уже после прохождения яйца через матку. Функции кутикулы — предохранение яйца и зародыша от проникновения бактерий.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР КЛАССА ПТИЦЫ

Подкласс Веерохвостые, или Настоящие птицы (Neornithes, или Ornithurae)

В качестве классификационной основы класса Птицы в настоящем учебнике принят последний вариант системы А. Уэтмора (A. Wetmore, 1960), широко распространенный и принятый во всем мире в 1990-х гг., признающий существование 28—30 отрядов современных птиц. Однако с конца XX в. бурно развивается систематика, основанная на анализе сходства ДНК. С 1990 г. широкое признание получила эта «молекулярная» система класса Птицы, разработанная Ч. Сибли с соавторами (Ch. Sibley et al., 1990). Эти две системы пока сосуществуют параллельно, мало учитывая позиции друг друга.

По современным оценкам, реальное число современных видов на планете примерно 10 тыс. (а не 8 500, как считалось недавно), число отрядов 30, число семейств, родов 2 500 — 3 000 (Е. А. Коблик, 2001).

Надотряд Пингвины (*Impennes*)

Надотряд Пингвины — немногочисленная (около 15 видов) и весьма специализированная группа морских птиц, хорошо обособленная от других подразделений класса. Пингвины появились, вероятно, не позже середины палеоген — неогена. В ископаемом состоянии известно из эоценовых отложений около 32 видов, самые древние из них найдены в отложениях Новой Зеландии, Австралии, Аргентины.

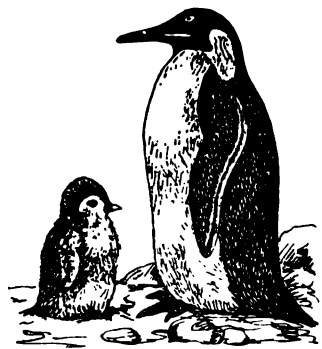
Надотряд включает один отряд *Пингвинообразные* (*Sphenisciformes*) с единственным семейством *Пингвиновые* (*Spheniscidae*).

Эти птицы летать не могут, так как их передние конечности превращены в ласты, используемые для гребли в воде. По суше ходят медленно, держа тело вертикально. Взрослые при движении по льду ложатся на брюхо и скользят, отталкиваясь всеми четырьмя конечностями. В связи с важным значением передних конечностей при плавании киль грудины хорошо развит, а грудная мускулатура составляет около 1/4 массы тела птицы.

Примитивной особенностью скелета является неполное сращение дистальных костей, составляющих цевку. Наряду с этим ноги отнесены далеко назад, что и обуславливает вертикальное положение тела при хождении по суше. Такому положению туловища помогает и короткий жесткий хвост, на который птица опирается в стоячем положении.

Оперение своеобразно. Аптерий нет. Стволы перьев расширены и уплощены. Опахала развиты слабо, и перья в какой-то мере напоминают чешуйки. Линяют один раз в год, при этом новые перья вырастают под старыми и как бы выталкивают их. Линяют на суше и в это время ничего не едят.

Пингвины — моногамы; пары у большинства видов, вероятно, сохраняются всю жизнь. При гнездовании птицы почти всех видов образуют большие колонии, в тысячи, а иногда и сотни тысяч пар. Гнездятся на плоских, обычно каменистых, берегах, реже (например, *императорский пингвин*) на льду. Устраивают примитивные гнезда на поверхности отмелей, обкладывая их мелкими камешками, в углублениях скал, в норах или вовсе не делая гнезд. В кладке 1—2, редко три яйца. Насиживают попеременно самец и самка, реже — только самец. Свободный от насиживания родитель уходит на 1—3 недели в море, где кормится. После такого длительного отсутствия партнеры меняются ролями: один, ранее кормившийся, приступает к насиживанию, другой уходит в море на поиски корма.



Многие виды на брюхе имеют кожистую складку, образующая своего рода сумку, которой насиживающая птица прикрывает яйца (чаще одно) при насиживании. Часто яйцо лежит не в гнезде, а на перепонках лап птицы.

Распространены пингвины в Южном полушарии, в основном на побережье Антарктиды и близлежащих островов. Севернее они встречаются до южных побережий Австралии, Африки и Южной Америки. Один вид гнездится у экватора, на Галапагосских островах. Вне гнездового периода держатся в открытом море, обычно значительно севернее районов размножения.

Императорский пингвин (*Aptenodytes forsteri*) — наиболее крупный вид: рост его 110 — 120 см, масса тела до 45 кг. Гнездится на льдах у побережья Антарктического материка и в отличие от других видов в зимнее время. Гнезд не устраивает и яйцо держит на поверхности лап, прикрыв его кожистой складкой сумки.

К описанному виду близок *королевский пингвин* (*A. patagonicus*, рис. 143). Он меньших размеров (длина туловища 91 — 96 см) и гнездится севернее, т. е. в более теплых широтах, например на островах Южная Георгия, Кергелен. Единственное яйцо откладывает летом (в декабре) на каменистый грунт. Отложенное яйцо помещает затем на лапы и прикрывает складкой брюшной сумки. Насиживают попеременно оба родителя. Инкубация длится около двух месяцев.

Пингвин Адели (*Pygoscelis adeliae*) — наиболее многочисленный и широко распространенный вид. Он встречается не только по побережью Антарктиды, но и на Южных Шетландских, Южных Оркнейских и Южных Сандвичевых (Гавайских) островах и др. Гнездится на твердом грунте, свободном от снега, устраивая ямку, которую выкладывает камешками. В кладке обычно два яйца. Инкубация длится немногим больше месяца.

Своеобразный *золотоволосый пингвин* (*Eudyptes chrysolophus*) с характерным пучком золотистых перьев, расположенных над глазами в виде хохолок. Длина его туловища 65 — 75 см. Он распространен в южной части Атлантического и Индийского океанов

и в субантарктических широтах. Откладывает два яйца в примитивное гнездо на суше.

У южных и юго-западных берегов Африки встречается *очковый*, или *африканский*, *пингвин* (*Spheniscus demersus*). Наконец, есть один вид пингуина, обитающий в тропиках, — это *галапагосский пингвин* (*S. mendiculus*), один из самых мелких видов, длина его тела едва достигает 50 см. Он гнездится в расщелинах скал, откладывая два яйца. Промыслового значения пингуины не имеют.

Надотряд Бескилевые, или Страусовые, птицы (Ratitae)

Бескилевые — очень своеобразная группа, которая характеризуется, с одной стороны, примитивностью организации, с другой — высокой специализацией, связанной с передвижением бегом или шагами по земле, а не полетом. Для передвижения им служат длинные мощные задние конечности. Число пальцев на ногах (кроме *киви*) сокращено до трех или двух, что связано с быстротой передвижения. К примитивным чертам организации относятся отсутствие аптерий, ясной дифференцировки перьев на группы, отсутствие на перьях сомкнутых опахал, в связи с чем оперение служит в основном для термоизоляции. Как и у некоторых динозавров, имеется грудная мозоль на коже. Грудина мала и лишена кия. Лопатки и коракоиды срастаются в одну кость, ключицы зачаточны. Тазовые кости и кости черепа срастаются поздно и часто не полностью. Пневматичность костей развита слабо, копчиковая железа отсутствует. У самцов есть функционирующий копулятивный орган.

Современное распространение бескилевых птиц ограничено Африкой, Южной Америкой, Австралией и Новой Зеландией. В прошлом они встречались более широко. Так, на Мадагаскаре в палеоген-неогеновых и даже четвертичных отложениях найдены остатки птиц, принадлежащих к особому отряду — *Эниорнисы* (*Aeryornithiformes*), на Новой Зеландии еще в историческое время жили *Моа* (*Dinornithes*). Настоящие страусы известны из палеоген-неогеновых отложений различных мест Азии и Южной Европы.

Отряд Африканские страусы (*Struthioniformes*)

Африканские страусы — самые крупные современные птицы, представленные одним видом, — *африканский страус* (*Struthio camelus*) (рис. 144). Взрослые самцы достигают в высоту 270 см. Масса тела в среднем 50 кг, наиболее крупные самцы имеют массу до 90 кг. На ногах только два пальца (единственный случай среди современных птиц). Лобковые кости срастаются, образуя закрытый таз. Крылья относительно велики. При быстром беге птица распускает их.

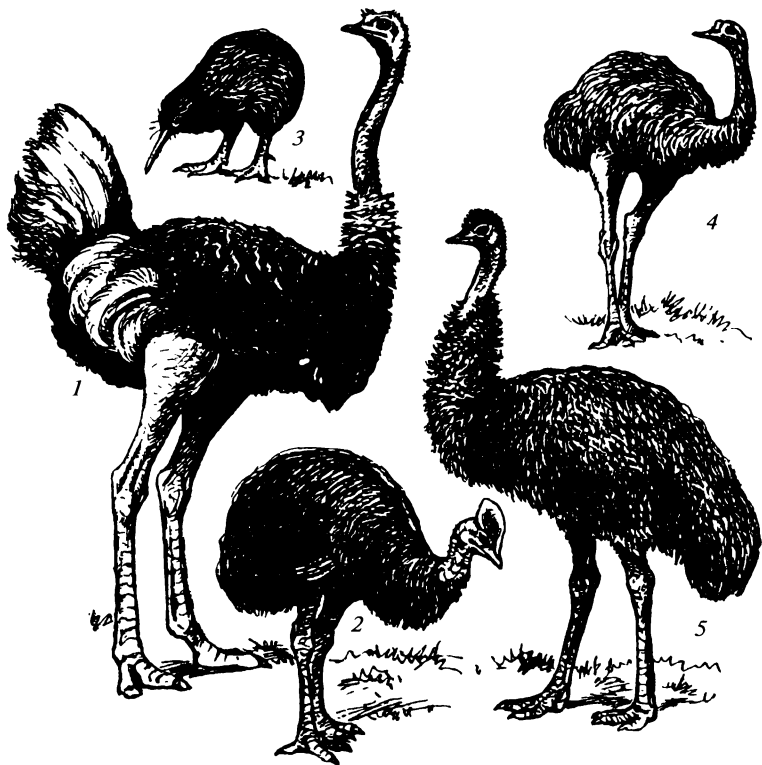


Рис. 144. Бескилевые птицы:

1 — африканский страус; 2 — казуар; 3 — киви; 4 — нанду; 5 — эму

Общая окраска самцов черная, самок — буро-серая. На хвосте и на крыльях перья белые. Распространены в настоящее время в степно-пустынных областях Африки. В палеоген-неогеновом периоде близкие виды жили в Южной Азии, Северном Китае, Монголии, Забайкалье, Северном Казахстане, Украине. Обитают в пустынях, степях, саваннах. Держатся небольшими группами, довольно широко кочуют. Бегают очень быстро. На бегу длина шага достигает 2—3 м. Питаются главным образом растениями, отчасти мелкими животными (грызунами, рептилиями, насекомыми). В гнездовой период с одним самцом держатся 3—4 самки. Самцы токуют, запрокидывая голову, распуская крылья, приседая и преследуя убегающую самку. При защите территории самцы издают глухой рев. Гнездо устраивает самец. В него откладывают яйца несколько самок, каждая по 7—9 яиц. В итоге в гнезде оказывается 15—20 яиц (Северная Африка) и даже 50—60 яиц (Восточная Африка). Масса яйца 1,5—2 кг. Ночью яйца насиживает самец, днем — самка. Инкубация длится более 40 суток.

Птенцы выходят покрытые пухом и зрячие, т. е. принадлежат к выводковым птицам. Половой зрелости достигают на третьем году.

Во внегнездовое время образуют стада в несколько десятков птиц.

Иногда их разводят на фермах, используя для украшения белые перья хвоста и крыльев, а также мясо, вполне пригодное для еды. Местами африканские страусы сильно истреблены.

Отряд Американские страусы, или Нандуобразные (Rheiformes)

Американские страусы меньше размерами, чем африканские, трехпалые, буровато-серой окраски, высотой около 150 см, массой около 30 кг. Крылья развиты сравнительно хорошо. Два вида распространены в степных областях Южной Америки (см. рис. 144). Наиболее известен *нанду обыкновенный (Rhea americana)*. Держатся стадами в несколько десятков голов. Нанду — полигамы. В период размножения разбиваются на мелкие группы, состоящие из одного самца и 5—7 самок.

Самки несут яйца в общее гнездо. В общей кладке бывает от 15 до 40 яиц, масса каждого до 700 г. Инкубация длится около 42 дней. Высиживает яйца только самец. Он же ходит с молодыми после их вывода. Местами нанду разводят в неволе на полувольном содержании. Половой зрелости достигают в 2—3 года.

Отряд Австралийские страусы, или Казуарообразные (Casuariiformes)

Австралийские страусы — крупные трехпалые страусы с сильно редуцированными и снаружи почти незаметными крыльями; ноги относительно более короткие, чем у других страусов. Голова оперена слабо. Перья имеют добавочные стержни.

Представители рода *эму (Dromaius)* характеризуются однообразной серой окраской и относительно полно оперенными головой и шеей (см. рис. 144). Высота птиц достигает 170 см, масса 37—55 кг. Вид *Dr. novaehollandiae* населяет внутренние степно-пустынные области Австралии. Держатся небольшими группами, по 4—6 особей. Моногамы, но заботу о потомстве проявляет только самец, который строит гнездо, высиживает яйца и ходит с выводком. Самку он не подпускает ни к гнезду, ни к выводку. В кладке бывает 7—16 темно-зеленых яиц, период инкубации длится в среднем 52 дня. Птенцы сероватые с темными продольными полосами. Половой

зрелости достигают в двухлетнем возрасте. Пища преимущественно растительная. При правильном содержании эму размножаются в зоопарках, даже в средней полосе европейской части России. Мороз взрослые птицы переносят сравнительно легко. Сырость, наоборот, сказывается неблагоприятно. Эму успешно размножаются в полувольных условиях на юге Украины, в Институте акклиматизации и гибридизации (Аскания-Нова).

К роду *казуаров* (*Casuarius*) относятся несколько видов крупных птиц (высота 170 см, масса 80 кг), распространенных на Новой Гвинее и в Австралии. Казуары отличаются голыми, ярко окрашенными верхней частью шеи и головой, большим роговым шлемом на голове (см. рис. 144). Общая окраска черная. Рассученные перья в виде длинной щетины. В отличие от степных эму казуары — обитатели густых тропических лесов. Гнезда устраивают на земле, в кладке 3—5 яиц зеленого цвета, массой 600 г. Насиживают оба родителя или только самец 6—7 недель. О выводке заботится самец. Питание у казуаров в основном то же, что и у эму.

Отряд Бескрылые, или Киви (*Apterygiformes*)

Киви — самые мелкие представители бескилевых птиц (см. рис. 144) величиной с крупную курицу, массой 2—3 кг, высотой 55 см. Тело плотное, с короткой в отличие от страусов шеей, ноги относительно короткие, четырехпалые. Клюв очень длинный, слегка изогнутый вниз. Ноздри открываются на конце клюва. Оперение из длинных, рассученных перьев. Крылья зачаточные, хвоста нет. Есть копчиковая железа. Распространены на островах Новой Зеландии. Образ жизни в отличие от других бескилевых ночной. Обитают в лесах и зарослях кустарников. Питаются главным образом червями, насекомыми, отчасти растительностью. Пищу отыскивают, руководствуясь в основном обонянием, которое у них развито сильнее, чем у других птиц.

Размножаются очень медленно. Кладка состоит из одного, реже двух очень крупных яиц: масса яйца до 450 г, или 1/5 массы тела, длина яйца 12—14 см. Яйца насиживают оба родителя. Длительность инкубации сильно варьирует от 42 до 70 суток. Птенцы вылупляются покрытые перьями, длиной 2,5 см. Через 6 суток после вылупления они покидают гнездо. Половой зрелости достигают в возрасте 3—5 лет.

Киви сильно истреблены охотниками и завезенными на Новую Зеландию хищными зверями. В настоящее время находятся под полной охраной. Из трех видов один, *малый киви* (*Apteryx oweni*), включен в Красную книгу МСОП.

Отряд Тинамуобразные, или Скрытохвостые (Tinamiformes)

В отряде около 47 видов средней величины (масса тела от 200 до 1,5 кг), которые ведут преимущественно ночной образ жизни. Тело плотное, компактное. Клюв длинный, слегка изогнутый книзу. Обладают покровительственной буровато-серой окраской, самцы мельче самок и окрашены бледнее. Оперение своеобразное: вершины бороздок сливаются, образуя жесткие опахала. Аптерии узкие, пух расположен только на птерилиях. Крылья короткие и широкие. Рулевые крылья мягкие, полностью скрытые кроющими перьями хвоста и задней части спины. Широко распространены в лесах, кустарниковых зарослях, в степных равнинных и горных районах Центральной и Южной Америки, от Мексики до Патагонии. Часть видов моногамны, в популяциях которых примерно одинаковое соотношение полов. Для некоторых видов характерна полиандрия, и число самцов в их популяциях превышает число самок. Гнездовой период у таких видов растянут. Токуют самки, они у разных видов откладывают от одного до 6—12 яиц в одно общее примитивное гнездо, затем переходят на гнездовой участок другого самца. Самцы насиживают кладку 16—20 дней и водят птенцов. В целом всеядны, поедая плоды и семена, насекомых, червей. В Америке тинаму — охотничья дичь.

Надотряд Новонёбные, или Типичные птицы (Neognathae)

Новонёбные — в большинстве случаев летающие птицы, грудина которых имеет развитый киль, а контурные перья — сомкнутые опахала. Есть аптерии. Кости пневматичные. Только немногие нелетающие виды вторично утратили киль, аптерии и пневматичность костей. Цевка всегда состоит из полностью сросшихся плюсневых костей. Плечевой пояс нормального для птиц строения.

К этому надотряду относится подавляющее большинство видов. В настоящее время еще нет единого мнения о систематике килегрудых, и в разных руководствах указывается различное число отрядов. Ниже приведены основные отряды, расположенные согласно систематике А. Уэтмора (A. Wetmore, 1960).

Отряд Гагаобразные (Gaviiformes)

Отряд, представленный одним семейством и пятью видами, объединяет типично водных птиц, которые хорошо плавают и ныряют, но плохо летают и ходят. Ноги отодвинуты далеко назад, благодаря

этому положение их тела на суше почти вертикальное. Плюсна сжата с боков. Шея длинная, клюв длинный, сжатый с боков, прямой, острый. Крылья короткие, острые, полет тяжелый. Три передних пальца соединены общей плавательной перепонкой. Нормально передвигаться по земле не могут. Питаются почти исключительно рыбой, за которой искусно ныряют; под водой могут пробыть не-

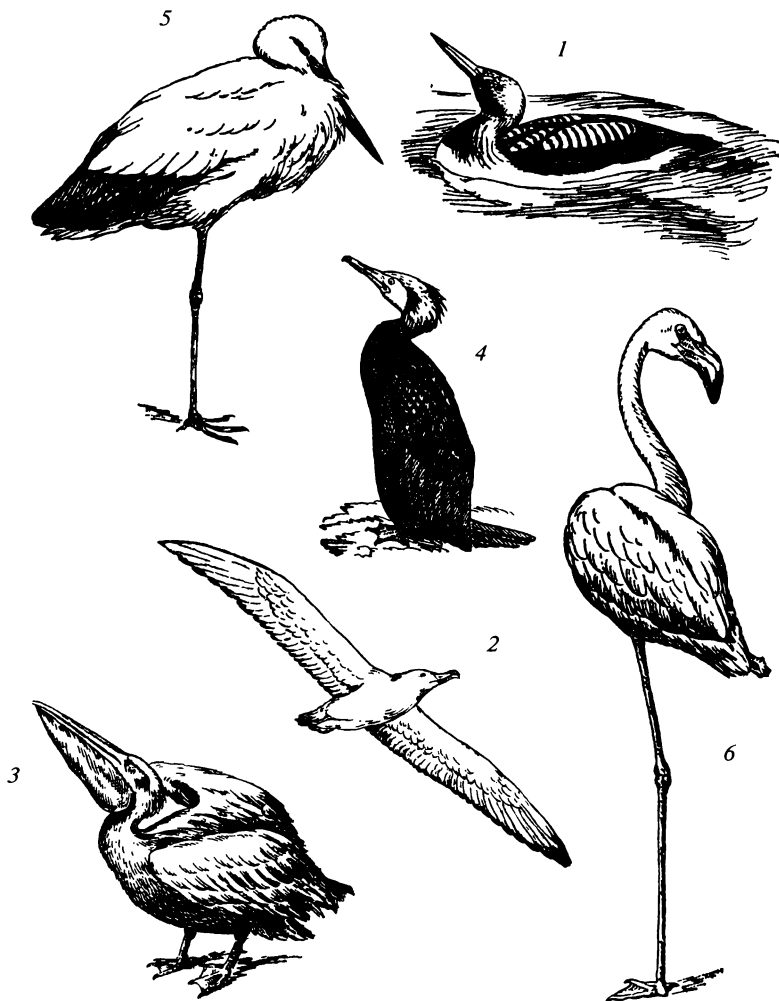


Рис. 145. Типичные птицы:

1 — чернозобая гагара; 2 — альбатрос; 3 — пеликан; 4 — баклан; 5 — белый аист; 6 — фламинго

сколко минут. Половой диморфизм не выражен. В России обычна *чернозобая гагара* (*Gavia arctica*) величиной немного меньше гуся, гнездящаяся на больших озерах (рис. 145).

В период размножения гагары живут парами. Очень примитивное гнездо устраивают на низком берегу возле самой воды. При опасности птица, сидящая в гнезде, соскальзывает в воду. Количество яиц в кладке 1—3, чаще два, насиживают яйца самка и самец поочередно. Примерно через 28 дней появляются птенцы, одетые густым пухом; почти сразу же после освобождения от скорлупы они способны плавать (т. е. птенцы выводковые).

Отряд Поганкообразные (Podicipediformes)

Отряд включает одно семейство с 20 видами. Систематически близки к гагарам. Внешне хорошо отличаются от них меньшими размерами и тем, что каждый палец обрамлен самостоятельной широкой кожистой оторочкой. Из них широко распространена *большая поганка*, или *чомга* (*Podiceps cristatus*).

Поганки питаются главным образом водными насекомыми и их личинками, реже рачками, моллюсками и мелкой рыбой. За кормом ныряют (на глубину до 7 м). Гнездо поганки представляет собой плот из различного растительного материала и тины с неглубоким лотком. Число яиц в кладке 2—7. Насиживают поочередно самка и самец в течение 23 дней. При уходе из гнезда закрывают яйца растительным материалом. При опасности родители берут птенцов на спину, а при нырянии прячут их под крылья. Поганки почти всю жизнь проводят на воде. На отдых они выходят на плавучие островки или заломы тростника. Летают неохотно, но быстро, при взлете с воды долго разбегаются. Мясо поганок жесткое и невкусное.

Отряд Буревестникообразные (Procellariiformes), или Трубноносые (Tubinares)

Буревестникообразные — океанические птицы (4 семейства и более 100 видов), внешне похожие на чаек, но хорошо отличимые от них (как и от всех прочих птиц) тем, что ноздри у них открываются по бокам клюва на концах особых трубочек. Клюв удлиненный, с небольшим крючком на конце. Ноги с перепонками, соединяющими три передних пальца. Все буревестникообразные — прекрасные летуны. Большую часть времени они проводят в просторах океанов и только в период размножения скапливаются у побережий. Кормятся водными животными, которых ловят, плавая или схватывая на лету с поверхности воды. Гнездятся на берегах, в кладке одно яйцо, которое

попеременно насиживают оба родителя около двух месяцев. Развитие происходит по птенцовому типу. Распространены по всем океанам, но главным образом в Южном полушарии. Типичный вид — *странствующий альбатрос* (*Diomedea exulans*, см. рис. 145). В северных морях России обычен *глухыш* (*Fulmarus gracialis*), в морях Дальнего Востока встречаются мелкие виды *качурок* (*P. Oceanodroma*).

В Красную книгу МСОП занесено 13 видов.

Отряд Пеликанообразные (*Pelecaniformes*), или Веслоногие (*Steganopodiformes*)

Отряд объединяет 6 семейств и 60 видов. Крупные (масса тела 7—14 кг) пресноводные, частью морские птицы с очень короткими ногами, на которых все четыре пальца соединены широкой плавательной перепонкой; большой палец при этом обращен не назад, а внутрь. Клюв длинный, всегда с более или менее растяжимым голым кожистым горловым мешком между ветвями нижней челюсти. Моногамы. В кладке 1—6 яиц, насиживают оба партнера 5—6 недель. Птенцы вылупляются беспомощными и выкармливаются обоими родителями 6—15 недель. Распространены по всему свету, кроме полярных областей.

Семейство *Пеликановые* (*Pelecanidae*) включает очень крупных птиц с громадным уплощенным клювом, между нижними ветвями которого находится большой, сильно растяжимый кожистый горловой мешок. Надклювье оканчивается загнутым вниз крючком. Тело массивное, шея длинная, относительно тонкая; ноги и хвост короткие, широкие (см. рис. 145).

На территории России встречаются два вида: *розовый пеликан* (*Pelecanus onocrotalus*) и *кудрявый, или белый, пеликан* (*P. crispus*). Размеры их, особенно белого пеликана, крупные, масса до 12 кг. Оперение взрослых птиц белое, у розового — с розоватым оттенком. Распространены в жаркой и теплой зонах, по берегам Черного, Каспийского и Аральского морей, по большим рекам и озерам Кавказа и Средней Азии. Гнездятся колониями на озерах и речных протоках, поросших тростником, устраивая гнезда из растительного материала и ила. В кладке 1—6 яиц. Насиживают оба партнера 30—40 дней. Кормят птенцов 2 месяца и более.

Пеликаны превосходно плавают, но нырять не могут. Питаются рыбой, которую ловят в мелких местах водоемов. Иногда при ловле рыбы птицы выстраиваются одной линией и, производя сильный шум, ударяя по воде мощными крыльями, плывут к берегу, гоня перед собой рыбу, которая таким образом скапливается у берега, где становится добычей птиц. Часто в этих общественных охотах к пеликанам присоединяются бакланы, ныряющие в воду и пугающие рыбу снизу.

В семейство *Баклановые* (Phalacrocoracidae, см. рис. 145) входят птицы средних и мелких размеров; телосложение их более стройное, чем у пеликанов; ноги отодвинуты далеко назад. Сидящая птица держит тело почти вертикально, опираясь на длинный хвост из жестких перьев. Клюв цилиндрический, с большим крючком на конце. Горловой мешок слабо выражен. Из видов, встречающихся в России, наиболее обычен *большой баклан* (*Phalacrocorax carbo*). Гнездится колониями по берегам морей, в низовьях крупных рек и на больших озерах. Гнезда бакланы устраивают в тростнике, на деревьях или на скалах, но всегда в ближайшем соседстве с водой. В кладке 2—6 светло-синих или зеленоватых яиц. Инкубация 7—8 недель. В уходе за птенцами принимают участие оба родителя, причем кормят их крайне своеобразно: взрослые птицы широко раскрывают рот, птенцы глубоко засовывают в него свои головы и извлекают из сильно растягивающегося пищевода родителя полупереваренную рыбу. Как и пеликаны, бакланы часто охотятся за рыбой, выстраиваясь большим полукругом, и, с шумом ударяя по воде крыльями, плывут к берегу, постепенно сужая полукруг. Но в противоположность пеликанам бакланы охотятся за рыбой и под водой, превосходно ныряя.

Отряд Аистообразные (*Ciconiiformes*)

Представители отряда Аистообразные (10 семейств и 119 видов) — разнообразные по величине, большей частью крупные птицы (масса тела от 100 г до 6 кг) с длинной и гибкой шеей и длинными ногами. Плюсна, а также обычно и нижняя часть голени голые. Ноги четырехпалые; три передних пальца соединены небольшой перепонкой. Клюв различной формы, чаще вытянутый, долотообразный. Биологически характеризуются плотоядностью и тем, что птенцы вылупляются голые, беспомощные; они находятся в гнезде длительное время (до 5 недель), до полного развития, и выкармливаются родителями.

Распространены по всему свету, кроме Арктики и Антарктиды.

К семейству *Аисты* (Ciconiidae) принадлежат крупные представители отряда с длинным, прямым и заостренным к концу клювом. Голосовых связок у большинства видов нет, и эти птицы не имеют настоящего голоса. Некоторые применяют «инструментальные» голоса.

Это птицы более сухих местообитаний: степей, лесов, гор, реже болот. Держатся и гнездятся парами. Устраивают обширные гнезда из ветвей, которые располагают на деревьях, скалах, а нередко (белый аист, см. рис. 145) и на строениях человека. Число яиц в кладке 3—5, период насиживания около 30 дней. Питаются ящерицами, змеями, лягушками, моллюсками, насекомыми. Корм собирают обычно с поверхности земли. В фауне России обычен *белый аист*

(*Ciconia ciconia*), часто гнездящийся в селениях, и редкий **черный аист** (*C. nigra*), который, наоборот, избегает соседства человека.

К семейству **Ибисы** (Threskiornithidae) относятся птицы средней величины, внешне несколько похожие на куликов. Обладают тонким серпообразно изогнутым вниз клювом (**каравайка** — *Plegadis falcinellus*) или плоским клювом с лопатообразным расширением на конце (**колпица** — *Platalea leucorodia*). Оба указанных вида гнездятся на юге России среди обширных тростниковых зарослей. Сюда же относится хорошо известный благодаря древнеегипетским мифам **африканский священный ибис** (*Threskionis aethiopica*). При раскопках пещер было найдено более миллиона мумифицированных тушек ибиса.

К семейству **Цапли** (Ardeidae) принадлежат сравнительно крупные птицы с длинным, прямым, заостренным клювом. Клюв сжат с боков и на краях несет мелкие зубчики. Большинство цапель — колониальные птицы. Гнезда устраивают на больших деревьях или в зарослях тростника. Корм (рыб, амфибий, ракообразных, насекомых) добывают чаще в воде. Среди видов фауны России упомянем обыкновенную **серую цаплю** (*Ardea cinerea*), которая гнездится в средней и южной полосе страны.

Очень интересна **большая белая цапля** (*Egretta alba*): ее окраска независимо от пола, возраста и сезона — чисто-белая. В брачном наряде у белой цапли на спине вырастают длинные рассученные перья — эгретки, или эспри, которые свешиваются над хвостом. Гнездится в подходящих условиях на юге европейской части России, на Кавказе, в Юго-Западной Сибири, в Средней Азии и на Дальнем Востоке. Несколько десятков лет назад белая цапля была почти истреблена на всей европейской части страны и местами в Средней Азии, что было связано с возросшим спросом на украшения из эгреток. Теперь численность ее восстановлена.

Виды аистообразных не имеют промыслового значения. Сельскому хозяйству они приносят некоторую пользу, истребляя вредных насекомых.

Несколько видов ибисов включена в Красную книгу МСОП.

Отряд Фламингообразные (Phoenicopteriformes)

Фламинго отличаются чрезвычайно длинными ногами, у которых цевка примерно втрое длиннее голени (см. рис. 145). Шея очень длинная и у спокойно стоящей птицы похожа на латинскую букву S. Клюв своеобразный: он высок у основания, а в средней части резко перегнут книзу. Добывая пищу (планктон), фламинго опускает клюв в воду и поворачивает голову так, что верхняя половина клюва оказывается внизу, а подклювье — наверху. Клюв при этом несколько раскрывается, и птица ритмично двигает головой, как косец косой.

Представители отряда (шесть видов) обитают преимущественно в экваториальном поясе. Широко распространен один вид — *розовый фламинго*, или *краснокрыл* (*Phoenicopterus roseus*), — крупная птица массой 2,5—4,5 кг. Общая окраска бело-розовая; маховые перья черные. Яркая окраска быстро тускнеет и пропадает у птиц, содержащихся в зоологических садах, что связано, видимо, с условиями питания. Наиболее северное гнездование отмечено на озерах в степях Северо-Западного Казахстана. Селится колониями, устраивая на мелководье гнезда из земли и остатков растительности в виде столбикообразных возвышений. Над уровнем воды такой столбик возвышается на 15—20 см. В кладке 1—3 белых яйца. Их насиживают более месяца оба партнера. Птенцы выводковые. Добыча фламинго запрещена.

Отряд Гусеобразные (Anseriformes)

К отряду Гусеобразные принадлежат около 200 видов водоплавающих птиц крупной и средней величины (масса тела от 200 г до 10 кг), с длинной шеей и короткими ногами. Пальцев четыре, из них три пальца, обращенные вперед, соединены перепонкой. Клюв обычно широкий, сжатый сверху вниз. Снаружи он покрыт тонкой кожицей, и только на конце имеется роговой участок — «ноготок». Изнутри края верхней половины клюва усажены роговыми пластинками, а у некоторых видов (крохали) на краях челюстей имеются роговые зубчики. Оперение плотное, жесткое, под контурными перьями много пуха, особенно на нижней стороне тела. Копчиковая железа сильно развита. Самцы имеют совокупительные органы. Размножаются один раз в году. Птенцы выводкового типа.

Распространены по всему миру. В фауне России насчитывается примерно 60 регулярно гнездящихся видов. Представители этого отряда составляют основу дичного промысла и спортивной охоты. Выведено много домашних пород уток и гусей. На территории России насчитывают одно семейство — *Утиные* (Anatidae), распадающееся на несколько подсемейств.

К подсемейству *Лебеди* (Cygninae) относятся самые крупные представители отряда. Полового диморфизма в окраске нет. В России распространены три вида; из них более обычны *лебедь-кликун* (*Cygnus cygnus*) и *лебедь-шипун* (*C. olor*). У первого почти весь клюв черный и только основание его желтое, шею этот лебедь держит вертикально. У шипуна клюв красный, с характерной черной шишкой у основания; шею он изгибает S-образно. Наиболее редок населяющий тундры Евразии *малый лебедь* (*C. bewickii*).

Лебеди распространены широко, но спорадически. Они гнездятся на больших, чаще стоячих водоемах, имеющих густые заросли тростника или другой растительности, в которой и устраивают гнезда.

Лебеди держатся парами, которые часто сохраняются, видимо, на всю жизнь. Самец держится около гнезда, но в насиживании участия не принимает. Число яиц в кладке обычно 3—8. Период насиживания 30—40 суток. Лебеди кормятся в воде на неглубоких местах. Они обрывают подводные части растений, выкапывают их корни и клубни. При кормежке часто переворачиваются вверх хвостом, как утки. На осеннюю линьку местами собираются большими стаями. Летать линяющие лебеди не могут. Чисто-белыми становятся после второго года жизни. Охота на лебедей в России запрещена. Малый лебедь занесен в Красную книгу России.

Подсемейство *Гуси* (Anserinae) включает собственно гусей и более мелких казарок. Полового диморфизма нет. Гуси распространены очень широко, но особенно много их в тундре. В фауне России насчитывается восемь видов. Наиболее широко распространен *серый гусь* (*Anser anser*), от которого произошли многие породы домашних гусей. На юге Восточной Сибири, в Китае обитает *гусь-сухонос* (*A. cygnoides*) — родоначальник так называемых китайских домашних гусей. В Арктике многочисленны *гуси-гуменники* (*A. fabalis*) и *казарки* (*Branta*).

Гуси, обитающие в России, — перелетные птицы, гнездящиеся в малонаселенных местах, богатых водоемами, болотами и сырыми лугами. Надо иметь в виду, что гуси в большей мере сухопутные, чем водные, птицы. Они гнездятся и кормятся на земле, а водоемы им нужны для питья, линьки, а иногда и для отдыха в населенных местах. Все гуси хорошо плавают, но ныряют плохо.

Гнезда устраивают обычно на суше близ водоемов, в сухой тундре, в пойменных лугах, в траве, у озер и лиманов. Гнездо строят оба родителя, но насиживает, видимо, только самка. Самец сидит около нее на своем собственном «холостом» гнезде или пасется где-либо поблизости. Количество яиц в кладке у всех видов примерно одинаково (4—6, редко больше). Период насиживания 25—28 суток. Птенцы остаются в гнезде не более суток; обсохнув, уходят с матерью. Линька протекает своеобразно. Линные гуси собираются стаями в сотни, а иногда и в тысячи особей. При линьке маховые перья выпадают почти одновременно, и птицы теряют способность к полету. Линные гуси собираются в труднодоступных местах: на озерах с топкими берегами, у побережий морей, в глухих заливах, на островах.

Подсемейство *Речные утки* (Anatinae) в России включает около 12 видов. Характерно наличие у большинства видов полового диморфизма. Зеркальце на крыле обычно с металлическим отливом. Задний палец имеет лишь узкую кожистую лопасть. Клюв сравнительно узкий и высокий. К этому подсемейству относятся *утка-кряква* (*Anas platyrhynchos*) — родоначальница многих пород домашних уток, *серая утка* (*A. strepera*), *шилохвость* (*A. acuta*), *мелкие чирки*, например *чирок-трескунок* (*A. querquedula*), и ряд других. Большинство видов распространено очень широко.

Описываемые утки предпочитают водоемы, поросшие травянистой растительностью. Охотно гнездятся они и на болотах, если таковые достаточно укромны. Чистых, глубоких озер без зарослей они определенно избегают. Утки эти придерживаются мелководий, что связано с питанием водными растениями и донными животными, за которыми они не могут нырять на большую глубину. Большинство видов преимущественно растительноядные. Они кормятся клубеньками рдестов, семенами, листьями, побегами роголистника, кувшинки, водяной гречихи, осоки, камыша, тростника, ряской, водорослями и водными беспозвоночными.

Гнезда устраивают, как правило, на земле и лишь иногда на деревьях, в дуплах или в старых гнездах других птиц. Гнездование на деревьях чаще бывает в случае долгого и высокого весеннего половодья, когда гнездовые места дольше, чем обычно, затоплены водой. Число яиц в кладке велико: у кряквы — 6—14, у серой утки — 7—13, у шилохвости — 6—12. Период насиживания 24—28 суток. Насиживают только самки. При линьке больших скоплений не образуют. Зимуют главным образом на Каспийском море. Имеют большое промысловое значение.

В подсемейство *Нырковые утки* (Aythiinae) входят разнообразной величины утки с широким клювом, имеющим узкий ноготок. Кожистая лопасть заднего пальца широкая. Зеркальце белое, реже серое. Общая окраска у большинства менее яркая, чем у речных уток. К этому подсемейству принадлежат различные нырки: *красноголовый нырок* (*Aythya ferina*), *хохламая чернеть* (*A. fuligula*), *гоголь* (*Bucephala clangula*), *мурпан* (*Melanitta fusca*) и несколько видов *гаг* (*Somateria*).

Большинство видов этих уток распространены в северных широтах. В отличие от речных уток они чаще держатся на глубоких водоемах с бедной растительностью, зачастую в море. Все они прекрасно ныряют и кормятся дном на глубокой воде, добывая преимущественно весьма подвижных животных. Полагают, что нырки способны нырять в море до глубины 10 м.

Многие виды нырков гнездятся колониями, большинство на земле, но некоторые (например, гоголи), как правило, в дуплах. Многие имеют большое промысловое значение, хотя мясо у них более грубое, чем у настоящих уток, и с неприятным запахом.

В России обитает четыре вида гаг. Общий склад тела гаги типично утиный. Размеры тела варьируют от средней утки до мелкого гуся. Самцы в брачную пору окрашены очень ярко. Общая окраска са-

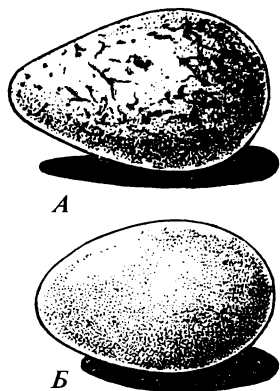


Рис. 146. Яйца кайры (А) и гаги (Б)

мок однообразная, коричнево-бурая. Сезонный и возрастной диморфизм хорошо выражен. Все виды — обитатели Крайнего Севера. Наибольший интерес представляет *обыкновенная гага* (*Somateria mollissima*), распространенная круглополярно в полосе тундр, чаще по побережью морей, реже в лесотундре.

Другие виды гаг — также обитатели побережий арктических морей или морей северной части Тихого океана. На зиму гаги улетают недалеко от мест гнездовых, направляясь вдоль морского берега в зависимости от района на запад или на восток к незамерзающим морям. Гнезда устраивают в различной обстановке. Обыкновенная гага часто гнездится у самого побережья на каменистых берегах. Другие гаги гнездятся и по тундровым болотам. Число яиц в кладке от 3 до 8 (рис. 146). Период насиживания 28 суток. Только обыкновенная гага образует значительные гнездовые колонии. Прочие виды гнездятся одиночно. Все гаги выстилают гнезда нежнейшим пухом, выдернутым из оперения брюха. Уходя от гнезда, самки покрывают этим пухом яйца сверху. Гагачий пух представляет большую ценность. Он очень теплый, легкий и долговечный, так как не сваливается. В одном гнезде бывает обычно 18—21 г пуха.

Гаги — доверчивые, легко привыкающие к человеку птицы. На этом основана эксплуатация гнезд гаг, которые охотно селятся около человека. Охота на гагу в России запрещена.

Подсемейство *Крохали* (Merginae) характеризуется узким клювом с крючком на конце. Края клюва усажены роговыми зубчиками. Крохали питаются рыбой. Гнездятся в дуплах и других укрытиях. В России обитает четыре вида.

Отряд Соколообразные, или Дневные хищные птицы ***(Falconiformes)***

Отряд Соколообразные включает 290 видов птиц средних и крупных размеров (масса тела от 35 г до 10—12 кг). Разнообразные по величине и облику птицы с крючкообразно загнутым клювом, у основания которого располагается голый кожистый участок желтого цвета — восковица. Когти в той или иной мере загнутые. Оперение плотное. Биологически чаще хищники. Поведение сложное; полушария переднего мозга по массе в 1,5—2 раза больше, чем все остальные отделы головного мозга. Хорошо развит зоб, и некоторые виды способны съесть количество пищи, по массе равное половине массы собственного тела. Мускулистый желудок выражен слабо. Птенцы из яйца выклеваются зрячими, покрытыми пухом, но развиваются медленно и долго остаются в гнездах, т. е. по индивидуальному развитию это — птенцовые птицы.

Семейство *Американские грифы* (Cathartidae) — немногочисленная группа, распространенная в Южной Америке и в южной

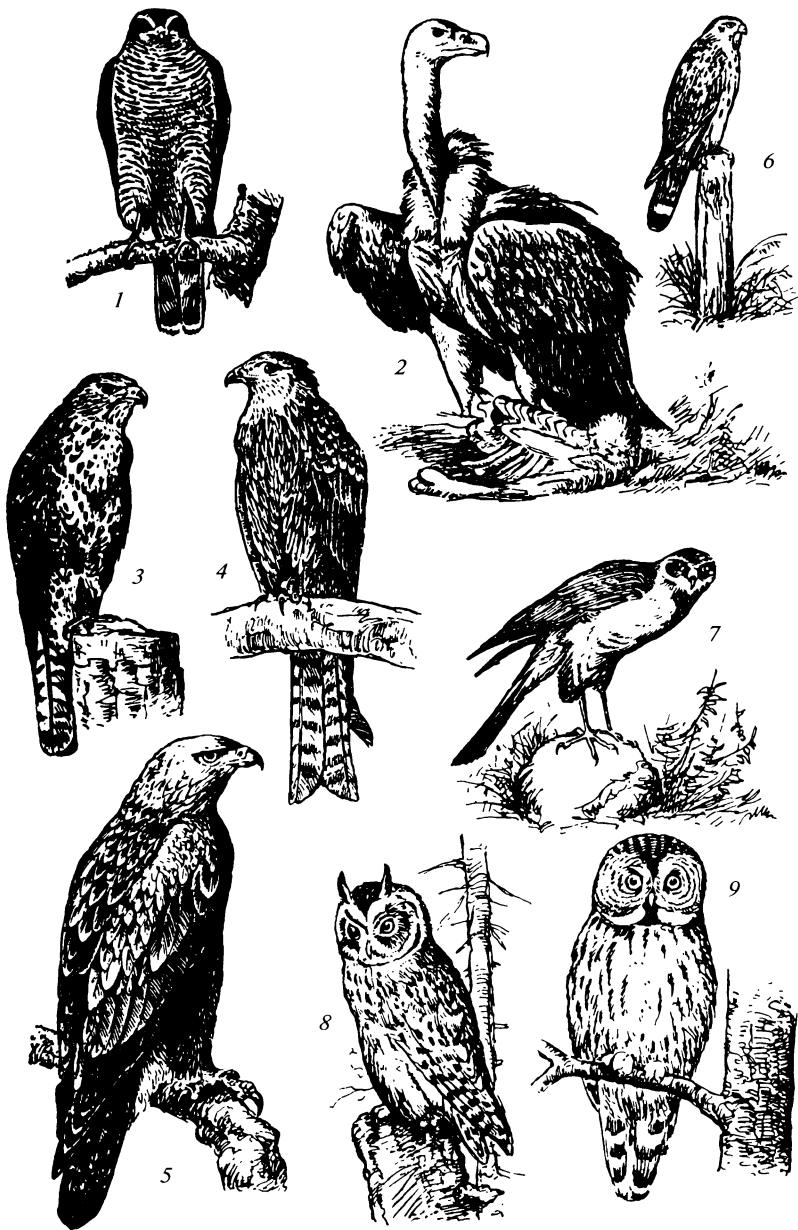


Рис. 147. Хищные птицы:

1 — ястреб-тетеревятник; 2 — снежный гриф; 3 — канюк обыкновенный; 4 — коршун черный; 5 — орел-беркут; 6 — пустельга; 7 — лунь полевой; 8 — ушастая сова; 9 — неясыть длиннохвостая

половине Северной Америки. Американские грифы хорошо ходят по земле, но пищу разыскивают в полетах. У некоторых видов хорошо развито обоняние. Ноздри сообщаются друг с другом, так как носовой перегородки нет. Экологически близки к нашим грифам, так как питаются главным образом падалью и мелкими позвоночными. В связи с питанием падалью голова и шея лишены оперения. Несколько видов обитают в горах и степях, меньше в лесах. Типичный вид — *кондор* (*Vultur gryphus*). Самый крупный представитель хищных птиц: длина тела 110 см, размах крыльев около 3 м, масса тела 9—12 кг. Гнездится на скалах. Кладка 1 раз в два года из одного яйца. Насиживают попеременно оба родителя около 2 месяцев.

Семейство *Соколиные* (Falconidae) объединяет представителей средних и мелких размеров. На режущих краях надклювья имеется по острому зубцу. Крылья длинные, острые.

Крупные соколы — *сансан* (*F. peregrinus*) и *кречет* (*F. gyrfalco*) питаются главным образом птицами, которых бьют в воздухе на лету; летают они очень быстро. Гнездятся на деревьях или на скалах и обрывах. Крупных соколов в некоторых областях приручают и используют для охоты как ловчих птиц. Несмотря на обширные ареалы, везде редки. Включены в Красные книги РФ и МСОП.

Виды мелких соколов — *кобчик* (*F. vespertinus*), *дербник* (*F. columbarius*), *пустельга* (*F. tinnunculus*) — обитают главным образом в открытых местах. Гнезда устраивают на обрывах, скалах, в кучах камней, на деревьях. В быстроте полета уступают предыдущим видам. Добычу ловят как на лету, так и на земле. Кормятся мышевидными грызунами, насекомыми, реже птицами (рис. 147).

Пустельга и кобчик полезны для сельского и лесного хозяйства. Дербник также полезный вид, хотя иногда питается мелкими птицами.

Семейство *Ястребиные* (Accipitridae) объединяет многих хищных птиц. Надклювье у них не имеет зубца, крылья чаще относительно короткие и тупые. Основные группы ястребиных в фауне России таковы.

Ястребы — *тетеревятник* (*Accipiter gentilis*, см. рис. 147) и *перепелятник* (*A. nisus*) — имеют короткие и тупые крылья, относительно длинный хвост. Это лесные птицы, приспособленные к быстрому и верткому полету среди деревьев, на полянах. Добычу обычно подкарауливают, сидя в чаще ветвей, и ловят ее на лету, а часто и на земле или схватывают с веток. Кормятся почти исключительно птицами, в том числе и домашними, чем приносят некоторый вред.

Луни — *полевой* (*Circus cyaneus*, см. рис. 147), *степной* (*C. macrourus*), *болотный* (*C. aeruginosus*) и др. — длиннокрылые птицы с длинными ногами. Держатся повсеместно в открытых местах (кроме тундры). Охотятся на мелких позвоночных, медленно летая над самой землей и схватывая добычу с ее поверхности, из травы или с кустов.

Коршуны (Milvus korschun, M. milvus) хорошо отличаются от других хищных птиц вильчато вырезанным хвостом (см. рис. 147). Держатся чаще возле рек, озер. Полет обычно парящий. Состав пищи разнообразный, но в общем птицы эти полезны, так как основу их питания составляют мелкие грызуны, суслики, неполноценные рыбы и птицы.

Орлы отличаются от других видов семейства оперенной до пальцев плюсной, широкими и тупыми крыльями. Полет быстрый, но тяжелый. В России встречаются семь видов. Наиболее обычные — *орел-беркут (Aquila chrysaetus, см. рис. 147)*, распространенный повсеместно в лесной полосе, *степной орел (A. nipalensis)*, обитающий в южной степной полосе, *большой подорлик (A. clanga)* — житель лесной полосы. Все орлы гнездятся на деревьях или скалах, исключая степного орла, который устраивает гнездо на земле или реже на кустах. Кладка состоит из двух, реже одного или трех яиц. Инкубация длится 40—45 дней. Добычу высматривают при плавном и парящем полете и ловят ее броском или подкарауливают, сидя на земле. Нередко орлы поедают падаль.

Орлы, в особенности степной, полезны: они в большом количестве уничтожают вредных для сельского хозяйства грызунов и насекомых. Беркут используется как ловчая птица при охоте на лисиц, волков, джейранов.

*Канюки, или сарычи, близки к орлам, но мельче размером и плюс-*на у них не бывает сплошь оперена (см. рис. 147). На территории России чаще встречается *обыкновенный канюк (Buteo buteo)*, гнездящийся на деревьях. Другие виды часто гнездятся на земле, обычно по берегам рек, оврагов или на больших земляных буграх. В кладке 2—4 яйца. Период насиживания около месяца.

Во время охоты сарычи парят в воздухе или подкарауливают добычу, сидя на дереве или на каком-либо возвышенном месте. Ловят мелких животных: мышевидных грызунов, сусликов, иногда зайчат, птиц, ящериц, змей, лягушек и насекомых.

Сарычи уничтожают большое количество грызунов и насекомых, вредителей сельского и лесного хозяйства.

Грифы обычно очень крупные птицы, хорошо отличные от других видов семейства редукцией оперения на голове и шее. Клюв относительно низкий, когти тупые. Биологически хорошо обособленная группа, так как питаются грифы исключительно падалью. Типичные виды — *сип (Gyps fulvus)*, *черный гриф (Aegypius monachus)*, *ягнятник (Gypaetus barbatus)*. Жители преимущественно горных стран. Гнезда устраивают на деревьях и скалах. Некоторые виды (сип) гнездятся колониями. В кладке 1—2 яйца. Период насиживания длится до 55 суток. Насиживают поочередно самка и самец. Обладая прекрасным зрением, отыскивают пищу, высоко паря в воздухе. Птицы полезные. Среди хищных птиц много редких и исчезающих видов, из них 25 видов включено в Красную книгу РФ.

Отряд Курообразные (*Galliformes*)

Курообразные — обширная, хорошо обособленная группа наземных и древесных растительноядных птиц, распространенных почти повсеместно. Телосложение у них плотное, крылья относительно короткие, закругленные. Лапы сильные, четырехпалые, с толстыми, длинными, слегка изогнутыми когтями, приспособленными для разрывания почвы. Большинство видов — полигамы, и забота о потомстве ложится только на самку. Птенцы выводкового типа. Плодовитость сравнительно с представителями другими отрядами велика. Имеют большое экономическое значение, так как многие виды являются объектами промысловой охоты. Выведено много домашних пород.

Семейство *Сорные куры*, или *Большеноги* (*Megapodiidae*), объединяет очень своеобразных по образу жизни наземных куриных Австралии, Новой Гвинеи, островов Малайского архипелага, Океании. Эти птицы откладывают очень крупные яйца в куче гниющего растительного мусора и земли, которые сами сгребают. Птицы не насиживают яиц, они развиваются под влиянием тепла, возникающего в результате нагрева почвы солнцем и гниения мусора. Птенцы вылупляются без участия родителей, покрытые перьями и способные перепархивать.

Семейство *Фазановые* (*Phasianidae*) — наиболее обширная группа отряда, распространенная в южных и умеренных широтах. Морфологически фазановые характеризуются голой плюсной, на которой у самцов сидят шпоры. Пальцы не имеют роговых оторочек. К этому семейству относятся *североамериканская индейка* (*Meleagris gallopavo*) — предок домашних индеек, *африканская цесарка* (*Numida meleagris*), *индийский павлин* (*Pavo cristatus*), *дикие индийские куры*, из которых особый интерес представляет *банкивская*, или *красная кустарниковая, курица* (*Gallus gallus*) — предок домашних кур, *фазаны*, *куропатки* и *перепела*.

Перепел (*Coturnix coturnix*) — самая мелкая, единственная перелетная птица отряда курообразных (масса 80—120 г). Селится преимущественно на открытых пространствах: в степях, на лугах и полях. В кладке бывает 12—15, редко до 20 яиц. Перепела из России зимуют в Индии, Африке, в незначительном количестве в Южной Европе и Закавказье. Японский, или немой, перепел (*C. japonica*) распространен в Приморье на север до долины Амура, на северо-востоке Китая и в Японии.

Серая куропатка (*Perdix perdix*) — небольшая птица (масса 400—500 г) буровато-серой окраски, самец и самка окрашены почти одинаково. В России распространена очень широко, на севере до области сплошной тайги. В течение последнего столетия серая куропатка заметно продвинулась на север вслед за раскорчевкой лесов и распашкой этих площадей. Заселяет примерно те же уголья,

что и перепел. В отличие от некоторых охотничье-промысловых птиц серая куропатка прекрасно уживается в антропогенных ландшафтах, в непосредственной близости от человека. Птица чисто наземная. Гнездо устраивает в ямке, которую выстилает сухой травой и перьями. Яиц в кладке 12—26. Период насиживания длится около 21 суток.

Каменная куропатка (Alectoris graeca) несколько крупнее серой (масса 450—700 г). Распространена в горных областях Кавказа, Средней Азии, на Алтае. Акклиматизирована в Крыму.

В верхнем поясе указанных выше горных областей обитают *улары (Tetraogallus)*, которых неправильно называют горными индейками. Птицы крупные, масса самца достигает 3 кг, самки — 2 кг. По окраске оба пола почти не отличаются. Большую часть года живут стайками в 15—20 птиц. Гнездится в мае — июне на земле. В кладке 6—16 яиц. Инкубация около месяца.

Фазаны — весьма многочисленная группа, распространенная в основном в Южной Азии. В России обитает один вид — *фазан обыкновенный (Phasianus colchicus)*. Масса тела самцов до 2 кг, самок — 1,3 кг. Окраска самца очень яркая, самки — серая. Фазаны встречаются в дельте Волги, на Кавказе, в Средней Азии, Казахстане и на Дальнем Востоке, в южной части Приморского края. Фазан в основном наземная птица. Обитает в густых зарослях кустарников, тростника, в густых лесах. На деревья садится редко. Гнезда устраивает на земле. В кладке от 9 до 20, максимально до 24 яиц. Инкубация 21—23 дня. Здесь же в основном и кормится и поэтому не может жить в областях с глубоким снежным покровом. Кормится семенами, ягодами, насекомыми. Насекомые часто служат основной пищей. На обширном ареале образует множество подвидов.

Специально разводят охотничьих фазанов и выпускают в уголья. Особого внимания фазан заслуживает в связи с реконструкцией фауны в областях степного лесоразведения, где желательна акклиматизация этой птицы, полезен он и в сельском хозяйстве как потребитель насекомых.

В Африке по опушкам лесов и кустарниковым зарослям обитает 7 видов подсемейства *Цесарки (Numidinae)*. Внешне они похожи на кур (масса тела около 1 кг), перья крапчатые — на темном фоне яркие белые пестрины, на голове есть участки голой, ярко окрашенной кожи. Живут стайками. В кладке 6—12 яиц.

В южных районах Северной и в Центральной Америке живут два вида индеек — представителей особого семейства *Индейковые (Meleagrididae)*. Это самые крупные представители отряда: масса тела самцов 10 кг, самок — 4 кг.

Семейство *Тетеревиные (Tetraonidae)* менее многочисленно, чем предыдущее. Оно объединяет виды средних и крупных размеров (масса тела от 400 до 6,5 кг), распространенные в северных и умеренных широтах. В связи с жизнью в холодных, многоснежных областях тетеревиные в значительной мере древесные птицы. Их

пальцы зимой имеют оторочки из роговых зубчиков, обеспечивающих обхватывание скользких ветвей. Плюсна оперенная. Шпор нет. Ноздри прикрыты густыми перьями. Для многих видов характерно коллективное токование.

В тундре, тайге и сибирской лесостепи обитает *белая куропатка* (*Lagopus lagopus*) — птица величиной с голубя (масса 500—850 г). Летом она буро-рыжая, зимой белая. Живет в зарослях кустарников, по моховым болотам. Образ жизни в основном наземный. Кормится ягодами, семенами, насекомыми, зимой — почти исключительно почками ивы и березы. Для перетирания грубой пищи куропатки заглатывают много камешков. Гнездятся на земле. В кладке от 6 до 16 яиц. Инкубация около 23 суток. Важный объект промысла. В арктической тундре живет близкий вид — *тундряная куропатка* (*L. mutus*).

Тетерев (*Lyrurus tetrix*) размером с домашнюю курицу (масса тела самцов до 2 кг, самок — 1 кг). Самец черного цвета, самка рыжеватобурая. В России распространен повсеместно в лесной и лесостепной зонах. При этом тетерев избегает глухой тайги и селится по опушкам, вырубкам, зарастающим гарям, а в лесостепной полосе — в колках, пойменных лесах и по балкам, поросшим кустарником. Летом тетерев ведет наземный образ жизни, а зимой на земле только ночует. Гнездо самка устраивает на земле. В кладке бывает от четырех до 12 яиц. Насиживание продолжается около 23 суток. Вся забота о потомстве ложится на самку. Осенью тетерева сбиваются в стаи, иногда по несколько сот штук.

Летом кормятся зелеными частями растений, ягодами и насекомыми. Осенью тетерева охотно посещают поля, где они не только находят пищу, но и собирают камешки. После выпадения снега пища тетерева состоит главным образом из почек, побегов и сережек березы и ольхи, ягод и хвои можжевельника.

Значение камешков, перетирающих пищу в мускульном желудке, для тетеревов очень велико. Число камешков в желудках птиц меняется по сезонам года. Наибольшее количество бывает осенью (до 15 г), когда птицы переходят на питание грубыми кормами, наименьшее — в конце зимы. Сокращение числа камешков связано с тем, что в течение зимы камешки перетираются, частично выбрасываются с калом, а возобновления их запаса при наличии снежного покрова не происходит.

Тетерев — важный объект промысловой охоты.

Глухари — самые крупные птицы семейства. В России широко распространен в таежной полосе от западных границ до Забайкалья и среднего течения Лены *глухарь обыкновенный* (*Tetrao urogallus*) с массой тела самцов от 3 до 6,5 кг (редко больше), самок — 2—2,5 кг. В Восточной Сибири живет близкий вид.

Гнездится на земле. В кладке 6—16 яиц. Насиживание продолжается примерно 23—25 суток. Половозрелыми становятся, как и другие куриные, в следующем году.

В бесснежный период состав кормов глухаря разнообразен: он ест ягоды, семена, насекомых. Зимой, после выпадения глубокого снега,

корм глухаря становится однообразным: он питается хвоей сосны, лиственницы или кедра и частично (где есть это растение) можжевельника. В связи с малой питательностью хвои птица съедает этого корма за один раз около 250 г. Измельчению большого количества грубых кормов помогают камешки. Мускульный желудок глухаря, наполненный гравием, не только перетирает хвою, но и дробит скорлупу кедрового ореха. Птица заглатывает камешки в бесснежный период и особенно много осенью. Средняя масса камешков, обнаруженных в желудке весной, была 4 г, а в августе — 8 г, в сентябре — 24 г и в октябре — 44 г.

Глухари повсеместно имеют важное промысловое значение.

Рябчик (Tetrastes bonasia) — самый мелкий вид тетеревиных (масса около 400 г). В России широко распространен в лесной полосе от западных государственных границ до реки Колымы и Сахалина. Его нет в лесах Кавказа и Камчатки. Рябчик — типично лесная оседлая птица. Он встречается в смешанных, хвойных и лиственных лесах с густым подлеском, в захламленных лесах. Светлых разреженных насаждений рябчик избегает.

Гнездо устраивает под кустом или валежником в ямке, выстланной сухими листьями и травой. В кладке бывает от 6 до 14 яиц. Насиживание продолжается около 3 недель. Птенцы через несколько часов после выхода из яйца способны следовать за матерью. Самцы в постройке гнезда и воспитании птенцов участия не принимают.

Питается рябчик главным образом растительными кормами. Летом ест ягоды, молодые побеги, а также насекомых. Корм в это время он собирает на земле. Зимой кормится на деревьях, склевывая почки и семена березы, ивы, ольхи. В дичном промысле России рябчик занимает одно из первых мест. Его добывают различными самоловами или стреляют из ружья. Во многих местах добыча рябчика может быть значительно увеличена.

Отряд Журавлеобразные (*Gruiformes*)

Журавлеобразные — крупные бегающие птицы (около 200 видов) с удлиненными шей, ногами и клювом и коротким хвостом. Для большинства видов характерна удлиненность трахеи, которая в киле грудины образует несколько петель, что обуславливает способность издавать громкие трубные звуки.

Обитают почти повсеместно — по болотам и степям. В семействе *Настоящие журавли (Gruidae)* 14 видов. Наиболее обычен *серый журавль (Grus grus)* — крупная птица, достигающая в высоту 120 см и массы 6 кг, распространенная повсеместно, кроме тундры и высокогорий. Гнездится в глухих местах, на лесных болотах, в поймах рек, реже в степях. Гнездо устраивает на земле, в кладке 2—3 яйца. высиживают оба родителя. Птенцы выводковые. Питаются корнями.

червями, насекомыми, лягушками, рептилиями, мышами. В конце лета иногда летают на хлебные поля, которым местами приносят небольшой вред. На юге России в степных районах гнездится *малый журавль*, или *красавка* (*Anthropoides virgo*); масса этой птицы около 2,5 кг. На севере Сибири местами водится оригинальный *белый журавль*, или *стерх* (*Grus leucogeranus*). Все журавли — перелетные птицы. Зимуют в Южной Азии и Африке.

Из-за своей редкости многие виды включены в Красные книги. Предпринимаются меры по разведению редких видов в неволе в Окском заповеднике.

В семействе *Пастушковые* (Rallidae) — 120 мелких и средней величины луговых, болотных, отчасти водных птиц со слегка удлинённой шеей и невысокими ногами. Клюв уплощенный с боков, со сквозными ноздрями. Крылья короткие, тупые; летают эти птицы плохо, бегают хорошо и очень искусно лазают среди густой травянистой растительности. Некоторые плавают. Гнездятся на земле или на поваленной траве. Кладка из 3—12 яиц. Инкубация около 20 суток. Птенцы выводковые, в их воспитании принимают участие оба родителя. Питаются зеленью, семенами, беспозвоночными. Многие виды активны главным образом ночью и в сумерках. Распространены очень широко. В фауне России встречаются представители 8 родов, 13 видов.

В лугах среди густой травы живет *коростель*, или *дергач* (*Crex crex*), — мелкая (масса до 200 г) птица с характерным скрипучим криком и скрытным образом жизни. На травянистых болотах встречаются виды болотных курочек: *погоныш* (*Porzana porzana*), *камышница* (*Gallinula chloropus*) и др. По берегам озер, заросших растительностью, водится сравнительно крупная (масса до 1 кг) *лысуха* (*Fulica atra*). Она хорошо плавает и при опасности часто ловко ныряет. Только этот вид имеет промысловое значение.

Подсемейство *Дрофиные* (Otididae) объединяет крупных и средней величины птиц, обликом несколько похожих на кур. Шея умеренной длины, лапы относительно длинные, трехпалые. Клюв короткий. Обитатели степей и пустынь Восточного полушария. В связи с обитанием в сухом климате копчиковая железа отсутствует. У самцов есть кожистый мешок, сообщающийся с глоткой и служащий резонатором. В фауне России встречаются три вида. Наиболее обычна *дрофа*, или *дудак* (*Otis tarda*), — очень крупная птица (масса до 16 кг), населяющая степную зону. Гнездится в ковыльных и разнотравных степях, реже среди хлебных полей. Весной живут парами, но яйца насиживает только самка. В кладке 2—6 яиц. Инкубация около 30 суток, птенцы выводковые. Вне периода размножения держатся стаями. На зиму отлетают к югу. Добыча всех видов запрещена.

В целинных степях живет более мелкий вид — *српенем* (*Tetrax tetrax*), величиной с курицу. Биологически близок к дрофе, но на распаханых участках не встречается. Зимует в Закавказье, Индии,

крачек распространены по всей России. Это многочисленные, зачастую колонially гнездящиеся птицы. Типичный вид — *речная крачка (Sterna hirundo)*.

Реликтовая (L. relictus) и *оуэнова (L. audouinii)* чайки занесены в Красную книгу МСОП.

Подотряд Чистики (*Alcae*)

Чистики — своеобразные океанические птицы северных морей, хорошо плавающие и ныряющие. При нырянии гребут не лапами, а крыльями. Размеры средние (с утку) или мелкие (массой от 80—100 г до 1,1 кг). Туловище удлиненное, с короткой и слабо отграниченной шеей, лапы всегда трехпалые, отодвинутые далеко к хвосту. Сидящая птица опирается на всю ступню и хвост. Крылья короткие, плотно прижатые к туловищу. Форма клюва крайне разнообразная. Оперение очень плотное. Одно семейство — *Чистиковые (Alcidae)*. В пределах России обычны следующие виды.

Тупику (Fratricula) хорошо отличаются чрезвычайно высоким, сильно сжатым с боков клювом. Один вид (*Fr. arctica*) распространен в северных и средних частях Атлантики, другой вид (*Fr. corniculata*) — преимущественно в северной части Тихого океана. Селятся колониями по высоким каменистым или с мягким грунтом берегам. Гнездятся в норах, которые роют сами, или в пещерах среди камней.

Чистики (Cepphus) — птицы величиной с мелкую утку, с вытянутым и не сжатым с боков клювом. Четыре вида чистиков населяют побережья и острова арктических и дальневосточных морей. Гнездятся на высоких каменистых берегах, часто в пещерах и норах.

Кайры (Uria) — наиболее крупные (размером со среднюю утку) представители отряда с вытянутым коническим клювом. Верх тела и голова буро-черные, низ белый. Два вида кайр (*U. lomvia*, *U. aalge*) гнездятся у берегов Мурманска, на Новой Земле, Земле Франца-Иосифа и на других островах полярных морей, а также по побережью морей северной части Тихого океана. Гнездятся колониями на скалистых уступах. В кладке одно яйцо (см. рис. 146). Инкубация в течение 5 недель. В возрасте 2—3 недель птенцы спускаются на воду, где их продолжают кормить родители. В мире более 11 млн пар, более половины их в Пацифике.

Подотряд Кулики (*Charadrii*)

Многочисленный отряд мелких и средней величины птиц, большей частью с длинными ногами, длинноклювые, с острыми крыльями и коротким хвостом. Распространены повсеместно, но обычно около воды, на болотах, реже в пустынях. Гнездятся чаще одиночно, на земле, но некоторые, например черныш, на деревьях. В кладке,

как правило, четыре яйца. Птенцы выводковые. В подотряде около 200 видов, из них более 50 живут в России. Ниже указаны только немногие виды.

Семейство *Ржанковые* (Charadriidae) включает крупных или средней величины куликов с прямым, коротким, но сильным клювом с жестким концом; ноги сравнительно длинные; задний палец отсутствует или мал. Ряд видов населяет тундру и северные районы лесной зоны — *тулес* (*Pluvialis squatarola*), *золотистая ржанка* (*P. apricaria*) и др. Они держатся чаще в болотистых моховых тундрах, реже по отмелям рек и озер. Гнездятся парами, не образуя скоплений, но после вывода молодых собираются в стайки.

Широко распространены у нас *чибисы*. *Обыкновенный чибис* (*Vanellus vanellus*) хорошо отличается от других видов наличием хохла на затылке, черной окраской верха тела, белыми боками и грудью. Размером он с мелкого голубя. Распространен по всей России, за исключением полосы тундр. Гнездится колониями в сырых лугах и на болотах.

Кулики из семейства *Бекасовые* (Scolopacidae) обладают длинным и у большинства видов мягким кожистым клювом. Ноги обычно длинные и четырехпалые. К этому семейству принадлежит большинство видов отряда. Ниже упомянуты лишь некоторые.

Кроншнепы (*Numenius*) — крупные кулики (размером с мелкую утку) с длинным, серповидно изогнутым вниз клювом и очень длинными четырехпалыми ногами. На территории России гнездятся четыре вида. Чаще встречается *большой кроншнеп* (*Numenius arquata*), гнездящийся в степях, в поймах рек и по большим болотам. Зимует в Закавказье, Индии и Африке.

Турухтан (*Philomachus pugnax*) замечателен разнообразием брачного наряда самцов, у которых весной развивается ярко окрашенный «воротник». В отличие от большинства других куликов турухтаны не разбиваются на пары, и весь брачный период самцы держатся стайками. Гнездятся по болотам одиночно или небольшими группами. Распространены преимущественно в тундрах и лесотундрах Евразии.

Вальдшнеп (*Scolopax rusticola*) — один из самых крупных куликов (масса 300—450 г). Гнездится по всей лесной зоне России, исключая самую северную ее полосу. Зимует в Южной Азии и отчасти в Южной Европе. Зимой обычен на Кавказе, в Крыму, Туркмении. Весной вальдшнепы перед спариванием своеобразно токуют. Ток их называют тягой. Вальдшнепы-самцы после захода солнца начинают летать («тянуть») над лесными полянами, издавая при этом особые звуки, так называемое хорканье и цыканье. Самки иногда тоже «тянут», но молча или только цыкая. К вальдшнепам близки *дупели* и *бекасы*, но они держатся не в лесу, а на сырых лугах или травянистых болотах. Зимуют там же, где и вальдшнепы. Являются объектами спортивной охоты.

Отряд Голубеобразные (Columbiformes)

Отряд Голубеобразные объединяет два подотряда: *Голуби* (Columbae) и *Рябки* (Pterocletes), представители которых резко отличаются друг от друга.

Голуби — строго дневные птицы, плотного телосложения, с коротким клювом, имеющим восковицу. Ноздри прикрыты кожистыми крышечками. Крылья у современных голубей хорошо развиты, полет быстрый. Копчиковая железа развита слабо или отсутствует. Зоб хорошо развит и в период размножения выделяет «молоко», служащее для кормления птенцов. Птенцы гнездового типа. В кладке два, реже одно яйцо. Насиживают самка и самец. Моногамы. Распространены почти по всей земле, кроме полярных стран. Наиболее многочисленны на Малайском архипелаге и в Австралийской зоогеографической области. Общее число видов 290, в России — восемь видов, например: *клинтух* (*Columba oenas*), *вахурь* (*C. palumbus*), *сизый голубь* (*C. livia*, см. рис. 148), *обыкновенная горлица* (*Streptopelia turtur*).

Преимущественно лесные, реже горные или связанные с поселением человека птицы. Корм разнообразный, собираемый главным образом на земле. Немногие виды тропических голубей плодоядны. Большинство видов оседлы. В прошлом на островах Св. Маврикия, Бурбон, Родригес (близ Мадагаскара) жил крупный, до 200 кг, нелетающий, наземный голубь — *дронт* (*Raphus*), истребленный людьми в XVIII — начале XIX в. В Северной Америке к 1914 г. был истреблен *странствующий голубь* (*Ectopistes migratorius*). Разнообразные домашние породы (около 200 пород) выведены путем одомашнивания *сизого голубя* (*Columba livia*). Одомашнивание произошло, видимо, около 3—5 тыс. лет до нашей эры.

Сравнительно новым вселенцем в города и поселки Европейской России стала *кольчатая горлица* (*Streptopelia decaocto*). К началу XX в. распространенная только в Восточном Средиземноморье, она быстро расселилась на запад и север Европы, и к началу 1970-х гг. стала обычной птицей в Западной Европе и Великобритании (кроме Испании, Югославии и большей части Скандинавии). В России активно расселяется на север и восток, достигла Поволжья и Предкавказья, заселила Казахстан, Алтай, Среднюю Азию. Акклиматизирована в Японии и США. Гнездится на деревьях.

Рябки (Pterocletes) — средней величины птицы, внешне похожие на голубей, но в отличие от них обитают не в лесах и горах, а в пустынях и степях Африки и Азии. Птенцы у них не гнездового типа, как у голубей, а выводковые. Гнездятся только на земле, в кладке 3—4 яйца. Корм собирают только на земле. Летают очень быстро; крылья длинные, сильно заостренные. Лапки маленькие, иногда со слитыми пальцами. Известно 16 видов. В пустынях России водятся два вида рябков — *чернобрюхий* (*Pterocles orientalis*) и *белобрюхий* (*Pt.*

alchata) и очень своеобразный вид *саджа*, или *копытка* (*Syrhaptus paradoxus*). Задний палец у саджи отсутствует; три передних пальца, оперенные сверху, срослись, образуя подобие звериной лапки. Когти широкие и тупые. Хвост очень длинный, из узких перьев (см. рис. 148). Саджа известна своими массовыми перекочевками, во время которых стаи этой птицы появлялись в европейской части России и западнее, до Франции и Англии включительно, а в восточном направлении до Хабаровска. Подобного рода миграции были зарегистрированы в 1863, 1883, 1888 и 1908 гг. и совпадали с массовым размножением саджи.

Отряд Попугаеобразные (*Psittaciformes*)

Отряд Попугаеобразные объединяет 350 видов средних и мелких (массой от 10 г до 1 кг) лесных древесных птиц, распространенных в тропиках и субтропиках. Отдельные виды проникают в умеренную зону. Большинство плодоядны или семяноядны, некоторые плотоядны. Строение клюва своеобразно. Верхняя челюсть сочленена с черепом подвижно, а нижняя челюсть может перемещаться не только вверх и вниз, но и в стороны. Образ жизни у многих стайный. Гнезда обычно устраивают в дуплах, реже в норах и в щелях скал. Южноамериканский попугай *калита*, или *монах* (*Myiopsitta monachus*), гнездится не в дуплах, а устраивает (вьет) гнезда в нижней части гнезд других видов крупных птиц.

В кладке 1—8 округлых белых яиц. Насиживает обычно только самка 2—4 недели. Птенцы у попугаев гнездового типа. Выкармливают оба родителя 5—14 недель.

В Южной Америке распространены ярко окрашенные *ара* (*Ara*), в Австралии — хохлатые *какаду* (*Cacatuiinae*), в Африке — *серые жако* (*Psittacus*). В Новой Зеландии живут своеобразные наземные *совиные попугаи* (*Stringops*), утратившие способность к полету. Один из новозеландских видов — попугай *кеа*, или *нестор* (*Nestor*), ранее был насекомоядной птицей, но после акклиматизации домашних овец (в 1875 г.) стал хищником. Первоначально он выклевывал из шерсти овец насекомых, затем постепенно стал вырывать куски кожи и мяса. Местами кеа наносит овцеводству существенный вред. В Западной Африке *попугаи-неразлучники* (*Agapornis*) существенно вредят посевам маиса.

В Австралии ряд видов опыляют цветковые растения. Одним из самых многочисленных видов полупустынных степных районов и саванн Австралии является волнистый попугайчик (*Melopriittacus undulatus*), которого теперь хорошо знают по одомашненным формам. Естественная их окраска — светло-зеленая со струйчатым волнистым рисунком на голове, хвост темно-синий.

Отряд Кукушкообразные (Cuculiformes)

Кукушкообразные — преимущественно древесные и кустарниковые птицы (рис. 148), распространенные главным образом в тропической зоне. Из 160 видов кукушек (масса тела от 20 г до 1 кг) около половины моногамы. Они строят собственные гнезда и самостоятельно насиживают яйца. Другие виды в той или иной мере утратили инстинкт гнездостроения, насиживания яиц и стали гнездовыми паразитами.

Американская кукушка (*Coccyzus erythrophthalmus*) лишь иногда выводит птенцов сама, чаще же яйца подкладывает в гнезда других птиц.

Пятнистая кукушка (*Coccyzus melanocoryphus*) подкладывает яйца в гнезда только немногих видов птиц. При этом ее птенцы не выталкивают птенцов владельца гнезда.

Обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*) никогда не строит своего гнезда и яйца подкладывает в гнезда самых разнообразных (более 125, но чаще примерно 20 видов) птиц. Яйца у кукушек относительно мелкие, массой всего около 3 % от массы самой птицы (у дроздов, например, масса яйца 7—8 % массы птицы). Характерно большое разнообразие окраски яиц кукушек. Замечено, что окраска яиц обычно близка к окраске птицы того вида, в гнездо которой они отложены. Видимо, это объясняется тем, что существуют определенные биологические расы кукушек, различающиеся цветом откладываемых ими яиц. Самки этих рас подкладывают свои яйца в гнезда тех птиц, у которых яйца имеют относительно сходную окраску.

Кукушка откладывает яйцо непосредственно в гнездо другой птицы во время отсутствия родителей или на землю, а затем переносит в клюве в гнездо. Выведшийся кукушонок выталкивает яйца или птенцов хозяина гнезда, подлезая под них так, что жертва оказывается у кукушонка на спине. Установлено, что птенец кукушки развивается в яйце быстрее, чем птенцы хозяина. Вылупившийся птенец кукушки обычно довольно похож на птенцов хозяев.

Паразитические виды кукушек распространены преимущественно в Восточном полушарии.

Кукушки полезны истреблением большого количества мохнатых гусениц, которых обычно не едят другие птицы. Удалось пронаблюдать, что за 1 ч кукушка съедала около 100 гусениц.

В отдельное семейство выделяют *Гоацины* (*Opisthocomi*). Это крайне своеобразные древесные птицы тропиков Южной Америки, обитающие в регулярно затопляемых лесах. В семействе единственный вид *Opisthocomus hoazin* (см. рис. 148) средних размеров: масса тела 700—900 г, длина с хвостом 70 см. Летают гоацины плохо. Киль на груди плохо развит. Громадного развития достигает зоб, имеющий мощную мускулатуру и выполняющий роль мускульного отдела желудка. Питается грубыми листьями деревьев. Специфично про-

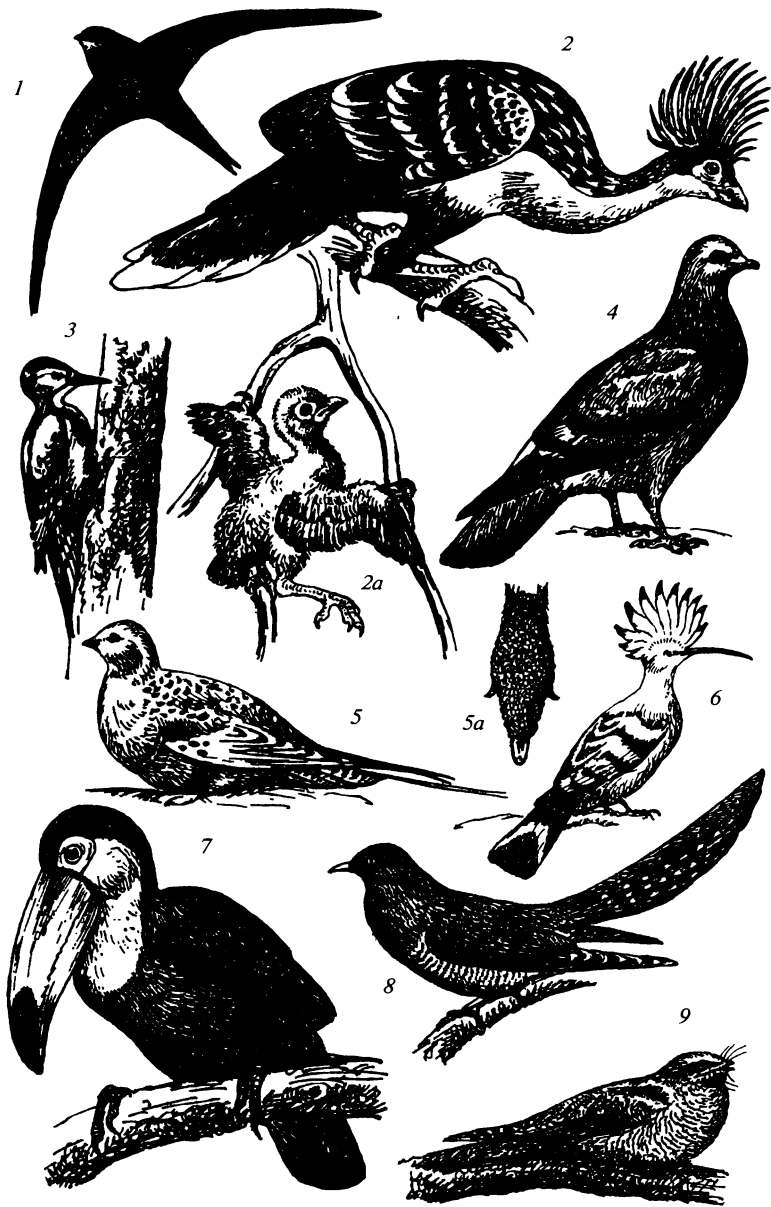


Рис. 148. Представители различных отрядов птиц:

1 — стриж; 2 — гоацин; 2a — птенец гоацина; 3 — большой пестрый дятел;
 4 — дикий сизый голубь; 5 — саджа; 5a — лапка саджи; 6 — удол; 7 — тукан;
 8 — кукушка; 9 — козодой

ходит развитие птенцов. Они вылупляются одетыми лишь редкими эмбриональными перьями, но с первых же дней отлично могут лазать по ветвям. При лазании пользуются не только ногами и клювом, но и хорошо развитыми первым и вторым пальцами крыла, подвижными и снабженными когтями. Кроме того, птенцы могут хорошо плавать. Гнезда устраивают на ветвях над водой. Птенцов, которые долго остаются в гнезде, выкармливают родители содержимым зоба. При опасности птенцы, быстро лазая, спасаются среди ветвей или ныряют в воду. Когда опасность минует, они вновь влезают в гнездо. Таким образом, птенцы гоацина промежуточного типа между гнездовыми и выводковыми. По мере развития способности к лазанию и нырянию у них пропадает.

Отряд Собообразные (Strigiformes)

Систематически совы стоят далеко от дневных хищных птиц, с которыми они имеют ряд общих внешних конвергентных признаков, возникших в результате приспособления в известной мере к сходным условиям жизни. Так, совы имеют крючковатый клюв с восковицей, когти их острые и сильно загнутые. Однако в связи с преимущественно ночным образом жизни у них выработалось много своеобразных приспособительных черт строения и поведения.

Оперение из мягких перьев очень густое, но рыхлое, благодаря чему полет бесшумный. В поисках добычи совы ориентируются в основном при помощи слуха, который развит очень тонко. Значительно развиты ушные углубления, а перед ушными отверстиями расположены кожистые складки, усиливающие концентрацию звуковых волн. Глаза очень большие, и птицы хорошо видят даже ночью, а голова чрезвычайно подвижная, способная вращаться на 270°. Лапы с длинными пальцами служат единственным орудием хватания добычи; четвертый палец может быть противопоставлен двум передним. Зоба в отличие от дневных хищных птиц у сов нет. Распространены повсеместно. Общее число видов около 205, в России 11 родов и 17 видов. В кладке бывает у разных видов от 1—2 до 10—18 яиц (чаще 3—5). Насиживает только самка, самец носит ей корм. Инкубация с первого яйца продолжается 3—5 недель. Птенцы гнездового типа. Их кормят оба родителя 3—6 недель.

Белая сова (Nyctea scandiaca) отличается крупной величиной и почти сплошь белой окраской. Гнездится в тундре. Зимой откочевывает несколько к югу. Успешно охотится при полном дневном освещении.

Филин (Bubo bubo) — самая крупная наша сова (масса тела 4 кг, длина 75 см), распространенная в России повсеместно, за исключением тундр. Гнездится на земле, на скалах, реже на деревьях. В клад-

ке 2—3 яйца. Охотится ночью. Состав пищи варьирует по сезонам и географически. Зимой в Средней Азии ловит главным образом птиц (уток, лысух и т. п.). Летом на юге питается зайцами, тушканчиками, ежами, но основу питания составляют мышевидные грызуны, а в некоторые годы — зайцы.

Ушастая сова (Asio otus) средней величины (длина тела 35—40 см, масса 220—430 г) с хорошо развитыми «ушками». Распространена в южной и умеренной зонах России. Держится по островкам древесной растительности и опушкам леса. Гнездится в дуплах, старых гнездах других птиц или на земле. Кладка из 3—7 яиц. Охотится ночью. Питается почти исключительно мышевидными грызунами, изредка ловит птиц (см. рис. 147).

Сычи (Athene, Glaucidium) — мелкие совы (длина крыла 9—15 см) с большой широкой головой, «ушек» нет.

Серая неясыть (Strix aluco) — одна из самых обычных наших сов. Это крупная, величиной с ворону (масса тела 450—600 г, длина 37—39 см), птица, ушных пучков у нее нет. Распространена в лесной полосе Европы, Сибири, Кавказа и в Средней Азии. Оседлая и сравнительно малоподвижная птица. Гнездится в дуплах и на деревьях. Охотится ночью.

Как видно из всех приведенных данных, совы питаются преимущественно мышевидными грызунами, нередко наносящими вред сельскому хозяйству. Польза сов усиливается еще и тем, что они охотятся ночью, когда другие хищные птицы спят.

Многие виды стали редкими, в Красную книгу МСОП включен 21 вид сов.

Отряд Козодоеобразные (Caprimulgiformes)

Козодоеобразные — ночные насекомоядные птицы средних размеров (масса тела от 50 до 700 г), внешне в полете несколько похожие на стрижей. Разрез рта очень большой, по краям усаженный жесткими щетинками. Клюв, наоборот, очень маленький. Крылья длинные, острые. Оперение рыхлое, мягкое, как у сов. Общая окраска буро-серая с темными струйками, напоминающая кору хвойных деревьев или покров почвы. Сидящего козодоя заметить трудно, так полно сливается его окраска с фоном дерева или почвы.

Образ жизни ночной или сумеречный. Питаются насекомыми, которых ловят на лету, ориентируясь на слух. Успешной добыче насекомых в темноте способствует огромный разрез рта и сидящие по его краям щетинки, которые увеличивают ловчую поверхность. Распространены широко, кроме холодных стран. Гнездятся в дуплах, пещерах или на земле. В кладке 1—4 (у обыкновенных козодоев 2 яйца) белых с темным крапом яйца. Инкубация около 20—35 суток.

Некоторым видам, гнездящимся в пещерах, свойственна способность к эхолокации. В Северной Америке известны случаи впадения в кратковременную зимнюю спячку. В отряде около 120 видов.

На территории России водится *обыкновенный козодой* (*Caprimulgus europaeus*), населяющий сухие леса. Гнездится на земле, откладывая яйца в ямку почвы. Кладка обычно из 1—2 яиц. Насиживают попеременно оба партнера 17—20 суток, кормят в гнезде около 3 недель. В воспитании птенцов участвуют оба родителя. Птицы очень полезные. В Южной Азии распространены своеобразные *лягушкороты* (Podargidae), которые ловят добычу не на лету, а собирают ее (насекомых, иногда мелких грызунов) с поверхности почвы или ветвей деревьев.

В горных тропических лесах Южной Америки живет своеобразный козодой *гуахаро* (*Steatornis caripensis*). Он питается ягодами и семенами, которые склевывает с ветвей на лету. Гнездится группами в глубоких темных пещерах, откладывая яйца на уступах стен. В темноте пещер ориентируются при помощи эхолокации: издают низкочастотные звуки в 4—7 кГц и улавливают их отражение от предметов.

Отряд Стрижеобразные (Apodiformes)

Отряд Стрижеобразные объединяет 420—430 видов двух подотрядов — *Стрижи* (Apodidae) и *колибри* (Trochili). Общей особенностью служат длинные острые крылья и связанный с этим быстрый, верткий полет. Есть характерные черты в строении скелета и внутренних органов. Птенцы мелких и очень мелких размеров (масса тела от 1,6 до 200 г).

Стрижи внешне похожи на ласточек, с которыми имеют много общего и в образе жизни (см. рис. 148). Однако, как показывает сравнительная анатомия, систематически они далеки, и внешнее сходство их есть результат не родства, а конвергенции. Пища стрижей состоит из мелких насекомых, которых они ловят на лету. По земле двигаться не могут, так как ноги очень короткие и все четыре пальца обращены вперед. Клюв очень маленький, разрез рта, наоборот, очень большой, заходящий за уровень глаз. Крылья длинные, серповидно изогнутые. Большую часть времени проводят в воздухе, охотясь за насекомыми. Пьют и даже купаются в полете. Скорость полета у некоторых видов до 120—170 км/ч. Температура тела не столь постоянна, как у большинства других птиц, и при резком похолодании стрижи впадают в оцепенение — короткую спячку.

Известно около 60 видов. В России наиболее широко распространен *обыкновенный черный стриж* (*Apus apus*). В Европе этот вид явно тяготеет к городам и поселкам, в постройках которых гнездится. Реже гнездится в лесах, в дуплах. В Восточной Сибири гнездится

почти исключительно в лесах. Корм птенцам приносит в виде комка насекомых, склеенных слюной, около 30—35 раз в сутки.

В Юго-Восточной Азии на островах Малайского архипелага и Полинезии распространены стрижи — *саланганы* (*Callocalia*). Они гнездятся обычно в пещерах, часто очень длинных, большими колониями. Виды саланганов, гнездящихся в глубине пещер, куда вовсе не проникает свет, обладают способностью к эхолокации, обеспечивающей ориентировку. Некоторые виды гнезда строят только из затвердевающей на воздухе слюны. Это так называемые «ласточки гнезда» — пищевой деликатес местного населения. Есть виды, которые для постройки гнезд используют не только слюну, но и мелкие частицы растений: кусочки коры, волокна, мелкие лишайники. Гнездо строят очень долго — около 40 дней.

Колибри представляют хорошо обособленную группу, включающую мелких и мельчайших птиц. Крупные колибри величиной с ласточку, самые мелкие — не более шмеля (масса тела 3—7 г). Окраска обычно очень яркая, блестящая. Летают с большой скоростью и так быстро взмахивают крыльями, что очертания крыла незаметны для человеческого глаза. Число взмахов может достигать 20—25, а у некоторых и 50—80 в секунду. В связи с огромной мускульной работой сердце очень большое — в 3 раза крупнее желудка. Температура тела непостоянная, у сидящей птицы она снижается с 40—43° до 35—38°, и при ночном похолодании она опускается до 10—15°С. При таком состоянии птицы впадают в оцепенение.

Обитают в лесах и крупных кустарниках. Питаются нектаром цветков, мелкими насекомыми и пауками, находящимися в цветках. При кормлении на растение (в отличие от нектароядных птиц Восточного полушария) не садятся, а находятся в воздухе, крайне своеобразно работая крыльями и «зависая» на одном месте. Клюв у большинства видов длинный, часто слегка изогнутый, приспособленный для высасывания нектара. Гнездятся на ветвях. Строит гнездо и насиживает 14—19 суток кладку из двух яиц только самка. Птенцы выклевываются беспомощными и вскармливываются самкой, которая вводит нектар в пищевод птенцов своим длинным клювом. Многие виды колибри опыляют растения, перенося на голове прилипающую пыльцу. Общее число видов около 300. Распространены в Южной и Северной Америке; по западному побережью последней проникают на север до Южной Аляски. Известны залеты на Чукотку *охристого колибри* (*Selasphorus rufus*).

Отряд Ракшеобразные (Coraciiformes)

Ракшеобразные — обширная (около 270 видов) и разнообразная (масса тела от 5—7 г до 4,5 кг) по строению и экологии группа птиц,

объединяемых в один отряд по некоторым общим анатомическим признакам (строению нёба, шеи и др.). Окраска птиц яркая, сходная у самцов и самок. Гнездятся в норах и дуплах. Распространены в основном в тропических районах. Отряд распадается на несколько подотрядов, что свидетельствует о самостоятельности входящих в отряд групп.

Подотряд *Ракши* (Coccyi) внешне напоминает врановых, например галок. Сюда относятся главным образом тропические птицы. В России встречается *обыкновенная сизоворонка* (*Coracias garrulus*) величиной с галку, красивой сине-голубоватой окраски. Гнездится в дуплах и норах на юге страны.

Подотряд *Зимородки* (Alcedines) — мелкие лесные и прибрежные птицы с удлинённым коническим клювом и очень яркой окраской. Обитают главным образом в тропиках. На территории России водится *голубой зимородок* (*Alcedo atthis*), живущий по берегам рек. Птица эта подолгу сидит на свисающих над водой ветвях и, увидев рыбу, бросается за ней, погружаясь в воду. Гнездится в норах.

Подотряд *Щурки* (Merops) — ярко окрашенные стройные птицы с длинным клювом и острыми крыльями. Питаются насекомыми, которых ловят в воздухе, напоминая этим ласточек. В южной полосе европейской части России широко распространена *золотистая щурка* (*Merops apiaster*), которая местами приносит вред уничтожением пчел. Гнездится в норах.

Подотряд *Удоды* (Uridae) — мелкие древесные и наземные птицы с длинным, саблеобразно загнутым клювом; окраска яркая (см. рис. 148). Особая клоакальная железа выделяет вонючую темную жидкость, которую самка выпрыскивает, защищаясь от врагов. Гнездятся в дуплах. *Обыкновенный удод* (*Urida eops*) распространен в средней и южной полосах России.

Подотряд *Птицы-носороги* (Vucerotes) — крупные тропические птицы Азии и Африки, яркой окраски и с громадным клювом. Обитают в лесах. Питаются плодами. Гнездятся в дуплах, отверстия которых замазывают глиной, так что остается только маленькое отверстие, через которое самец кормит сидящую на яйцах самку. Самка сидит замурованная в дупле около трех недель. Когда птенцы подрастают, птицы отверстие расширяют и выводок покидает дупло.

Отряд Дятлообразные (Piciformes)

Отряд Дятлообразные включает 358 видов из двух подотрядов: *Примитивные дятлообразные* (Galbulae) и *Настоящие дятлы* (Pici).

Весьма специализированные древесные птицы мелкой и средней величины (масса тела от 6 до 300 г), гнездящиеся и питающиеся

на деревьях их семенами, плодами или насекомыми, живущими в коре и древесине. Пищу добывают клювом разной формы, но всегда хорошо развитым и сплошь роговым. Некоторые виды, например из семейства *Бородатковые* (Capitonidae) в Южной Азии, Африке, ловят насекомых подобно нашим мухоловкам: подкарауливают их, сидя на ветвях. Виды из Центральной и Южной Америки, тропической Азии и Африки кормятся чаще плодами и ягодами. По деревьям лазают очень ловко. Когти загнутые, туловище подвижное, так как спинные позвонки не сращены. Распространены главным образом в тропиках. Гнездятся в естественных укрытиях или выдолбленных дуплах и вырытых норах. Кладку из 2—10 яиц насиживают поочередно оба партнера. Птенцы гнездовые.

Туканы, или *перцеяды* (Rhamphastidae), — обитатели тропических лесов Южной и Центральной Америки. Это ярко окрашенные птицы с огромным клювом, несущим по краям зубчики (см. рис. 148). Питаются фруктами, реже птицами и их яйцами. Гнездятся в дуплах.

Настоящие дятлы (Pici) — очень многочисленная группа лазающих древесных птиц с долотообразным клювом; лапы короткие, с загнутыми когтями, наружный палец может поворачиваться назад. Рулевые перья с жесткими заостренными стержнями. При лазании по стволам деревьев дятлы опираются на рулевые перья, служащие своего рода подпоркой для птицы, сидящей на стволе. Питаются насекомыми и их личинками, которых извлекают из коры и древесины, разрушая их долотообразным клювом. Язык очень длинный, с шипиками на конце. Рожки подъязычной кости тянутся по бокам черепа, загибаются вверх на затылке и переходят далее вдоль темени на лоб, а иногда и до верхней челюсти. При движении подъязычного аппарата вперед язык выдвигается из разреза клюва более чем на длину головы. Кроме насекомых дятлы едят семена хвойных. Гнездятся в дуплах, которые зачастую выдалбливают сами в деревьях с гнилой сердцевиной. Кладку из 2—4 яиц насиживают попеременно самка и самец в течение 11—18 суток. Птенцы гнездовые, которых кормят до 5 недель родители.

В фауне России более 10 видов. Основные из них — *черный дятел*, или *желна* (*Dryocopus martius*), *большой пестрый дятел* (*Dendrocopus major*, см. рис. 148), *малый пестрый дятел* (*D. minor*), *трехпалый дятел* (*Picoides tridactylus*), *зеленый дятел* (*Picus viridis*).

Дятлы играют большую положительную роль в жизни леса. Ежедневно они уничтожают многие сотни насекомых-вредителей — короедов, слоников, гусениц шелкопрядов. Особенно велика польза летом, когда дятлы питаются насекомыми. Зимой они чаще едят семена хвойных. Сорванные шишки дятлы укрепляют в выдолбленные в дереве пазы или в развилке между ветвями и только после этого вытаскивают из них семена. Использованные шишки бросают на землю. Места, в которые дятлы укрепляют шишки, называют «кузницами». Под «кузницами» нередко образуются большие кучи

использованных шишек, по несколько сот штук, а иногда и более тысячи. Вред, наносимый дятлами, ничтожен и с лихвой окупается их полезной деятельностью. Положительная роль дятлов в жизни леса отражена в народном изречении: «Дятел — доктор леса».

В Южной Африке живет своеобразный *земляной дятел* (*Geocolaptes olivaceus*), который в отличие от подавляющего большинства видов обитает в безлесных местах по скалистым склонам гор, берегам глубоких русел рек и оврагов. Роет норы в береговых обрывах до 1 м длиной, гнездо выстилает шерстью.

В Красную книгу МСОП включено 11 видов дятлов. Из-за вырубki лесов и освоения территорий человеком к середине XX в. исчез *белоклювый королевский дятел* (*Campyphilus principalis*), обитавший в США.

Отряд Воробьинообразные (Passeriformes)

Воробьинообразные — наиболее многочисленный отряд, насчитывающий свыше 5 тыс. видов, т. е. более половины всех современных видов, из них в России более 300 видов. Внешний вид и размеры многообразны. Самый мелкий вид — *королек* — имеет массу 5—6 г; крупный, например *ворон*, — 1 100—1 500 г. Большинство воробьиных приурочено к лесной и кустарниковой растительности; число наземных видов сравнительно мало, среди воробьиных нет настоящих водных птиц, хотя оляпки могут бегать под водой. Все виды птенцовые. Характерно тщательное устройство гнезд. Многие выводят птенцов 2 раза в год. В кладке чаще 4—6 яиц, у некоторых видов синиц до 15—16, у австралийских воробьиных только 1 яйцо. Насиживают около 2 недель (ворон — 20 дней, птица-лира 45 дней). Есть животоядные, растительноядные и всеядные птицы.

В отряде Воробьинообразные выделяют несколько подотрядов.

Кричащие воробьиные (Clamatores) — примитивные виды с несимметрично расположенными голосовыми мускулами, которых бывает не более двух пар. Более тысячи видов населяют преимущественно Южную Америку, частично Северную Америку и тропики Восточного полушария. Некоторые древесные птицы лазают по стволам деревьев подобно нашим поползням.

Ложнопевчие воробьиные (Menurae) — небольшая группа видов, распространенных в Австралии. Голосовые связки слабее, чем у настоящих воробьиных. Основное семейство — *птицы-лиры* (Menuridae) внешне напоминают фазанов. Живут в лесах с густым подлеском. Держатся на земле, быстро бегают, неохотно летают.

Певчие воробьиные (Oscines, или Passares) — основная группа отряда, объединяющая более 2/3 всех видов отряда. Голосовой аппарат хорошо развит, голосовых мышц 5—7 пар. Нижние кольца трахеи

срастаются в костный барабан. В этом подотряде около 4 тыс. видов, объединяемых по разным системам в 52 — 70 семейств (около 1 000 родов).

Наиболее обычные из них семейства — Жаворонки, Ласточки, Трясогузки, Дрозды, Славки, Мухоловки, Сорокопуты, Скворцы, Врановые, Райские птицы, Синицы, Поползны, Нектарницы, Вьюрки, Ткачиковые. В Красную книгу России занесено 10 видов и подвидов воробьиных птиц.

Происхождение птиц

Вопрос о происхождении и эволюции птиц выяснен только в самых общих чертах. Несомненно, что предками их были древние ящеротазовые рептилии — архозавры. Обособление от них ветви, приведшей в конечном счете к птицам, надо отнести к началу мезозоя (триасы). Птицы наиболее близки к отряду *Текодонты* (Tecodontia). По крайней мере 10 семейств этого отряда были распространены космополитно и дали начало динозаврам, крокодилам и некоторым другим группам рептилий. Среди них выделяют прогрессивную группу *Pseudosuchia*. В последние десятилетия стало ясно, что и псевдозухии неоднородны. Некоторые из них близки к крокодилам, другие родственны динозаврам.

Эволюция группы, приведшей к птицам, шла, видимо, путем приспособления первоначально к лазанию по деревьям, в связи с чем задние конечности служили для опоры тела о твердый субстрат, а передние конечности приспособились для лазания посредством обхвата пальцами ветвей. В последующем развилась способность перепрыгивать с ветки на ветку. Чешуи, покрывающие внешнюю часть передней конечности, удлинились, образовав перьевые зачатки плоскости крыла (рис. 149).

Напомним об удивительной способности птенцов современных гоацинов лазать по деревьям при помощи пальцев крыла. Лазание по деревьям вызывало приспособление в виде противопоставления первого пальца задних конечностей остальным пальцам. Важным этапом в развитии птиц было расширение краев чешуи и превращение их в перья, которые в первую очередь развились



Рис. 149. Гипотетический предок птиц



Рис. 150. Отпечаток скелета археоптерикса

на крыльях и хвосте, а в последующем распространились по всему телу. Появление перьев не только позволило летать (первоначально, видимо, только перепархивать), но и играло очень важную термоизоляционную роль, т.е. в значительной мере обусловило гомойотермность птиц.

Непосредственные предки птиц пока еще не установлены. В прошлом столетии в юрских отложениях были найдены сначала отпечаток пера, а затем и два сравнительно полных скелета. По одному из них был описан *археоптерикс* (*Archaeopteryx lithographica*) (рис. 150). В настоящее время известно семь палеонтологических остатков археоптериксов. У этих животных, безусловно, птичьими чертами являются перьевой покров, видоизмененные в крылья передние конечности, саблевидные лопатки, сросшиеся в дужку ключицы, строение таза, наличие в задних конечностях

сросшейся плюсны — цевки — и первого пальца, противопоставленного трем остальным пальцам ноги. Наряду с этим археоптериксам свойственны многие черты рептилий: отсутствие рогового клюва, наличие зубов, длинный (около 20 позвонков) хвостовой отдел позвоночника, узкая и без киля грудина, брюшные ребра. Три пальца передних конечностей были хорошо развиты и вооружены когтями; таз соединен с позвонками, а не сращен, как у птиц (рис. 151).

Анализ строения археоптериксов дает основание для предположения об их образе жизни. Это были древесные лазающие животные, которые могли перепархивать и планировать, но не летать. Об этом говорят слабый скелет передних конечностей, свободные пальцы, слабая, без киля, грудина и гладкая поверхность костей крыла, свидетельствующие об отсутствии мощной летательной мускулатуры. Судя по строению таза, они откладывали мелкие яйца размером в 1/4 куриных яиц. Слабые зубы говорят о питании насекомыми или плодами. Они хорошо лазали по деревьям, на что указывает строение конечностей и их поясов.

Никаких звеньев, связывающих археоптерикса с настоящими летающими птицами, не обнаружено. В 1984 г. в Эйхштадте (Германия) состоялась международная конференция по археоптериксу. Труды конференции изданы отдельной книгой «Начала птиц» (1985). Мнения многих участников конференции, констатированные в резолю-

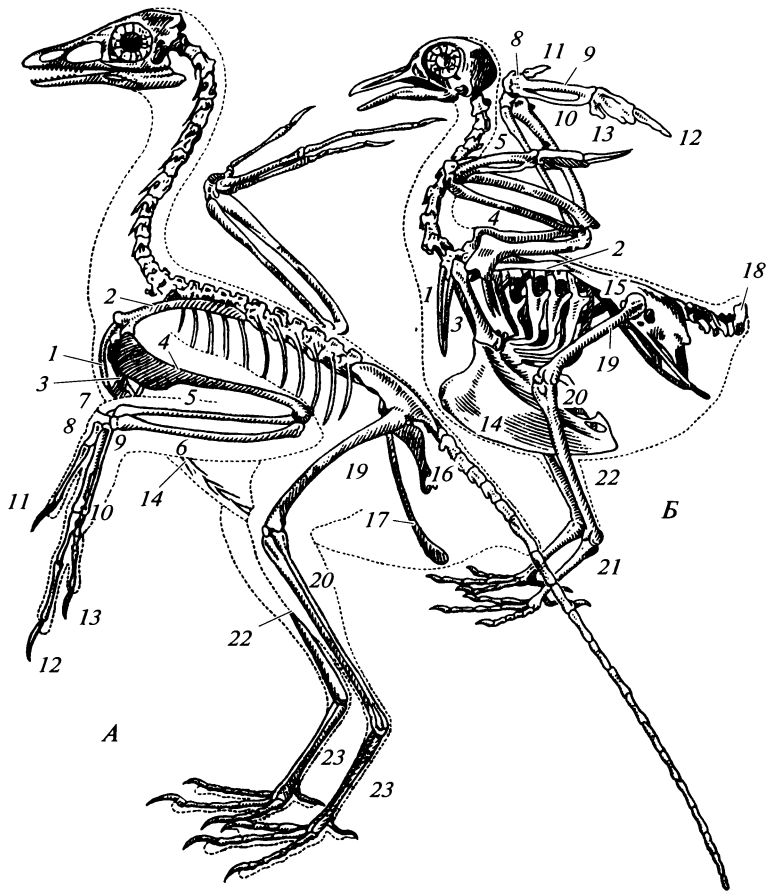


Рис. 151. Реконструированный скелет археоптерикса (А) и голубя (Б):

1 — вилочка; 2 — лопатка; 3 — коракоид; 4 — плечевая кость; 5 — лучевая кость; 6 — локтевая кость; 7 — карпальные кости; 8, 9, 10 — метакарпальные кости; 11, 12, 13 — фаланги пальцев; 14 — грудина; 15 — подвздошная кость; 16 — седалищная кость; 17 — лобковая кость; 18 — пигостиль; 19 — бедро; 20 — малая берцовая кость; 21 — цевка; 22 — tibiotarsus (большая берцовая + ряд костей предплюсны); 23 — метатарзальные кости

ции, сошлись на том, что археоптерикса, видимо, не следует считать прямым предком современных птиц. Скорее всего он представляет собой боковую ветвь в эволюции птиц.

В последнее время в меловых, юрских и триасовых отложениях США, Аргентины, Испании, Монголии были обнаружены остатки многих примитивных птиц. Некоторые специалисты считают возможным реконструировать предка современных птиц. Наиболее

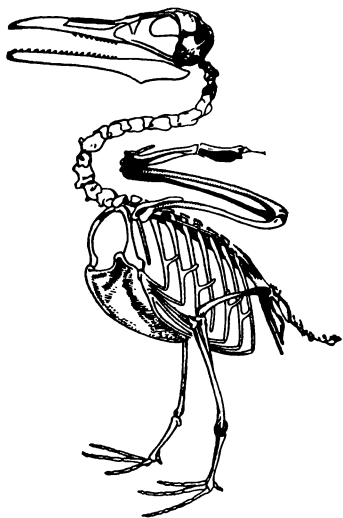


Рис. 152. Реконструкция скелета ихтиорниса (*Ichthyornis victor*)

возможным их предком считают протоависа (*Protoavis*) из триасовых отложений США. Для окончательного решения этого вопроса требуются дополнительные исследования.

Из отложений мелового периода известны две весьма своеобразные группы птиц: *ихтиорнисы* (*Ichthyornis*, рис. 152) и *гесперорнисы* (*Hesperornis*, рис. 153). Гесперорнисы были водными птицами, не способными к полету. Крыльев у них не было, и передние конечности представлены лишь рудиментами плеча. Грудина не имела киля. Птицы вели водный образ жизни и гребли при плавании хорошо развитыми задними ногами. Внешне они несколько напоминали гагар. Ихтиорнисы были хорошими летунами, о чем можно судить по развитому скелету крыла и большой грудине с высоким килем. У обеих групп челюсти были вооружены зубами.

В третичном периоде появляются вполне типичные птицы, очень близкие к современным. В эоцене еще встречаются зубатые формы (*Odontopteryx*), систематически близкие к современным веслоногим, но уже появляются воробьиные, стрижи, дятлы, сизоворонковые, кулики и другие современные группы. В олигоцене и особенно в миоцене близость состава орнитофауны становится еще большей. Появляется очень много представителей современных родов: филины, совы, фламинго, цапли, чибисы, рябки, гагары, чайки, лысухи, гуси и т. д.

Резюмируя изложенное, приходим к выводу, что предками птиц были, видимо, раннемезозойские рептилии, систематически близкие к псевдозухиям. Первоначально они представляли наземных животных, бегающих только на задних ногах. Передние конечности их имели хватательную функцию. В последующем образ жизни стал древесным, лазающим. Начала развиваться способность к перепрыгиванию, а затем и к планирующему полету, что было связано с разрастанием и удлинением роговых чешуй. Появилась способность перепархивать с ветки на ветку, с дерева на дерево и обратно. Развитие этой способности привело к возникновению полета.

Исходной средой для птиц (во всяком случае, для большинства их) был лес. Об этом свидетельствует и то, что наибольшее число видов птиц и наибольшее разнообразие экологических их типов мы и сейчас находим в лесу.

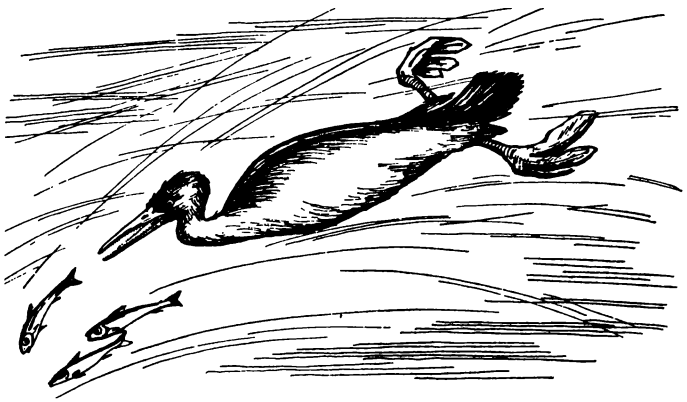


Рис. 153. Гесперорнис (*Hesperornis regalis*)

Одновременно с приспособлением к полету шло совершенствование многих черт строения. Появление перьевого покрова служило важнейшей предпосылкой для гомойотермности.

Приведем в заключение общую классификацию птиц:

Класс Птицы (*Aves*)

Подкласс I. *Древние птицы* (*Archaeornithes*). Сюда относится археоптерикс.

Подкласс II. *Веерохвостые*, или *Настоящие птицы* (*Neornithes*).

Надотряд 1. *Зубатые птицы* (*Odontognathae*). Сюда относятся птицы мелового периода, например ихтиорнис, гесперорнис.

Надотряд 2. *Пингвины* (*Impennes*).

Надотряд 3. *Бескилевые*, или *Страусовые, птицы* (*Ratitae*).

Надотряд 4. *Типичные птицы* (*Neognathae*).

Экология и поведение птиц

Условия существования и общее распространение. Географическое распространение птиц исключительно широко. Они заселяют практически всю поверхность земли и на север проникают до полюса. Число только гнездящихся видов птиц на острове Рудольфа (Земля Франца-Иосифа — 81° 5' с. ш.) равно 8. Во время дрейфа ледокольного парохода «Седов» на 82° с. ш. были встречены малая гагарка, тупик, три вида чаек, кайра. На Земле Гранта (между 82 и 83° с. ш.) гнездятся белая сова, тундряная куропатка, пуночка, несколько видов куликов, крачка, поморник, гага, утка-морянка и черная казарка. Сотрудники дрейфующих полярных станций неоднократно наблюдали в районе Северного полюса таких птиц, как пуночка и чайка.

На крайнем юге, как показали наблюдения антарктических экспедиций, птицы проникают даже во внутренние районы Антарктиды.

Вертикальное распространение птиц также весьма значительно. Казуары на Новой Гвинее встречены на высоте до 2 тыс. м над уровнем моря. Чаек и крачек в нагорной Азии наблюдали на высоте до 4,7 тыс. м над уровнем моря, а грифов — на высоте 7 тыс. м. Даже колибри местами распространены до высоты 4—5 тыс. м. С другой стороны, некоторые морские птицы (гаги, бакланы, пингвины) при добывании корма погружаются в воду на глубину до 20 м.

Широкое распространение птиц и наличие их в весьма разнообразных, часто мало благоприятных жизненных условиях понятно, если учесть ряд прогрессивных особенностей этих животных. Так, птицы, в большинстве обладающие постоянной и высокой температурой тела, сравнительно легко переносят разнообразие температурных условий внешней среды. Надо иметь в виду совершенство размножения, при котором яйца развиваются в гнездах в относительно постоянных условиях температуры и влажности.

Обладая способностью летать, птицы легко преодолевают преграды, непроходимые для большинства других позвоночных. Способность птиц быстро перемещаться позволяет им заселять области, где существование возможно только в немногие месяцы года, и улетать из этих областей подчас на громадное расстояние в места, где условия для жизни в данное время года более благоприятны. Заселение птицами арктических и бореальных пространств в подавляющем большинстве случаев связано с указанной биологической чертой птиц.

Из сказанного, конечно, не следует, что возможности распространения птиц безграничны. Хотя птицы способны переносить разнообразные температурные условия, значение температурного фактора в жизни птиц огромно. Северный предел расселения насекомоядных птиц в конечном счете определяется условиями температуры, так как при низкой температуре насекомых, т. е. пищи, становится мало; кроме того, короткий в течение года период активности насекомых не обеспечивает возможности выкармливания птенцов. Температурные условия определяют распространение многих видов растений, с которыми связаны птицы как с источником пищи или укрытиями. Большое значение имеет косвенное воздействие температуры на жизнь водных и болотных птиц, так как похолодание вызывает замерзание почвы и водоемов, где эти виды кормятся. Здесь следует учесть, что низкая температура резко повышает теплоотдачу тела птиц. Так, птица величиной с воробья при 22 °С выделяет 1339 кДж/ч, а при 14 °С — уже 4166 кДж/ч. Повышенная теплоотдача, естественно, вызывает повышенную потребность в пище, а возможность ее получения в это время сокращается.

Существенное значение в жизни птиц имеют световые условия. Это можно видеть хотя бы из того, что подавляющее большинство птиц ведет строго дневной образ жизни. Сокращение продолжи-

тельности световой части суток делает существование многих птиц затруднительным, так как уменьшается возможность добычи необходимого количества корма. Надо учесть, что продолжительность дня уменьшается в осенне-зимний период, когда потребность в корме в связи с понижением температуры возрастает. В итоге разрыв между потребностью в корме и возможностью его добыть становится столь большим, что многие виды вынуждены откочевывать к югу, в условия более длительного дня. Характерно, что зачастую птицы, отлетая несколько к югу, не выходят из пределов свойственной им ландшафтной зоны, и хотя температурные условия при этом не улучшаются, более длинная светлая часть суток обеспечивает здесь возможность сбора необходимого количества пищи. Видимо, с этим в значительной мере связаны зимние кочевки синиц, чечеток и ряда других птиц. С другой стороны, существует мнение, что отлет ряда видов весной на север для гнездования связан с относительно коротким днем в тропических широтах летом.

Чувствительность птиц к недостатку света существенно различна у разных видов. Вот некоторые данные, характеризующие критический минимум освещенности, выраженный в люксах: зяблик — 12, мухоловка-пеструшка — 4, кукушка — 1, дрозд-рябинник — 0,1.

Избыток освещения не имеет отрицательного значения. На Крайнем Севере, где летом солнце не заходит в течение нескольких месяцев, ночные виды птиц не терпят лишений и легко переходят на дневной образ жизни. Таковы белая и ястребиная совы, мохноногий сычик. Более того, именно непрерывный день позволяет выкормить птенцов в Арктике ряду птиц в течение очень короткого лета. Замечено, что некоторые виды выкармливают птенцов круглосуточно (кайры), другие — с очень небольшим перерывом в середине ночи (воробьиные). В результате период развития птенцов в гнезде в Арктике короче, чем у тех же видов в более южных широтах. Быстрее, видимо, идет и развитие молодых после вылета из гнезд.

Специализированных ночных птиц сравнительно немного. К ним относятся филины, совы, сычи, киви. Однако некоторые ночные виды при недостатке пищи охотятся и днем, например болотная сова и некоторые сычи. Есть виды, ведущие сумеречный образ жизни. Таковы козодой, некоторые цапли.

Размножение. Биология размножения птиц характеризуется многими прогрессивными чертами: 1) оплодотворенные яйца большинство птиц откладывают в специальные защитные сооружения — гнезда, а не просто в наружную среду, как поступают почти все виды предшествующих классов; 2) яйца развиваются под влиянием тепла, сообщаемого им телом родителей, и, следовательно, температурные условия развития эмбриона создают птицы-родители, а не зависят от случайностей погоды, как это характерно для развития рыб, амфибий и рептилий; 3) родители теми или иными способами защищают гнезда от врагов; 4) выведшихся молодых не оставляют на произвол

судьбы, как это характерно для всех предшествующих групп позвоночных, родители длительное время выкармливают и охраняют их. Сохранность молодых и бесперебойное обеспечение их пищей у птиц неизмеримо большие, чем у нижестоящих классов.

Яйцекладность птиц доведена до такой степени совершенства, что по конечному эффекту не уступает живорождению млекопитающих. Об этом можно судить по ничтожно малой начальной плодовитости птиц (по числу отложенных яиц), которая в несколько раз меньше, чем в целом у рептилий, и в десятки — сотни раз меньше сравнительно с амфибиями.

Причины, определяющие отсутствие среди птиц явления живорождения, заключаются, видимо, в характере у них овуляции. У живородящих (и яйцеживородящих) рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих яйца созревают в значительном числе в короткий промежуток времени. У птиц же яйца выходят из яичника с промежутком примерно в 24—72 ч. Это затрудняет оплодотворение яиц (при условии, что первые созревшие и оплодотворенные яйца остаются в половых путях). Кроме того, большой интервал во времени оплодотворения первых и последних яиц привел бы к существенной разнице в развитии эмбрионов, что, в свою очередь, делает невозможным одновременное их рождение.

Рассмотрим более детально отдельные стороны биологии размножения.

Половой зрелости птицы достигают в различные сроки: мелкие воробьиные — в возрасте 8—12 месяцев; на втором году жизни начинают размножаться врановые, мелкие чайки, утки, мелкие дневные хищники; к концу третьего года жизни становятся половозрелыми крупные чайки, гагары, орлы.

Ко времени достижения зрелости у многих птиц появляется *половой диморфизм*, который выражается в размерах особей, других морфологических признаках, окраске. Самцы, как правило, крупнее самок. Исключение составляют немногие виды, например казуары, киви, тинаму, дневные хищники. Окраска самцов более яркая, особенно у полигамов (куриные). Однако есть и исключения. У нашего северного кулика-плавунчика самка имеет более яркую окраску. У этих птиц яйца насиживает только самец. Самцам часто свойственны роговые выросты — шпоры и более длинные перья хвоста (фазаны, куры, тетерева). Существенны различия в строении голосового аппарата: у самцов обычно нижняя гортань более дифференцирована и имеет более мощную голосовую мускулатуру.

Половой диморфизм отсутствует у многих (хотя и у меньшинства) видов птиц, например у пингвинов, трубконосых, веслоногих, гагар, стрижей и ряда других. Очень слабо он выражен у чаек, чистиков, пастушков, куликов и многих воробьиных.

Взаимоотношения полов у огромного большинства видов имеют форму *моногамии*, т. е. образования в брачное время пар. Однако

пары создаются на разное время. Так, лебеди, крупные хищники, аисты образуют пары на несколько лет, а в отдельных случаях, возможно, и на всю жизнь. Гуси, некоторые утки (пеганка, огарь), многие воробьиные живут парами в течение одного сезона размножения; пары распадаются после вывода и выкармливания молодых. Многие утки образуют пары только в брачный период до начала откладывания яиц; после устройства гнезда пары распадаются. Некоторые птицы образуют пары лишь на время сокоупления, т. е. на несколько минут или часов. В течение сезона размножения самцы у этих птиц оплодотворяют иногда очень большое число самок, так как пары ежедневно формируются вновь. По существу здесь наблюдается уже явление *полигамии*, точнее, *полигинии* (т. е. многоженства). Таковы тетерева, глухари, турухтаны, колибри. Настоящая полигиния в естественных условиях свойственна павлинам, а среди домашних птиц — курам.

Наконец, среди немногих птиц явление полигамии имеет форму *полиандрии*, т. е. многомужества. Она доказана для *трехперсток* (*Turnices*), куличков-плавунчиков, тинаму.

Разбивка на пары, хотя бы и очень кратковременные, у птиц сопровождается своеобразным поведением — брачными играми, или токованием, стимулирующим половое возбуждение и подготавливающим птиц к сокоуплению. Токование выражается в принятии птицей своеобразных положений тела, в особых движениях, в развертывании оперения, в издавании своеобразных звуков, а у некоторых (полигамных) птиц и в драках. Наши тетерева при токах собираются часто по несколько десятков на лесных полянах еще ночью; разгар же тока приходится на раннее утро. Самцы ходят по земле, распутив крылья и распушив хвост. Они своеобразно поют, издавая мелодичный бурлящий звук, а в период наибольшего возбуждения издают короткое шипящее «чу-фых». Между самцами возникают жестокие драки. Самки сидят на краю поляны или в кустах.

Бекасы токуют в воздухе, то взмывая вверх, то падая стремительно вниз. При падении бекас распускает рулевые перья, которые, встречая потоки воздуха, вибрируют. При этом возникает довольно громкий звук, несколько напоминающий бляение овцы (рис. 154). Самцы гагар токуют на воде, быстро при этом плавая и вспенивая воду. Токующая белая куропатка взлетает время от времени с земли в воздух, издавая громкий квохчущий звук. Пение весьма характерно для птиц в брачное время. Большинство поет голосовыми связками, но некоторые используют для этого и другие органы. Уже указано, что характерный звук токующего бекаса возникает в результате вибрации рулевых перьев. Дятлы «поют» клювом: сидя на сухой ветке, птица часто ударяет по дереву, выбивая так называемую барабанную дробь.

Токование самцов птиц (равно как и другие формы их поведения в брачный период), по выражению знаменитого отечественного физиолога И. П. Павлова, является одним из важнейших стимулов



Рис. 154. Полет токующего бекаса

внешней среды, ее «сигналов», без которых невозможны физиологическая подготовка и нормальное протекание полового цикла у самок, реализация их врожденного инстинкта размножения. Брачное поведение птиц — одно из ярких проявлений их высшей нервной деятельности.

Разбившись на пары, птицы устраивают гнезда. По характеру размещения гнезд и по удаленности их друг от друга всех птиц делят на две группы: 1) *колониальные* и 2) *одиночные* (или *территориальные*).

Колониально гнездящихся птиц меньшинство, хотя они есть в разных отрядах. Таковы, например, кайры, многие чайки, бакланы, пеликаны, колпицы, каравайки, грачи, береговые ласточки и ряд других. Колониальное гнездование характерно для видов, у которых мало мест, подходящих для гнездования, и распространены они неравномерно. Как правило, кормовые ресурсы вблизи от мест гнездования очень богаты. Например, кайры, образующие крупные гнездовые колонии, имеют сравнительно малый выбор участков морского побережья со скалистыми уступами, годными для гнездования и расположенными рядом с участками моря, богатыми кормом.

Колониальный тип гнездования имеет известные преимущества перед одиночным, главным образом в плане защиты от хищников. Острой конкуренции за места для устройства гнезд в этом случае обычно не возникает.

Одиночно гнездящиеся птицы имеют ясно выраженные индивидуальные участки, на которых они располагают гнездо и с которого собирают корм для себя и птенцов. Гнездовые участки разных пар в той или иной мере отграничены друг от друга, и у ряда видов они охраняются хозяевами от вторжения других особей своего вида, а иногда и от особей других, биологически близких видов. Охрана гнездовой территории характерна для птиц, обладающих сравнительно слабой способностью к полету, которые не могут приносить к гнезду одновременно большие порции корма, и для видов, у которых кормовые объекты находятся в рассеянном состоянии. Особенно наглядно охрана гнездовой территории выражена у насекомоядных воробьиных. Таковы, например, лесной конек, серая мухоловка, мухоловка-пеструшка и др. Очень энергично охраняет гнездовой участок белая куропатка.

Размеры гнездовых участков существенно различны у разных видов. У серой мухоловки в Подмоскowie он равен 6—10 тыс. м², у мухоловки-пеструшки — 10—20 тыс. м², у лапландского подорожника — 20 тыс. м², у белой куропатки в тундрах Европейского

Севера — 30—70 тыс. м². Сторожевые посты самцов, охраняющих свою гнездовую территорию, у этого вида располагаются примерно на расстоянии 150—250 м друг от друга.

Есть ряд видов одиночно гнездящихся птиц, не охраняющих участков гнездования или места сбора корма. Таковы, например, речные утки, голуби, кулики. В большинстве это выводковые птицы, у которых нет надобности собирать и приносить к гнезду корм.

Гнезда птиц крайне разнообразны. Характер гнезда определяется видовыми биологическими особенностями птиц и зависит от экологической обстановки в местах гнездования. В простейшем случае никакой строительной работы птица не производит. Так, кайры откладывают одно яйцо на небольшой уступ скал. Козодой откладывает 1—2 яйца в ямку почвы, не сооружая подстилки (рис. 155). Малый зуек и речные крачки откладывают яйца в естественные углубления на песке. Подстилки в гнезде нет, но края ямки обложены мелкой галькой, предохраняющей от осыпания песка.

Незначительное количество строительного материала употребляют многие кулики и куриные, откладывающие яйца в углубление почвы и сооружающие едва заметную подстилку.

Примитивно устроенные гнезда бывают и у птиц, гнездящихся на деревьях. Так, некоторые голуби делают гнезда из немногих веток, которые образуют небольшой помост. Гнезда дневных хищников представляют собой также помост из ветвей, толщина которого значительная.

Большинство воробьиных имеют совершенные гнезда с глубоким лотком. В качестве строительного материала они используют сухую траву, лишайники, мох, шерсть, перья. Дрозды обмазывают гнездо изнутри глиной. У древесных птиц гнездо помещается обычно в развилке ветвей и искусно замаскировано. Необходимость защиты гнезда привела к постройке некоторыми птицами закрытых гнездомиков. Таковы гнезда пеночек, длиннохвостой синицы (рис. 156), синицы-ремеза, некоторых тропических нектарниц. В двух последних случаях гнезда подвешены на тонких веточках, что делает их недоступными для лазящих хищников. Своеобразные гнезда строят африканские ткачи. Колония гнезд этих птиц имеет вид огромного зонта, висящего на ветке. В общей постройке располагаются гнездовые камеры отдельных особей.

Многие птицы гнездятся в дуплах. Дятлы выдалбливают их сами в деревьях с трухлявой сердцевинной. Синицы, скворцы, вертишейки, некоторые



Рис. 155. Гнездо козодоя (яйца отложены прямо на землю)

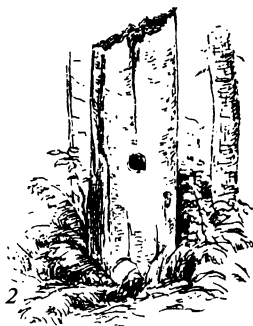


Рис. 156. Гнезда:

Рис. 157. Гнездо птицы-носорога

1 — длиннохвостой синицы; 2 — синицы-гаички

совы, попугаи и голуби селятся в дуплах, сооруженных дятлами, или в естественных пустотах в деревьях. Южноазиатские птицы-носороги замазывают вход в дупло глиной, оставляя лишь небольшое отверстие, через которое самец кормит сидящую на яйцах самку (рис. 157). Наконец, ряд видов роют в земле норы, в конце которых и устраивают гнездо. Нору птицы роют клювом и лапами. В норах гнездятся береговая ласточка, шурки, зимородки, топорики.

В гнезде обычно создается относительно стабильная температура (табл. 9). Еще более стабильна температура в гнездах, устроенных под землей в норах. При колебаниях температуры окружающей среды в 10°C в гнезде береговой ласточки она меняется всего на 1°C .

Своеобразно гнездование *новогвинейских сорных кур* (Megapodiidae). Они выбирают участки с песчаным грунтом, обычно экспонированные на юг, вырывают здесь большую яму и заполняют ее специально собранной растительностью, которая начинает гнить. Птицы держатся около гнезда несколько месяцев, многократно перекапывая его и регулируя в нем температуру. При температуре в гнезде около 29°C птицы вырывают в нем небольшую камеру, в которую откладывают яйца. После окончания кладки камеру засыпают смесью песка и гниющего мусора. Развитие яйца происходит без насиживания, под влиянием тепла от нагрева почвы солнцем и теплом, возникающим в результате гниения растительного мусора (рис. 158).

Гнезда птиц разными способами защищены от хищников. Часто это достигается маскировочной окраской яиц. Так бывает у видов, гнездящихся одиночно открыто на земле. Яйца козодоев, рябков, некоторых куликов трудно заметить даже с расстояния 1—2 м. Мелкие воробьиные птицы искусно маскируют само гнездо, вплетая в его наружные стенки мох, лишайники и другие растения, в результате чего гнездо кажется наростом на дереве или утолщением сучка. Для

Амплитуда изменения температуры в гнезде и во внешней среде, °С

Виды птиц	Внешняя среда		Гнездо	
	Абсолютные пределы колебаний температуры	Амплитуда	Абсолютные пределы колебаний температуры	Амплитуда
Садовая славка	13—25	12	21—31	10
Сорокопут-жулан	11—25	14	23—30	7
Лесной конек	9—29	20	28—32	4
Соловей	9—29	20	27—32	5

полноты обзора укажем еще раз, что защита гнезда достигается также подвешиванием его на тонких ветвях (ремезы), помещением его в дуплах и норах.

Характерные приспособления существуют у некоторых пластинчатоклювых и воробьиных. Так, казарки часто гнездятся в непосредственной близости от гнезда сокола-сапсана, который, активно защищая свое гнездо, тем самым способствует и сохранности гнезд гнездящихся рядом казарок. Воробьи в пустынях обычно устраивают свои гнезда в толще сложенного из ветвей гнезда степного орла или орлана.

Число яиц, откладываемых птицами, в сравнении с амфибиями и рептилиями ничтожно. Величина кладки варьирует от одного до 25 яиц (иногда чуть больше). Одно яйцо несут кайры, некоторые чистики, крупные чайки и крупные дневные хищники. Два яйца в кладке свойственны большинству голубей, колибри, журавлям, гагарам, некоторым козодоям и чистикам. Три яйца обычно бывает у рябков, у большинства чаек. У куликов нормальное число яиц — 4. В кладке у мелких хищников, многих воробьиных 5—6 яиц. Наибольшее число яиц откладывают гусеобразные, куриные и некоторые воробьиные. Так, у кряквы величина кладки достигает 6—14 яиц, у серой утки — 7—13, у серой куропатки — 12—26, у синиц — 10—16 яиц.

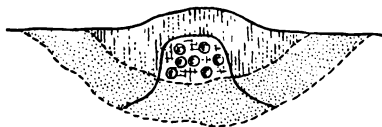


Рис. 158. «Гнездо» сорных кур

Как правило, выводковые птицы имеют больше яиц в кладке, чем гнездовые, что связано с большей самостоятельностью птенцов у первых и более легким их воспитанием. Однако бывают и исключения. Выводковые чайки и кулики несут 3—4 яйца, а гнездовые воробьиные — более 10 яиц. Отмечено, кроме того, что в пределах одного вида бóльшая кладка свойственна особям, гнездящимся в северных широтах. Это, видимо, связано с бóльшими возможностями выкармливания птенцов в условиях длинного дня на севере. Помимо этого бóльшая величина выводка на севере может иметь и приспособительное значение для сохранения вида, особи которого несут большие потери в тяжелых условиях осени и во время длинных перелетов на юг.

Насиживание яиц осуществляется то одним из родителей, то попеременно самкой и самцом. Только самки насиживают у куриных, у большинства воробьиных, гусеобразных, сов, у некоторых дневных хищников и некоторых куликов. Только самцы насиживают у австралийских и американских страусов, трехперсток, тинаму, некоторых куликов, например у наших северных плавунчиков. У остальных птиц в насиживании участвуют оба родителя. Так, у дятлов и африканских страусов самцы насиживают ночью, а самки — днем, у дикого сизого голубя самец насиживает первую половину дня, самка — во второй половине и ночь.

Продолжительность насиживания у разных видов различна и в некоторой мере связана с размерами яйца. У выводковых птиц при этом продолжительность насиживания несколько больше, чем у гнездовых. У мелких воробьиных длина инкубационного периода равна 9—12 суткам (до 14 суток), у черного дятла — 14, у вороны — 17—19, у ворона — 18—20, у пустельги — 28, у ястреба-перепелятника — 31—35, у орла-беркута — 44 суткам; то же у выводковых птиц: у бекаса — 17—18 суткам, у перепела — 20—21, у серой куропатки — 21, у фазана — 21—25, у тетерева — 23, у речных уток — 24—28, у гусей — 25—28, у лебедей — 30—40, у африканского страуса — 42 суткам; у домашних птиц: у курицы — 21 суткам, у утки — 28, у гусыни — 29—30, у индейки — 28—29 суткам.

Степень развитости птенцов при вылуплении из яйца у разных видов существенно различна (рис. 159). В этой связи птицы делятся на *выводковых* и *гнездовых* (или *птенцовых*). У первых птенцы выклеваются зрячими, покрытыми пухом, способными ходить и самостоятельно склевывать корм. Сюда относятся виды, держащиеся преимущественно на земле или на воде: бескилевые, куриные, дрофы, пастушки, гусиные. У гнездовых птенцы вовсе или почти голые, часто слепые, беспомощные. Они долгое время остаются в гнезде и выкармливаются родителями. К типичным гнездовым птицам относятся воробьиные, дятлы, стрижи, голуби, колибри, сизоворонки, зимородки, веслоногие. Совы и дневные хищники также относятся к гнездовым птицам, но птенцы их вылупляются более развитыми и



Рис. 159. Птенцы различных птиц в одном возрасте:

1 — полевого конька; 2 — орла-могильника; 3 — серой куропатки

покрытыми пухом, а у дневных хищников — уже с открытыми глазами.

Переходное положение занимают чайки, чистики, гагары, поганки и отчасти кулики, хотя в общем они ближе к выводковым птицам, иногда их называют полувыводковыми. Так, у чаек птенцы некоторое время остаются в гнезде и выкармливаются родителями, хотя птенцы покрыты пухом и могут ходить.

Подмечена некоторая разница в строении яиц у гнездовых и выводковых птиц, заключающаяся, в частности, в соотношении количества желтка и остальной части яйца. Минимальная величина этого отношения для гнездовых птиц равна 15—20 %, у выводковых она составляет примерно 30 %, а у некоторых видов — даже 50 %.

Продолжительность жизни. Точных данных о продолжительности жизни птиц в природной обстановке пока еще мало. В большинстве случаев основываются на косвенных данных, например полученных при анализе итогов добычи окольцованных птиц (табл. 10). Эти данные, конечно, не следует путать с теми, которые могут быть получены при учете возраста птиц в неволе.

Годовой цикл жизни и перелеты птиц. Жизнь птиц, как и других животных, не представляет беспорядочного чередования различных явлений, а подчинена известному биологическому ритму. Последний обусловлен сезонными изменениями условий существования и характером наследственных приспособлений вида к среде. В итоге годовой жизненный цикл птиц складывается из ряда биологических периодов, во время которых преимущественное значение имеет то или иное биологическое явление: спаривание, инкубация, линька и т.п. Основные фазы годового биологического цикла птиц следующие:

1. *Подготовка к размножению* (как и другие важные жизненные проявления) обуславливается врожденными (наследственными) инстинктами, которые полноценно проявляются под закономерным воздействием сложной совокупности условий жизни птиц. Эти по-

Продолжительность жизни некоторых птиц в природе

Виды птиц	Продолжительность жизни взрослых, годы	
	максимальная	средняя
Кайры	14	4,7
Грач	8	2,5
Серая цапля	15	2,5
Скворец обыкновенный	12	1,9
Утка-шилохвость	17	1,8
Мухоловка-пеструшка	7	1,5
Горихвостка	—	1,3
Зарянка	—	1,1

следние имеют в значительной мере сигнальный, предупредительный (по И. П. Павлову) характер. Важные стимуляторы полового инстинкта — это закономерно меняющаяся продолжительность светлой части суток и другие климатические особенности места и времени, присутствие и поведение самца, особенности гнездового ландшафта, само гнездо и ряд других факторов.

В разбираемых сложных явлениях у птиц решающее значение имеет высшая нервная деятельность, о которой И. П. Павлов писал, что это «огромная часть физиологии нервной системы, главнейшим образом устанавливающей соотношение не между отдельными частями организма... а между организмом и окружающей обстановкой». Подготовка к размножению внешне выражается в разбивке птиц на пары и в занятии ими определенной территории для гнездования. Длительность этого периода и поведение у различных видов птиц разнообразны. Многие виды воробьиных во внегнездовой период держатся стаями; распад их и образование пар наступают весной, незадолго до начала размножения. Участки для гнездования в этом случае обычно первоначально занимают одни самцы, к которым затем присоединяются самки. Занятие гнездового участка и образование пар сопровождается пением самцов. У гусеобразных и хищных

птиц пары, как правило, формируются во время зимовки, и у мест гнездования эти птицы появляются уже парами. У хищных птиц гнездовой участок самец и самка занимают совместно и держатся у гнезда вместе до вылета молодых. Так же бывает у некоторых гусиных (лебеди, отчасти гуси), но у уток гнездовой участок выбирает одна самка, которая оберегает его от вторжения самца.

Разбивка на пары сопровождается брачными играми, или токованием, о чем подробнее было сказано ранее.

2. Период вывода молодых характеризуется следующими последовательными явлениями: постройка гнезда, откладывание яиц, их насиживание, выкармливание птенцов. Детали этих явлений описаны ранее. Здесь же отметим, что в разбираемый период птицы ведут оседлый образ жизни. Связь с гнездовым участком особенно тесная; более далекие залеты птиц происходят в конце этого периода, когда выкармливание птенцов требует сбора большого количества корма, что приводит к использованию родителями большей территории. В этот период характерно стационарное обитание птиц.

Выбор конкретного места обитания определяется главным образом пригодностью его для устройства гнезда и возможностями выкармливания птенцов.

3. Период линьки протекает у разных птиц существенно различно. В большинстве случаев линька наступает после размножения. При этом у видов, у которых вывод потомства осуществляется только самкой или преимущественно самкой, самцы линяют раньше. Одни виды линяют медленно, при этом у них лишь несколько снижается активность поведения, они не меняют района обитания, а только выбирают более укрытые места. Таковы, например, воробьиные. У куриных линька происходит более дружно, в это время птицы забираются в укромные места и ведут скрытый образ жизни. Наконец, у гусиных линька протекает бурно, птицы теряют способность к полету и в связи с этим держатся в очень глухих местах. В двух первых случаях птицы держатся одиночно, в последнем случае — стаями, иногда очень большими.

Большинство птиц в период линьки выбирают места не по признаку кормности, а по признаку защищенности. В итоге обычно места гнездования и места линьки разобщены. Во время линьки птицы сильно худеют.

4. Период подготовки к зиме характеризуется интенсивным питанием. Птицы теряют привязанность к определенному месту и начинают широко кочевать в поисках корма. Очень многие собираются в стаи и летают днем (или ночью, в зависимости от особенности суточной активности) по местам, наиболее богатым кормом. Часто места дневного (или ночного) обитания птиц в этот период существенно отличаются от мест гнездования. Так, многие утки и гуси летают кормиться на хлебные поля, в полях кормятся лесные голуби и скворцы, грачи, вороны.

Выбор места и поведение птиц в разбираемый период подчинены удовлетворению потребности добывания максимального количества корма. Птицы сильно жиреют, что является важным приспособлением к переживанию зимы, а у перелетных птиц и к перелету.

Некоторые птицы осенью делают запасы корма. Кедровка выклеывает орешки кедровой сосны и, набивая ими подъязычный мешок, уносит их на некоторое (иногда в несколько километров) расстояние и закапывает порциями по несколько орешков в почву или лесную подстилку. На площадь в 1 га кедровка заносит до 20—50 тыс. орешков, в сумме составляющие до 60 кг. Сделанные запасы использует зимой лишь частично (в размере 20—30%). Подобным же образом запасают желуди дуба сойки. И в этом случае спрятанный корм зимой полностью не используется. На площади в 1 га обнаруживали до 500 всходов дуба от желудей, занесенных птицами, преимущественно сойками.

Поползны прячут семена клена, липы, орешки бука в трещины коры деревьев. Запасают корм синицы (гаичка, московка, хохлатая). Семена ели, сосны, ягоды можжевельника, насекомых, их личинок они помещают в трещинах коры деревьев, под наросты лишайников на их стволах и ветвях. Основу запасов составляют растительные корма (около 80%). Запасенной пищей пользуется вся популяция синиц данной местности. В некоторых районах синицы зимой удовлетворяют свою потребность в корме примерно на 50—60% за счет сделанных запасов.

Мохноногие и воробьиные сычи запасают к зиме мелких грызунов, которых они складывают обычно в дуплах деревьев. Максимальная известная величина запаса — 86 тушек полевок.

Есть ряд других примеров запасаения птицами кормов на зиму, но в целом этот тип приспособления у них не так распространен, как у млекопитающих, и среди птиц нет видов, которые бы потребность в пище зимой полностью удовлетворяли за счет запасов.

5. Зимовка. Резкое ухудшение условий существования зимой сводится в основном к большей или меньшей затрудненности достать необходимое и повышенное, сравнительно с летом, количество пищи. Это связано как с уменьшением обилия пищи (исчезновением многих насекомых, осыпанием семян, ягод и т. п.), так и сокращением возможности достать ее в связи с укорочением светлой части суток, установлением снежного покрова, замерзанием большинства водоемов и т. п.

Спячка — это основное приспособление для перезимовывания амфибий, рептилий и отчасти млекопитающих — у птиц практически не развита. Нерегулярно, при резких похолоданиях, в кратковременное оцепенение впадают стрижи и ласточки. Более регулярный, сезонный характер имеет зимнее оцепенение у некоторых американских козодоев. Наконец, некоторые виды колибри, обитающие в условиях большой разницы дневных и ночных температур, впадают

в ночное оцепенение. При этом температура их тела опускается до 17—21 °С, а потребление кислорода снижается в несколько раз и у некоторых составляет 0,1 мл/(г·ч).

В основе приспособления к перенесению указанных неблагоприятных условий лежат передвижения птиц в поисках корма. При этом можно видеть цепь последовательных переходов от простого бродяжничества в гнездовой области до сложных перелетов, при которых птицы улетают за тысячи километров от области летнего обитания.

6. Сезонные миграции. Зерноядные лесные птицы, распространенные на территории России, например свиристели, снегири, зимой усиливают бродяжничество, которое носит в значительной мере беспорядочный характер, т. е. не связан с четкой сменой мест обитания и не имеет определенной географической направленности. Оседлые — белые куропатки лесной области, тетерева и глухари зимой передвигаются в пределах того же района, где они жили и летом, но у них наблюдается довольно явное перемещение по угодьям. Летом белые куропатки держатся на лесных моховых болотах, где кормятся насекомыми, ягодами, семенами. Зимой по мере увеличения толщины снежного покрова этот корм становится недоступным, и птицы переселяются в заросли ивняков, в долины рек, где кормятся главным образом почками и молодыми веточками ивы. Глухари летом живут в хвойных лесах-ягодниках и корм добывают на земле. Зимой они держатся в сосняках, где питаются молодыми побегами и сосновой хвоей. В зимнем движении этих птиц нет географической направленности: они перемещаются в небольших пределах, но в отличие от первого случая их кочевки связаны с четкой сменой угодий.

Нередко один и тот же вид в разных частях своего ареала различно реагирует на наступление зимы. Так, упомянутая белая куропатка кочует описанным выше образом в лесной полосе. В тундре она является почти перелетной птицей, так как большая часть особей в начале зимы отлетает в южные районы тундры и в лесотундру. На островах же Северного Ледовитого океана (например, на Новосибирских островах) это настоящая перелетная птица, все особи которой зимой улетают к югу.

Сокол-сапсан в тундре и во многих областях Средней Азии — перелетная птица, а среднерусский, кавказский и крымский сапсаны ведут оседлый или кочевой образ жизни. Наконец, серая ворона оседлой является лишь в южных частях своего ареала. На севере это настоящая перелетная птица. То же относится ко многим другим видам птиц. На Британских островах, где благодаря Гольфстриму зима теплая, мягкая, оседлый образ жизни ведут многие птицы, которые на той же широте на континенте Евразия являются перелетными. Таковы чибис, вальдшнеп, скворец, вяхирь и ряд других.

Части ареалов, из которых птицы улетают на зиму, не являются строго постоянными. В годы с теплой малоснежной зимой некоторые птицы остаются зимовать далеко на севере. Так, например, не-

Соотношение оседлых и перелетных птиц в разных широтах
(по А. В. Михееву, 1981)

Районы	Общее число видов	Из них, %	
		оседлых и кочующих	перелетных
Тиманская тундра (68 — 69° с. ш.)	58	7	93
Московская область (55 — 57° с. ш.)	195	27	73
Туркмения (35 — 42° с. ш.)	231	51	49

которые утки зимуют в лесной полосе в годы, когда часть водоемов не покрывается льдом. В зависимости от характера зимы меняется северная граница зимовок грачей, дроздов и ряда других птиц. Все это указывает, что основной причиной перелетов являются сезонные изменения условий жизни и что нет резкого деления птиц на оседлых и перелетных.

Антропогенная трансформация естественных природных ландшафтов существенно влияет на миграции птиц. Особенно это показательно для районов, где антропогенные ландшафты занимают обширные территории. Так, на севере Московской области в открытых естественных ландшафтах (водоемы, болота) и полях все гнездящиеся птицы — перелетны, в хвойных и смешанных лесах, где обеспеченность кормом и укрытиями зимой лучше, 57 % птиц перелетны, в населенных пунктах остается зимовать 38 % птиц (табл. 11). Осенний отлет птиц из городов и поселков происходит в более поздние сроки, чем из естественных ландшафтов, а возвращаются они сюда раньше, чем в окружающие естественные ландшафты. Возрастает степень оседлости синантропных птиц. Увеличивается численность зимующих в городах ворон, галок, грачей.

Степень выраженности перелетности у птиц находится в прямой зависимости от глубины изменений условий жизни по сезонам. Настоящие перелетные птицы практически отсутствуют в экваториальной зоне, и, наоборот, в высоких широтах Арктики все виды на зиму отлетают.

Уже отмечалось, что деление птиц на оседлых и перелетных в определенном отношении условно, так как некоторые виды в раз-

ных частях своих ареалов ведут себя по-разному. Настоящими перелетными птицами принято называть тех, которые зимой оставляют весь или большую часть гнездового ареала и места зимовок которых расположены часто на значительном удалении от области гнездования. Так, белолобый гусь гнездится в тундре, а зимует на Средиземном и Каспийском морях, а также в Китае и Индии. Северные гуси-гуменники из тундры и тайги России улетают в Индию, Китай и в Южную Европу. Кобчик из южной половины Восточной Сибири на зиму улетает в Южную Африку. Некоторые арктические кулики зимуют в Австралии и Новой Зеландии. Очень многие наши виды, гнездящиеся в средних широтах, зимуют в области Средиземного моря и в Северной Африке (рис. 160). Большие зимовки водоплавающих и болотных птиц располагаются в южной части Каспийского моря. Места зимовок отдельных видов довольно определены и соответствуют областям с благоприятными для них условиями обитания.

Направление и характер пролетных путей зависят от расположения гнездового и зимовочного ареалов, особенностей лежащей

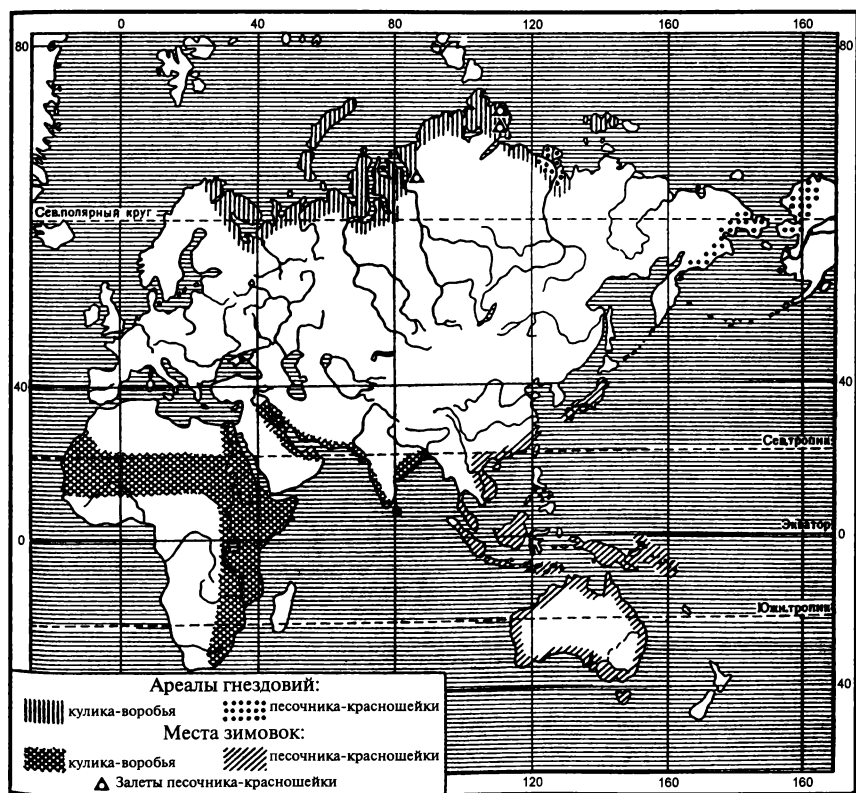


Рис. 160. Области гнездовых и зимовок куликов

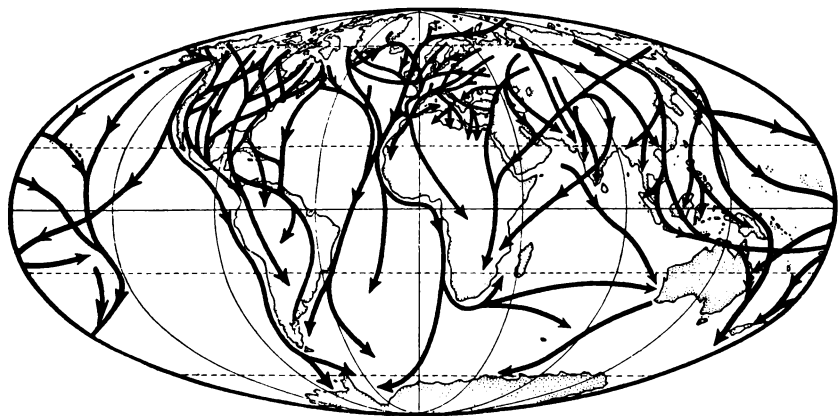


Рис. 161. Главнейшие направления пролетных путей птиц

между ними местности и экологии каждого конкретного вида птиц. На пролете птицы придерживаются подходящих для их существования условий. В силу этого пролетные пути водоплавающих и околоводных птиц обычно идут по долинам крупных рек и имеют характер сравнительно узких дорог. Морские птицы летят вдоль побережий (рис. 161). Сухопутные птицы летят чаще широким фронтом, но, встречая на пути преграды, где пролет успешно может идти только в некоторых местах, они концентрируются в этих участках, как в воронке, и пролетный путь сужается. Так бывает, например, в горных странах на перевалах. Сужение пролетного потока бывает и в случае, если область зимовок имеет меньшее протяжение по широте, чем область гнездования. Белые аисты из Центральной Европы зимуют в тропической Африке и в Индии. Основные миграционные пути у него огибают Средиземное море и проходят через Гибралтар, Босфор и Суэцкий перешеек. Весной аисты летят со скоростью 200 км в сутки.

Время отлета и прилета зависит от условий существования в гнездовой области. Все перелетные птицы улетают на зимовку тогда, когда условия жизни, и в первую очередь кормовые условия, начинают заметно ухудшаться. Внешне это может быть связано с понижением температуры, укорочением светлой части суток и т. п. Утки часто задерживаются до замерзания водоемов. Некоторые кулики, например гаршнеп, улетают ко времени замерзания болот. Некоторые птицы улетают очень рано, когда, казалось бы, еще нет надобности в отлете. Таковы наши стрижи, однако и в этом случае связь с внешними условиями очевидна. Даже небольшое падение температуры снижает активность летающих насекомых. Более поздно улетающие ласточки могут ловить не только насекомых, летающих в воздухе, но и тех, которых они выпугивают из крон деревьев, кустарников, травы и т. п.

Сроки прилета также связаны с условиями среды. Птицы прилетают на родину ко времени развития необходимых для существования условий — привычной пищи, укрытий и т. п. Так, держащиеся в кронах деревьев иволги появляются в тот период, когда распускаются листья, камышевки — когда подрастает прибрежная растительность, ласточки — когда появляются летающие в воздухе насекомые и т. п.

Сроки прилета в разные годы, естественно, несколько варьируют. При этом наибольшие вариации сроков характерны для рано прилетающих видов, которые появляются в районе гнездовья в период весьма изменчивой погоды. Поздно прилетающие птицы имеют более определенные сроки прилета и появляются в гнездовом районе в периоды, когда состояние погоды более стабильно. Так, срок прилета скворцов под Санкт-Петербургом по годам варьирует в пределах 25 дней, а у поздно прилетающей кукушки — только 11 дней. Об этом же свидетельствует и продолжительность периода прилета: большая — у рано прилетающих видов и малая — у поздно прилетающих видов. В условиях Тиманской тундры продолжительность периода прилета в днях такова: гуси-гуменники — 36, лебеди — 30, рогатый жаворонок — 23, конек краснозобый — 13, кулик-чернозобик — 9.

Характер и скорость перелетов различны осенью и весной. В первом случае птицы летят медленно, часто подолгу задерживаются в подходящих местах. Весной пролет идет, наоборот, очень быстро, на промежуточных местах птицы задерживаются реже и не на столь долгий срок, как осенью. Так, кулик-веретенник пролетный путь в 12 тыс. км покрывает осенью за 2—3 месяца, а весной — за 1—1,5 месяца. Аист при весеннем пролете за сутки покрывает расстояние в 400 км, при осеннем — только 150—200 км. Скорость перелета весной у кукушки равна в среднем 80 км в день, у грача — 50—60 км. Осенью они летят значительно медленнее. Вместе с тем следует учитывать, что «крейсерская» скорость полета у птиц при миграциях значительно большая. Так, серая ворона летит со скоростью 50 км/час, скворец — в среднем 74, мелкие воробьиные — 50—60, утки — 72—97, гуси — 90—100, стрижи — 170 км/ч. В итоге птицы затрачивают на полет по прямой ничтожную часть суток; у мелких воробьиных она равна 1—2 ч, у скворцов (при осеннем перелете) — 30—40 мин, у грачей — 20—30 мин и т. д.

Наиболее обычная высота полета над океаном для подавляющего большинства птиц лежит в пределах 450—750 м, только иногда высота превышает 1 500 м, хотя в редких случаях она достигает и 3 000 м. Примерно на такой же высоте летят многие птицы и над сушей. Мелкие воробьиные в дневное время обычно мигрируют на высоте ниже 100 м. Наконец, над Гималаями гусей во время полета наблюдали на высоте 8 850 м над уровнем моря.

Механизм, определяющий способность птиц к ориентации и навигации во время перелетов, до настоящего времени точно не установлен. Старые представления о том, что имеет место «запоминание»

путей пролета, опровергаются тем, что у ряда видов молодых отлетают к местам зимовок значительно ранее взрослых. Прямые наблюдения в природе и эксперименты показывают, что важнейшим ориентиром при перелетах служат зрительные восприятия: для одних видов — это преимущественно наземные ориентиры в виде ландшафтных особенностей местности, для других — ориентация по солнцу и общему состоянию освещенности неба, для третьих — картина звездного неба. Характерно, что многие птицы, совершающие перелеты ночью, теряют способность ориентироваться, когда небосвод плотно закрыт сплошной пеленой облаков и тем более при густом тумане. Полагают, что ориентация по экологическим признакам (оптимальным местам) является врожденным свойством, а звездно-солнечную ориентацию птицы приобретают во время послегнездовых кочевков, когда они невольно наблюдают и положение солнца. Трудность решения вопроса об ориентации и навигации определяется тем, что положение солнца и звезд на небосводе постоянно меняется, и, следовательно, надо допустить наличие у птиц способности улавливать эти изменения. В целом же вопрос о навигационных способностях птиц до сих пор не изучен полностью.

В миграционном поведении птиц ярко проявляется исторически сложившаяся инстинктивность высшей нервной деятельности. Как и другие врожденные рефлексy (наследственные инстинкты), она проявляется при воздействии сложной суммы стимуляторов окружающей жизненной обстановки: изменение обилия и доступности кормов, изменение силы и продолжительности освещения, появление или исчезновение зеленой листвы, льда на водоемах, снежного покрова и т. д. Инстинкт перелетности не является фатальным и реализуется лишь при наличии определенной суммы воздействий внешней среды. При изменившейся природной ситуации он может и не проявляться. Черный дрозд — типичный перелетный вид — при синантропизации и урбанизации превратился в Западной Европе в оседлую птицу.

Весьма показателен в этом смысле и следующий опыт. Кряковые утки в Англии — оседлые птицы, в Финляндии — перелетные. Яйца, взятые от английских оседлых уток, были перевезены в Финляндию, и там из них вывелись утята. Осенью они, как и местные утки, улетели на зимовку, а следующей весной значительная часть их вернулась в Финляндию, где загнездилась. Ни одна утка не вернулась в Англию. Следовательно, инстинкт оседлости оказался сломленным в течение одного поколения, и птицы вели себя соответственно условиям нового места обитания. Опыт противоположного направления был проделан с черными казарками. Будучи переселены в Англию, они из перелетных превратились в оседлых. Увеличиваются зимующие в городах урбанизированные популяции кряквы.

Исторические причины перелетов могут быть освещены лишь в общей форме. Благодаря трудам наших ученых М. А. Мензбира,

А. Я. Тугаринова, Г. П. Дементьева, А. В. Михеева, В. Р. Дольника основные положения могут быть сформулированы так. Перелеты птиц как биологическое приспособление к периодически повторяющимся ухудшениям условий жизни сложились очень давно, во всяком случае, в доледниковое время. Четвертичное оледенение оказало решающее влияние на образование современной картины перелетов в Северном полушарии. Ледниковые явления сделали непригодными для обитания птиц обширные пространства Северного полушария. При этом неравномерность оледенения и смещение его центров создали во многих местах условия, пригодные для гнездования, но не для оседлой жизни. Отступление ледников вызвало мощную волну расселения птиц в новые, ставшие пригодными для их обитания области. Однако заселяющие их птицы сталкивались с такой жизненной обстановкой, при которой успешное существование было возможно лишь в летнее время, т. е. в период гнездования. Только немногие виды по мере изменения условий среды приспособились к круглогодичному оседлому существованию. Большинство птиц вынуждены были осенью покидать занятые ими территории и отступать в направлении, обратном их расселению.

В настоящее время известен ряд случаев, показывающих совпадение в некоторой мере путей пролета с путями исторического расселения птиц. Так, овсянка-дубровник, зимующая в Индокитае, летит туда из Западной Европы не прямо, а через Восточную Европу и Сибирь, по которым шло ее расселение на запад. Подобная же картина характерна и для зеленой пеночки, зимующей в Индии. Отлет многих морских птиц (гаги, кайры) вдоль берегов Евразийского материка первоначально на запад или восток, а затем уже на юг показывает вероятные пути расселения этих птиц по северным берегам Евразии после окончания ледникового периода. Конечно, в ряде случаев пролетные пути могут меняться и переставать соответствовать путям расселения, однако эти факты имеют другую подоплеку и не могут нарушить общей схемы истории возникновения перелетов. В тропиках существуют миграции, связанные с влажным и засушливым периодами года.

При изучении перелетов птиц огромное значение имеет метод кольцевания. Пойманным птицам (часто птенцам) надевают на плюсну алюминиевое кольцо, на котором имеется номер и условное наименование учреждения, проводящего кольцевание. В России кольцеванием

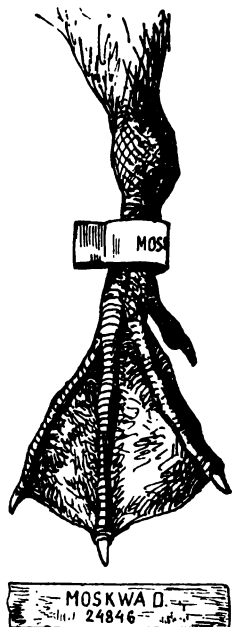


Рис. 162. Нога птицы с надетым на нее кольцом

птиц ведает Центральное бюро кольцевания Российской академии наук. На кольцах имеется надпись: Москва, серия (буква) и номер. Кольцевание производят заповедники и другие научные организации, отдельные любители природы и охотники. Все сведения об окольцованных птицах поступают в Центральное бюро кольцевания. Ежегодно в мире окольцовывают около 1 млн птиц (рис. 162).

Кольцевание позволило выяснить пути и скорость пролета некоторых видов, места зимовок, постоянство возврата птиц с зимовок к старым местам гнездования.

Практическое значение, рациональное использование и охрана птиц

Значение птиц в хозяйственной деятельности человека велико и очень разнообразно. Это вполне понятно, если учесть многообразие их видов и экологических групп, общее обилие и повсеместное распространение. Многие виды с давних времен одомашнены, процесс одомашнивания продолжается и в настоящее время. Возникают все новые породы домашних птиц, используемых с целью получения мяса, яиц, пуха, в качестве почтовых или декоративных птиц. Дикие виды имеют огромное значение для сельского, лесного, рыбного и охотничьего хозяйства, а отчасти и для санитарии. Вопрос об экономическом значении птиц сложен и не может решаться механически. Один и тот же вид в разных условиях оказывается то полезным, то вредным. Полезные для одних отраслей нашего хозяйства, птицы могут приносить вред другим хозяйственным областям.

Значение птиц для сельского и лесного хозяйства. Особо существенное значение птицы имеют для полеводства, огородничества, садоводства и лесоводства, где их роль в основном сводится к массовому уничтожению вредных для сельского и лесного хозяйства беспозвоночных. Вот перечень основных видов — истребителей вредных насекомых в лесу: синицы (большая, гаичка, хохлатая и др.), пищуха, поползень, различные славки, мухоловки, пеночки, королек, крапивник, различные дрозды, горихвостка, зарянка, кукушка, иволга, козодой, вертишейка, ряд дятлов, чиж, сорока, сойка и др. В полях и лугах вредных насекомых уничтожают обыкновенный скворец, розовый скворец, ряд трясогузок, овсянки, жаворонки, коньки, сизоворонка, удод, обыкновенная и степная пустельги, кобчик, грач, местами чайки и другие птицы.

Розовый скворец, распространенный в Средней Азии, Казахстане, Предкавказье, на Нижней Волге, а в некоторые годы и в Украине, охотится главным образом за разными видами саранчи. Взрослая птица в сутки уничтожает несколько сот насекомых. По данным Р. Н. Мекленбурцева, в Средней Азии каждая большая колония розовых скворцов уничтожает за гнездовое время (1 месяц) около 100

тыс. саранчи. Но наряду с этим надо учесть, что после выкармливания птенцов скворцы нелетают на виноград и черешню, чем наносят существенный вред сельскому хозяйству. А. Н. Формозов наблюдал уничтожение саранчи в Казахстане степной пустельгой. По его данным, стрепет съедает за одну утреннюю кормежку до 250 особей саранчи. В Западной Сибири и Казахстане тысячи чаек, уток, чибисов, грачей вылетают на поля и кормятся саранчой. По данным М. Д. Зверева, в окрестностях Новосибирска большую пользу приносят обыкновенные скворцы. За пять дней птенцы лишь одного гнезда получили 796 майских жуков, 160 их личинок, 26 шелкоунов, 12 их личинок. Всего за гнездовой период один выводок скворцов уничтожил не менее 7 800 майских жуков и их личинок. По данным Н. И. Коротнева, кукушка в час истребляет иногда до ста гусениц; обыкновенная горихвостка за лето съедает до миллиона насекомых, а желтоголовый королек в течение года потребляет до четырех миллионов насекомых. Множество вредителей леса уничтожают дятлы. В их желудках находили сотни экземпляров гусениц непарного шелкопряда, личинок и взрослых жуков-слоников, короедов, листоедов и др.

Выводок мухоловки-пеструшки за лето истребляет десятки тысяч насекомых, среди которых значительная часть лесных вредителей. Большая синица ловит в течение суток несколько тысяч насекомых. В приморских степях Южной Украины существенную пользу приносят чайки. Установлено, что 60 тыс. чаек и крачек, гнездящихся на территории Черноморского заповедника, ежегодно уничтожают до 12 т насекомых. Такое количество насекомых они собирали с площади приморской степи примерно в 4 тыс. км².

В известных условиях, несомненно, полезны грачи, уничтожающие проволочников, долгоносиков, жуков-кузек, гусениц совок и других вредителей. Местами грачи истребляют много саранчовых. Согласно некоторым наблюдениям, стая грачей в течение одного дня очистила от вредителей 6 га поля. С другой стороны, грачи уничтожают всходы кукурузы и высеянные зерна. Многие виды поедают семена сорных растений. К сожалению, эта сторона деятельности птиц еще слабо изучена.

Сложно оценить хозяйственное значение *кедровки* (*Nucifraga caryocatactes*). Она поедает огромное количество кедровых орешков, являющихся предметом промышленного сбора во многих местах Сибири. Наряду с этим кедровка, устраивая запасы орешков в почве или подо мхом, служит наиболее действенным фактором расселения кедр. Возобновление кедр на горях почти всегда связано с указанной стороной деятельности кедровки.

По наблюдениям Н. Ф. Реймерса, в Восточной Сибири при одновременном учете в лесной подстилке и на поверхности обнаруживали от 75 до 250 тыс. кедровых орехов, занесенных кедровкой на 1 га. Установлено, что за год эта птица «высеивает» в среднем около 38 тыс. орешков кедр на 1 га.

Расселение растений осуществляют и другие виды птиц. Сойки разносят преимущественно желуди дуба и орехи лещины, которые они закапывают (как пищевой запас) в землю. Например, в Воронежской области, в посадке сосны, находившейся на расстоянии нескольких километров от ближайших плодоносящих дубов, было обнаружено 522 всхода дуба. Дрозды, свиристели, сороки, славки, тетерева, рябчики и многие другие птицы имеют решающее значение для расселения таких растений, как рябина, бересклет, терн, малина, ежевика, черника, брусника и др. Семена этих растений, проходя через кишечный тракт, не только не теряют всхожесть, но даже повышают ее. Птицы осеменяют вырубку, гари и другие оголенные участки, и без их участия развитие многих ландшафтов шло бы в ином, менее выгодном для человека направлении.

Существенную пользу птицы приносят сельскому хозяйству истреблением мелких грызунов. Многие виды дневных хищных птиц и сов питаются преимущественно этими зверьками, уничтожая их в огромном количестве. Таковы канюк обыкновенный, канюк-курганник, канюк-зимняк, виды луней (кроме болотного), орел степной, орел-курганник, обыкновенная и степная пустельги, кобчик и отчасти сокол-балобан, а из ночных хищников — болотная и ушастая совы, серая неясыть, сипуха. В годы, бедные грызунами, многие из этих птиц переключаются на другой корм (насекомых, рептилий, птиц), но при обилии грызунов, когда последние представляют особую опасность для сельского хозяйства, они питаются только ими.

В добыче обыкновенной пустельги в годы обилия грызунов они составляют до 90 %. Родители ежедневно приносят птенцам в гнездо по 10—15 полевков (В. М. Галушин, 1980). М. Д. Зверев подсчитал, что за период выкармливания птенцов, т. е. примерно за месяц, пара родителей уничтожает 180 сусликов, 90 мышевидных грызунов и только несколько птичек. По данным И. Г. Пидоплички, сова-сипуха в Украине вылавливает за месяц от 85 до 128 мелких зверьков. Значение хищных птиц в истреблении грызунов выяснено для Северного Кавказа Н. И. Калабуховым и В. В. Раевским, которые провели массовое кольцевание курганчиковых мышей (*Mus musculus hortulanus*), а затем регулярно собирали погадки птиц и учитывали найденные в них метки пойманных и съеденных птицами мышей. Оказалось, что за день хищники уничтожали от 1,4 до 1,6 % общего числа окольцованных зверьков. Примерно за месяц все окольцованные мыши были уничтожены птицами.

В «мышиные» годы мелких грызунов ловят не только хищные птицы, но и вороны, сороки, грачи, сойки, чайки, цапли, аисты. И. Д. Иваненко в 1120 погадках чайки-хохотуньи на юге Украины нашел остатки 349 сусликов, 1288 полевков и 28 мышей.

В год с малым количеством мышевидных грызунов Д. И. Асписов обнаружил их остатки только в 3,4 % желудков ворон, добытых

в августе — сентябре в Татарии. Под Москвой в «мышинные» годы они составляют 100 % в питании серой вороны.

Интенсивность истребительной деятельности насекомоядных и хищных птиц в очень большой мере усиливается их способностью быстро концентрироваться в местах массового размножения вредителей. Так, замечено, что размножение розовых скворцов местами в значительной мере определяется размещением очагов массового скопления саранчовых. С. А. Шилова установила, что в насаждениях зараженных сосновой совкой, численность большого пестрого дятла в 4 раза больше, чем в незараженных сосняках.

Даже немногие приведенные примеры полезной деятельности птиц показывают настоятельную необходимость их охраны и привлечения в антропогенные ландшафты. Особенно важно привлекать птиц в период их гнездования. В это время они истребляют наибольшее количество насекомых-вредителей, так как ко взрослым особям прибавляется огромная масса прожорливых птенцов; к этому следует добавить, что и зерноядные птицы выкармливают своих птенцов также насекомыми.

Птицы истребляют в первую очередь наиболее подвижных, т. е. наиболее опасных, особей грызунов и насекомых-вредителей. Исследования, проведенные в последние десятилетия, показали, что в связи с кормовой специализацией наибольший эффект при использовании насекомоядных птиц для борьбы с вредителями дает формирование комплекса из разнообразных, специально привлеченных человеком видов (А. А. Иноземцев, 1978; К. Н. Благодослов, 1991).

Установлено, что численность многих птиц в период размножения определяется наличием подходящих мест для устройства гнезд. Особенно это касается птиц-дуплогнездников, у которых естественный «жилой фонд» часто ограничен, что и мешает им полностью использовать имеющиеся кормовые возможности. Таким образом, создание дополнительного «жилого фонда» для птиц — актуальная задача. Целесообразно развешивать искусственные домики, сделанные из чистых и несмолистых досок. Лётное отверстие рекомендуется делать в верхней трети домика, чтобы кошки не могли лапой достать гнездо. Верхнюю крышку желательно делать съёмной для облегчения осмотра и чистки домика. Домик для мелких птиц следует вешать на высоте 3 — 5 м от земли, а для скворцов, сизоворонок и пустельги — на высоте 5 — 8 м. Домик прикрепляют к дереву очень прочно, чтобы он не раскачивался ветром (рис. 163). Развешивание надо производить весной, до прилета птиц. Размер домиков может быть различным, в зависимости от величины птиц, для которых они предназначаются (табл. 12).

Часто птицы предпочитают селиться не в искусственныхдомиках, а в дуплянках, т. е. в обрубках пустого внутри ствола дерева. Проведенные исследования показали большую эффективность привлечения насекомоядных птиц путем развешивания искусственных гнездовий.

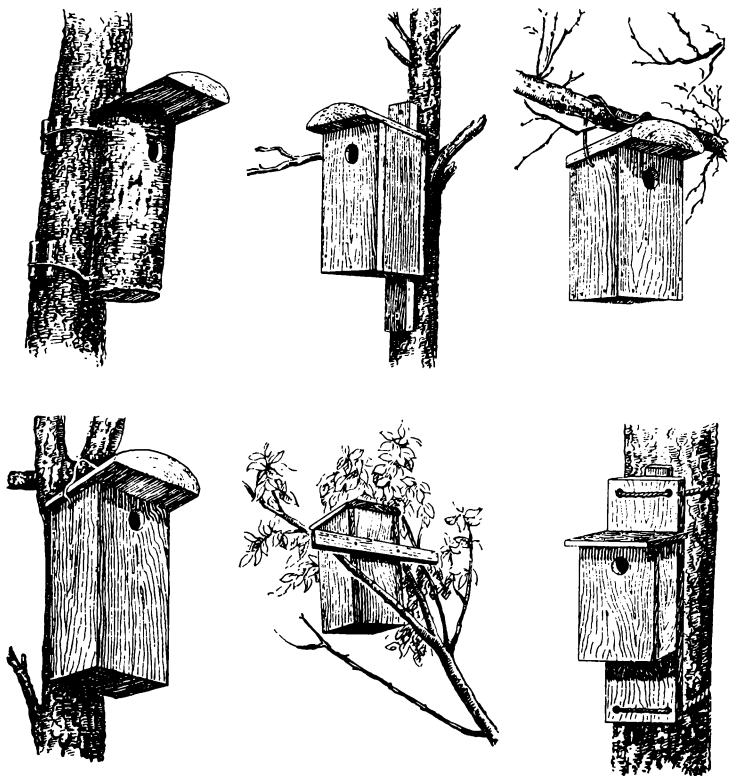


Рис. 163. Искусственные гнездовья для птиц

А. В. Михеев установил, что в одном из районов Подмосковья средняя естественная плотность гнездования серой мухоловки равна 1—2 парам на гектар; при расстановке искусственных гнездовий она была увеличена до 4—6 пар на гектар. В лесном массиве «Тульские засеки» в результате работ Г. Л. Лихачева удалось увеличить плотность гнездования мухоловки-пеструшки с 1 до 2,7 пары на гектар, а в Приокско-Террасном заповеднике — с 0,6 до 16,2 пары на гектар.

Своеобразные задачи возникают в связи с привлечением птиц в полезационные лесные полосы и на сооружаемые водохранилища. Самостоятельное формирование орнитофауны в лесополосах идет крайне медленно в связи с удивительным консерватизмом перелетных птиц, проявляющимся в том, что они возвращаются на гнездовье в те места, где гнездились ранее или где они родились.

Необходимо искусственное заселение птицами возникающих новых местообитаний. Опыты последнего времени показали реальную возможность таких мероприятий. Они осуществлялись путем перевоза туда выводков птенцов с родителями или яиц с птицами-наседками

(К. Н. Благосклонов, 1991). Возможно значительное укрупнение таких искусственных выволок у мухоловки-пеструшки, например до 20—25 птенцов на одну кормилицу.

Как показали наблюдения, птицы, выросшие на новом месте и улетевшие оттуда на юг, частично возвращаются следующей весной на свою новую родину. Такие опыты были проведены в ряде наших заповедников с насекомоядными воробьиными, гусями, утками.

Таблица 12

Размеры искусственных гнездовий
(по К. Н. Благосклонову, 1991)

Размеры домика, см	Типы домиков			
	малый синичник	скворечник	галочник	синичник
Внутреннее расстояние между стенками	9—10	14—15	16—18	12—14
Глубина от летка	15	22	22	17
Расстояние от крышки до верхнего края летка	4	4	5	3
Диаметр летка	3,0	4,8—5,0	7—9	3,0—3,5
Толщина стенок	2,0—2,5	2—2,5	2—2,5	2—2,5
Какие виды заселяют	Хохлатая синица, мухоловка-пеструшка	Скворец, угод, домовый воробей, стриж, сычи, большая синица	Галка, сизоворонка, угод, пустельга, кобчик	Мухоловка-пеструшка, большая синица, горихвостка, вертишейка, полевой воробей

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

Птицы и авиация. Специфическая проблема возникла перед специалистами в связи с развитием авиации, особенно на аэродромах, расположенных на островах. Гнездящиеся или кормящиеся в районе аэродромов птицы нередко сталкиваются с приземляющимися или поднимающимися самолетами. Особенно опасны попадания птиц в лобовое стекло, засасывание их реактивными двигателями. Установлено, что аварии чаще всего бывают на высотах до 600 м, т.е. при подъеме и посадке самолетов, хотя отмечены случаи столкновения и на высоте 6 300 м. Особенно опасны для самолетов морские чайки, голуби, пролетные водоплавающие птицы, дневные хищники и большие стаи грачей, скворцов и куликов. По сведениям В.Д. Ильичева с соавторами (2007), ежегодно сталкиваются с птицами около 4 тыс. самолетов, принося ущерб в несколько миллионов долларов. Для предотвращения столкновения с самолетами на аэродромах пытаются применять магнитофонные записи голосов испуганных птиц, привлечение к аэродромам ограниченного числа хищных птиц и некоторые другие меры.

Значение хищных птиц. Огромное большинство видов дневных и ночных хищных птиц очень полезно истреблением мышевидных грызунов (канюки, мелкие соколы, луны, кроме болотного, большинство сов и др.).

Значение хищных птиц для охотничьего хозяйства показано специальными исследованиями В.М. Галушина (1970, 1980). Им установлен сравнительно небольшой процент пернатой дичи, почти исключительно птенцов и молодняка, уничтоженной в пределах одного из охотничьих хозяйств Владимирской области хищными птицами за лето (табл. 13).

Определяя собственное отношение к хищным птицам, надо помнить о них как о великолепном произведении природы. Ряд видов — беркут, сапсан, кречет, балобан, ястребы — используется в качестве ловчих птиц при промысловой и увлекательной спортивной охоте. Например, в Средней Азии опытные охотники с ловчими беркутами добывают за сезон до 50—60 лисиц, а иногда с их помощью ловят даже волков. В России восстанавливается соколиная охота. Для этого чаще используют специально обученных соколов-балобанов и ястребов-тетеревятников.

Во многих странах мира большинство видов хищных птиц взято под строгую охрану наравне с самыми ценными полезными видами. В Красную книгу России включены редкие благородные сокола: кречет, балобан, сапсан; крупные орлы: степной, могильник, орлан, бородач и др.

Процент изъятия птиц различными видами хищников

Виды жертв	Канюк (17—23 пары)	Ястреб-тетере- вятник (2 пары)	Всего
Рябчик	0,4—4,8	4,2—5,2	5,4—9,0
Тетерев	0—2,1	1,6—2,1	1,7—3,7
Глухарь	0	1,4—2,0	1,4—2,0

Промысловые птицы. По запасам охотничьих промысловых птиц Россия занимает одно из первых мест в мире. В фауне нашей страны примерно 150 видов охотничьих птиц. Наиболее важное значение имеют птицы отряда гусеобразные (48 видов) и отряда курообразные (20 видов). Кроме того, объектами охоты являются виды пастушковых (в основном лысуха), куликов, чистиковых и некоторых других. Охотятся на фазанов, куропаток, тетеревов. Важное охотничье значение имеет боровая дичь: глухарь, тетерев, рябчик.

Хотя абсолютные запасы пернатой дичи в России еще велики, опыт учета итогов охоты и заготовок ее продукции с очевидностью указывает на заметное сокращение дичных ресурсов. Важной причиной этого служит изменение природной обстановки в связи с хозяйственной деятельностью: рубкой лесов, осушением болот и мелких водоемов, возделываем земель, появлением новых населенных пунктов и др. Несомненную отрицательную роль играют и встречающиеся еще неумеренный отстрел дичи, и нарушения правил охоты.

Все сказанное настоятельно требует проведения комплекса мероприятий по сохранению и увеличению дичных ресурсов. Среди них важное место занимает охрана птиц, особенно на гнездовьях, местах пролета и зимовок. Этой цели служит у нас большая сеть заповедников, расположенных в различных географических зонах. Таковы, например, заповедники: Кандалакшский (на Белом и Баренцовом морях), Дарвиновский (Рыбинское водохранилище), Астраханский (дельта Волги) и ряд других. Существенное значение в охране птиц имеют и заказники.

Для современного охотничьего хозяйства исключительно важное значение имеет дичеразведение. Оно осуществляется путем завоза и выпуска птиц в охотоугодья или путем искусственного разведения на месте с применением инкубаторов. Представление о масштабах работ по расселению дает следующий пример. В 1971 г. в России было расселено 16 470 фазанов, 5 415 уток (А. М. Колосов и др., 1975).

Для разведения в инкубаторах и последующего выпуска в угоды наиболее перспективными оказались фазан и серая куропатка, а из водоплавающих — утка-кряква. Ведутся опытные работы по разведению глухарей и тетеревов.

Численность некоторых видов, ранее бывших объектами добычи, настолько мала, что охота на них запрещена и они занесены в Красную книгу России. Таковы, например, краснозобая казарка, горный гусь, фламинго, малый лебедь, утка-мандаринка, розовый и кудрявый пеликаны, улары, белый журавль, или стерх, и др.

Вполне обоснованное беспокойство вызывает бедственное положение многих популяций птиц, возникшее по вине человека. Так, из 748 видов птиц России в Красную книгу РФ (2001) включено 118 видов. Согласно Закону об охране окружающей природной среды запрещено их хозяйственное использование. Охрана 92 видов птиц предусмотрена международными соглашениями Российской Федерации с США, Японией, КНДР, Индией. В России традиционно птиц охраняют на особо охраняемых природных территориях (ООПТ): в заповедниках, заказниках, памятниках природы. Действенные меры по восстановлению численности угасающих популяций птиц предпринимаются в питомниках по разведению хищных птиц, дроф, журавлей. Пока мер, предпринимаемых для охраны ценных, редких и сокращающих численность видов птиц, явно недостаточно. Для охраны и восстановления численности угасающих в природе популяций птиц требуются большие экономические затраты, длительная и последовательная работа специалистов, действенные меры охраны.

Домашние птицы. Приручение и одомашнивание птиц в большинстве случаев относится к глубокой древности и осуществлялось разными народностями и иногда с различными целями. Предком всех пород домашних кур является один вид — *банкивская курица (Gallus gallus)*, распространенная в лесах Индии, Бирмы и Малайского архипелага. Одомашнивание ее произошло за несколько тысячелетий до нашей эры первоначально в Индии. В Европу куры завезены за несколько столетий до нашей эры. Индейки одомашнены также задолго до нашей эры мексиканскими индейцами. Исходным видом была *дикая индейка (Meleagris gallopavo)*, населявшая леса на юге Северной Америки.

Несколько столетий назад в Японии был одомашнен местный подвид *перепелок (Coturnix coturnix japonica)*. В настоящее время его разводят в ряде стран Европы и Америки. Этих перепелов разводят и в России. За год они откладывают до 300 яиц.

Домашние утки происходят от одного дикого вида — *кряквы (Anas platyrhynchos)*, широко распространенной по всем странам Северного полушария. Одомашнивание ее было осуществлено самостоятельно различными народностями. В Европе домашние утки известны с начала I в. н.э. Домашние гуси ведут свое происхождение от двух

диких видов: *серого гуся (Anser anser)* и *гуся-сухоноса (A. cygnoides)*. Первый широко распространен в Европе и Сибири, второй — на юге Сибири и во внутренней Азии; от гуся-сухоноса произошли так называемые китайские домашние гуси.

Многочисленные породы домашних голубей произошли от дикого *сизого голубя (Columba livia)*. Существует три направления голубеводства и соответственно этому три группы пород голубей: декоративные, почтовые и мясные. Декоративные голуби отличаются пестрой окраской, своеобразной формой тела и развитием украшающих перьев. Таковы дутыши, или зобатые голуби, трубачи, гонные, чубатые и т. д.

Мясные породы голубей, например кинг, исполинские, отличаются крупной величиной, большой массой тела (600—900 г). Хорошая племенная самка дает в год 14—16 голов молодняка.

Почтовые голуби применялись для связи с давних времен. Они не потеряли значения и теперь. Голубей тренируют для работы в определенной местности, так как они возвращаются в конкретное место, руководствуясь зрительной ориентацией и памятью. При односторонних полетах их дальность составляет 150—200 км, а иногда и до 1000 км. При двусторонней связи обычная дальность полетов была 50—100 км, а скорость полета — 60—70 км/ч при высоте над землей 100—150 м.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (МАММАЛИА), ИЛИ ЗВЕРИ (THERIA)

Общая характеристика

Млекопитающие — наиболее высокоорганизованный класс позвоночных животных. Размеры их тела различны: у карликовой белозубки — 3,5 см, синего кита — 33 м, масса тела соответственно 1,5 г и 120 т. Основные прогрессивные черты млекопитающих следующие:

1) высокий уровень развития центральной нервной системы, в первую очередь коры полушарий переднего мозга — центра высшей нервной деятельности. В связи с этим приспособительные реакции млекопитающих на условия среды весьма сложны и совершенны;

2) живорождение и выкармливание детенышей продуктом материнского организма — молоком, что позволяет млекопитающим приносить потомство при крайне разнообразных условиях жизни;

3) высокоразвитая способность к терморегуляции, обусловившая относительно постоянную температуру тела. Это вызвано, с одной стороны, регуляцией теплообразования при окислительных процессах (так называемая химическая терморегуляция), с другой — регулированием сохранения и отдачи тепла путем изменения кожного кровоснабжения и испарения воды при дыхании и потоотделении,

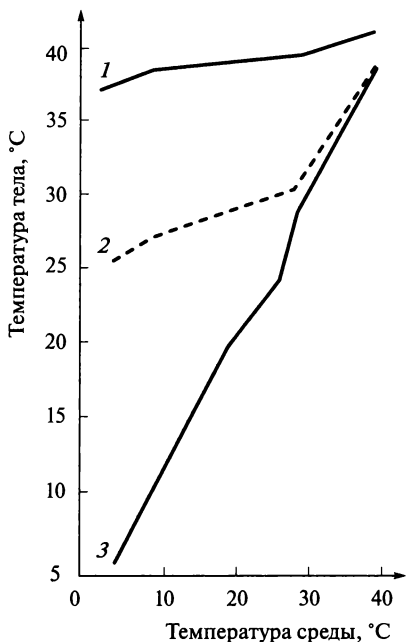


Рис. 164. Кривые зависимости температуры тела различных животных от температуры внешней среды: 1 — кролик; 2 — ехидна; 3 — ящерица

развитием шерстного покрова и подкожного жира (так называемая физическая терморегуляция).

Благодаря описанным механизмам температура тела у многих млекопитающих относительно постоянна, и ее отличие от температуры внешней среды может быть равно примерно 100 °C. Так, у песца, обитающего зимой при температуре до -60 °C, температура тела равна примерно 39 °C. Следует, однако, иметь в виду, что постоянство температуры тела (гомойотермия) не является абсолютным признаком всех млекопитающих.

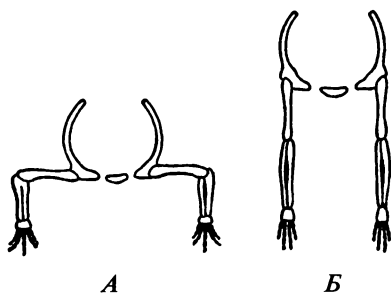
В полной мере она характерна для плацентарных зверей, имеющих относительно крупные размеры. У низших млекопитающих, у которых менее развит терморегуляционный механизм, и у мелких плацентарных зверей, имеющих невыгодное для сохранения тепла соотношение между объемом тела и его поверхностью, температура тела меняется в значительных пределах в зависимости от температуры внешней среды (рис. 164). Так, у сумчатой крысы температура тела меняется в пределах 37,8—29,3 °C, у наиболее примитивных насекомоядных (тенреков) — 34—13 °C, у одного из видов броненосцев — 40—27 °C, у обыкновенной полевки — 37—32 °C.

Огромное значение в регулировании отдачи тепла имеет шерстный покров, а у некоторых и подкожный жировой слой.

Эти особенности, равно как и ряд других черт организации, обусловили возможность широкого распространения млекопитающих в самых разнообразных условиях. Географически они обитают почти повсеместно, за исключением Антарктиды. Еще более важно учесть, что млекопитающие населяют самые разнообразные жизненные среды. Помимо многочисленных наземных видов есть виды летающие, полуводные, водные и, наконец, заселяющие толщу почвы. Общее число видов современных млекопитающих составляет примерно 4,5 тыс.

Морфологически млекопитающие характеризуются следующими признаками. Тело покрыто шерстью (исключения редки и имеют

Рис. 165. Положение туловища и конечностей у примитивного наземного позвоночного (А) и у млекопитающего (Б)



вторичный характер). Кожа богата железами. Особо должны быть отмечены млечные железы. Череп сочленяется с позвоночником двумя затылочными мышцелками. Нижняя челюсть состоит только из зубной кости. Квадратная и сочленовная кости превращаются в слуховые косточки и располагаются в полости среднего уха. Зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные; они сидят в альвеолах. Локтевой сустав направлен назад, коленный — вперед в отличие от низших наземных позвоночных, у которых оба эти сустава направлены вбок наружу (рис. 165). При полном разделении потоков артериальной и венозной крови сердце четырехкамерное, сохраняется одна левая дуга аорты. Эритроциты безъядерны.

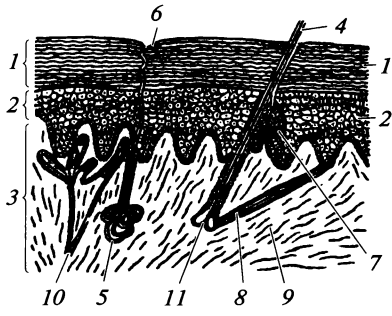
Морфофизиологический обзор

Кожный покров. Кожный покров млекопитающих полифункционален. Он ограничивает и защищает тело с поверхности, участвует в терморегуляции, предохраняя животное и от перегрева, и от охлаждения, участвует в выражении полового диморфизма, через кожу идет процесс дыхания и выделения. В этой связи кожный покров имеет сложное строение (рис. 166).

Как и у других позвоночных, кожа млекопитающих состоит из двух слоев: наружного — *эпидермиса* и внутреннего — *кутиса*, или *собственно кожи*. *Эпидермис* имеет два слоя: *глубокий слой* пред-

Рис. 166. Строение кожи млекопитающего (сильное увеличение):

- 1 — наружный слой рогового эпидермиса, клетки которого спадают время от времени;
- 2 — глубокий слой эпидермиса с живыми клетками (мальпигиев слой);
- 3 — собственно кожа (кутис);
- 4 — волос;
- 5 — потовая железа;
- 6 — отверстие ее протока;
- 7 — сальная железа;
- 8 — мышцы волоса;
- 9 — соединительнотканнные волокна кожи;
- 10 — кровеносный сосуд;
- 11 — сосочек в основании волоса



ставлен живыми цилиндрическими или кубическими клетками, известен под названием *мальпигиева*, или *росткового*, *слоя*. Ближе к поверхности клетки более плоские. Полости этих клеток постепенно заполняет кератогиалин, что ведет к ее роговому перерождению и отмиранию. Поверхностно расположенные клетки постепенно снашиваются в виде мелкой «перхоти» или целыми лоскутами (так, например, бывает у тюленей). Снашивание *рогового слоя* эпидермиса восполняется постоянным нарастанием его за счет деления клеток мальпигиева слоя.

Эпидермис дает начало многим производным кожи, основные из которых — *волосы, ногти, когти, копыта, рога* (кроме оленьих), *чешуи, различные железы*. Образования эти описаны далее.

Собственно кожа, или *кутис*, у млекопитающих развита очень хорошо. Она состоит преимущественно из волокнистой соединительной ткани, сплетения волокон которой образуют сложный узор. В верхней части кутиса ветвятся кровеносные сосуды, лежат основания волосяных сумок, потовых желез. Нижняя часть кутиса состоит из очень рыхлой волокнистой ткани, в которой откладывается жир. Слой этот носит название *подкожной жировой клетчатки*. Наибольшего развития он достигает у водных зверей — китов, тюленей, у которых он в связи с полной (у китов) или частичной (у тюленей) редуцией волосяного покрова и физическими особенностями водной среды выполняет термоизоляционную роль. У некоторых наземных зверей также бывают большие подкожные жировые отложения. Особенно сильно накапливают жир виды, впадающие на зиму в спячку (суслики, сурки, барсуки и др.). Для них жир во время спячки служит основным энергетическим материалом.

Толщина кожи существенно различна у разных видов. Как правило, у видов холодных стран, имеющих пышный волосяной покров, она тоньше. Очень тонкая и непрочная кожа характерна для зайцев, к тому же она бедна кровеносными сосудами. Это имеет приспособительное значение. Хищник, схвативший зайца за кожу, легко вырывает из нее кусок, упуская самого зверька. Образовавшаяся же рана почти не кровоточит и быстро заживает. Своеобразная кожная хвостовая автотомия наблюдается у некоторых мышей, сонь, тушканчиков. Кожный хвостовой футляр у них легко обрывается и соскальзывает с хвостовых позвонков, что дает возможность схваченному за хвост зверьку уйти от врага.

Волосяной покров для млекопитающих столь же характерен, как покров из перьев для птиц или чешуйчатый покров для рептилий. Лишь немногие виды вторично полностью или частично его утратили. Так, вовсе не имеют волос дельфины, у китов есть зачатки волос на челюстях. У ластоногих волосяной покров редуцированный, особенно это заметно у моржей, в наименьшей мере — у ушастых тюленей (например, у котика), которые более чем другие виды ластоногих связаны с сушей.

Строение волоса видно на рис. 166. В нем можно различить выступающий над кожей ствол и сидящий в коже *корень*. Ствол состоит из *сердцевины*, *коркового слоя* и *кожицы*. Сердцевина представляет собой пористую ткань, между клетками которой находится воздух; именно эта часть волоса сообщает ему малую теплопроводность. Корковый слой, наоборот, очень плотный и придает волосу прочность. Тонкая наружная кожица защищает волос от механических и химических воздействий. Корень волоса в своей верхней части имеет цилиндрическую форму и является прямым продолжением ствола. В нижней части корень расширяется и заканчивается колбообразным вздутием — *луковицей волоса*, которая, как колпачок, охватывает вырост кутиса — *волосяной сосочек*. Кровеносные сосуды, входящие в этот сосочек, обеспечивают жизнедеятельность клеток луковицы волоса. Формирование и нарастание волос идет за счет размножения и видоизменения клеток луковицы. Ствол волоса является уже мертвым роговым образованием, неспособным к росту и изменению формы.

Погруженный в кожу корень волоса сидит в *волосяной сумке*. В воронку волосаной сумки открываются протоки *сальных желез*, секрет которых смазывает волос и сообщает ему большую прочность и водоупорность. К нижней части волосаной сумки прикрепляются мышечные волокна, сокращения которых вызывают движение сидящего в ней волоса. Это движение и обуславливает ошетиивание зверя.

Обычно волосы сидят в коже не перпендикулярно ее поверхности, а более или менее наклонно, т.е. прилегают к ней. Такой наклон волос выражен не у всех видов одинаково. Наименее заметен он у подземных зверей, например у крота.

Волосаной покров состоит из различных типов волос. Основные из них — это *пуховые волосы*, или *пух*, *остевые волосы*, или *ость*, *чувствующие волосы*, или *вибриссы*. У большинства видов основу шерстного покрова составляет густой *низкий пух*, или *подшерсток*. Между пуховыми волосами сидят более длинные, толстые и жесткие остевые волосы. У подземных зверей, например у крота, слепыша, меховой покров почти вовсе лишен остевых волос. Наоборот, у взрослых оленей, кабанов и тюленей редуцирован подшерсток, и покров состоит главным образом из ости. Отметим, что у молодых особей этих зверей подшерсток развит хорошо.

Волосаной покров периодически меняется. *Смена волос*, или *линька*, у некоторых видов бывает 2 раза в год: весной и осенью; таковы белка, лисица, песец, крот. Другие виды линяют только раз в год: весной выпадает старый мех, летом развивается новый, который окончательно созревает только к осени. Таковы, например, суслики.

Особую категорию волос представляют вибриссы. Это очень длинные жесткие волосы, выполняющие осязательную функцию.

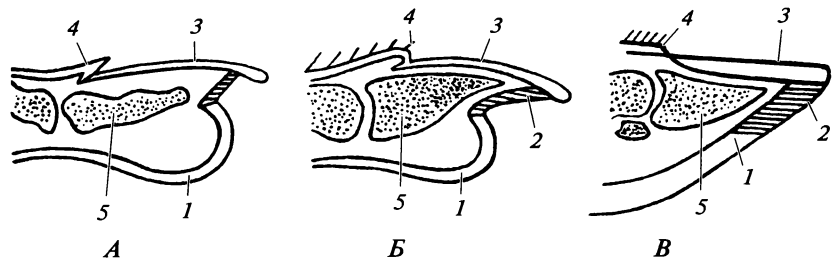


Рис. 167. Продольный разрез через конечные фаланги пальцев обезьяны (А), хищника (Б), копытного (В):

А — ноготь; Б — коготь; В — копыто: 1 — подушечка пальца; 2 — подошвенная пластинка; 3 — ногтевая пластинка; 4 — когтевой валик; 5 — конечная фаланга

Они сидят чаще на голове (так называемые усы), на нижней части шеи, на груди, а у некоторых лазающих древесных форм (например, у белки) и на брюхе. В основании волосяного мешка и в его стенках располагаются нервные рецепторы, воспринимающие соприкосновения стержня вибриссы с посторонними предметами.

Видоизменениями волос являются *щетины* и *иглы*.

Прочие роговые производные эпидермиса представлены *роговыми чешуями, ногтями, когтями, копытами, полыми рогами, роговым клювом*. Чешуя зверей по своему развитию и строению вполне сходна с одноименным образованием рептилий. Наиболее сильно развита чешуя у ящеров и панголинов, у которых она покрывает все тело. У очень многих мышевидных чешуйки имеются на лапах. Наконец, наличие чешуи на хвосте характерно для многих сумчатых, грызунов и насекомоядных.

Концевые фаланги пальцев подавляющего большинства зверей несут роговые придатки в виде *ногтей, когтей* или *копыт*. Наличие того или иного из этих образований и строение их находятся в прямой связи с условиями существования и образом жизни зверей (рис. 167). Так, у лазающих зверей пальцы имеют острые загнутые когти; у видов, роющих в земле норы, когти обычно несколько уплощены и расширены. Быстро бегающие крупные млекопитающие имеют копыта, при этом у лесных видов (например, у оленей), часто ходящих по болотам, копыта более широкие и плоские. У степных (антилопы) и особенно у горных видов (козлы, бараны) копыта маленькие, узкие; площадь опоры у них значительно меньше, чем у лесных копытных, ходящих зачастую по размягченному грунту или по снегу. Так, нагрузка на 1 см² подошвы у центральноазиатского горного козла равна в среднем 850 г, у лося — 500 г, у северного оленя — 140 г.

Роговыми образованиями являются также *рога* быков, антилоп, козлов и баранов. Они развиваются из эпидермиса и сидят на

костных стержнях, представляющих собой самостоятельные кости, сросшиеся с лобными костями. Рога оленей имеют иную природу. Они развиваются из кутиса и состоят из костного вещества.

Кожные железы у млекопитающих в отличие от птиц и рептилий многочисленны и разнообразны по строению и функции. Основные типы желез следующие: *потовые, сальные, пахучие, млечные*.

Потовые железы трубчатые, глубинные части их имеют вид клубка. Они открываются непосредственно на поверхности кожи. Продуктом выделения этих желез является пот, состоящий в основном из воды, в которой растворены мочевины и соли. Эти продукты не вырабатываются клетками желез, а поступают в них из кровеносных сосудов. Функция потовых желез заключается в охлаждении тела путем испарения выделяемой ими на поверхность кожи воды и в выделении продуктов обмена. Следовательно, эти железы выполняют одновременно терморегуляционную и выделительную функции. Потовые железы есть у большинства млекопитающих, но развиты они не у всех одинаково. Так, их очень мало у собак и кошек; у многих грызунов они имеются только на лапах, в паховой области и на губах. Совершенно отсутствуют потовые железы у китообразных, ящеров и некоторых других.

Сальные железы имеют гроздевидное строение и открываются почти всегда в воронку волосяной сумки. Жирный секрет этих желез смазывает волос и поверхностный слой эпидермиса кожи, предохраняя их от смачивания и снашивания.

Пахучие железы представляют видоизменение потовых или сальных желез, а иногда комбинацию тех и других (например, анальные железы кунных, секрет которых имеет очень резкий запах).

Особенно сильно развиты пахучие железы у американских скунсов, или вонючек (*Mephitis*), способных выпрыскивать большие порции выделений на значительное расстояние. Мускусные железы имеются у кабарги, выхухоли, бобра, ондатры; значение этих желез не вполне ясно, но, судя по тому, что наибольшее развитие они получают в период гона, деятельность их, видимо, связана с размножением; возможно, они стимулируют половое возбуждение.

Млечные железы — это своеобразное видоизменение простых трубчатых потовых желез. В простейшем случае — у австралийских однопроходных — они сохраняют трубчатое строение и открываются в сумки волос, расположенных группами на небольшом участке брюшной поверхности — так называемом железистом поле. У ехидны железистое поле находится в особой сумке, развивающейся в период размножения и служащей для вынашивания яйца, а потом и детеныша. У утконоса железистое поле располагается непосредственно на брюхе. Сосков у однопроходных нет, и детеныши слизывают молоко с волос, куда оно стекает из волосяных сумок. }

У сумчатых и плацентарных млечные железы имеют гроздевидное строение и протоки их открываются на сосках. Расположение желез

и сосков бывает различным. У лазающих по деревьям обезьян и висящих во время кормления летучих мышей имеется только одна пара сосков на груди; у бегающих копытных соски располагаются только в паховой области. У насекомоядных и хищных соски тянутся двумя рядами по всей нижней поверхности туловища. Число сосков стоит в прямой связи с плодовитостью вида и в некоторой степени соответствует числу одновременно рождающихся детенышей. Минимальное число сосков (2) характерно для обезьян, овец, коз, слонов и некоторых других; максимальное число сосков (10—24) свойственно мышевидным грызунам, насекомоядным, некоторым сумчатым.

Чрезвычайно важную роль у млекопитающих играют кожные покровы и их производные, обеспечивая механизмы *физической терморегуляции*, регулируя теплоотдачу. Большое значение имеет система кожных кровеносных сосудов: диаметр их просветов регулируется нервно-рефлекторным путем и может меняться в очень больших пределах. При расширении сосудов кожи теплоотдача резко увеличивается, при сужении, наоборот, сильно сокращается.

Охлаждение организма происходит также при испарении с поверхности кожи воды, выделяемой потовыми железами.

Густота и высота волосяного покрова у северных видов существенно меняются по сезонам. Так, у белки на огулке (задней части спины) на 1 см^2 летом бывает в среднем 4 200 волос, зимой — 8 100, у зайца-беляка — 8 000 и 14 700. Длина волос в миллиметрах на огулке такова: у белки летом пух — 9,4, ость — 17,4, а зимой — 16,8 и 25,9; у зайца-беляка летом пух — 12,3, ость — 26,4, зимой — 21,0 и 33,4. У тропических зверей таких резких изменений в длине шерсти не бывает в связи с малой разницей в температурных условиях зимой и летом.

В развитости потовых желез можно подметить географические и экологические закономерности. Так, среднее число этих желез на 1 см^2 у разводимого во влажных тропиках зебу равно 1 700, а у крупного рогатого скота, разводимого в Англии (шорт-хорн), — всего 1 060. Эта же особенность прослеживается при сравнении видов, в разной мере приспособленных к засушливым условиям. В качестве показателя приводим величину испарения, выраженную в миллиграммах за минуту на 100 см^2 поверхности кожи. При температуре 37°C у осла эта величина достигает 17 мг/мин, у верблюда — только 3; при температуре 45°C у осла — 35, у верблюда — 15; наконец, при температуре 50°C у осла — 45, у верблюда — 25 мг/мин (К. Шмидт-Ниельсон, 1972).

Не меньшее значение, чем участие в терморегуляции, имеет кожа в *химической сигнализации* млекопитающих.

Секрет кожных желез, как и другие пахнущие выделения (например, полового и пищеварительного трактов, моча, секрет специализированных желез), служит важным средством внутривидового общения — химической сигнализации млекопитающих. Особое значение этого типа сигнализации определяется дальностью ее дей-

ствия и длительностью сохранения сигнала. У животных, имеющих определенные участки обитания, особи, пары, семьи метят участок запахowymi метками, которые они оставляют на приметных предметах: кочках, камнях, пнях, отдельных деревьях или просто на поверхности земли.

Запаховые метки оставляют родители на детенышах, в гнезде и на следах движения за пределами гнезда или места нахождения детеныша, если гнездо не сооружается. Благодаря химической сигнализации олени, тюлени и такие норники, как лисицы, песцы, соболи, куницы, полевки, мыши, находят своих, а не чужих детенышей. В целом запаховая сигнализация имеет решающее значение в поведении млекопитающих.

Мышечная система. Мышечная система млекопитающих очень дифференцирована и отличается большим числом разнообразно расположенных мускулов. Характерно наличие куполообразной мышцы — *диафрагмы*, отграничивающей брюшную полость от грудной. В основном ее роль заключается в изменении объема грудной полости, что связано с актом дыхания. Значительное развитие получает *подкожная мускулатура*, приводящая в движение те или иные участки кожи. У ежей и ящеров она обуславливает возможность свертывания тела в клубок. Поднятие игл у ежей и дикобразов, «ощетинивание» зверей, движение чувствующих волос — вибрисс — также вызываются действием этой мускулатуры. На лице она представлена *мимической мускулатурой*, особенно развитой у приматов.

Скелет. Скелет млекопитающих по своей структуре сохраняет типичные черты скелета других наземных позвоночных, но более дифференцирован (рис. 168). Осевой скелет включает позвоночник и осевой череп. Характерными чертами в строении *позвоночного столба* млекопитающих являются плоские сочленовные поверхности позвонков (*латицельные позвонки*), между которыми располагаются *хрящевые диски (мениски)*, четко выраженная расчлененность позвоночника на отделы (шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой) и постоянное число шейных позвонков. Отклонения от указанных признаков редки и носят вторичный характер.

В *шейном отделе* млекопитающих всегда семь позвонков, хорошо выражены *атлант* и *эпистрофей*. Исключение представляют ламантин, у которого 6 шейных позвонков, и виды ленивцев, имеющие от шести до 10 шейных позвонков. Однако длина шейного отдела значительно варьирует. В отличие от птиц длина шеи у млекопитающих определяется не числом шейных позвонков, а длиной их тела. Наиболее сильно он развит у копытных, для которых подвижность головы очень важна при добыче пищи. Хорошо развита шея у хищников. Наоборот, у грызунов-норников и особенно у землероев шейный отдел короткий и подвижность головы у них малая.

Грудной отдел состоит чаще из 12—15 позвонков; у одного из броненосцев и бутылконосого кита (*Hyperoodon*) их девять, а у ленив-

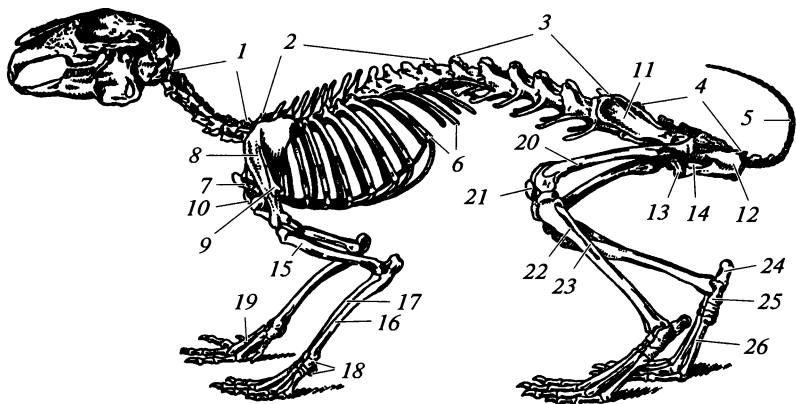


Рис. 168. Скелет кролика:

1 — шейные позвонки; 2 — грудные позвонки; 3 — поясничные позвонки; 4 — крестец; 5 — хвостовые позвонки; 6 — ребра; 7 — рукоятка грудины; 8 — лопатка; 9 — акромиальный отросток лопатки; 10 — коракоидный отросток лопатки; 11 — подвздошный отдел безымянной кости; 12 — седалищный отдел той же кости; 13 — лобковый отдел той же кости; 14 — запирающее отверстие; 15 — плечо; 16 — локтевая кость; 17 — лучевая кость; 18 — запястье; 19 — пясть; 20 — бедро; 21 — коленная чашечка; 22 — большая берцовая кость; 23 — малая берцовая кость; 24 — пяточная кость; 25 — таранная кость; 26 — плюсна

цев рода *Choloepus* — 24. К передним грудным позвонкам (обычно к семи) причленяются ребра, соединенные с грудиной (истинные ребра), образуя грудную клетку. Остальные грудные позвонки несут ребра, не достигающие до грудины (ложные ребра). Грудина представляет собой сегментированную костную пластинку, заканчивающуюся удлиненным хрящом — *мечевидным отростком*. Расширенный передний сегмент носит название *рукоятки грудины*. У летучих мышей и у зверей, конечности которых приспособлены для рытья, грудина теряет ясно выраженную сегментацию и несет киль, служащий, как и у птиц, для прикрепления грудных мышц.

В *поясничном отделе* число позвонков варьирует от двух до девяти. Позвонки эти несут рудиментарные ребра.

Крестцовый отдел чаще состоит из четырех сросшихся позвонков. При этом только первые два позвонка являются истинно крестцовыми, а остальные — присосшими к крестцу хвостовыми позвонками.

У хищных зверей крестцовых позвонков три, а у утконоса, как и у рептилий, — два. Число хвостовых позвонков наиболее изменчиво. Так, у гиббона их три, а у длиннохвостого ящера — 49.

Подвижность позвоночника у разных видов зверей различна. Наибольшую подвижность имеют мелкие зверьки, которые при движении часто выгибают спину дугой. Наоборот, у крупных копытных все

отделы позвоночника (кроме шейного и хвостового) перемещаются незначительно, и при беге работают только конечности.

Череп млекопитающих (рис. 169) характеризуется относительно более крупной мозговой коробкой, что связано с большими размерами головного мозга. У молодых зверей мозговая коробка по сравнению с лицевой частью обычно развита относительно сильнее, чем у взрослых. Число отдельных костей в черепе млекопитающих меньше, чем у предыдущих групп позвоночных. Это обусловлено срастанием ряда костей между собой в комплексы, что особенно характерно для мозговой коробки. Так, срастаются основная, боковые и верхняя затылочная кости; сращение ушных костей приводит к образованию *единой каменной кости*. Крылоклиновидная кость срастается с основной клиновидной костью, а глазоклиновидная кость срастается с передней клиновидной костью. Швы между костными комплексами зарастают сравнительно поздно, особенно в области мозгового черепа, что создает возможность увеличения объема головного мозга по мере роста животного.

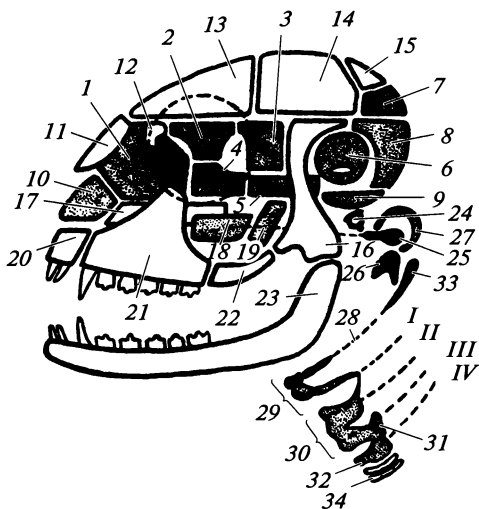


Рис. 169. Схема строения черепа млекопитающих:

1 — решетчатая кость; 2 — глазоклиновидная; 3 — крыловидная; 4 — передняя клиновидная; 5 — основная клиновидная; 6 — каменная; 7 — верхняя затылочная; 8 — боковая затылочная; 9 — основная затылочная; 10 — хрящ носовой перегородки; 11 — носовая; 12 — слезная; 13 — лобная; 14 — теменная; 15 — межтеменная; 16 — чешуйчатая; 17 — сошник; 18 — нёбная; 19 — крылоклиновидная; 20 — межчелюстная; 21 — верхнечелюстная; 22 — скуловая; 23 — зубная; 24 — стремечко; 25 — наковальня; 26 — молоточек; 27 — барабанная кость; 28 — остатки гиоида; 29 — подъязычный аппарат; I—IV — остатки жаберных дуг; 30 — щитовидный хрящ; 31 — черпаловидный хрящ; 32 — перстневидный хрящ; 33 — шиловидный отросток; 34 — трахея

Затылочная область сформирована единой, как указано, *затылочной* костью. Она имеет два мышелка для сочленения с атлантом. Крыша мозгового черепа образована парными *теменными*, *лобными* и *носовыми* костями и непарной *межтеменной* костью. Бока черепной коробки образованы *чешуйчатыми* костями, от которых наружу и вперед отходят *скуловые* отростки. Последние соединяются со *скуловой* костью, которая, в свою очередь, спереди сочленена со *скуловым* отростком верхнечелюстной кости. В итоге образуется характерная для млекопитающих *скуловая дуга*.

Дно мозговой части черепа образовано *основной* и *переднеклиновидной* костями, а дно лицевой, висцеральной части — *крыловидными*, *нёбными* и *верхнечелюстными* костями. В дне черепа, в области *слуховой капсулы*, располагается свойственная только млекопитающим *барабанная* кость. Слуховые капсулы окостеневают, как уже указано, несколькими центрами, но в конечном счете формируется только одна парная *каменистая* кость.

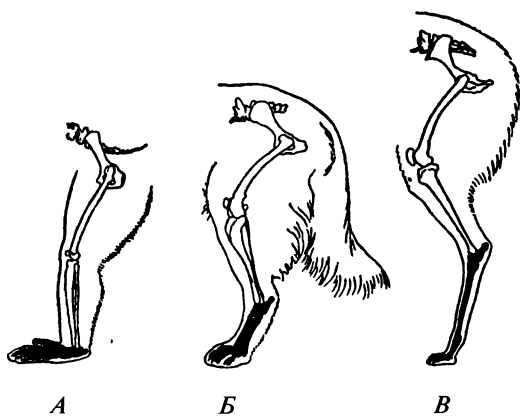
Верхние челюсти состоят из парных *межчелюстных* и *верхнечелюстных* костей. Характерно развитие *вторичного костного нёба*, оно образовано нёбными отростками межчелюстных и верхнечелюстных костей и нёбными костями. В связи с образованием вторичного костного нёба хоаны открываются не между верхнечелюстными костями, как у других наземных позвоночных (кроме крокодилов и черепах), а позади нёбных костей. Такое строение нёба предотвращает перерыв дыхания в то время, как пищевой комок задерживается в ротовой полости для его пережевывания.

Нижняя челюсть представлена парными *зубными* костями, которые причленяются к скуловым отросткам чешуйчатых костей. *Сочленовная кость* превращается в слуховую косточку — *молоточек*; *квадратная кость* — в другую слуховую косточку — *наковальню*. Вместе со *стремечком* (гомолог гиомандибуляре) они лежат в полости среднего уха. Наружная стенка этой полости, а также часть наружного слухового прохода окружены упомянутой выше барабанной костью (*tympanicum*), гомологичной угловой кости — нижней челюсти прочих позвоночных. Таким образом, у млекопитающих наблюдается дальнейшее превращение части висцерального аппарата в слуховой аппарат среднего и наружного уха.

Плечевой пояс млекопитающих сравнительно прост. Основой его становится *лопатка*, к которой прирастает рудиментарный *коракоид*. Только у однопроходных *коракоид* существует в виде самостоятельной кости. *Ключица* имеется у тех млекопитающих, передние конечности которых совершают разнообразные сложные движения и у которых наличие *ключицы* обеспечивает более прочное причленение плечевой кости и упрочение всего плечевого пояса, например у обезьян. У видов, которые перемещают передние конечности только или преимущественно в плоскости, параллельной главной оси тела, *ключицы* рудиментарны или отсутствуют. Таковы копытные, грызуны и прочие.

Рис. 170. Задние конечности стопо- и пальце-ходящих млекопитающих (элементы стопы зачернены):

А — обезьяна павиан; *Б* — собака; *В* — лама



Тазовый пояс состоит из трех типичных для наземных позвоночных парных костей: *подвздошных, седалищных и лобковых*. У многих видов эти кости срастаются в одну безымянную кость.

Скелет парных конечностей сохраняет все основные черты строения типичной пятипалой конечности. Однако в связи с разнообразием условий существования и характером использования конечностей детали их строения весьма различны (рис. 170). У наземных форм значительно удлинены проксимальные отделы — бедро, голень. У водных зверей, наоборот, эти отделы укорочены, а удлинены дистальные отделы — пясть, плюсна и особенно фаланги пальцев. Превращенные в ласты конечности в этом случае двигаются отдельно от тела — чаще действуют как единое целое с туловищем. Перемещение же отделов конечностей относительно друг друга развито сравнительно слабо. У летучих мышей только первый палец передних конечностей развит нормально, остальные пальцы очень сильно удлинены; между ними расположена кожистая перепонка, образующая основную часть поверхности крыла. У быстро бегающих зверей предплюсна, плюсна, запястье и пясть располагаются более или менее отвесно, например у собаки. У наиболее совершенных бегунов — копытных — сокращается число пальцев. Первый палец атрофируется, и животные ступают либо на одинаково развитые третий и четвертый пальцы, между которыми проходит ось конечности (парнокопытные), либо преимущественное развитие получает один третий палец, через который и проходит ось конечности (непарнокопытные).

Укажем в этой связи максимальную скорость передвижения некоторых млекопитающих (в км/ч): короткохвостая землеройка — 4, красная полевка — 7, лесная мышь — 10, красная белка — 15, дикий кролик — 32—40, заяц — 55—72, лев — 50, красная лисица — 72, гепард — 105—112, верблюд — 15—16, африканский слон — 24—40, газель Гранта — 40—50.

Органы пищеварения. Органы пищеварения характеризуются большой сложностью, которая выражается в общем удлинении пищеварительного тракта, в большей, чем у других позвоночных, его дифференцировке и в лучшей развитости пищеварительных желез.

Пищеварительный тракт начинается *предротовой полостью*, или *преддверием* рта. Оно расположено между свойственными только млекопитающим *мясистыми губами, щеками и челюстями*. У ряда видов хомяков, бурундуков, обезьян преддверие рта, расширяясь, образует большие *защечные мешки*. Мясистые губы служат у детенышей для сосания молока, а у взрослых для схватывания пищи, а преддверие рта — для временного ее резервирования: хомяки и бурундуки переносят в защечных мешках запасы пищи в свои норы. Мясистых губ нет у однопроходных и китообразных.

За челюстями лежит *ротовая полость*, в которой пища подвергается механическому измельчению и химическому воздействию. У зверей имеются четыре пары *слюнных желез*. Развитость слюнных желез находится в зависимости от характера питания. У китообразных они практически не развиты; у жвачных, наоборот, они получили исключительно сильное развитие. Так, корова в сутки выделяет около

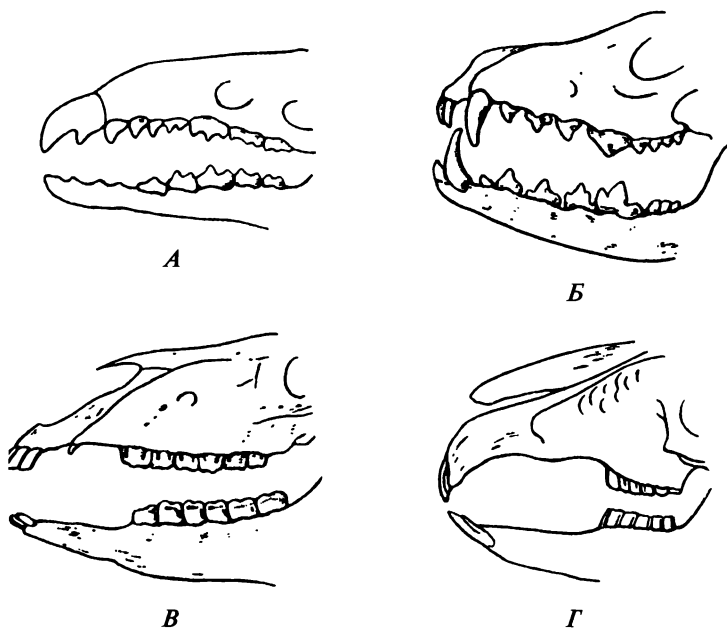


Рис. 171. Схема строения зубного ряда некоторых млекопитающих:

А — насекомоядные (землеройка); *Б* — хищные (лисица); *В* — однокопытные (лошадь); *Г* — зайцеобразные (заяц)

56 л слюны, которая имеет огромное значение для смачивания грубой пищи и для наполнения жидкой средой полостей желудка, где происходит бактериальное расщепление клетчатки пищевой массы.

Секрет щечных желез летучих мышей, наносимый на летательные перепонки, сохраняет их эластичность и предохраняет от высыхания. Слюна вампиров, питающихся кровью, обладает антикоагулирующими свойствами, т.е. препятствует свертыванию крови. Слюна некоторых землероек ядовита, секрет их подчелюстной железы вызывает смерть мыши менее чем через 1 мин после инъекции. Токсичность слюнных желез примитивных млекопитающих рассматривается как отражение их филогенетической связи с рептилиями.

Млекопитающие *гетеродонтны*, т.е. их зубы дифференцированы на *резцы*, *клыки*, *предкоренные*, или *ложные коренные*, и *коренные*. Число зубов, их форма и функция существенно различаются у разных групп зверей (рис. 171). Так, например, малоспециализированные насекомоядные обладают большим числом сравнительно слабодифференцированных зубов. Для грызунов и зайцеобразных характерно сильное развитие резцов, отсутствие клыков и плоская жевательная поверхность коренных зубов. Такое строение зубной системы связано с характером питания: резцами они срезают или обгрызают растительность, а коренными зубами перетирают пищу, как жерновами. Хищные характеризуются сильно развитыми клыками; они используются для схватывания, а часто и для умерщвления добычи. Коренные зубы хищных имеют режущие вершины и плоские жевательные выступы. Задний ложнокоренной зуб верхней челюсти и первый истинно коренной нижней челюсти у хищных обычно выделяются своей величиной; они носят название «хищных» зубов.

Общее число зубов и их распределение по группам для видов зверей вполне определено и постоянно и служит важным систематическим признаком. Для его обозначения пользуются зубными формулами, построенными в виде дробей. Числитель показывает число зубов в верхней челюсти, знаменатель — в нижней. Группы зубов обозначают начальными буквами их латинских названий: *резцы* — *i* (*incisivi*), *клыки* — *c* (*canini*), *ложнокоренные* — *pm* (*praemolares*), *коренные* — *m* (*molares*). Для сокращения пишут число зубов в одной половине челюсти.

Зубная формула волка такова:

$$i \frac{3}{3}; c \frac{1}{1}; pm \frac{4}{4}; m \frac{2}{3} = 21 \times 2 = 42.$$

Зубная формула кролика:

$$i \frac{2}{1}; c \frac{0}{0}; pm + m \frac{6}{5} = 14 \times 2 = 28.$$

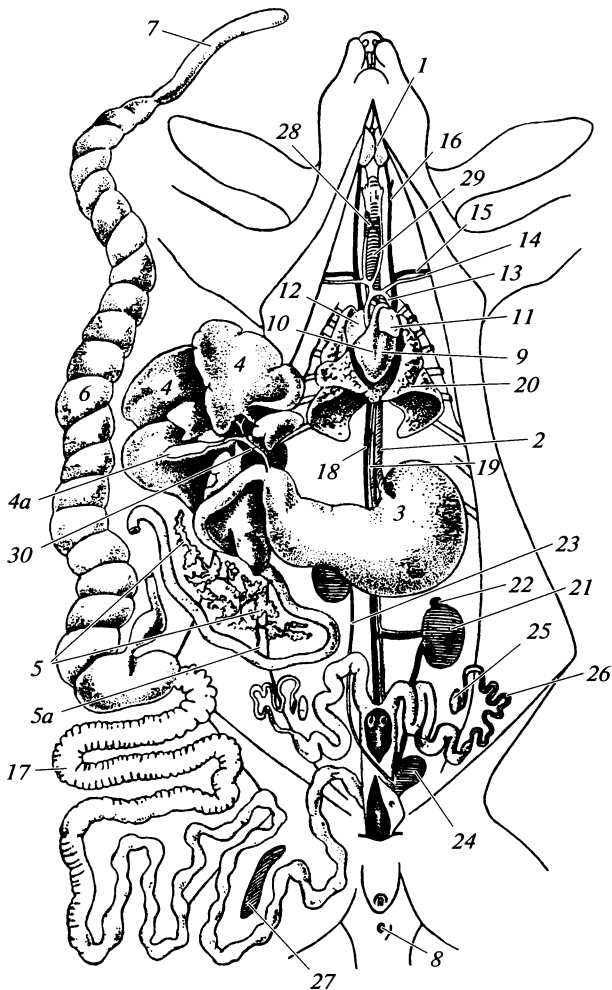


Рис. 172. Общее расположение внутренностей у самки кролика:

1 — подчелюстная слюнная железа; 2 — пищевод; 3 — желудок; 4 — печень (откинута кверху); 4a — желчный пузырь; 5 — поджелудочная железа; 5a — проток поджелудочной железы; 6 — слепая кишка; 7 — ее червеобразный отросток; 8 — заднепроходное отверстие; 9 — левый желудочек сердца; 10 — правый желудочек сердца; 11 — левое предсердие; 12 — правое предсердие; 13 — дуга аорты; 14 — левая подключичная артерия; 15 — левая подключичная вена; 16 — левая яремная вена; 17 — толстый кишечник; 18 — задняя полая вена; 19 — аорта; 20 — левое легкое; 21 — левая почка; 22 — левый надпочечник; 23 — правый мочеточник; 24 — мочевого пузыря; 25 — левый яичник; 26 — левый яйцевод; 27 — селезенка; 28 — щитовидная железа; 29 — трахея; 30 — желчный проток

Зубы сидят в ячейках челюстных костей, т.е. они *текодонтные*, и у большинства видов зверей меняются один раз в жизни (зубная система *дифиодонтная*).

Между ветвями нижней челюсти помещается мускулистый *язык*, служащий отчасти для схватывания пищи (бычьи, муравьеды, ящеры) и для лакания воды, отчасти для переворачивания пищи в полости рта во время ее пережевывания.

Позади ротовой области располагается *глотка*, в верхнюю часть которой открываются внутренние ноздри и евстахиевы трубы. На нижней поверхности глотки расположена щель, ведущая в гортань. *Пищевод* хорошо выражен (рис. 172). Мускулатура его чаще гладкая, но у некоторых, например у жвачных, сюда проникает из глоточной области поперечно-полостая мускулатура. Эта особенность обеспечивает произвольное сокращение пищевода при отрыгивании пищи.

Желудок явственно обособлен от других отделов пищеварительного тракта и снабжен многочисленными железами. Объем желудка и его внутреннее строение различны у разных видов, что связано с характером пищи (рис. 173). Наиболее просто устроен желудок у однопроходных, у которых он имеет вид простого мешка. У большинства желудка разделен на большее или меньшее число отделов.

Усложнение желудка связано со специализацией питания, например поглощением огромной массы грубых кормов (жвачные), или недоразвитостью ротового пережевывания пищи (некоторые виды, питающиеся насекомыми). У некоторых южноамериканских муравьедов в выходной части желудка дифференцируется отдел с настолько твердыми складками, что они выполняют функцию зубов, перетирающих пищу.

Сложно устроен желудок у жвачных копытных, например у коровы. Он состоит из четырех отделов: 1) рубца, внутренняя поверхность которого несет твердые вздутия; 2) сетки, стенки которой разделены на ячейки; 3) книжки со стенками, несущими продольные складки; 4) сычуга, или железистого желудка. Попавшие в рубец кормовые массы под влиянием слюны и деятельности бактерий и простейших подвергаются брожению. Из рубца пища благодаря перистальтическим движениям поступает в сетку, откуда она отрыгивается снова в рот. Здесь пища размельчается зубами и обильно смачивается слюной. Получившаяся таким образом полужидкая масса заглатывается и по узкому желобку, соединяющему пищевод с книжкой, поступает в нее и далее в сычуг (см. рис. 173).

Описанное приспособление имеет большое значение, так как пищей жвачных является трудноперевариваемая растительная масса, а в желудке у них живет огромное количество бродильных бактерий и простейших, деятельность которых существенно способствует перевариванию пищи, в том числе грубой клетчатки.

Собственно *кишечник* подразделяется на тонкий, толстый и прямой отделы. У видов, питающихся грубым растительным кор-

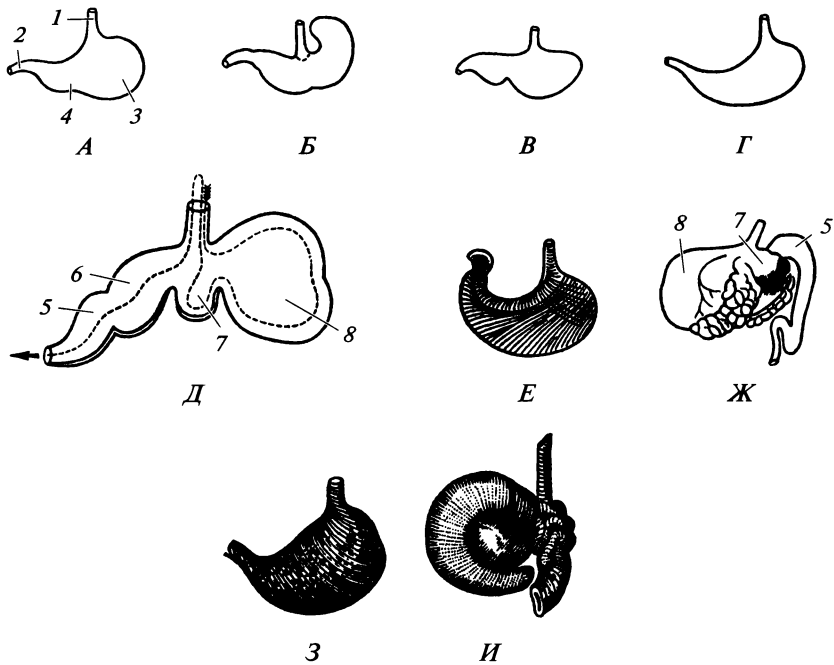


Рис. 173. Различные формы желудков млекопитающих:

А — собаки; Б — крысы; В — мыши; Г — куницы; Д — жвачного (пунктирная стрелка указывает направление движения пищи); Е — человека; Ж — верблюда; З — ехидны; И — трехпалого ленивца; 1 — пищевод; 2 — кишка; 3 — кардинальный отдел желудка; 4 — его пилорический отдел; 5 — сычуг; 6 — книжка; 7 — сетка; 8 — рубец

мом (например, у грызунов), на границе тонкого и толстого отделов отходит длинная и широкая слепая кишка, заканчивающаяся у некоторых зверей (например, зайцы, полуобезьяны) червеобразным отростком. Слепая кишка выполняет роль «бродильного чана» и развита тем сильнее, чем больше растительной клетчатки поглощает животное. У мышей, питающихся семенами и отчасти вегетативными частями растений, слепая кишка составляет 7—10 % от общей длины всех отделов кишечника, а у полевок, кормящихся в большей мере вегетативными частями растений, — 18—27 %. У плотоядных видов слепая кишка развита слабо или отсутствует.

В этой же связи варьирует и длина толстого отдела кишечника. У грызунов он составляет 29—53 % общей длины кишечного тракта, у насекомоядных и рукокрылых — 26—30 %, у хищных — 13—22 %. Общая длина кишечника варьирует очень сильно. Как правило, у растительноядных видов кишечник относительно более длинный, чем у всеядных и плотоядных. Так, у некоторых летучих мышей кишечник

Водный баланс североамериканского пустынного грызуна — кенгуровой крысы (по К. Шмидту-Ниельсону, 1982)

Поступление воды, %		Потери воды, %	
Питьевая вода	0	Испарение	70
Пища	10	С мочой	25
Метаболическая вода	90	С калом	5

длиннее тела в 2,5 раза, у насекомых — в 2,5—4,2, у хищных — в 2,5 (ласка), в 6,3 (собака), у грызунов — в 5,0 (полуденная песчанка), в 11,5 (морская свинка), у лошади — в 12,0, у овцы — в 29 раз.

Характеризуя строение и функционирование пищеварительного тракта, коснемся вкратце проблемы обеспечения организма млекопитающих водой.

Многие виды хищников и копытных регулярно посещают водопой. Другие довольствуются водой, получаемой с сочной пищей. Однако есть и такие, которые никогда не пьют и кормятся очень сухими кормами, например многие пустынные грызуны. В этом случае основным источником водообеспечения служит вода, возникающая при обмене веществ, — так называемая метаболическая вода (табл. 14).

Метаболическая вода — один из обязательных продуктов превращения органических веществ в организме. Однако при метаболизме разных веществ образуется разное количество воды. Первое место занимают жиры. При использовании за сутки 1 кг жира образуется около 1 л воды, 1 кг крахмала — 0,5 л, 1 кг протеинов — 0,4 л (К. Шмидт-Ниельсон, 1982).

Под *диафрагмой* расположена *печень*. Желчный проток впадает в первую петлю тонких кишок. В этот же отдел кишечника впадает проток и *поджелудочной железы*, которая лежит в складке брюшины.

Органы дыхания. Как и у птиц, по существу единственными органами дыхания млекопитающих являются *легкие*. Роль кожи в газообмене незначительна: только около 1% кислорода поступает через кожные кровеносные сосуды. Сказанное понятно, если учесть, во-первых, ороговение эпидермиса и, во-вторых, ничтожную общую поверхность кожи сравнительно с суммарной дыхательной поверхностью легких, которая у млекопитающих в 50—100 раз больше, чем поверхность кожи.

Характерно усложнение верхней *гортани* (рис. 174). В основании ее лежит кольцеобразный *перстневидный хрящ*; передняя и боковые стенки гортани образованы свойственным только млекопитающим

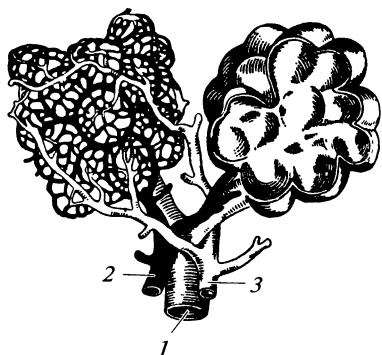
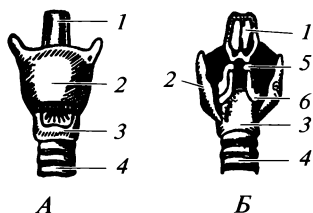


Рис. 174. Гортань кролика:

вид спереди (А) и сзади (Б); 1 — надгортанник; 2 — щитовидный хрящ; 3 — перстневидный хрящ; 4 — трахея; 5 — сантонинов хрящ; 6 — черпаловидный хрящ

Рис. 175. Схема строения легочных пузырьков млекопитающего (на левом осталась только сеть капиллярных сосудов, на правом — вскрытый пузырек без сосудов):

1 — бронх; 2 — артерия; 3 — вена

щитовидным хрящом. Над перстневидным хрящом по бокам спинной стороны гортани находятся парные *черпаловидные хрящи*. К переднему краю щитовидного хряща примыкает тонкий лепесткообразный *надгортанник*. Между перстневидным и щитовидным хрящами расположены небольшие мешковидные полости — *желудочки гортани*. *Голосовые связки* в виде парных складок слизистой оболочки гортани лежат между щитовидными и черпаловидными хрящами. Хорошо развиты *трахея* и *бронхи*. В области легких бронхи делятся на большое число мелких веточек. Самые мелкие веточки — *бронхиолы* — заканчиваются пузырьками — *альвеолами*, имеющими ячеистое строение (рис. 175). Здесь ветвятся кровеносные сосуды. Число альвеол огромно: у хищных их 300 — 500 млн, у малоподвижных ленивцев — около 6 млн. В связи с возникновением альвеол образуется огромная поверхность для газообмена. Так, например, общая поверхность альвеол у человека равна 90 м². При расчете на единицу дыхательной поверхности (в см²) приходится у ленивца 6 альвеол, у домашней кошки — 28, у домово́й мыши — 54, у летучей мыши — 100.

Обмен воздуха в легких обусловлен изменением объема грудной клетки, возникающим в результате движения ребер и особой, куполообразно вдающейся в грудную полость мышцы — диафрагмы. Число дыхательных движений зависит от величины животного, что связано с различием в интенсивности обмена веществ. Так, у лошади оно достигает 8 — 16 в 1 мин, у человека — 15 — 20, у крысы — 100 — 150, у мыши — около 200. Обратную зависимость между интенсивностью метаболизма и размерами тела наглядно демонстрирует табл. 15 по потреблению кислорода разными по размерам зверями.

Потребление кислорода млекопитающими разных размеров
(по Л. Проссеру и др., 1977)

Вид	Масса тела, г	Потребление кислорода, мл/(г·ч)
Землеройка	3,5	7—10,6
Рыжая полевка	22	2,3
Бурундук	72—145	0,8
Заяц	1600	0,96
Тюлень	26000	0,6
Дельфин	170000	0,22—0,34
Верблюд	17000— 330000	0,03—0,04
Слон	3700000	0,07—0,11
Сумчатая мышь	8,5	1,26
Кенгуру	33000	0,2
Ехидна	4000	0,22

Приведенные в таблице данные свидетельствуют также о более низком уровне обмена у однопроходных и сумчатых по сравнению с плацентарными, что соответствует примитивности их общей организации. Для сравнения укажем, что у чешуйчатых рептилий этот показатель (потребление кислорода, мл/(г·ч)) равен всего 0,12—0,3, а у амфибий — 0,012—0,075 (Л. Проссер и др., 1977).

Соответственно всему сказанному теплопродукция у зверей высокая, хотя и в этом случае видна зависимость от размеров тела. Так, у землеройки она составляет 151,2 Дж/(г·ч), у кошки — 12,6, у собаки — 8,4, у слона — 2,1 Дж/(г·ч) (К. Шмидт-Ниельсон, 1982).

Вентиляция легких не только обуславливает газообмен, но и имеет существенное значение для терморегуляции. Особенно это характерно для видов со слабо развитыми потовыми железами. У них охлаждение тела при его перегревании в значительной мере достигается повышением испарения воды, пары которой выводятся вместе с выдыхаемым из легких воздухом (так называемое *полипноное*). Например, собака в покое выдыхает 2 л воздуха в минуту; при резком повышении температуры среды количество выдыхаемого воздуха доходит до 50—75 л/мин, а количество испаряемой воды может дойти до 200 см³/ч.

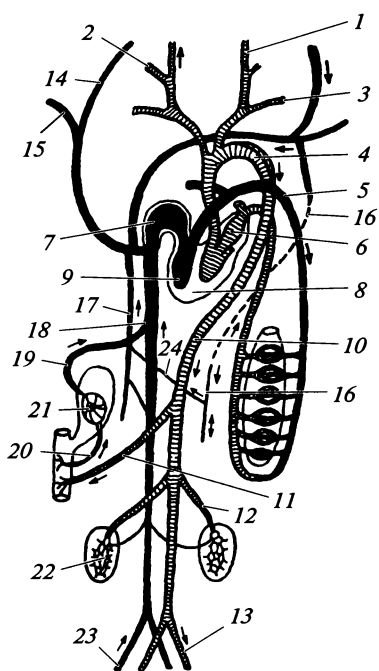


Рис. 176. Схема строения кровеносной системы млекопитающих: 1 — внешняя сонная артерия; 2 — внутренняя сонная артерия; 3 — подключичная артерия; 4 — дуга аорты; 5 — легочная артерия; 6 — левое предсердие; 7 — правое предсердие; 8 — левый желудочек; 9 — правый желудочек; 10 — спинная аорта; 11 — внутренностная артерия; 12 — почечная артерия; 13 — подвздошная артерия; 14 — яремная вена; 15 — подключичная вена; 16 — левая непарная вена; 17 — правая непарная вена; 18 — задняя полая вена; 19 — печеночная вена; 20 — воротная вена печени; 21 — печень; 22 — почка; 23 — подвздошная вена; 24 — поперечная вена

Оценивая значение полипное для увеличения теплоотдачи, следует учитывать, что в этом случае увеличивается в первую очередь не легочная вентиляция, а вентиляция дыхательных путей. Так, у быка при общем росте вентиляции с 50 до 300 л/мин альвеолярная вентиляция возрастает с 25 до 75 л/мин, т.е. в 3 раза, а вентиляция мертвого пространства — с 25 до 225 л/мин, т.е. в 9 раз (К. Шмидт-Ниельсон, 1976).

Прослеживаются экологические особенности. Так, пустынные североамериканские грызуны — кенгуровые крысы — теряют с дыханием 50—57 мг воды на 1 мл потребленного кислорода, а белые (лабораторные) мыши и крысы — 85—94 мг (К. Шмидт-Ниельсон, 1982).

Кровеносная система. Как и у птиц, имеется только одна *дуга аорты* (но левая), отходящая от толстостенного левого желудочка. Главные артериальные сосуды отходят от аорты различно. Обычно от аорты отходит короткая *безымянная артерия*, которая делится на *правую подключичную артерию*, *правую и левую сонные артерии*, *левая же подключичная артерия* отходит самостоятельно от дуги аорты. В других случаях левая сонная артерия отходит не от безымянной артерии, а самостоятельно от дуги аорты. *Спинная аорта*, как и у всех позвоночных, лежит под позвоночным столбом. От нее отходит ряд ветвей к мускулатуре и внутренним органам.

Для венозной системы характерно отсутствие воротного кровообращения в почках. *Левая передняя полая вена* лишь у немногих видов впадает в сердце самостоятельно: чаще она сливается с *правой передней полой веной*, которая и изливает всю кровь от переднего отдела тела в правое предсердие. Характерно наличие остатков задних кардинальных вен — так называемых *непарных вен*. У большинства видов *правая непарная вена* самостоятельно впадает в переднюю полую вену, а *левая непарная вена* утрачивает связь с полой веной и впадает в правую непарную вену через *поперечную вену* (рис. 176).

Относительные размеры сердца различны у видов с разным образом жизни и в конечном счете с различной интенсивностью обмена веществ. Так, *сердечный индекс* (относительная масса сердца, выраженная в процентах к общей массе тела) у кашалота 0,3, у африканского слона — 0,4, у ленивца — 0,3, у серой полевки — 0,6, у ушана — 1,2—1,4, у обыкновенной землеройки — 1,4.

Связь между размерами тела и величиной сердца хорошо подтверждается и сопоставлением сердечного индекса систематически и экологически близких видов животных. Так, у крупного сурка-байбака этот показатель равен 0,47, у большого суслика — 0,61, а у малого суслика — 0,82.

Наряду с этим сердечный индекс зависит и от двигательной активности. Сравним этот показатель у сходных по величине мышей, перемещающихся много и быстро, и серых полевок, относительно малоподвижных: полевая мышь — 0,89, лесная мышь — 0,85, полевка обыкновенная — 0,54, полевка-экономка — 0,47 (С. С. Шварц, 1968).

К сказанному добавим, что у домашнего кролика относительные размеры сердца в 3 раза меньше, чем у дикого зайца-русака. Примерно та же закономерность выявляется и при сличении этого показателя у комнатной и охотничьей гончей собак. В этой же связи различна и частота сокращений сердца (табл. 16).

Таблица 16

**Частота пульса и интенсивность метаболизма
у некоторых млекопитающих**

Виды животных	Масса тела, г	Частота пульса в мин	Интенсивность метаболизма на кг массы тела за 24 ч, кДж
Мышь	25	600	1680
Собака	6 500	120	277
Овца	50 000	70—80	113
Бык	500 000	43	101

Особенности крови у разных позвоночных (по П. В. Терентьеву, 1961; Л. Проссеру и Ф. Брауну, 1967; Л. Проссеру и др., 1977)

Группы позвоночных	Количество крови, % к массе тела	Количество эритроцитов в 1 мм ³ крови, млн	Кислородная емкость крови, % на единицу объема
Рыбы хрящевые	—	0,15	6,0
Рыбы костные	1,5—3,0	—	8,8
Амфибии хвостатые	3,0	0,12	3,0—10,0
Амфибии бесхвостые	4,2—4,9	0,48	—
Рептилии	4,2—7,4	0,98	7,0—12,0
Птицы	5,7—9,0	2,7—3,5	10,0—22,0
Млекопитающие	5,5—9,5	8,4	15,0—24,0

В связи с интенсивностью сердечной деятельности кровяное давление у млекопитающих столь же высокое, как и у птиц. У морского слона оно равно 120/90 мм рт. ст., у крысы — 130/90, у собаки — 112/56 мм рт. ст. Для сравнения укажем, что у чешуйчатых рептилий этот показатель лежит в пределах 14/10—80/60, а у амфибий 22/12—30/25 (Л. Проссер и др., 1978).

Общее количество крови у млекопитающих больше, чем у позвоночных нижестоящих групп. Выгодно отличается кровь млекопитающих и по ряду ее биохимических свойств, отчасти связанных с безъядерностью эритроцитов. Млекопитающие обладают не только относительно большим количеством крови, но, что еще важнее, большой ее *кислородной емкостью*. В свою очередь, это связано с большим числом эритроцитов и большим количеством гемоглобина. У низших позвоночных (рыбы, амфибии) его содержится в среднем 5—10 г, а у млекопитающих — 10—15 г на 100 см³ крови. Некоторые обобщенные данные по особенностям крови у разных позвоночных приведены в табл. 17.

Своеобразные приспособления возникают при водном образе жизни, когда возможность атмосферного дыхания периодически прерывается. Это выражается, с одной стороны, в резком увеличении количества связывающего кислород гемоглобина в мышцах (миоглобина) — около 50 % всего гемоглобина организма. Кроме того, у надолго погружающихся в воду зверей отключается периферическое крово-

обращение, на постоянном уровне остается кровоснабжение мозга и сердца.

С другой стороны, у водных и полуводных млекопитающих при погружении в воду уменьшается число сердцебиений (так называемая брадикардия), что приводит к замедленному току крови и более полному использованию кислорода крови. Например, у тюленя (*Phoca vitulina*), находящегося в непогруженном состоянии, число сокращений сердца в 1 мин равно 180. Через 11 с после погружения оно уменьшается до 60, через 27 с — до 35 и далее устанавливается на уровне 30 в течение всего времени нахождения зверя под водой.

Кислородная емкость крови у ныряющих животных наибольшая. Так, у утконоса она равна 24 об. %, у ондатры — 25, у сивуча — 19, у обыкновенного дельфина — 26, у кашалота — 29 об. %.

Кислородная емкость крови меняется и при изменении разреженности атмосферы по отношению к высоте над уровнем моря.

Конечно, повышение кислородной емкости крови зависит и от степени двигательной активности вида. Винторогий козел более подвижен, чем тур, и еще более, чем домашние овцы и козы, поэтому у него большая кислородная емкость крови.

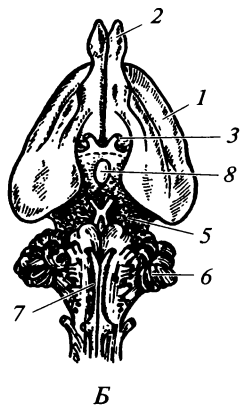
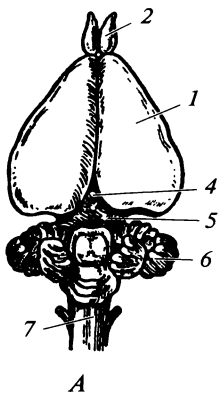
Учитывая все изложенное о явлениях газообмена и кровообращения, есть все основания заключить, что общий уровень метаболизма у млекопитающих заметно более высокий, чем у их филогенетических предшественников, и близок к таковому у птиц.

Кроветворные органы специализированы. Костный мозг продуцирует эритроциты, гранулоциты, тромбоциты. Селезенка и лимфатические железы — лимфоциты.

Нервная система. Нервная система млекопитающих, как и у других позвоночных, включает центральную: головной и спинной мозг и периферическую — отходящие от них нервы. Головной мозг (рис. 177) относительно крупных размеров, что обуславливается увеличением объема полушарий переднего мозга и мозжечка.

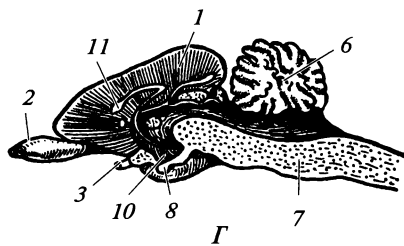
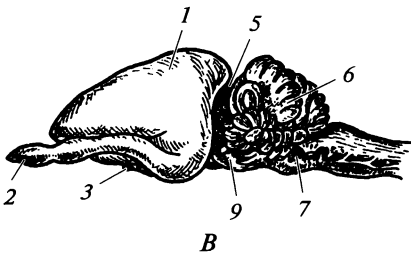
Развитие переднего мозга выражается в разрастании его крыши — *вторичного мозгового свода (неопаллиума)*, а не полосатых тел, как у птиц; он состоит из нервных клеток и безмякотных нервных волокон. В связи с развитием *коры мозга* серое мозговое вещество у млекопитающих расположено поверх белого вещества. В коре мозга расположены центры высшей нервной деятельности. Сложное поведение млекопитающих, сложные реакции их на различные внешние раздражения прямым образом связаны с прогрессивным развитием коры полушарий переднего мозга. Кора обоих полушарий связана комиссурой из белых нервных волокон, так называемым *мозолистым телом*.

Отношение массы полушарий переднего мозга к массе всего головного мозга различно у млекопитающих разных систематических групп. У ежей оно равно 48 %, у белок — 53, у волков — 70, у дельфинов — 75 %.



А

Б



В

Г

Рис. 177. Мозг кролика:

вид сверху (А); снизу (Б); сбоку (В); Г — продольный разрез; 1 — большие полушария; 2 — обонятельные доли; 3 — зрительный нерв; 4 — эпифиз; 5 — средний мозг; 6 — мозжечок; 7 — продолговатый мозг; 8 — гипофиз; 9 — варолиев мост; 10 — мозговая воронка; 11 — мозолистое тело

Кора переднего мозга у большинства видов достаточно мощная и включает 7 слоев нервных клеток. Она покрыта многочисленными бороздами, увеличивающими ее площадь: *сильвиева борозда*, отделяющая лобную долю коры от височной доли, *роландова борозда*, отделяющая сверху лобную долю от теменной. У высших представителей класса число борозд велико. *Промежуточный мозг* сверху невиден. *Эпифиз*, *гипофиз* и *гипоталамус* невелики, но чрезвычайно важны функционально.

Для *среднего мозга* характерно подразделение его двумя взаимно перпендикулярными бороздами на четыре бугра. *Мозжечок* велик и дифференцирован на несколько отделов (см. рис. 177), что связано с очень сложным характером движений у зверей.

Продолговатый мозг важен ядрами центров дыхания, кровообращения, пищеварения и пр.

Органы чувств. *Обонятельные органы* развиты у млекопитающих очень хорошо, лучше, чем у других наземных позвоночных, и

играют в их жизни огромную роль. При помощи этих органов млекопитающие опознают врагов, отыскивают пищу, а также друг друга. Многие виды чувствуют запахи за несколько сот метров и способны обнаруживать пищевые объекты, находящиеся под землей. Только у полностью водных зверей (китов) обоняние понижено. Тюлени же обладают очень острым обонянием.

Прогрессивное развитие описываемых органов выражается в увеличении объема обонятельной капсулы и в ее усложнении вследствие образования системы обонятельных раковин. У некоторых групп зверей (сумчатые, грызуны, копытные) имеется обособленный отдел обонятельной капсулы, открывающийся самостоятельно в носовую канал (якобсонов орган), служащий для распознавания запаха пищи во рту, который уже был описан в главе о рептилиях.

Орган слуха (рис. 178) в подавляющем большинстве случаев развит очень хорошо. В состав его кроме *внутреннего* и *среднего уха*, имеющих и у нижестоящих классов, входят еще два новых отдела: *наружный слуховой проход* и *ушная раковина*. Последняя отсутствует только у водных и подземных зверей (киты, большинство ластоногих, слепыши и некоторые другие). Ушная раковина направленно улавливает звуки и существенно усиливает тонкость слуха. Особенно сильно она развита у ночных зверей (летучие мыши) и у лесных копытных, пустынных собачьих и некоторых других.

Внутренний конец слухового прохода затянут *барабанной перепонкой*, за которой лежит *полость среднего уха*. В ней у млекопитающих находится не одна, как у амфибий, рептилий и птиц, а *три слуховые косточки* (рис. 179). *Молоточек* (гомолог сочленованной кости) упирается в барабанную перепонку, к нему подвижно прикреплен *наковальня* (гомолог квадратной кости), которая, в свою очередь, соединена со *стремечком* (гомолог гиомандибуляре), а это последнее упирается в *овальное окно перепончатого лабиринта* внутреннего уха. Описанная система обеспечивает значительно более совершенную передачу звуковой волны, уловленной ушной раковиной и прошедшей по слуховому проходу к среднему, а затем к внутреннему уху. В строении внутреннего уха зверей обращает

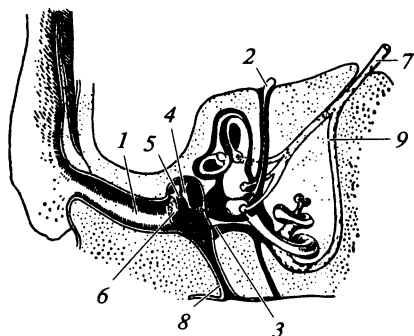


Рис. 178. Схема органа слуха млекопитающего:

- 1 — наружный слуховой проход; 2 — эндолимфатический канал; 3 — круглое окно; 4 — наковальня; 5 — молоточек; 6 — барабанная перепонка; 7 — слуховой нерв; 8 — евстахиева труба; 9 — нерв улитки

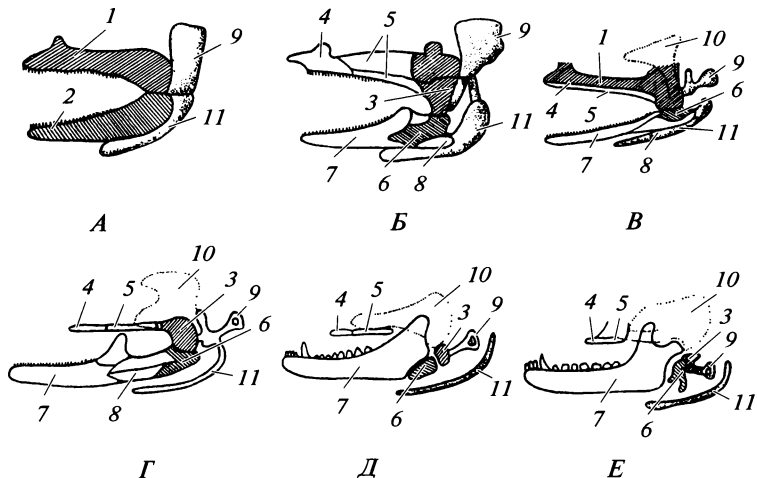


Рис. 179. Преобразование первых двух висцеральных дуг в ряду позвоночных:

А — акула; *Б* — костная рыба; *В* — амфибия; *Г* — рептилия; *Д* — териодонт; *Е* — млекопитающее; 1 — нёбно-квадратный хрящ; 2 — меккелев хрящ; 3 — квадратная кость — наковальня млекопитающих; 4 — нёбная кость; 5 — крыловидные кости; 6 — сочленовная кость — молоточек млекопитающих; 7 — зубная кость; 8 — угловая кость; 9 — гиомандибулярный хрящ — слуховая косточка (стремечко) наземных позвоночных; 10 — чешуйчатая кость; 11 — гиоид

внимание сильное развитие *улитки* и наличие *кортиева органа* — тончайших волокон, которые в числе нескольких тысяч натянуты в канале улитки. При восприятии звука эти волокна резонируют, чем обеспечивается более тонкий слух млекопитающих.

У ряда зверей обнаружена способность к эхолокации. Кроме хорошо известных в этом отношении летучих мышей такой способностью обладают китообразные (дельфины), ластоногие (тюлени), землеройки. Землеройки при эхолокации издают импульсы частотой 30—60 кГц, продолжительностью 5—33 мс. Морской лев при локации издает звуки частотой от 20 до 72 кГц, дельфины — 120—200 кГц. Последние способны лоцировать косяки рыб с расстояния до 3 км.

Органы зрения в жизни млекопитающих имеют меньшее значение, чем у птиц. На неподвижные предметы они обычно обращают мало внимания, и к стоящему человеку могут вплотную подойти даже такие осторожные звери, как лисицы, зайцы, лоси. Острота зрения и развитие глаз, естественно, различны и связаны с условиями существования. Особенно большие глаза имеют ночные звери и животные открытых ландшафтов (например, антилопы). У лесных зверей зрение менее острое, а у подземных глаза редуцированы и иногда затянuty кожистой перепонкой (слепыш).

Аккомодация у млекопитающих происходит только путем изменения формы хрусталика под действием ресничной мышцы. У мелких грызунов (полевки, мыши) способности к аккомодации практически нет, что связано преимущественно с ночной активностью и незначительностью обзора.

Цветное зрение у млекопитающих сравнительно с птицами развито слабо. Почти весь спектр способны различать лишь высшие обезьяны Восточного полушария. Европейская рыжая полевка различает только красный и желтый цвета. У опоссума, лесного хоря и ряда других видов цветное зрение вообще не обнаружено.

Характерной особенностью *органов осязания* млекопитающих является наличие *осязательных волос*, или *вибрисс* (рис. 180), описание которых приведено ранее при характеристике покровов.

Выделительная система. *Почки* у млекопитающих тазовые — метанефрические. Туловищные почки закладываются эмбрионально, но в последующем редуцируются. Почки — компактные органы, бобовидной или дольчатой формы. Поверхность их чаще гладкая, иногда бугорчатая (жвачные, кошки), у некоторых (например, у китообразных) почки разделены перехватами на доли.

На разрезе видно, что почка имеет слои — наружный *корковый* и внутренний (полосатый) *мозговой* (рис. 181). В корковом слое расположены извитые канальцы, начинающиеся боуменовыми капсулами, внутри которых находятся клубки кровеносных сосудов (мальпигиевы тельца). В сосудистых клубочках осуществляется фильтрационный процесс, и в почечные канальцы профильтровывается плазма крови — так возникает первичная моча. В собирательных трубочках мозгового слоя происходит реабсорбция из первичной мочи воды, сахара и аминокислот. Число почечных канальцев у млекопитающих очень велико. В обеих почках их насчитывается у мыши 10 тыс., у кролика — 285 тыс. Для сравнения укажем, что в почках лягушки их 2 тыс., а у тритона — всего 400.

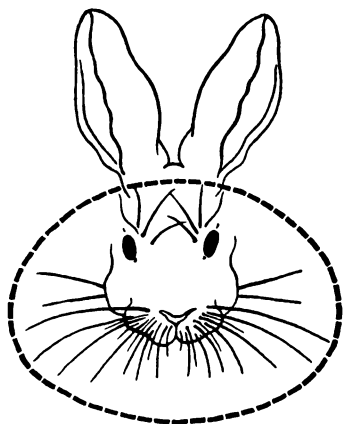


Рис. 180. Схема расположения чувствительных волос (вибрисс) на морде кролика. Пунктиром очерчена «осязательная зона»

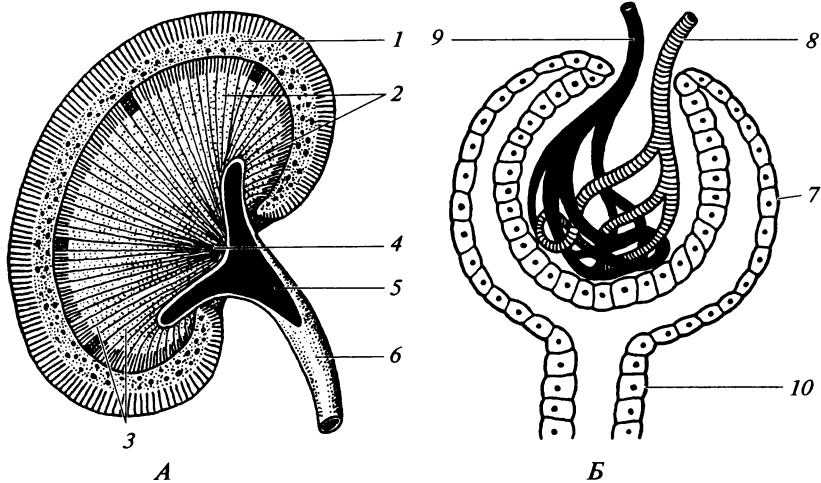


Рис. 181. Почка в продольном разрезе (А) и схема строения мальпигиева тельца (Б):

1 — корковый слой; 2 — мозговое вещество; 3 — пирамиды; 4 — почечные сосочки; 5 — лоханка; 6 — мочеточник; 7 — боуменова капсула; 8 — входящая артерия, образующая клубочек; 9 — выходящая артерия; 10 — начало извитого канальца

Относительные размеры почек находятся в обратной зависимости от величины тела. Они велики у самых мелких и наоборот. Такая зависимость вполне понятна, если учесть, что у близких филогенетически и экологически видов интенсивность обмена веществ будет тем выше, чем меньше размеры тела. Хорошим, хотя и косвенным, подтверждением сказанному служит ясная корреляция между показателями относительной массы почки и сердца — органов, в одинаковой мере ответственных за уровень метаболизма.

Основной конечный продукт белкового обмена у млекопитающих (как и у рыб и амфибий) в отличие от рептилий и птиц не мочевая кислота, а *мочевина*. Если у птиц долевое значение мочевой кислоты равно 63 — 80 % и на долю мочевины приходится 1 — 10 %, то у млекопитающих соотношение обратное: мочевина — 68 — 91 %, мочевая кислота — 0,1 — 8 %.

Такой тип белкового обмена у млекопитающих, несомненно, возник в связи с наличием плаценты, через которую развивающийся эмбрион может получать в неограниченном количестве воду из крови матери. С другой стороны, через посредство плаценты (точнее, системы ее кровеносных сосудов) из развивающегося эмбриона могут также неограниченно выводиться токсические продукты белкового обмена.

Напомним, что мочевина значительно токсичнее мочевой кислоты, и для выведения мочи такой тип обмена требует очень большого

расхода воды. Кроме того, это свидетельство близости млекопитающих амфибиям.

В мозговом слое находятся прямые *собираательные каналцы*, которые концентрируются в группы (пирамиды) и открываются на конце сосочков, выдающихся в почечную *лоханку*. От почечной лоханки отходит *мочеточник*, впадающий в *мочевой пузырь*. У однопроходных мочеточник впадает в *мочеполовой синус*, из которого он попадает в мочевой пузырь. Из мочевого пузыря моча выводится по самостоятельному *мочейспускательному каналу*.

Выделительную функцию частично выполняют и потовые железы, через которые выводятся растворы солей и мочевины. Этим путем выводится не более 3 % азотистых продуктов белкового обмена.

Органы воспроизведения. Половые железы самца — парные *семенники* — имеют характерную овальную форму (рис. 182, А). У однопроходных, некоторых насекомоядных и неполнозубых, у слонов и китообразных они в течение всей жизни находятся в полости тела. У большинства других зверей семенники первоначально располагаются в полости тела, но по мере полового созревания они опускаются вниз и попадают в особый, расположенный снаружи, мешочек — *мошонку*, сообщающуюся с полостью тела паховым каналом. К семеннику прилегает вытянутое по его оси зернистое тело — *придаток семенника*, морфологически представляющий

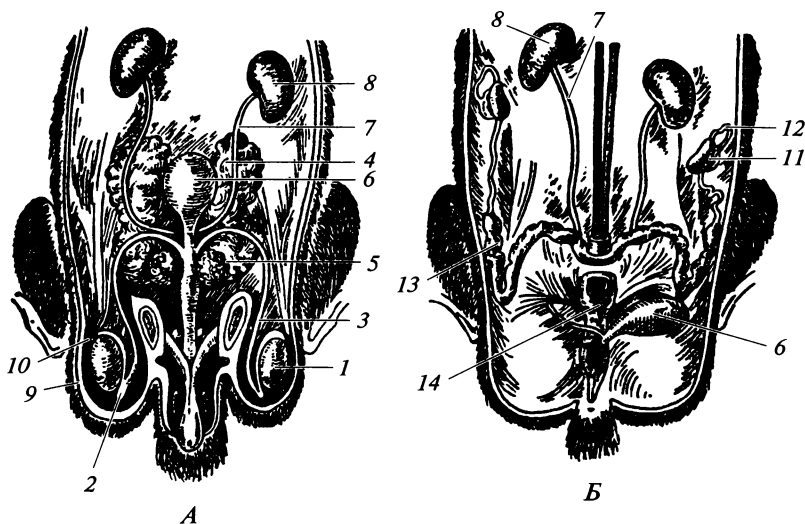


Рис. 182. Мочеполовые органы самца (А) и самки (Б) крысы:

1 — семенник; 2 — придаток семенника; 3 — семяпровод; 4 — семенные пузыри; 5 — предстательная железа; 6 — мочевой пузырь; 7 — мочеточник; 8 — почка; 9 — мошонка; 10 — паховый канал; 11 — яичник; 12 — фаллопиева труба; 13 — матка; 14 — влагалище

клубок сильно извитых семьявыносящих каналов семенника, гомологичный переднему отделу туловищной почки. От придатка отходит гомологичный вольфову каналу семяпровод, который впадает у корня полового члена в мочеполовой (мочеиспускательный и семяизвергательный) канал. Семяпроводы в своем нижнем отделе, перед впадением в мочеполовой канал, образуют парные компактные тела с ребристой поверхностью — *семенные пузыри*. У млекопитающих они представляют железы, секрет которых принимает участие в образовании жидкой части спермы; кроме того, он обладает клейкой консистенцией и благодаря этому служит, видимо, для предотвращения вытекания спермы из половых путей самки.

У основания полового члена лежит вторая *парная предстательная железа*, протоки которой впадают также в начальную часть мочеполового канала. Секрет предстательных желез — это основная часть жидкости, в которой плавают выделенные семенниками сперматозоиды. В итоге сперма, или эякулят, представляет собой комбинацию жидкости, выделенной предстательной железой и семенными пузырями (и некоторыми другими железами), и самих сперматозоидов.

На нижней стороне совокупительного члена располагается упомянутый уже мочеполовой канал. Вверх и по бокам от этого канала лежат *пещеристые тела*, внутренние полости которых во время полового возбуждения наполняются кровью, в результате чего половой член становится упругим и увеличивается в размерах. У многих млекопитающих прочность полового члена обуславливается еще особой длинной костью, расположенной между пещеристыми телами. Таковы хищные, ластоногие, многие грызуны, некоторые летучие мыши и др.

Половые железы самки — парные *яичники* — всегда лежат в полости тела и прикреплены к спинной стороне брюшной полости брыжейками (рис. 182, Б). *Парные яйцеводы*, гомологичные мюллеровым каналам, открываются передними своими концами в полость тела в непосредственной близости от яичников. Здесь яйцеводы образуют широкие воронки. Верхний извитый отдел яйцеводов представляет *фаллопиевы трубы*. Далее идут расширенные отделы *матки*, которые открываются в непарный у большинства зверей отдел — *вагалище*. Последнее переходит в короткий мочеполовой канал, в который кроме вагалища открывается мочеиспускательный канал. На брюшной стороне мочеполового канала располагается небольшой вырост — клитор, обладающий пещеристыми телами и соответствующий пенису самца. Любопытно, что у некоторых видов в клиторе имеется кость.

Строение женских половых путей существенно различается у разных групп млекопитающих. Так, у однопроходных яйцеводы на всем протяжении парные и дифференцированы только на фаллопиевы трубы и рога матки, которые самостоятельными отверстиями откры-

ваются в мочеполовой синус. У сумчатых обособляется влагалище, но часто и оно остается парным. У плацентарных влагалище всегда непарное, а более верхние отделы яйцеводов в той или иной мере сохраняют парный характер. В простейшем случае матка парная, левый и правый ее отделы открываются во влагалище самостоятельными отверстиями. Такая матка называется *двойной*; она свойственна многим грызунам, некоторым неполнозубым. Рога матки могут быть соединены только в нижнем отделе — это *двураздельная* матка некоторых грызунов, летучих мышей, хищников. Слияние значительной части левого и правого рогов матки приводит к образованию *двурогой* матки хищных, китообразных, копытных. Наконец, у приматов, полуобезьян и некоторых летучих мышей непарная *простая* матка, и парными остаются только верхние отделы яйцеводов — фаллопиевы трубы.

Плацента. Во время развития эмбриона в матке млекопитающих формируется крайне характерное образование, известное под названием *детского места*, или *плаценты* (рис. 183). Только у однопроходных плацента отсутствует. У сумчатых есть зачатки плаценты. Плацента возникает путем сращения наружной стенки аллантаоиса с серозой, в результате чего формируется губчатое образование — *хорион*. Хорион образует выросты — ворсинки, которые соединяются или срастаются с разрыхленным участком эпителия матки. В этих местах кровеносные сосуды детского и материнского организмов сплетаются (но не сливаются), и таким образом устанавливается

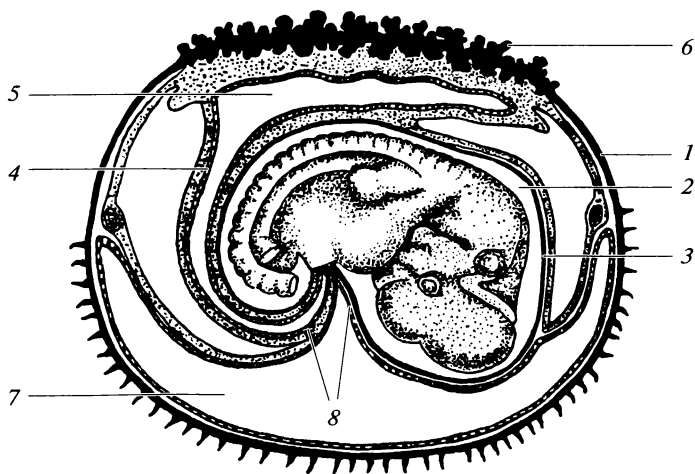


Рис. 183. Зародыш кролика в конце двенадцатого дня:

1 — серозная оболочка; 2 — амниотическая полость; 3 — амнион; 4 — аллантаоис; 5 — полость аллантаоиса; 6 — хорион; 7 — полость желточного мешка; 8 — пупочный канатик

связь между кровяными руслами эмбриона и самки. В результате этого обеспечиваются газообмен в теле зародыша, его питание и удаление продуктов распада.

Плацента свойственна уже сумчатым млекопитающим, хотя у них она еще примитивная; ворсинок в хорионе не образуется, и имеется, как и у яйцевивородящих низших позвоночных, пристеночная связь между кровеносными сосудами матки и желточного мешка (так называемая «желточная плацента»). У высших плацентарных зверей хорион всегда образует выросты — ворсинки, соединяющиеся со стенками матки. Характер расположения ворсинок различен у разных групп зверей. Основываясь на этом, выделяют три типа плаценты: *диффузная*, когда ворсинки распределяются равномерно по хориону (китообразные, многие копытные, полуобезьяны); *дольчатая*, когда ворсинки собраны в группы, распределенные по всей поверхности хориона (большинство жвачных); *дискоидальная* — ворсинки располагаются на ограниченном, дисковидном, участке хориона (насекомоядные, грызуны, обезьяны).

Общее число ныне живущих видов млекопитающих в мире более 4 000. В классе Млекопитающие различают два подкласса: Первозвери (Prototheria) с одним отрядом Однопроходные (Monotremata) и Настоящие звери (Theria) с двумя инфраклассами и многими отрядами.

Подкласс Первозвери (Prototheria)

Первозвери — очень немногочисленная группа примитивных млекопитающих, распространенных в Австралии и на прилегающих к ней островах (рис. 184). В отличие от всех других зверей они размножаются, откладывая яйца, однако более половины периода развития зародыша проходит в половых путях матери, и то, что при откладывании внешне имеет вид яйца, представляет собой эмбрион в яйцевых оболочках, развитый не менее чем на 50 %.

В дальнейшем первозвери насиживают яйца в гнезде (утконос) или вынашивают в особой кожистой сумке (ехидна). Млечные железы во время беременности превращаются из трубчатых в гроздевидные. Сосков нет, и многочисленные протоки желез открываются на особых участках кожи — железистых полях. У самки ехидны функционирует только левая половина полового аппарата (черта, общая с птицами).

Современные виды образуют один отряд — *Однопроходные* (Monotremata), виды которого распространены в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее.

В отличие от других зверей у однопроходных кости черепа срастаются очень рано, не оставляя швов. Мясистых губ нет. Зубов у взрослых нет, но у молодых утконосов имеются многобугорчатые

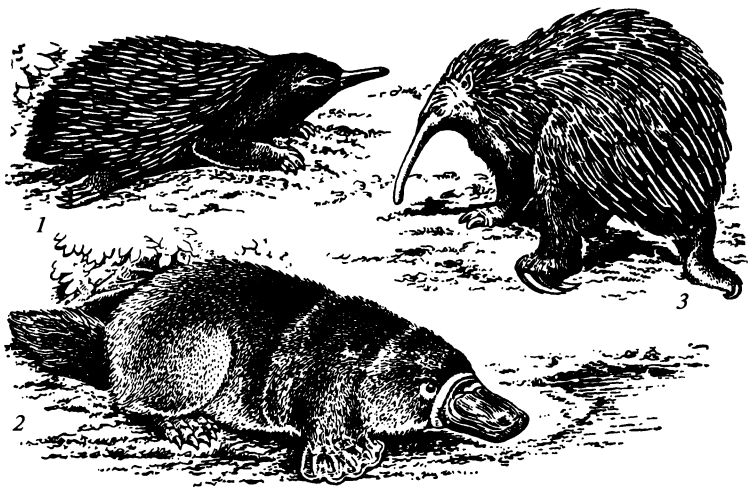


Рис. 184. Яйцекладущие млекопитающие:

1 — ехидна; 2 — утконос; 3 — проехидна

зубы, весьма сходные с зубами позднемезозойских зверей. Хотя имеется шерстный покров, температура тела сравнительно низкая и непостоянная ($22 - 37^{\circ}\text{C}$). Как и у рептилий, в плечевом поясе есть большие парные коракоидные кости, а в тазовом развиваются сумчатые кости.

К семейству *Ехидны* (Tachyglossidae) относятся два рода — *ехидны* и *проехидны*. У ехидны один вид — *австралийская ехидна* (*Tachyglossus aculeatus*), распространенный в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее, образует три соответствующие подвида. Вид *проехидн* (*Zaglossus bruijni*) образует три подвида, населяющих Новую Гвинею. Это весьма специализированные наземные роющие звери, длина тела которых достигает 80 см, ноги вооружены длинными сильными когтями. Тело покрыто жесткими волосами и острыми иглами длиной 6—8 см. Морда несет длинный клюв, одетый роговым чехлом. Живут в норах. Питаются насекомыми, которых извлекают из земли или щелей между камнями длинным языком, покрытым липкой слюной. Населяют холмистые пустынные территории, где держатся в зарослях кустарников. В половых путях самки оплодотворенное яйцо находится не менее 16 суток (возможно — до 27). Таким образом, самка откладывает по существу не яйцо, а более чем наполовину развившийся эмбрион, покрытый яйцевыми оболочками. Это видно из того, что вне утробы матери яйцо развивается лишь 10—11 суток. Таким образом, у ехидны нет яйцекладности, а имеет место незавершенное живорождение. Самка откладывает на землю одно яйцо размером 1—1,5 см. Затем она помещает отложенное яйцо в кожистую



Рис. 185. Самка ехидны с водковой сумкой

сумку, которая формируется на брюхе ко времени размножения (рис. 185). Здесь эмбрион заканчивает развитие за счет оставшегося желтка. Температура в сумке достигает 33... 35 °С. При длине около 2 см зародыш разрывает скорлупу яйца и выходит из него, но остается в сумке. Только при длине тела около 8 см детеныш покидает сумку. К этому времени у него появляются иглы. Ехидны хорошо переносят неволю, если имеют защиту от прямых солнечных лучей. Некоторые ехидны в неволе доживали до 27 лет. Аборигены охотятся на ехидн, используя их мясо и жир в пищу.

Семейство *Утконосы* (Ornithorhynchidae) включает один вид — *утконос* (*Ornithorhynchus anatinus*), распространенный в Австралии и Тасмании. Это специализированное

полуводное животное, покрытое короткой, густой, жесткой коричневой шерстью, которая долго не намокает в воде. Связь с водным образом жизни видна и в строении лап, пальцы которых соединены плавательной перепонкой. Длина тела 65 см. Морда несет широкий роговой клюв, покрытый изнутри роговыми пластинками подобно тому, как это бывает у уток. Питаются водными беспозвоночными, доставаемыми со дна. При кормежке утконосы цедают воду и взбалачивают грунт дна, как утки. Населяют тихие водоемы с богатой прибрежной растительностью. Очень хорошо плавают и ныряют; по суше, наоборот, передвигаются медленно и далеко от водоема не уходят. Гнезда устраивают в норах, выход из которых открывается под водой. Откладывают два яйца, редко 1—3 и даже четыре.

В отличие от ехидны у утконосов кожистая сумка для вынашивания яиц не развивается. Яйца помещаются в гнездо норы, где, видимо, их насиживают. Как и у ехидн, нет настоящей яйцекладности, и оплодотворенное яйцо откладывается через 15 суток после спаривания, т.е. с развивающимся зародышем. Вне тела матери инкубация длится всего 9—10 суток. Из-за хорошего меха утконосов раньше широко промышляли. В настоящее время охота запрещена. Плохо переносят неволю. Только в Нью-Йорском зоопарке два утконоса прожили 10 лет.

История происхождения однопроходных практически неизвестна. Немногие ископаемые остатки обнаружены только в Австралии в отложениях плейстоцена. Однопроходные того времени существенно не отличались от современных.

Подкласс Настоящие звери (Theria)

К подклассу Настоящие звери относятся все млекопитающие, как плацентарные, так и сумчатые. Их общая основная черта — живорождение, так как развивается плацента (рис. 186). Млечные железы у настоящих зверей гроздевидные, а не трубчатые. У всех настоящих зверей есть соски, на вершине которых открываются протоки млечных желез. У подавляющего большинства видов имеются мясистые губы. В отличие от первозверей у представителей подкласса нет клоаки, и пищеварительный и мочеполовой тракты открываются наружу самостоятельно.

Эволюция этого подкласса известна сравнительно полно, и в палеонтологической летописи следы его находят с середины мелового периода. Включает два инфракласса.

Инфракласс Низшие звери (Metatheria)

Инфракласс состоит только из одного отряда — Сумчатые (Marsupialia), включающего девять семейств, 71 род и 250 видов разнообразных по внешнему облику животных, длина тела которых от 4 до 160 см.

Отряд Сумчатые (Marsupialia)

Основной общий биологический признак — *короткий период внутриутробного развития*. Так, у американского опоссума беременность длится 12 суток, а у гигантского кенгуру — 30 суток. Укажем

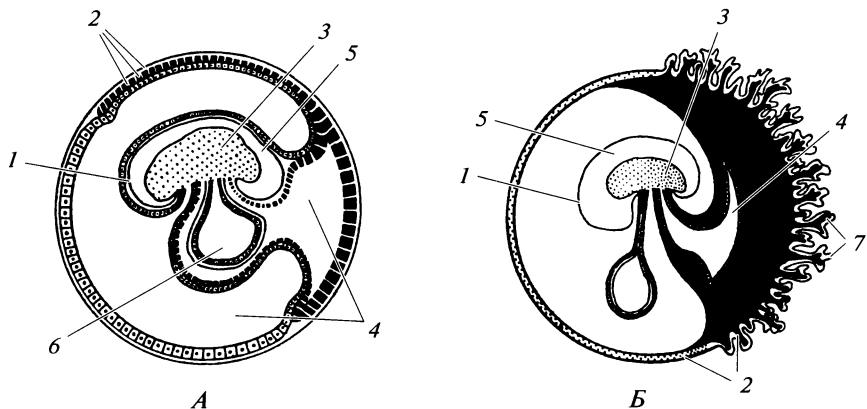


Рис. 186. Эмбрион, его зародышевые оболочки и детская часть плаценты: А — сумчатого (опоссум); Б — плацентарного; 1 — амнион; 2 — хорион; 3 — эмбрион; 4 — аллантоис; 5 — амниотическая полость; 6 — желточный мешок; 7 — выросты хориона

для сравнения, что у меньшего по размерам, чем опоссум, хорька беременность продолжается 36 суток, а у бобра — 105—107 суток. Плацента развивается слабо и детеныш рождается недоразвитым. Новорожденный гигантского кенгуру едва достигает в длину 3 см, в то время как длина тела родителя около 2 м.

У большинства видов на брюхе имеется *кожистая сумка*, в которую помещаются новорожденные и в полости которой находятся соски. Сумка отсутствует у видов, соски которых располагаются на груди или по всему брюху, — у южноамериканских опоссумов и австралийского муравьеда. Своеобразные приспособления обеспечивают прикрепление детеныша к соску и пассивное питание. Когда детеныш берет сосок в рот, то сосок разбухает и заполняет всю ротовую полость. Одновременно гортань детеныша приподнимается вверх и прижимается к хоанам. В итоге дыхательный и пищеварительный тракты оказываются разобщенными, и детеныш не может захлебнуться молоком, которое самка вбрызгивает ему в рот. Выдавливание молока обуславливается сокращением особых мышц, окружающих молочную железу.

Для сумчатых характерен ряд примитивных признаков. *Половые пути самок часто парные* на всем протяжении, и в итоге *влагалище двойное*; у некоторых передние отделы левого и правого влагалища срастаются вместе. Соответственно сказанному у самцов *пенис* часто бывает *раздвоенный*. Имеются *сумчатые кости*, лежащие в брюшной стенке тела и сочлененные с лобковыми костями таза. При смене зубов только предкоренной зуб подвержен смене, в то время как у высших зверей меняется вся зубная система (кроме истинных коренных).

Сумчатые распространены преимущественно в Австралии и на прилегающих к ней островах, немногие виды есть в Южной Америке, и только один вид — *северный обыкновенный опоссум (Didelphis marsupialis)* в Северной Америке.

Большую часть времени своего существования в Южном полушарии (с конца мела до начала плейстоцена) сумчатые развивались без соседства с плацентарными или при малом наличии последних. В наибольшей мере это характерно для Австралии, Тасмании и Новой Гвинеи, где экологические особенности существования крайне разнообразны. В связи с этим сумчатые, не встречая конкуренции со стороны более высокоорганизованных плацентарных, приспособлялись к обитанию в самой разнообразной жизненной обстановке. Наряду с наземными видами возникли формы древесные, полуводные, населяющие почву. Разнообразие проявлялось и в характере питания. Возникли виды всеядные, насекомоядные, растительноядные, плотоядные. Все это привело не только к большому разнообразию сумчатых, но и к удивительному конвергентному внешнему сходству многих из них с плацентарными, заселяющими сходные местообитания. Упомянем в этой связи о сумчатой белке, сумчатом кроте, сумчатом волке, сумчатом медведе (коала) и др.

Сумчатые возникли, вероятно, в начале мелового периода в западной половине Северного полушария. Наиболее ранние находки их — в Северной Америке. В Европе сумчатые обнаружены в ранних отложениях третичного периода. Современная же приуроченность сумчатых практически исключительно к Южному полушарию является вторичной (рис. 187).

В настоящее время сумчатых примерно 250 видов. На их систематику нет единого взгляда. В. Е. Соколов (1973) выделил девять семейств сумчатых. Ниже приводятся некоторые из них.

Семейство *Опоссумы* (Didelphidae) включает 75 видов наиболее примитивных сумчатых. Оно, вероятно, было исходным для всего отряда. Самые ранние останки опоссумов обнаружены в отложениях начала мелового периода.

Современные виды — лесные звери, часто ведущие древесный образ жизни. Характерен цепкий хвост, используемый взрослыми при лазании, а молодыми — для укрепления на теле матери при ее переходах. Питаются грызунами, птицами и их яйцами, насекомыми. В общежитии этих зверей часто неудачно называют сумчатыми крысами. Размножаются быстро; некоторые виды рожают 10 и более

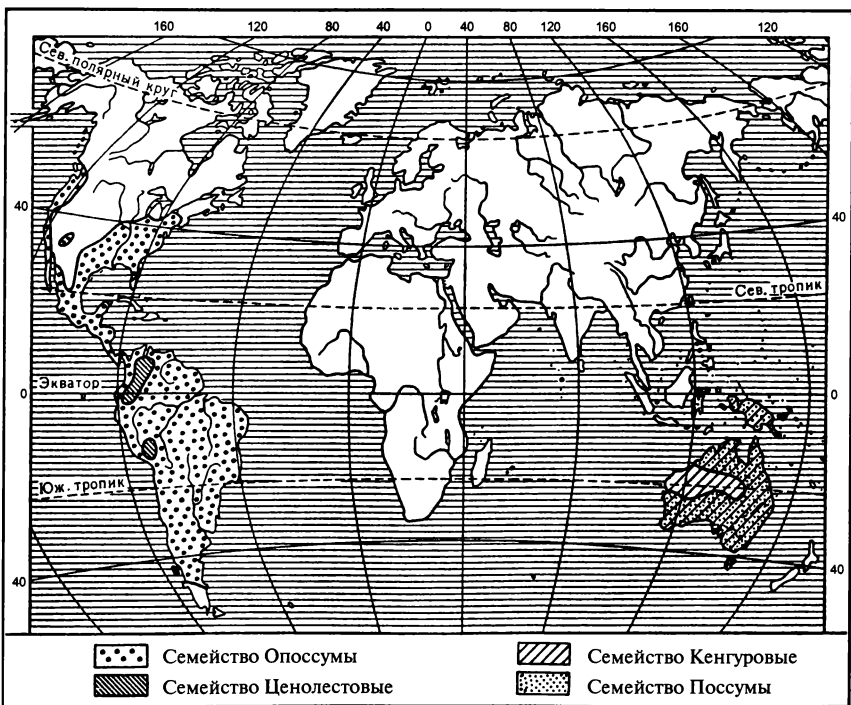


Рис. 187. Распространение сумчатых (по Андерсону и Джонсу, 1967)

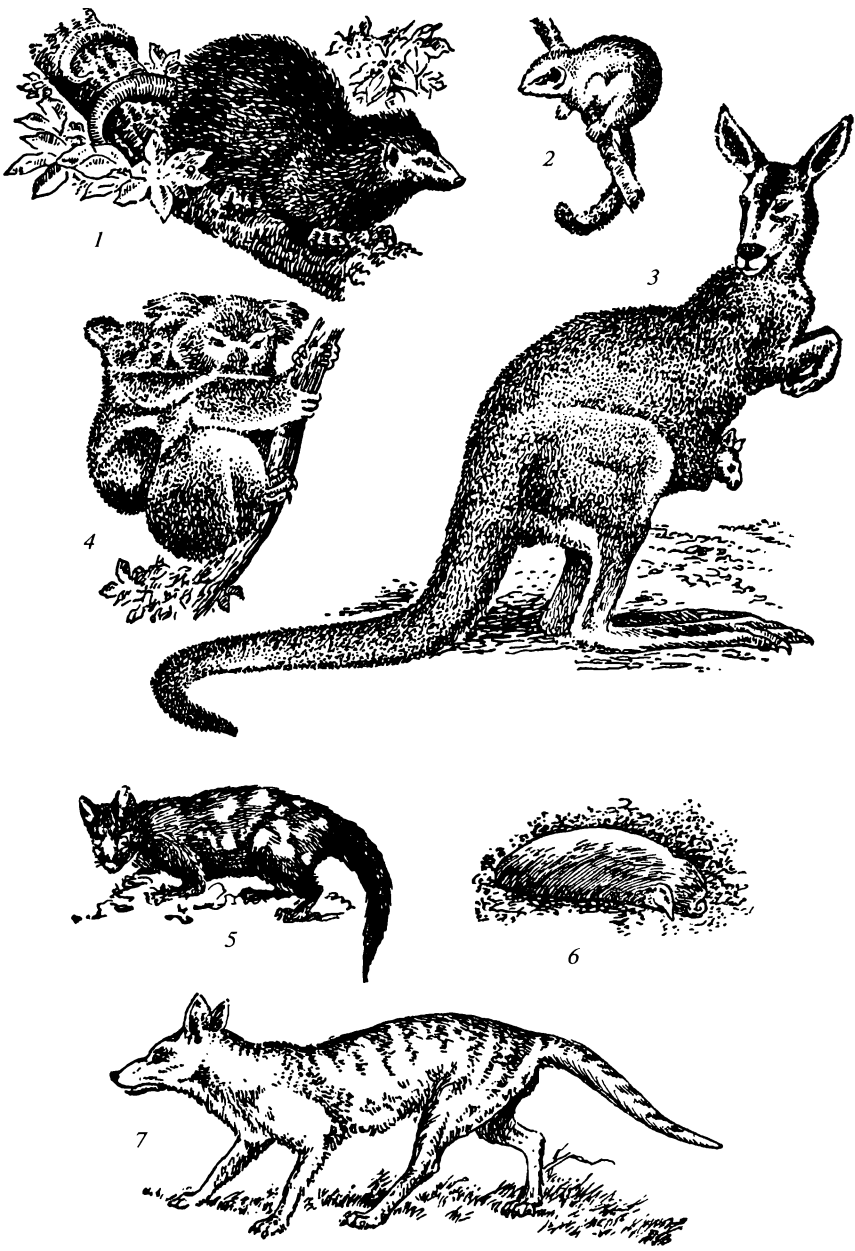


Рис. 188. Сумчатые млекопитающие:

1 — опоссум; 2 — карликовая сумчатая белка; 3 — гигантский кенгуру; 4 — коала;
5 — бандикут (сумчатая куница); 6 — сумчатый крот; 7 — сумчатый волк

детенышей. У многих видов сумка недоразвита, а если развита, то открывается назад.

Один из видов *виргинский опоссум* (*Didelphis virginiana*) широко распространен в Северной Америке. На юге США его добывают из-за мяса и меха. Обыкновенные опоссумы служат лабораторными животными. В последнее время активно внедряются в антропогенные ландшафты, стали обычными на свалках в пригородах больших городов.

Семейство *Ценолестовые* (*Caenolestidae*) — немногочисленная группа южноамериканских сумчатых, внешне похожих на крыс и землероек, с примитивной зубной системой. Сумки для вынашивания детенышей нет. Насекомоядные звери, населяющие горные леса. Образ жизни ночной. Биология почти не изучена. Известны три рода (*Caenolestes*, *Lestoros*, *Rhyncholestes*) с немногими видами.

Остальные семейства распространены в Австралии, Новой Гвинее и Тасмании.

Хищные сумчатые (*Dasyuridae*) включают мелких зверьков (длина тела 4—19 см) и довольно крупных (100—110 см), плотоядных и насекомоядных видов.

В Австралии ранее был распространен *сумчатый волк* (*Thylacinus cynocephalus*) — довольно крупный хищник, нападавший на кенгуру (рис. 188). В Австралии он был истреблен собакой динго. Внесен в Красную книгу МСОП как самый редкий вид, возможно, уже исчезнувший или сохранившийся только в плохо изученных районах Тасмании. Своеобразные *сумчатые кроты* Австралии (*Notoryctidae*) представляют наглядный пример конвергенции с плацентарными млекопитающими. Они ведут подземный образ жизни и прокладывают сложные системы ходов, разыскивая, как и настоящие кроты, почвенных беспозвоночных. Тело их покрыто таким же шелковистым мехом, лапы несут большие роющие когти, глаза атрофированы и нет зрительных нервов. К полуводным формам относится плавающий *водяной опоссум* (*Chironectes minimus*), экологически близкий к выхухоли, обитающей на территории России.

Сумчатые муравьеды (*Murgesiidae*) — мелкие зверьки величиной с крысу, с пушистым, как у белки, хвостом. Обитают в Австралии, часто в лесных местностях. Активны днем. Кормятся преимущественно термитами.

Среди сумчатых много древесных зверей. Так, семейство *Кускусы* (*Phalangeridae*) включает 43 вида, внешне напоминающих мышей, крыс, белок. К отдельному семейству относятся *Сумчатые медведи коала* (*Phascolaricidae*). Пища их в основном растительная, молодые побеги и листья эвкалипта, едят мед, нектар, реже насекомых. Некоторые виды имеют перепонку по бокам тела и совершают планирующие полеты на расстояние до 70 м.

Вомбаты (*Vombatidae*) живут в норах и экологически несколько напоминают наших сурков. Распространены в степях, саваннах, лесах юго-востока Австралии и Тасмании.

Обширное семейство *Кенгуру* (Macropodidae) включает 51 вид разнообразных по облику и биологии зверей. Общими признаками являются диспропорция передних (очень маленьких) и задних (сильно развитых) конечностей и сильный хвост. Одни виды кенгуру держатся на равнинах и экологически замещают степных и пустынных копытных прочих материков. Таковы *исполинские кенгуру* (*Macropus*). Эти могучие животные достигают 3 м (длина тела 160 см и 100 см хвост), их масса более 80 кг. Развивают скорость до 50 км/ч, совершая прыжки до 9—13,5 м в длину и более 3 м в высоту. *Гигантский серый кенгуру* (*M. giganteus*) — один из официальных символов Австралии: его изображение вместе с эму находится на гербе Австралийской Федерации. Другие виды обитают в горах. Наконец, есть среди них и обитатели лесов, где кенгуру ведут древесный образ жизни. Таковы *древесные кенгуру* (*Dendrolagus*). На кенгуру охотятся и разводят в неволе ради мяса и шкуры.

Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери (Eutheria)

Плацентарные — основная, наиболее обширная группа современных млекопитающих, распространенных на всех материках и в самых различных условиях. Их важнейшие характерные признаки таковы. Сильно развита *кора* (неопаллиум) *переднего мозга*, полушария которого связаны *мозолистым телом*. Всегда развивается *плацента* (см. рис. 186), и детеныши рождаются способными самостоятельно сосать молоко. Сумчатых костей нет. В подавляющем большинстве случаев хорошо выражены две генерации зубов (кроме истинных коренных) — молочная и постоянная. Температура тела взрослых плацентарных высокая и постоянная.

Современные плацентарные млекопитающие включают 17—18 хорошо обособленных отрядов.

Отряд Неполнозубые (*Edentata*)

Неполнозубые — немногочисленная весьма своеобразная группа в основном южноамериканских млекопитающих, для которых характерно недоразвитие зубной системы. Зубы отсутствуют вовсе или лишены эмали и корней и почти не дифференцированы. Полушария мозга малы и почти не имеют извилин. Коракоиды срастаются с лопатками сравнительно поздно.

Неполнозубые были многочисленной и разнообразной группой зверей в палеоген—неогене, хотя распространение их всегда ограничивалось только Западным полушарием, в основном Южной Америкой. Среди них наземными зверями были *мегатерии*; они достигали огромных размеров и питались вегетативными частями

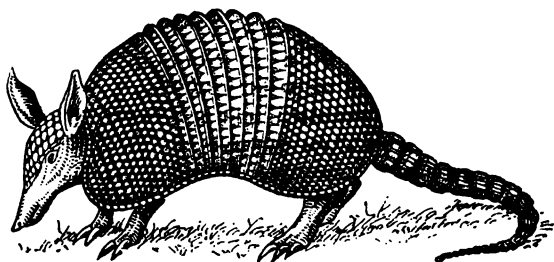
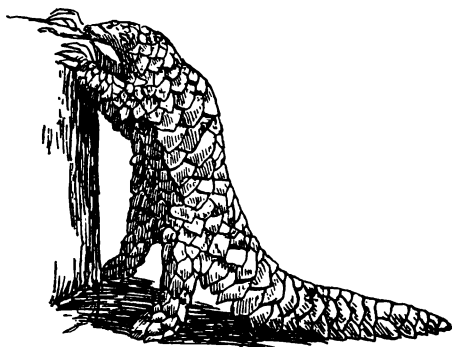
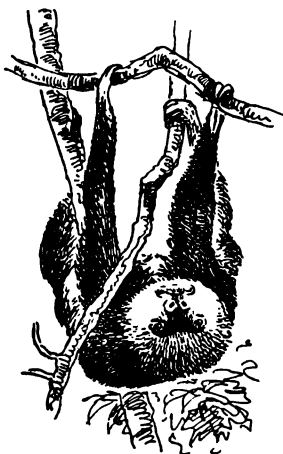


Рис. 189. Неполнозубые и ящеры:

1 — муравьед; 2 — ленивец; 3 — ящер; 4 — броненосец

растений, которые доставали, подобно медведям, вставая на задние лапы и пригибая ветки к земле. Наземными зверями ростом с быка были *мегалониксы*, совершавшие дальние миграции. Известно много других групп. К настоящему времени в фауне Центральной и Южной Америки сохранились лишь три ветви (рис. 189).

Ленивцы (Bradypodidae) — небольшие (длина тела до 60 см) древесные ночные звери. Большую часть времени они проводят на ветвях деревьев, к которым подвешиваются вниз спиной при помощи длинных изогнутых когтей. Это малоподвижные, безобидные животные, питающиеся листьями. На их шерсти часто селятся микроскопические водоросли, что придает ей зеленоватый оттенок. В связи с преобладающим положением тела животных вниз спиной шерсть их имеет ворс с наклоном не от хребта к брюху, а, наоборот, от брюха к спине. Распространены ленивцы в тропических лесах Южной и Центральной Америки.

Муравьеды (Mirmecophagidae) — не менее специализированная ветвь неполнозубых, но уже насекомоядных. Их рыло вытянуто в длинный хобот, язык также очень длинный и клейкий. Зубов нет вовсе. Питаются термитами, гнезда которых разрывают передними лапами с длинными загнутыми когтями. Большинство видов наземные, немногие лазают по деревьям. Распространены только в Центральной и Южной Америке.

Броненосцы (Dasypodidae) — наземные звери, характеризующиеся наличием наружного костного панциря кожного происхождения. Панцирь выработался у броненосцев как приспособление к пассивной защите от нападения врагов. Поверх костного панциря располагаются роговые щитки. Волосяной покров редуцирован. В отличие от черепах отдельные щитки панциря не срастаются, а сохраняют подвижность. Питаются смешанной пищей. Броненосцы населяют пустынные области в Южной, Центральной Америке и на юге Северной Америки (Техас, Луизиана, Флорида).

Отряд Ящеры (Pholidota)

Ящеры — очень малочисленная группа зверей, для которых характерно *отсутствие зубов* и черепицеобразные, налегающие друг на друга *роговые чешуи*, покрывающие сплошь все тело (см. рис. 189). Это образование имеет защитное значение, оно возникло вторично и не имеет прямой связи с роговым покровом рептилий. Питаются муравьями и термитами; рыло, как и у муравьедов, удлинненное, а язык длинный и клейкий. Любопытно, что в связи с отсутствием зубов *желудок* ящеров выстлан *рогоподобной оболочкой*. Подобно птицам, они заглатывают камешки, которые способствуют измельчению пищи. Распространены в Южной Азии (три вида) и тропической Африке (пять видов).

Отряд Насекомоядные (Insectivora)

Насекомоядные — наиболее древний примитивный отряд плацентарных зверей, известный уже с верхнего мела. *Полушария мозга малы и лишены извилин.* Мозговая коробка относительно мала. *Зубы слабодифференцированы.* Клыки небольшие конической формы. Передний отдел морды у большинства вытянут в подвижный хоботок. Многие виды обладают пахучими железами. Насекомоядные — животные средних и мелких размеров (рис. 190). Длина тела землеройки-крошки (*Sorex minutissimus*) и белозубки-малютки (*Suncus etruscus*) около 4 см, это самые мелкие млекопитающие в мире. Распространены насекомоядные повсеместно, кроме Австралии и большей части Южной Америки. Среди насекомоядных есть виды наземные, подземные, водные и древесные. В фауне России встречаются виды четырех семейств: Кротовые, Выхухоли, Ежи, Землеройки.

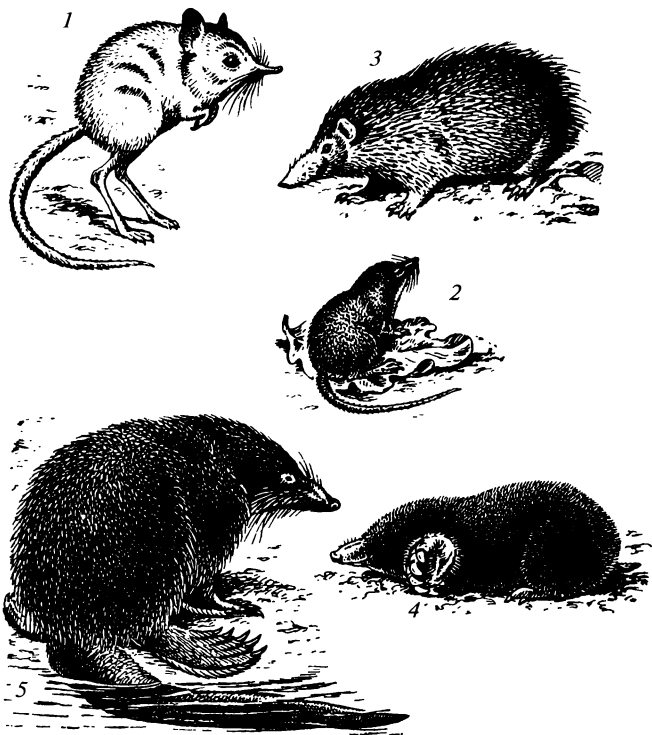


Рис. 190. Насекомоядные:

1 — африканский прыгунчик; 2 — землеройка; 3 — тенрек; 4 — крот; 5 — выхухоль

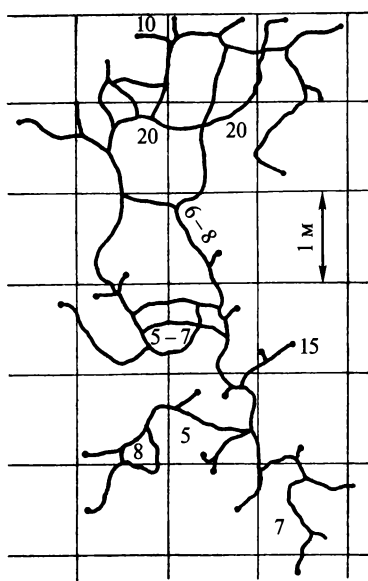


Рис. 191. Расположение кормовых ходов крота на участке лесной поляны. Цифрами обозначена глубина ходов, см

К семейству *Землеройки* (Soricidae) принадлежит мелкие зверьки, внешне похожие на мышей. Обитают в различной обстановке, но чаще в лесах с обильной подстилкой. Самостоятельно норы обычно не роют и пользуются естественными пустотами в почве, в лесной подстилке, под корнями деревьев или норами грызунов. Питаются насекомыми, червями, иногда мелкими мышевидными и семенами хвойных. Полезны истреблением вредных насекомых и их личинок. Обычные виды в России — *обыкновенная бурозубка* (*Sorex araneus*) и *водная землеройка кутора* (*Neomys fodiens*). В тропиках Западной Африки живет один из самых крупных насекомоядных — *гигантская белозубка* (*Prasorex goliath*), длина тела которой 15—18 см, хвоста — 11 см.

Семейство *Кротовые* (Talpidae) включает наиболее специализированные виды отряда. *Кроты*, в том числе *европейский крот* (*Talpa europaea*), — типичные обитатели верхних горизонтов почвы. Практически вся жизнь их проходит под землей; на дневную поверхность кроты выходят очень редко, например при затоплении нор водой. Крот замечательно приспособлен к жизни в почве. Тело вытянутое, голова конусовидная, шея снаружи незаметна. мех низкий, бархатистый, что связано с передвижением в узких норах. Короткие передние лапы вооружены мощными когтями. Ими крот разрывает землю, а выталкивает ее наружу верхней частью головы. Глаза зачаточны, а у некоторых подвидов скрыты под кожей. Органы осязания и обоняния развиты хорошо. Слышат кроты очень хорошо, хотя ушная раковина зачаточна.

Кроты роют сложные системы подземных ходов, большая часть которых не является жилищем, а прокладывается при разыскивании пищи (рис. 191).

При сооружении глубоких ходов кроты выбрасывают землю на поверхность через вертикальные отнорки. Таким образом формируются характерные кучи земли — кротовины. Чаще большинство кротовых ходов бывают поверхностными. В этом случае зверек почти не разрывает землю, а раздвигает ее в стороны и вверх. Кротовин при этом не образуется.

Наиболее благоприятные места для крота — это лиственные леса с богатой перегнойной почвой. Песчаных и заболоченных почв кроты избегают. Питаются земляными червями и личинками насекомых. Размножаются один, реже 2 раза в году, в средней полосе в мае—июне. Число молодых в помете — 2—8. Беременность около 40 суток. Линяют кроты очень сложно, 3 раза в году. Процесс линьки хорошо заметен на шкурке со стороны мездры по темным пятнам на тех участках, где происходит смена волоса. Пятна вызваны скоплением пигмента у основания растущих волос.

Кроты распространены в лесной и лесостепной полосе Европы, Кавказа и в тайге Сибири на восток до реки Лены. Значение кротов очень велико. Они уничтожают насекомых — вредителей сельского и лесного хозяйства. Вред, причиняемый истреблением дождевых червей и выбрасыванием кучек земли на лугах и в садах, имеет локальный характер и с лихвой окупается приносимой пользой. Кроты являются объектами пушного промысла.

К семейству *Выхухоли* принадлежат два вида. Один из них — *пиренейская выхухоль* (*Galemys pyrenaicus*) — распространен на одноименном полуострове. Небольших размеров — 12—15 см, такой же длины хвост. Другой вид — *русская (обыкновенная) выхухоль* (*Desmana moschata*) — типичный полуводный зверек, обитающий в стоячих или медленно текущих водоемах в бассейнах рек Дона, Волги и Урала. Размеры тела 18—20 см, такой же длины хвост. Масса тела до 520 г. Образ жизни очень скрытный. Корм добывает в воде. Питается моллюсками, насекомыми и их личинками, некоторыми растениями, редко рыбой. Плодятся самки раз в году. Гнезда устраивают в норах, выход из которых открывается под водой (рис. 192). Период размножения растянут с мая по ноябрь. Число молодых в помете от одного до пяти.

Выхухоль — ценный промысловый зверь, обладающий очень хорошим мехом. Используют и мускусные железы, лежащие у корня хвоста. Из-за перепромысла выхухоль была сильно истреблена. Проводимые работы по восстановлению выхухоли в местах бывшего распространения (реакклиматизация) и искусственному расселению в новых областях позволили повысить ее численность. Добыча ее запрещена.

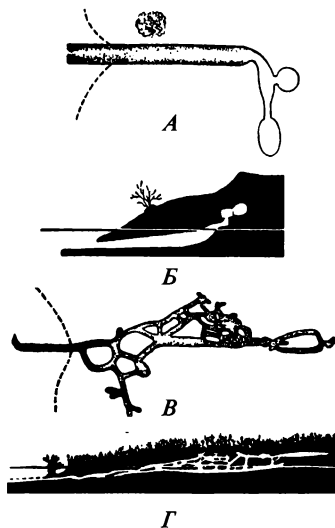


Рис. 192. Норы выхухоли в высоком и низком берегах. А и В — горизонтальные проекции; С и Д — вертикальные проекции

Численность выхухолей низкая, они включены в Красные книги России и МСОП.

Семейство *Ежи* (Eginaceidae) включает своеобразных животных, покрытых иглами и способных при опасности сворачиваться в клубок. В России распространены в лесной, степной и пустынной зонах. В отличие от других насекомоядных зимой впадают в спячку. Питаются насекомыми, моллюсками, рептилиями, иногда поедают яйца птиц и птенцов. Животные эти очень полезны.

В Африке распространены пустынные *прыгунчики* (Macroscelidae). Как и многие другие мелкие пустынные зверьки, они имеют очень длинные задние и укороченные передние лапы. Внешне они очень похожи на пустынных грызунов — тушканчиков. В пустынях Южной Африки живут *златокроты* (*Chrysochloridae*), внешне похожие на европейских кротов. Еще два семейства с реликтовыми ареалами: *Щелезубые* (Solenodontidae) встречаются на Кубе и Гаити; *Тенреки* (Tenrecidae) распространены в Центральной Африке, на Мадагаскаре и Канарских островах.

Отряд Рукокрылые (Chiroptera)

Рукокрылые систематически близки к насекомоядным. Они распространены по всему земному шару, кроме Арктики и Антарктики. Общее число видов около 1 000. Отряд включает два подотряда: *Крыланы* и *Летучие мыши*.

Единственная группа млекопитающих, приспособленная к настоящему полету в воздухе. Крыльями служат *кожистые перепонки*, расположенные между очень длинными пальцами передних конечностей, боками тела, задними конечностями и хвостом (рис. 193). Только первый палец передних конечностей свободен и не участвует в образовании крыла. Как и у птиц, *грудина несет киль*, к которому прикрепляются грудные мышцы, приводящие в движение крылья.

Полет маневренный, регулируемый почти исключительно движением крыльев. Вопреки распространенному мнению, летучие мыши могут взлетать не только с высоко расположенных пунктов (потолка пещеры, ствола дерева), но и с ровной земли и даже с водной поверхности. В этом случае взлет начинается с прыжка вверх, происходящего в результате сильного порывистого движения передних конечностей.

Образ жизни сумеречный и ночной. Органы осязания кроме обычных осязательных телец и вибрисс представлены многочисленными тонкими волосками, разбросанными на поверхности летательных перепонки и ушных раковин. Зрение слабое и для ориентировки имеет малое значение. Слух исключительно тонкий. Диапазон слышимости огромный — от 12 до 190 000 Гц. (У человека диапазон слышимости лежит в пределах 40 — 20 000 Гц.)

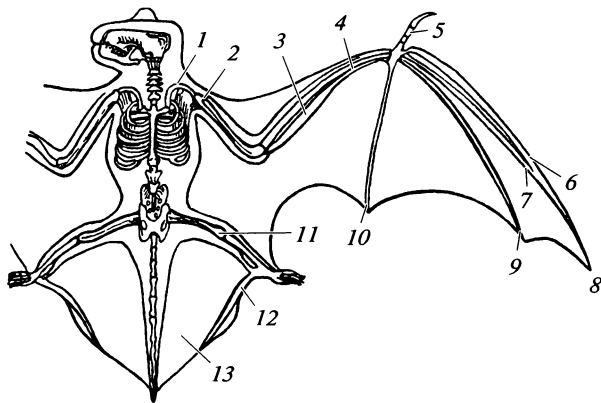


Рис. 193. Скелет летучей мыши:

1 — ключица; 2 — плечевая кость; 3 — локтевая кость; 4 — лучевая кость; 5 — I палец; 6 — II палец; 7 — III палец (его пясть); 8 — фаланги III пальца; 9, 10 — IV и V пальцы; 11 — бедро; 12 — шпора; 13 — межбедренная перепонка

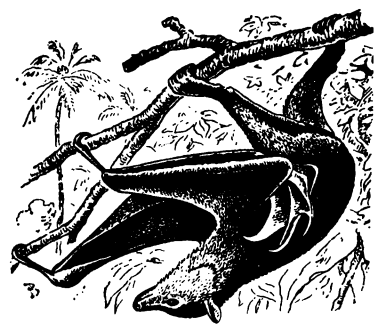
При ориентировке решающее значение имеет своеобразная звуковая эхолокация. Летучие мыши издают ультразвуки частотой от 30 000 до 70 000 Гц прерывисто, в виде импульсов длительностью 0,01 — 0,005 с. Частота импульсов зависит от расстояния между зверьком и препятствием. При подготовке к полету зверек издает от 5 до 10, а в полете непосредственно перед препятствием — до 60 импульсов в секунду. Отраженные от препятствия ультразвуки воспринимаются органами слуха зверька, что и обеспечивает ориентировку в полете ночью и добычу летающих насекомых.

Состав пищи разнообразен, но подавляющее большинство видов кормится насекомыми (жуками, бабочками). В период бодрствования обмен веществ идет интенсивно, и нередко за сутки летучие мыши съедают количество пищи, равное примерно массе собственного тела.

Подотряд Крыланы (Megachiroptera)

Подотряд Крыланы содержит крупных представителей отряда, распространенных в тропиках Азии, Африки и Австралии. Питаются сочными плодами, местами наносят большой вред садоводству. Коронки коренных зубов имеют плоские жевательные поверхности. Глаза сравнительно большие; корм разыскивают, ориентируясь зрением и очень острым обонянием. Способность к эхолокации свойственна только немногим видам, заселяющим пещеры. Днюют чаще на деревьях, под карнизами строений, в пещерах, реже в дуплах. Обычно скапливаются многими сотнями и даже тысячами особей.

Рис. 194. Калонг, большая летучая ли-
сица (*Pteropus vampyrus*)



Общее число видов около 130. Типичный вид — самый крупный (длина тела 40 см) из настоящих крыланов калонг (*Pteropus vampyrus*), обитающий на Малайском архипелаге (рис. 194).

Подотряд Летучие мыши (*Microchiroptera*)

Подотряд Летучие мыши включает мелкие виды, представители которых обладают острыми зубами и относительно крупными ушными раковинами. Дневное время проводят в укрытиях, на чердаках, в дуплах (рис. 195), в пещерах. Число видов около 800, из них в России около 40. Большинство видов рассматриваемого подотряда кормятся двукрылыми, чешуекрылыми и жесткокрылыми насекомыми, но есть и плодоядные, например *обыкновенный копыенос* (*Phyllostomus hastatus*), распространенный в Южной Америке. Некоторые южноамериканские виды питаются кровью млекопитающих, иногда и людей; таковы, например, южноамериканские вампиры сем. *Desmodontidae*. Вопреки бытующему мнению, кровоядные летучие мыши кровь не сосут, а слизывают языком с поверхности кожи жертвы. Слюна таких летучих мышей обладает обезболивающим



Рис. 195. Летучая мышь (нетопырь-карлик),
вылетающая из дневного убежища

свойством и резко замедляет свертывание крови. Этим объясняется безболезненность укуса и длительное вытекание крови из ранки. Некоторые виды зимуют на месте, впадая в спячку. Местами зимой скапливаются в огромном количестве. Так, в Бахарденской пещере (Туркмения) живет около 40 тыс. летучих мышей. Известно и много других мест массового скопления летучих мышей.

Многие виды из северных районов улетают на юг. Длина перелетных путей различна — от десятков и сотен до тысяч километров.

Размножаются медленно, рожают 1—2 детенышей. Спаривание бывает осенью и весной. При осеннем спаривании оплодотворения яиц не происходит и сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки. Оплодотворение наступает только весной, когда у самок бывает овуляция. При весеннем спаривании происходят одновременно овуляция и оплодотворение.

Приносят большую пользу. В России распространены виды — *ушан* (*Plecotus auritus*), *рыжая вечерница* (*Nyctalus noctula*).

Отряд Шерстокрылые (Dermoptera)

Шерстокрылые распространены в тропических лесах юга полуострова Индокитай и на островах Малайского архипелага. Наиболее характерная особенность внешнего вида — толстая, *покрытая мехом, перепонка*, объединяющая все конечности, шею и хвост. Длина тела до 42 см, хвоста до 27 см, масса до 1,7 кг. Передвигаются преимущественно путем планирующего полета, пролетая с дерева на дерево 60—100 м. Растительоядны. Детеныш держится с матерью около года. Типичный вид — *малайский шерстокрыл*, или *кагуан* (*Synocephalus variegatus*). Местные жители охотятся на кагуанов, используя их мясо и мех.

Отряд Приматы (Primates)

Приматы возникли, видимо, от примитивных насекомоядных в верхнемеловое время в Азии, откуда в последующем и шло их расселение на другие континенты. Отряд включает около 190 видов.

По внешнему облику приматы очень разнообразны. Длина тела от 9—12 (тупайи, долгопяты) до 200 см (гориллы). Наружный хвост у одних видов отсутствует (человекообразные обезьяны, человек), у других очень длинный (у некоторых цепкий), иногда сильно опущенный (тупайи). Глазницы направлены вперед и лишь у некоторых видов несколько в сторону. Черепная коробка относительно велика. Имеются все группы зубов. Первый палец в той или иной мере противопоставлен остальным. Лапы стопоходящие. Сосков от одной до трех пар (тупайи, лори). Распространены в тропиках Азии, Африки и Америки.

Низшие приматы — сравнительно мелкие звери с длиной тела от 9 до 106 см. Хвост чаще длинный (у некоторых видов в 2 раза длиннее тела), но не хватательный, густоопушенный. Не у всех видов первый палец явственно противопоставлен остальным пальцам. У большинства пальцы вооружены не ногтями, а когтями. Поверхность головного мозга гладкая или с бороздами.

Распространены в Юго-Восточной Азии, в Индонезии, на Мадагаскаре и в тропиках Африки. В настоящее время известно 53 вида (рис. 196).

У собственно лемунов (*Lemuridae*) ряд верхних резцов разделен промежутком на левую и правую половины. Хвост обычно длинный, пушистый. мех обычно густой. Это древесные ночные животные, питающиеся частью плодами, частью насекомыми, или всеядные. Образ жизни стадный. Представители — лемуры *вари* (*Varecia variegatus*) и *катта* (*Lemur catta*); семейство Лоризидовые (*Lorissidae*) — тонкий лори (*Loris tardigradus*); семейство Руконожки (*Daubentoniidae*) — руконожка (*Daubentonia madagaskariensis*).

Представители семейства Долгопяты (*Tarsiidae*) — своеобразные животные величиной немногим более крысы, с огромными, направ-

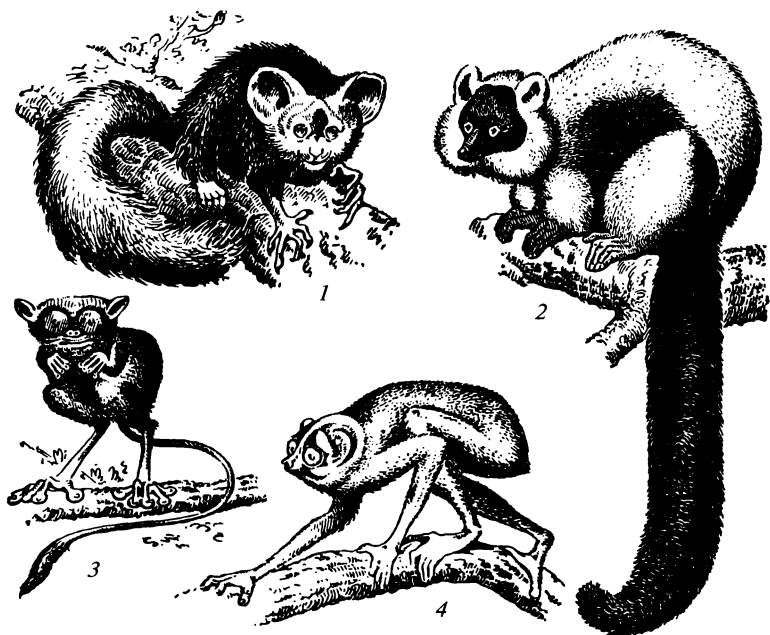


Рис. 196. Лемуры:

1 — руконожка; 2 — лемур вари; 3 — долгопят; 4 — тонкий лори

ленными вперед глазами, очень длинными задними и короткими передними ногами (см. рис. 196). Пальцы снабжены присасывательными подушечками. Древесные ночные зверьки, питающиеся насекомыми. Распространены на островах Малайского архипелага. Представитель — *долгопят-привидение* (*Tarsius spectrum*).

Тупайи (Tupaïidae) — небольшие животные (длина тела 10—22 см, хвоста — 9—22 см), наиболее примитивные полуобезьяны. Первые пальцы у них не могут противопоставляться остальным. Головной мозг относительно мал. Внешне они отчасти похожи на маленьких белок. Хвост у них длинный, пушистый. Мордочка вытянутая. Распространены в лесах Юго-Восточной Азии.

Подотряд Высшие приматы, или Обезьяны (*Anthropoidae*)

Размеры более крупные, чем у видов подотряда Низшие приматы, длина тела от 15 до 200 см. Хвост отсутствует или развит в разной степени; у многих южноамериканских видов хвост хватательный. Первый палец явственно противопоставляется остальным пальцам. Все пальцы вооружены ногтями. Головной мозг относительно более крупный, чем у полуобезьян, и полушария переднего мозга у подавляющего большинства видов имеют многочисленные борозды и извилины.

В настоящее время известно 139 видов.

Семейство *Цепкохвостые обезьяны*, или *Капуцины* (Cebidae), включает мелкие и средние виды (длина тела 24—91 см). Хвост у всех видов хорошо развит; у видов четырех родов (из 12) он цепкий. Перегородка между ноздрями широкая. Среди видов этого семейства упомянем *паукообразных обезьян* (*Brachyteles*).

Семейство *Мармозетки*, или *Игрунковые обезьяны* (Callitricnidae), включает самых мелких представителей высших обезьян (рис. 197). Длина их тела 15—50 см. Хвост длинный, но не хватательный.

Виды обоих семейств — лесные, древесные звери. Пища смешанная, но в большей мере растительная. Держатся чаще семейными группами. Распространены в Центральной и Южной Америке.

Семейство *Мармышки* (Cercopithecidae) — наиболее многочисленная группа узконосых обезьян (см. рис. 197). Характерно сильное развитие защечных мешков; обычно имеются длинный хвост и развитые седалищные мозоли. Биологически разнообразны. *Собственно мармышки* (*Cercopithecus*) ведут в основном древесный образ жизни. Это преимущественно африканские виды, населяющие тропические леса и держащиеся стадами. Растительоядные. *Павианы* (*Papio*) живут обычно в каменистых горах и гнезда устраивают в пещерах. Питание смешанное. Некоторые виды нападают на млекопитающих. Распространены в Африке. *Макаки* (*Macaca*) — преимущественно южноазиатские обезьяны. Ведут как древесный, так и наземный

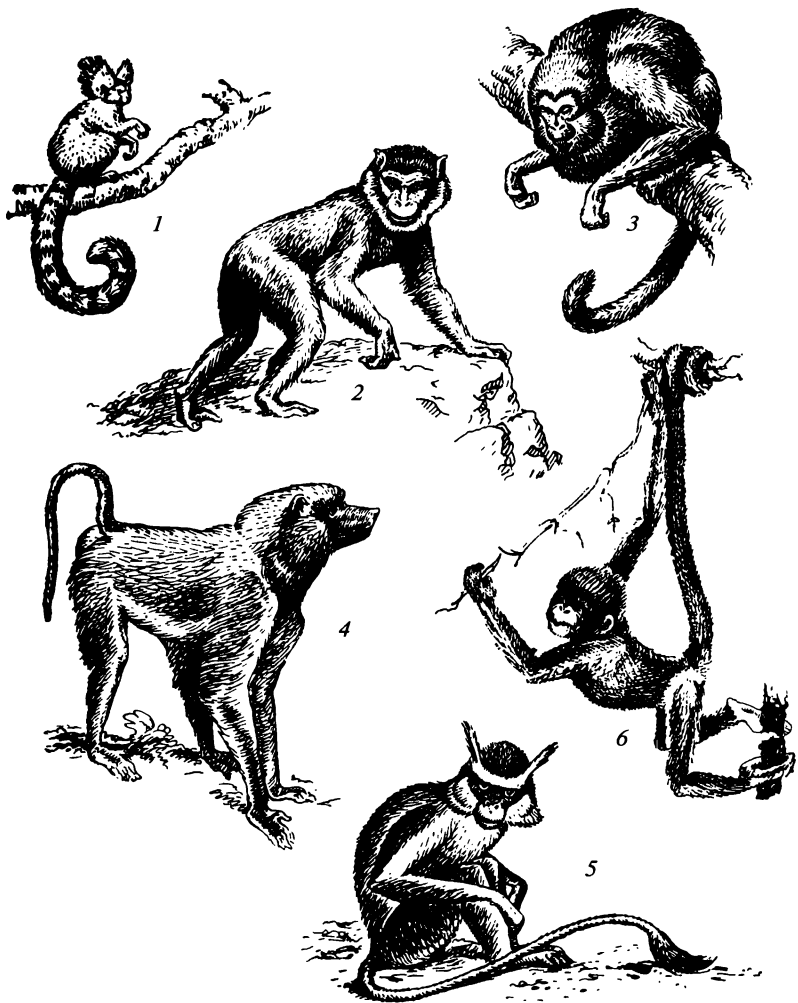


Рис. 197. Виды обезьян:

1 — игрунка, или мармозетка; 2 — бесхвостый макак, или магот; 3 — черный реву; 4 — бабуин из павианов; 5 — мартышка; 6 — цепкохвостая обезьяна

образ жизни; часто живут, как и павианы, в горах, придерживаясь каменистых склонов. Наиболее известен *макак-резус* (*M. mulatta*), распространенный в Южной Азии, в Гималаях (от Непала до Бирмы). Держатся большими стадами. Обычны в зоопарках всего мира.

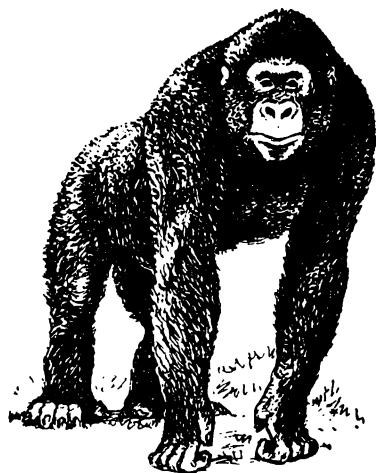
В семействе *Гиббоны* (Hylobatidae) семь видов, характеризующихся очень длинными передними конечностями: при вертикальном положении они достигают ступней задних конечностей. Рас-

пространены в тропических лесах Северо-Восточной Индии (Ассам), Индокитая, островов Ява, Суматра, Калимантан. Типичные обитатели деревьев. Раскачиваясь на передних лапах, перепрыгивают с дерева на дерево на расстояние 10 м и более. Типичный вид *гibbon хулок* (*Hylobates hoolock*).

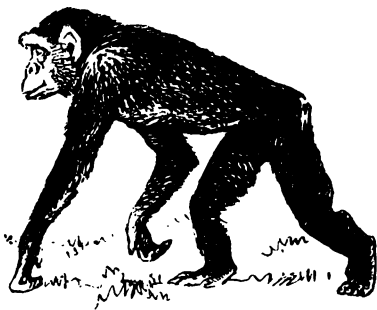
Семейство *Человекообразные обезьяны* (Pongidae) включает высших представителей отряда (рис. 198). Хвоста, седалищных мозолей и защечных мешков нет (у гibbonов есть только зачаточные седалищные мозоли). Мозговая коробка черепа развита особенно сильно. Полушария переднего мозга имеют сложные борозды и извилины.

Орангутан (*Pongo pygmaeus*) — крупная (высотой 1,5 м) волосатая обезьяна красновато-рыжего цвета, с вытянутыми челюстями, очень длинными передними конечностями и небольшими ушными раковинами. Образ жизни древесный, на землю спускается крайне редко. Живут орангутаны одиночно или семейными группами. Детенышей рожают в гнезде на дереве. Распространены на островах Суматра и Калимантан. За последние годы численность резко сократилась и продолжает убывать. Включен в Красную книгу МСОП.

Шимпанзе (*Pan troglodytes*) размером несколько менее 1,5 м. Общая окраска черная; лицо голое; уши сравнительно большие, очень похожие на уши человека. Передние лапы относительно короче, чем у



1



2



3

Рис. 198. Виды человекообразных обезьян:

1 — горилла; 2 — шимпанзе; 3 — орангутан

орангутана. Обитают в тропических лесах Африки. Образ жизни в основном древесный, но на землю спускаются регулярно. Пища растительная. Живут семьями, иногда собираясь в небольшие стада.

Горилла (Gorilla gorilla) — самая крупная из человекообразных обезьян (высотой до 2 м). Передние конечности, как и у шимпанзе, не очень длинные. По земле ходят согнувшись, опираясь (как и шимпанзе) на все четыре конечности. Живут в лесах, но с деревьями связаны меньше предыдущих видов, очень часто держатся на земле. Питаются плодами, орехами и корнеплодами. Распространены в лесах экваториальной Африки.

Семейство *Люди (Hominidae)* включает один ныне живущий вид — *человек (Homo sapiens)*. Морфологически отличается огромным головным мозгом с очень сильно развитой корой больших полушарий. Мозг человека более чем в 3 раза крупнее мозга человекообразных обезьян. Волосистой покров редуцирован. Передние конечности относительно короткие, не достигающие до колен. Положение тела вертикальное, и руки полностью освобождены от функции опоры тела. Задние конечности выпрямлены в коленном суставе и потеряли хватательную функцию. В связи с вертикальным положением тела таз широкий, служащий для поддержания внутренних органов. Подбородок имеет характерный выступ, связанный с большим и сложно устроенным языком. Есть и много других признаков, отличающих человека от антропоидных обезьян.

Отряд Зайцеобразные (Lagomorpha)

Представители отряда Зайцеобразные по устройству зубной системы внешне похожи на грызунов: *клыков* у них нет и резцы отделены от коренных широким, лишенным зубов, пространством (*диастемой*). От грызунов хорошо отличаются тем, что костное нёбо имеет вид узкого поперечного мостика между левым и правым рядами коренных зубов (у грызунов костное нёбо образует обширную площадку). Кроме того, *резцов* в верхней челюсти не одна, а две пары; вторая пара очень слабо развитых резцов расположена позади основной пары этих зубов.

В отличие от грызунов у зайцеобразных желудок состоит (физиологически, но не морфологически) из двух отделов: фундального, где происходит только бактериальное брожение пищи, и пилорического, где пища переваривается при наличии фермента пепсина. Считают, что сходство грызунов и зайцеобразных лишь внешнее (конвергентное). Филогенетически зайцеобразные близки к примитивным копытным палеоген-неогена.

В отряде два хорошо отграниченных семейства (рис. 199).

Семейство *Пищухи, или Сеноставки (Ochotonidae)*, объединяет мелких короткоухих и коротколапых зверьков, распространенных

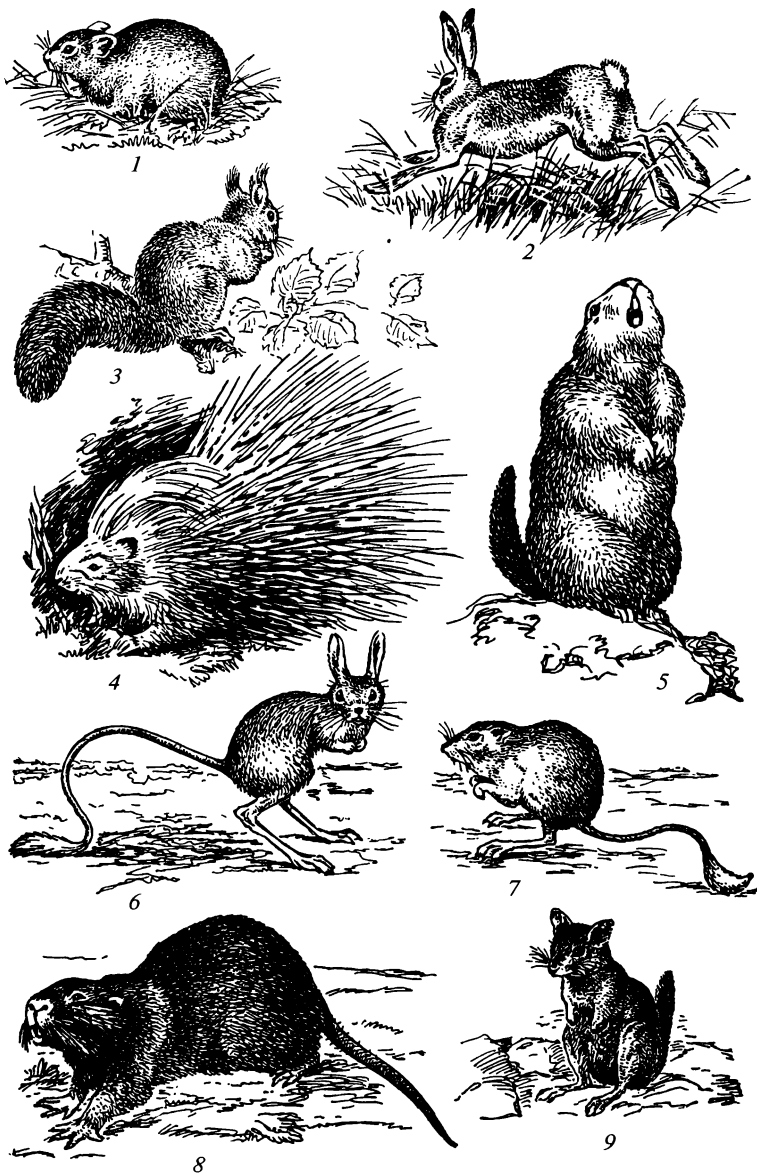


Рис. 199. Грызуны и зайцеобразные:

1 — пищуха; 2 — заяц-русак; 3 — белка; 4 — дикобраз; 5 — сурок; 6 — тушканчик; 7 — кенгуровая крыса; 8 — нутрия; 9 — шиншилла

Преимущественно в горных областях Азии. Встречаются в горах Средней Азии и Сибири, в степях Забайкалья, Казахстана и Заволжья. Живут в норах. На зиму собирают запасы пищи в виде высушенной травы, которую степные виды, например *даурская пищуха* (*Ochotona daurica*), собирают в стожки, а горные виды, например *северная пищуха* (*Och. hyperborea*), прячут в щели между камнями.

Представители семейства *Зайцы* (Leporidae) характеризуются удлинненными задними ногами и очень длинными ушами. В России наиболее широко распространен *заяц-беляк* (*Lepus timidus*), селяющийся всю тундровую, лесную и лесостепную полосы Европы и Сибири. Зимой окраска этого зайца снежно-белая. *Заяц-русак* (*L. europaeus*) распространен в европейской части России, на Кавказе, в Северном Казахстане и в степях Западной Сибири. В отличие от беляка русак держится в безлесных угодьях. На зиму он белеет лишь частично, а на юге, например в Крыму, не белеет вовсе. В пустынях Средней Азии живет мелкий вид — *заяц-песчаник* (*L. tolai*).

Питаются зайцы вегетативными частями растений: летом — травой, зимой — часто корой деревьев и мелкими ветками кустарников. В связи с такой грубой пищей слепая кишка развита особенно сильно, а коренные зубы постоянно растут. Запасов пищи на зиму в отличие от пищух не делают. Зайцы, как правило, не сооружают специальных убежищ (нор, гнезд), а отдыхают и размножаются на поверхности земли, в кустах или в густой траве. Беременность у них сравнительно длительная (около 50 суток), зайчата рождаются зрячие, покрытые шерстью и способные бегать. Размножаются 2—3 раза в году.

Дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*) распространен почти повсеместно в Западной Европе и Украине под Одессой и Херсоном. Уши и лапы у кроликов относительно короче, чем у зайцев. В отличие от зайцев кролики живут колониями и в норах. Беременность у них короткая — около 30 суток — и новорожденные голые и беспомощные.

Местами зайцы имеют большое промысловое значение.

Отряд Грызуны (*Rodentia*)

Грызуны — наиболее многочисленный (около 2 тыс. видов) и широко распространенный отряд млекопитающих. Встречаются во всех частях света в разнообразной жизненной обстановке. Большинство грызунов — мелкой и средней величины звери, питающиеся преимущественно или исключительно растительной пищей. В связи с этим зубной аппарат их своеобразен. *Клыков нет. Резцы*, которых в каждой половине челюсти бывает по одному, наоборот, развиты очень сильно; ими грызуны скусывают траву, кору или вышелушивают семена. *Коренные с плоской жевательной поверхностью*, не-

сушей бурорки или пелли эмали. Резцы, а у некоторых и коренные не имеют корней и *растут всю жизнь*. В связи с питанием грубой растительной пищей кишечный тракт длинный. У всех видов есть слепая кишка, выполняющая роль «бродильного чана». Особенно сильно она развита у видов, кормящихся травой и корой деревьев (например, у полевок). Наоборот, у мышей, питающихся в основном семенами, слепая кишка развита слабее.

Для большинства видов характерна способность быстро размножаться, что связано с ранним половым созреванием и большим числом рождающихся детенышей.

Широта распространения и многообразие жизненных условий определили разнообразие грызунов. Среди них есть наземные, подземные, древесные и полуводные виды (см. рис. 199).

Грызуны имеют большое практическое значение. Многие виды являются важными объектами пушного промысла. Среди грызунов много вредителей сельского хозяйства и видов, распространяющих опасные болезни, например чуму. Ниже указаны лишь некоторые семейства.

Обширное семейство *Беличьи* (Sciuridae) кроме собственно белок включает бурундуков, сусликов и сурков. *Белки* — древесные представители семейства, распространенные в лесах Евразии и Северной Америки. На территории России обитает *обыкновенная белка* (*Sciurus vulgaris*), населяющая все лесные области страны. В Крыму, на Кавказе и Тянь-Шане белка акклиматизирована искусственно. Белки живут в гнездах на деревьях или в дуплах. На зиму в спячку не впадают. Питаются главным образом семенами хвойных деревьев, реже ягодами и грибами. Размножаются 2—3 раза в году. В связи с непостоянством кормовых условий численность белок по годам очень сильно меняется. В малокормные годы белки широко кочуют в поисках пищи и нередко забегают на окраины селений, в парки и сады. Белка — важный вид в нашем пушном промысле.

Близкие к белкам *бурундуки* отличаются полосатой окраской и менее пушистым хвостом. Образ жизни в основном наземный, гнездо устраивают в норах. На зиму впадают в спячку. Осенью делают запасы пищи из кедровых орехов и семян злаков и бобовых. В России обитает один вид — *сибирский бурундук* (*Tamias sibiricus*), населяющий леса Сибири и восточную часть Европы (на запад до линии Архангельск — Вологда — Казань — Уфа).

Многочисленные виды *сусликов* и *сурков* представляют наземную группу семейства. Они распространены в степных и горных областях. Все виды живут в норах, обычно колониями. В отличие от белок размножаются один раз в году. Питаются травой и семенами, преимущественно злаков. Большинство видов наносят вред зерновым культурам, и с ними ведется борьба. Кроме того, суслики и сурки являются распространителями опасных болезней, например чумы и туляремии. На зиму впадают в спячку. У большинства видов спячка

начинается во второй половине лета и связана с высыханием корневой растительности. Особо продолжительная спячка у *желтого суслика* (*Citellus fulvus*), населяющего заволжские и казахстанские степи и полупустыни Средней Азии. Период бодрствования у него равен всего 4 месяцам. Живет обычно вдалеке от посевов и серьезным сельскохозяйственным вредителем не является. Мех его ценится выше, чем мех других видов.

В степях европейской части России, на Кавказе, в Казахстане распространен *малый суслик* (*C. pygmaeus*); в европейской части нашей страны (на восток до Волги) обычен также *кранчатый суслик* (*C. suslicus*).

В степях Юго-Восточной Европы, Казахстана, Западной Сибири и в горах Средней Азии и Сибири распространены *сурки*. Систематически и биологически они близки к сусликам, но отличаются значительно более крупными размерами. Типичный вид — *байбак* (*Marmota bobac*).

В песчаных пустынях Средней Азии, а также Ирана, Афганистана распространен очень своеобразный грызун, неправильно называемый тонкопалым «сусликом» (*Spermophilopsis leptodactylus*). Это представитель особого подсемейства *Земляные белки* (Xerinae). В отличие от настоящих сусликов на зиму в спячку не впадает.

Семейство *Летяги* (Pteromyidae) распространено в основном в тропической зоне. В лесах Европы и Сибири водится один вид *обыкновенная летяга* (*Pteromys volans*). Образ жизни у летяги ночной. Днем она сидит в дупле. При помощи летательной перепонки, расположенной между передними и задними лапами, летяга совершает планирующие прыжки с дерева на дерево длиной более 10 м. Зверь сравнительно редкий и промыслового значения не имеет.

У зверей из семейства *Дикобразы* (Hystriidae) верхняя часть тела покрыта длинными жесткими иглами. В Восточном Закавказье и в предгорных районах Средней Азии распространен один вид — *индийский дикобраз* (*Hystrix indica*). Живет в норах, часто в садах. Местами вредит бахчам. Образ жизни ночной. Защищаясь, дикобраз растопыривает острые и длинные иглы, делая резкий рывок (чаще назад или в сторону), глубоко вонзает их в нападающего. Существует неправильное мнение, что дикобраз произвольно может далеко выбрасывать свои иглы.

Семейство *Бобры* (Castoridae) содержит только два вида, один из которых распространен в Северной Америке, другой (*Castor fiber*) — в России. В прошлом бобр был многочислен и встречался во многих местах Европы и Сибири. Еще в прошлом веке он был почти повсеместно истреблен, и только в 1930—1950-х годах были приняты меры к восстановлению численности бобра. В настоящее время благодаря охране и искусственному расселению численность бобров заметно возросла, и они встречаются во многих областях России. Живут колониями по лесным речкам. Жилищем служат сделанные из веток и

отрезков стволов деревьев хатки и норы. Поселяясь на реке, бобры строят на ней плотины, поднимающие уровень воды и делающие его сравнительно постоянным. Питаются летом травянистыми растениями, зимой — корой и сучьями деревьев. На зиму делают запасы веточного корма, который помещают в воду около жилища. Размножаются один раз в году, принося 2—4 детенышей. Половозрелыми становятся на третий год жизни.

Семейство *Соневые* (Gliridae) включает мелких зверьков, внешне несколько похожих на белок. Распространены в основном в широколиственных лесах Европы, Средней и Южной Азии. Образ жизни древесный. В отличие от белок на зиму впадают в спячку. Наиболее крупный вид — *соня-полчок* (*Glis glis*), небольшой зверек (длина тела 15—20 см, масса 150—180 г) с пушистым хвостом, часто живет в садах и приносит вред, поедая фрукты.

Семейство *Тушканчики* (Dipodidae) объединяет своеобразных пустынных и степных грызунов, обладающих (в большинстве случаев) очень длинными задними и, наоборот, очень короткими передними ногами. Хвост длинный, часто с кисточкой на конце. Передвигаются прыжками только на задних ногах, очень быстро. Способность к быстрому перемещению на большие расстояния очень важна при жизни в пустыне с ее редкой растительностью и скудным запасом пищи. Некоторые виды вредят посадкам бахчевых и технических культур. На зиму впадают в спячку. Типичный представитель — *большой тушканчик*, или *земляной заяц* (*Allactaga major*), самый крупный из всех видов семейства (длина тела 19—26 см, хвоста — 30 см).

Семейство *Слепыши* (Spalacidae) объединяет очень своеобразных, специализированных грызунов, ведущих подземный образ жизни. Тело у них вальковатое, без выраженной шеи, голова уплощенная, лапы короткие, глаза скрыты под кожей, ушных раковин нет, мех низкий, бархатистый. Слепыши роют землю резцами, а выбрасывают ее головой. Боковые складки губ за резцами смыкаются и плотно закрывают рот. Питаются подземными частями растений и в поисках пищи сооружают очень сложную систему ходов. Местами вредят сельскому хозяйству. Распространены в степях европейской части России и Кавказа.

Семейство *Мышиные* (Muridae) — самая многочисленная группа грызунов, распространенная почти по всему земному шару. Большинство видов этого семейства — мелкие зверьки, живущие в норах. Пища в основном растительная, некоторые виды поедают иногда и мелких животных, например насекомых. Характерна очень большая плодовитость и раннее половое созревание. При благоприятных условиях некоторые виды способны размножаться в течение всего года.

В России встречаются следующие основные группы. *Крысы* (*Rattus*) представлены главным образом *серой крысой*, или *пасюком* (*R. norvegicus*). Обитают чаще в постройках, но иногда на юге и далеко от жилья. Вред, наносимый крысами, общеизвестен. Несколько

видов *мышей* распространены почти повсеместно. Кроме хорошо известной *домовой мыши* (*Mus musculus*) встречаются *полевая мышь* (*Apodemus agrarius*) и *лесная мышь* (*A. sylvaticus*). *Полевки* (Microtidae) отличаются от мышей коротким хвостом и строением коренных зубов. Они распространены повсеместно. В Арктике живут своеобразные зверьки *лемминги* (род *Lemmus*), некоторые из них зимой становятся белыми.

К полевкам относится и *ондатра* (*Ondatra zibethica*) — крупный грызун, обладающий ценным мехом. Родина ондатры — Северная Америка. Ондатра акклиматизирована у нас в стране почти повсеместно. Это полуводный зверек, живущий в заросших растительностью водоемах. Ондатра селится в сооружаемых из травы и земли хатках или в норах. Питается водной растительностью. Как и все виды мышиных, ондатра размножается очень быстро. Рождает 2—4 раза в году по 4—12 детенышей. Половозрелой становится в возрасте менее года. В настоящее время ондатра стала одним из самых важных пушных зверей России.

В пустынях живут *песчанки*, отличающиеся сравнительно крупными размерами и длинным опущенным хвостом.

Своеобразны грызуны Южной Америки. Таковы, например, *морские* (точнее, заморские) *свинки* (Caviidae), одомашненные формы которых широко используются в качестве лабораторных животных. К семейству *Водосвинки* (Hydrochoerus) относится самый крупный современный грызун *капибара* (*Hydrochoerus hydrochaeris*) — обитатель побережий рек и озер. *Шиншилловые* (Chinchillidae) — обитатели горных степей, ценные пушные виды. Шиншилла хорошо разводится в неволе. *Хутовые* (Caryomyidae) — также ценные пушные звери, ведущие полуводный образ жизни и населяющие разливы рек и озер. Из них *нутрия* (*Myocastor coypus*) акклиматизирована в Закавказье и Средней Азии, ее успешно разводят на фермах во многих областях России.

Отряд Хищные (Carnivora)

Отряд Хищные объединяет млекопитающих, в той или иной мере использующих животную пищу. Большинство видов охотится на животных, реже используют падаль. Растительную пищу потребляют многие виды, но в разной степени. В наименьшей мере растительный корм используют кошки, в наибольшей — некоторые виды медведей (например, черный медведь) и куных (например, барсук).

Общий облик и размеры тела хищных различны. К этому отряду относятся и крошечные ласки, и могучие медведи. Основной общей особенностью является строение зубной системы. Резцы малы, клыки всегда хорошо развиты, коренные зубы бугорчатые, обычно с острыми режущими вершинами. Последний ложнокоренной зуб верхней

челюсти и первый истинно коренной зуб нижней челюсти обычно выделяются большими размерами и сильно развитым режущим краем. Это так называемые хищнические зубы; степень их развития связана с характером пищи. Ключицы рудиментарны или отсутствуют. Передний мозг хорошо развит и покрыт извилинами. Хищные распространены по всей суше земного шара, исключая Антарктику. Имеют большое практическое значение (рис. 200).

К семейству *Собаки* (*Canidae*) принадлежат средние по размерам звери с длинными ногами, несущими невтяжные когти. Все виды пальцеходящи, и конечности их приспособлены для длительного и быстрого беганья. Хвост длинный, равный примерно длине туловища и обычно густо опушенный. Хищнические зубы хорошо развиты.

Питаются преимущественно животной пищей; охотясь, часто по долгу преследуют добычу. Все дикие виды размножаются один раз в году. Многие виды — норники, другие — логовники. Распространены повсеместно.

В области тундры живут *песцы* (*Alopex lagopus*). Большинство особей зимой становятся снежно-белыми. Изредка встречаются и так называемые голубые песцы, которые зимой имеют голубовато-серую окраску, а летом она черно-бурая. В России только на Командорских островах практически все песцы голубые. Кормятся главным образом леммингами. Зимой в связи с недостатком пищи откочевывают несколько к югу. Щенятся в норах, рождая наибольшее среди всех собачьих число щенков (до 18). Численность резко меняется по годам в связи с непостоянством кормовых условий и периодически вспыхивающими эпизоотиями. Очень важный промысловый вид.

Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*) распространена в России практически повсеместно. Размеры, окраска и характер меха сильно варьируют в зависимости от географических особенностей условий существования. Наиболее крупные, ярко окрашенные и пышноволосяные лисицы живут на северо-востоке Сибири. В Средней Азии лисицы мелкие и со светлым мехом. Щенятся в норах, рожают 4—8 щенков. Кормятся главным образом мышевидными, реже птицей и другими животными. Состав пищи существенно меняется по годам в зависимости от обилия (или отсутствия) того или иного вида корма. Это можно видеть из данных табл. 18, показывающей характер питания лисицы в Татарии в годы с различными кормовыми условиями.

Лисица — полезный зверь. Только около птицеферм она может приносить существенный вред домашним птицам. Очень велико значение лисицы как пушного зверя. В пушных заготовках она занимает одно из первых мест.

Повсеместно распространенный в России *волк* (*Canis lupus*) в отличие от двух первых видов нор часто не устраивает и щенится в глухих местах на поверхности земли. Приносит вред скотоводству, особенно в степных областях и в тундре, где их очень много. В этих

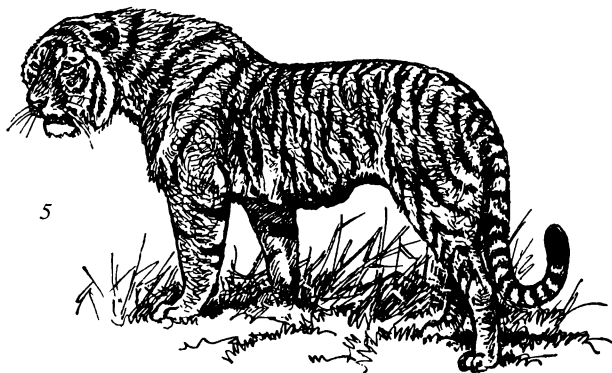
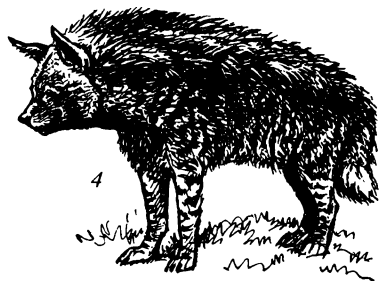
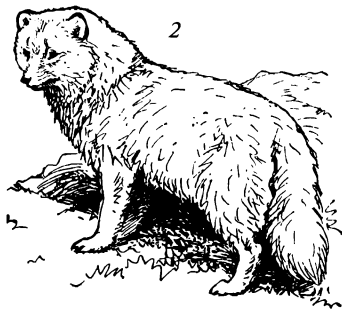


Рис. 200. Хищные звери:

1 — соболь; 2 — белый песец; 3 — бурый медведь; 4 — полосатая гиена; 5 — тигр

**Процент встречаемости видов жертв в пище лисы
по отношению к общему числу исследованных
желудков и фекалий**

Различные кормовые условия в разные годы	Виды пищи					
	зайцы	мышевидные	насекомоядные	птицы	растения	падаль
Мышевидных много	36	76,	7	11	1	9
Мышевидных мало	20	22	2	20	36	48
Мышевидных очень много	3	98	2	2	8	1

районах с волками ведется борьба. Мышевидных грызунов и сусликов волки уничтожают сравнительно мало. *Шакал (Canis aureus)* распространен на Кавказе и местами в Средней Азии. *Енотовидная собака (Nyctereutes procyonoides)* отличается от других видов семейства тем, что на зиму впадает в спячку. Родина этого вида — южные области Дальнего Востока. В целях обогащения пушных ресурсов вид этот был акклиматизирован в европейской части России. Акклиматизация прошла успешно, однако эффективность в промысле этого вида сравнительно невелика. Местами возникли конкурентные взаимоотношения вселенца с местными видами.

Семейство *Еноты (Procyonidae)* объединяет средних по размерам хищников со сравнительно короткими стопоходящими конечностями, длинным, иногда цепким хвостом. Хищнические зубы развиты очень слабо. Естественный ареал — Северная и Южная Америка; один вид живет в Гималаях. В Азербайджане и в Киргизии акклиматизирован *енот-полоскун (Procyon lotor)*. Это лесной зверь, хорошо лазающий по деревьям. Гнезда чаще устраивает в дуплах. На зиму впадает в спячку. Пища очень разнообразная. Характерная особенность — полоскать пищу в воде перед употреблением. Ценный пушной зверь.

К семейству *Медведи (Ursidae)* относятся крупные, стопоходящие звери с очень коротким хвостом. Распространены в основном в Северном полушарии. На территории России обитает три вида. *Белый медведь (Ursus maritimus)* населяет побережье и острова Северного Ледовитого океана, охотится на тюленей. В спячку не впадает, на зиму в берлоги залегают только беременные самки и молодые. *Бурый медведь (U. arctos)* населяет лесную полосу России, горы Кавказа и Средней Азии. Пища смешанная, во многих местах главным образом растительная. Зиму проводит в неглубокой спячке, продолжительность которой зависит от широты места, т. е. от кормо-

вых условий. Так, в Архангельской области спячка длится с ноября по апрель включительно, а в Южном Закавказье — 1—1,5 месяца. Щенится зимой в берлоге. *Белорудый*, или *гималайский*, *медведь* (*U. thibetanus*) отличается сравнительно мелкими размерами, общей черной окраской меха и белым пятном на груди. Распространен на юго-востоке Азии, в России — в Уссурийском крае. Полудревесный зверь, питающийся главным образом растительной пищей. Зимой впадает в спячку, чаще в дуплах больших тополей. Виды древесных медведей есть в Южной Азии.

К семейству *Куньи* (*Mustelidae*) относятся мелкие и средних размеров хищные звери с укороченными стопоходящими или полустопоходящими конечностями. Хищнические зубы выражены. Зубная формула различна, но настоящих коренных обычно 1/2. Сильно развиты пахучие железы, расположенные у анального отверстия. Распространены повсеместно, кроме Австралии (акклиматизированы там искусственно).

В России обитают 18 видов. Ниже перечислены лишь некоторые.

Соболь (*Martes zibellina*) распространен в тайге Сибири и очень редко в тайге по правым притокам Печоры. Образ жизни в основном наземный; на деревьях соболь влезает редко, обычно при длительном преследовании. Гнездо устраивает под поваленными стволами деревьев, в россыпях камней, иногда в дуплах. Пища смешанная, но чаще животная. Размножаются соболи один раз в году. Гон бывает летом. Беременность очень длительная (230—280 суток), но большую часть времени оплодотворенное яйцо не развивается (латентная фаза беременности). В помете бывает 2—5 молодых.

Соболь — очень важный промысловый вид. В дореволюционное время он был во многих местах истреблен. После революции были приняты энергичные меры для восстановления его численности. Организованы специальные заповедники и охотничьи хозяйства. Соболей успешно разводят в зверосовхозах.

Лесная куница (*Martes martes*) распространена в лесах европейской части России и на Кавказе. В отличие от соболя это более древесный зверь. Свои гнезда куница устраивает на деревьях, часто используя для этого старые гнезда белок. Пища, как и у соболя, чаще животная. Биология размножения в основном та же, что и у соболя. На Кавказе, в Крыму, Украине и Прибалтике распространена *каменная куница* (*M. foina*). Образ жизни у этой куницы наземный. Она селится обычно среди каменистых участков и гнезда устраивает в естественных ходах среди камней.

Несколько видов *хорьков* (*Mustela putorius*, *M. eversmanni*), *норка* (*M. lutreola*) — более мелкие виды, ведущие наземный образ жизни и гнездящиеся в норах. Питаются мышевидными грызунами, чаще полевками. Беременность без латентной фазы, или фаза очень короткая. Пахучие железы развиты особенно сильно и служат средством защиты. Все виды имеют большое промысловое значение. *Горностаи*

(*M. erminea*) и *ласка* (*M. nivalis*) — самые мелкие виды семейства, распространенные у нас почти повсеместно. Они ведут наземный образ жизни, гнездятся в норах. Добычу часто ловят не на поверхности земли, а в норах. Оба вида полезны истреблением вредных грызунов. В северных областях на зиму белеют.

Барсук (*Meles meles*) — среднего размера (с небольшую собаку) зверь, живущий в глубоких норах. Распространен на территории России повсеместно, кроме тундры и значительной части северной тайги. Питание разнообразное. Из всех хищных зверей барсук наименее плотояден. Изучение питания барсука в Среднем Поволжье по анализу содержимого желудков и экскрементов дало следующие результаты: насекомые обнаружены в 77 % случаев, млекопитающие — в 54, амфибии — в 9, птицы — в 4, растительность — в 28 %. Из числа насекомых 21 % поедаемых видов относится к вредным для сельского и лесного хозяйства. На зиму впадает в длительную спячку.

Речная выдра (*Lutra lutra*) — полуводный зверь, обитающий по берегам рек, озер, иногда на побережье морей. Пищу добывает чаще в воде (рыбу, раков, лягушек). Морскую выдру, или *калана* (*Enhydra lutris*), часто неправильно называют морским, или камчатским, бобротом. Это крупный зверь (длина тела с хвостом около 1,5 м), обитающий в морях северной части Тихого океана. Кормится морскими ежами, моллюсками, реже рыбой. На берег выходит отдыхать и щелкаться. Очень ценный, но редкий пушной зверь. В России известно два его подвида, оба внесены в Красную книгу РФ.

Семейство *Кошки* (*Felidae*) включает средних и крупных зверей с длинными пальцеходящими конечностями, вооруженными втяжными когтями (исключение составляет только гепард). Из всех групп рассматриваемого отряда это наиболее специализированные к добычанию живых животных хищники. Охотятся в большинстве случаев, подкарауливая и внезапно схватывая добычу. Исключение составляют гепард, отчасти лев и рысь, которые часто бегают за добычей, как собаки. Хищнические зубы развиты очень сильно. Распространены по всем материкам, кроме Австралии. Наибольшее число видов обитает в тропиках.

Тигр (*Panthera tigris*) встречается местами на юге Дальнего Востока. *Леопард* (*Panthera pardus*) водится на Кавказе, в Туркмении и на Дальнем Востоке; основная область распространения — Южная Азия и Африка. *Снежный барс*, или *ирбис* (*Uncia uncia*), — высокогорное животное, распространенное по хребтам Средней и Центральной Азии. Несколько видов мелких кошек распространены в лесах Западной Украины, Кавказа — *европейская дикая кошка* (*Felis silvestris*), в лесах Дальнего Востока — *дальневосточный лесной кот* (*F. euptilura*). Эти виды питаются грызунами и птицами.

Рысь (*F. lynx*) — единственный вид семейства, распространенный в таежной полосе. В связи с обитанием в областях с глубоким снеж-

ным покровом конечности рыси очень длинные и широкие. Рысь охотится главным образом на зайцев-беляков, которых ловит, как собака, догоняя или подкрадываясь к спящему зверьку.

Гепард (Acinonyx jubatus) резко отличается от других кошек длинными лапами с невтяжными когтями. Основная область распространения — степно-пустынные районы Африки и Южной Азии. Охотится, как собака, догоняя зверей на открытых пространствах. Гепардов приручают и используют как ловчих животных для охоты на антилоп.

Численность ряда видов низка, и добывание их в России запрещено. Таковы тигр, барс, леопард и некоторые другие.

Немногие виды семейства *Гиены (Hyaenidae)* представляют типичных падалеядов, питающихся трупами крупных млекопитающих. Размером гиены с крупных собак. Конечности слабые, передние несколько длиннее задних, приспособленные для раскапывания зарытой падали. Когти тупые, невтяжные. Челюсти очень мощные, с крупными зубами, которыми гиены легко разгрызают крепкие кости. Распространены в Африке и Южной Азии. *Полосатая гиена (Hyaena hyaena)* изредка встречается в Закавказье и на юге Средней Азии.

Семейство *Виверры (Viverridae)* объединяет наиболее примитивных современных хищных, внешне несколько похожих на куниц. Распространены в Африке, Южной Европе и Южной Азии. Типичный вид — *африканская циветта (Civettictis zivetta)* — красивой пестрой окраски. Развиты пахучие железы. Наиболее известны египетский мангуст, *ихневмон*, или *фараонова крыса (Herpestes ichneumon)*, и обыкновенный *мангуст (H. edwardsi)*, которых часто содержат дома для уничтожения грызунов и змей.

Отряд Ластоногие (Pinnipedia)

Ластоногие, 30 видов крупных зверей (масса тела от 40 кг до 4 т), систематически очень близки к хищным и, несомненно, представляют ветвь таковых, перешедшую к водному образу жизни. Большую часть жизни ластоногие проводят в воде. Здесь они кормятся и отдыхают. На сушу или на лед выходят обычно лишь для спаривания, деторождения и линьки. Привязанность к суше различна у разных видов. В связи с водным образом жизни ластоногие имеют ряд своеобразных особенностей организации. Общая форма тела вытянутая, веретенообразная. Шея укорочена и не имеет резко выраженного перехвата. Конечности укорочены и видоизменены в ласты. Шерстный покров в той или иной мере редуцирован. Очень сильно развиты подкожные жировые отложения, выполняющие функции термоизоляции, предохраняющие тело от механических повреждений и уменьшающие плотность животного.

Наружной ушной раковины у большинства видов нет, но слух очень хороший. Для некоторых видов доказана способность к эхолокации при плавании подо льдом и при добывании пищи. Ластиногие издают под водой слабые звуки (шелчки). Вероятно, они могут использоваться для локации на небольших расстояниях. У морского льва длительность каждого импульса 3—5 мс. Частота наполнения импульса от 3 до 13 кГц, в среднем 7,5 кГц. Обоняние развито хорошо. Зрение, наоборот, слабое. Зубная система в основных чертах сходна с таковой наземных хищников, но дифференцировка зубов выражена менее резко.

Ластиногие имеют огромное промысловое значение. Используют их жир и кожу. Некоторые виды дают ценную пушнину (рис. 201).

К семейству *Ушастые тюлени* (Otariidae) относятся виды, в наименьшей степени отклонившиеся от наземных хищников. У них есть

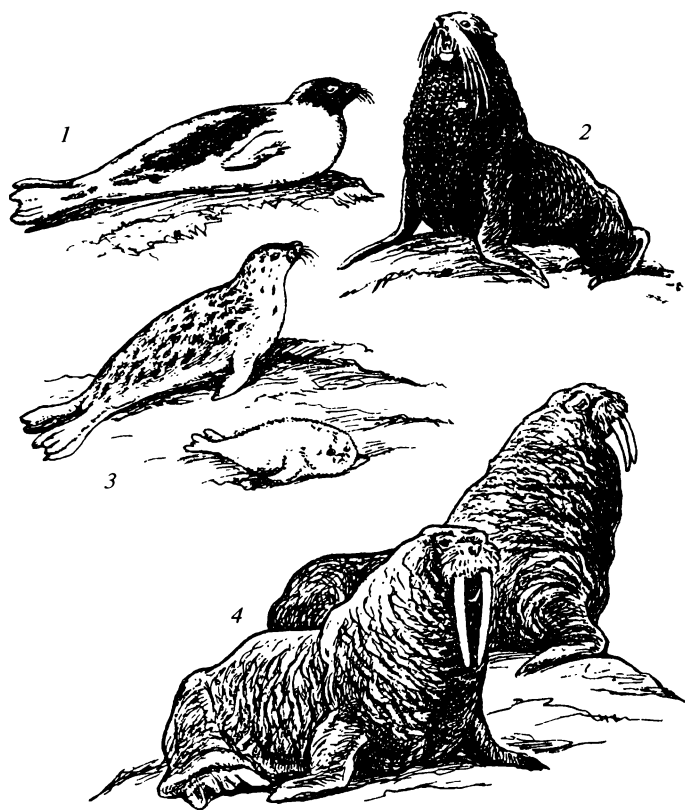


Рис. 201. Виды ластиногих:

1 — гренландский тюлень (самец); 2 — котик-секач; 3 — гренландский тюлень (самка) с новорожденным детенышем; 4 — моржи

зачаточная наружная ушная раковина. Задние ласты могут подворачиваться вперед и служить для хождения по суше. Клыки хорошо развиты. К этому семейству принадлежат *морские львы, сивучи и котики*. Все эти виды избегают льдов и для размножения выходят на берег.

Наибольший интерес представляет *котик (Callorhinus ursinus)*. Этот крупный тюлень (до 2 м) распространен в северной части Тихого океана. Летом, с мая по август, котики скапливаются у некоторых островов, на берегах которых они размножаются и линяют. Эти скопления носят название лежищ. Осенью котики, окончив линьку, мигрируют на юг. У нас лежища котиков есть на Командорских островах и на острове Тюленьем (у Сахалина). Котики — полигамы: на берегу взрослые самцы концентрируют вокруг себя 30—80 самок, которых они оплодотворяют. Самки рожают по одному детенышу черного цвета. Взрослые котики имеют серовато-бурую окраску. мех состоит из густого низкого подшерстка и редкой грубой ости. При обработке мехов ость удаляют, а подшерсток подстригают и красят обычно в черный цвет. Добыча котиков производится летом на лежищах и осуществляется на научных основах, обеспечивающих рост поголовья. Другие виды котиков встречаются в морях Южного полушария.

Семейство *Моржи (Odobenidae)* включает только один современный вид (*Odobenus rosmarus*), построенный циркумполярно и держащийся круглогодично у побережий Евразии и Северной Америки и у островов Ледовитого океана, например у берегов Земли Франца-Иосифа. Моржи имеют длину тела 3—4 м и массу около 1 000 кг. Задние ласты, как и у ушастых тюленей, могут подворачиваться вперед и участвовать в передвижении зверя на суше. Наружных ушных раковин нет. Волосной покров сильно редуцирован. Клыки верхних челюстей огромные, в виде массивных бивней. Моржи используют их, вылезая на льды и выкапывая из грунта дна беспозвоночных животных, которыми они кормятся. Лежища моржей, иногда многочисленные, бывают как на берегу, так и на льдах. Общая численность моржей значительна лишь местами. Промысловая добыча их разрешена только коренному населению.

Семейство *Настоящие тюлени (Phocidae)* характеризуется отсутствием наружных ушных раковин; задние ласты не могут подворачиваться вперед; они всегда вытянуты назад и не принимают участия в передвижении животных по твердому субстрату. Волосной покров взрослых без подпуши. Значительное число видов этого семейства распространено преимущественно в ледовитых морях обоих полушарий. Для линьки, спаривания и щенения выходят чаще не на берег, а на льды, на которых образуют многочисленные «залежки».

Некоторые виды широко мигрируют, другие более или менее оседлы. К первым относится *гренландский тюлень*, или *лысун (Pagophilus groenlandica)*. Летом эти тюлени держатся у кромок арктического пака. К зиме мигрируют на юг и собираются на лежища

на льдах у островов Ньюфаундленд и Ян-Майен, в воронке и горле Белого моря. Здесь тюлени спариваются, щенятся и линяют. В это время и производится их промысел. Молодые рождаются в белой пушистой шерсти, которая сохраняется в течение трех недель. Питаются рыбой.

Крупный (более 2 м) *морской заяц*, или *лахтак* (*Erignathus barbatus*), ведет оседлую жизнь и держится у побережий на мелководных местах в Ледовитом океане, в Беринговом и Охотском морях. Кормится донными беспозвоночными. Больших скоплений не образует. Щенится на льдах. Мелкая *пятнистая нерпа* (*Phoca hispida*) в большинстве мест также оседла. Она распространена круглополярно в северных морях Атлантического океана, в Ледовитом океане, в северной части Тихого океана и, кроме того, в озерах Ладожском и Сайма. Зимой обычно устраивает во льдах норы, в которых щенится. Есть особые виды тюленей, близкие к нерпе, в озере Байкал и в Каспийском море. Нерпы питаются преимущественно рыбой и ракообразными. Детеныши их покрыты густым пушистым белым мехом и называются бельками. Ряд своеобразных видов настоящих тюленей известен для морей Южного полушария. Среди них *тюлень-крабод* (*Lobodon carcinophagus*), *морской леопард* (*Hydrurga leptonyx*) и др.

Отряд Китообразные (Cetacea)

Китообразные — крайне своеобразная группа млекопитающих (около 80 видов), вся жизнь которых проходит в воде (рис. 202). Киты, случайно оказавшиеся на суше, не могут самостоятельно сойти в воду. В связи с водным образом жизни киты имеют много специфических приспособительных особенностей. Тело их веретеновидное, обтекаемое, с непропорционально большой головой. Шейного перехвата нет. Передние конечности превращены в ласты, задние отсутствуют. От *тазового пояса* сохраняются лишь две *рудиментарные кости*, не связанные с осевым скелетом. Кожа голая, лишенная волос, только на голове есть редкие волоски. *Потовых* и *сальных желез* нет. Млечных желез одна пара. Соски открываются в карманообразные пазухи, располагающиеся в паховой области. Это препятствует смешению молока с водой во время кормления детеныша.

Подкожный жир развит очень сильно: у крупных видов толщина жирового слоя достигает 50 см. Жировой слой препятствует охлаждению тела и уменьшает его плотность, которая у крупных видов равна 1,025 г/см³, т.е. близка к плотности воды. Упругая, эластичная кожа и толстый слой лежащего под ней жира ослабляют турбулентные завихрения, возникающие при плавании. Легкие очень большие. У дельфинов они при вдохе вмещают 1—2 л воздуха, а у гигантского синего кита — 14 тыс. л воздуха. Многие виды способны оставаться под водой

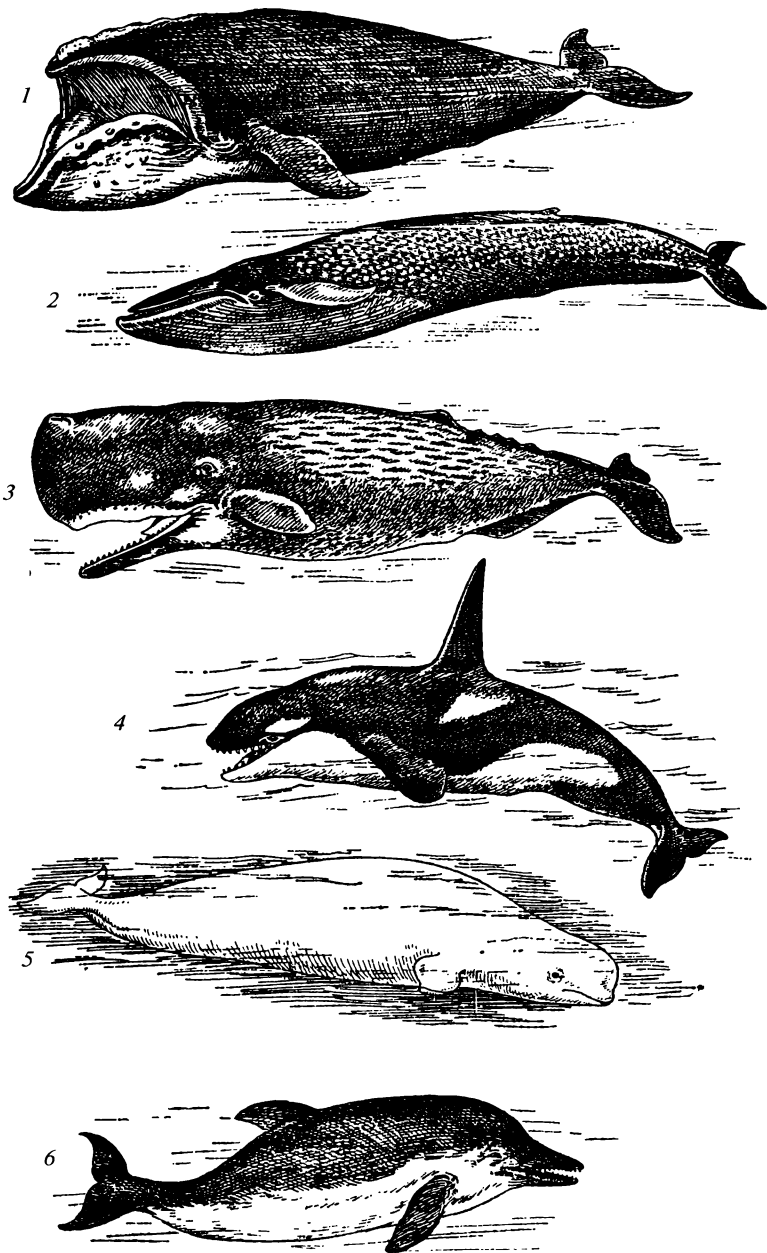


Рис. 202. Китообразные:

1 — южный кит; 2 — синий кит; 3 — кашалот; 4 — касатка; 5 — белуха; 6 — черноморский дельфин-белобочка

в течение 15—45 мин. Ноздри смещены на темя и открываются лишь в момент короткого дыхательного акта выдоха—вдоха, производимого после выныривания. В прохладную погоду при выдохе взлетает вверх конденсированный пар и капельки увлекаемой воды, образуя так называемый фонтан, по которому китобои различают вид кита.

Дыхательные пути своеобразны. В результате разрастания надгортанника и черпаловидных хрящей в ротовой полости образуется трубка, примыкающая к внутренним отверстиям носовых ходов, и в итоге дыхательный путь оказывается полностью изолированным от пищеварительного пути. Возможность длительного нахождения под водой обуславливается рядом морфолого-физиологических особенностей. Количество альвеол огромно; у дельфина длиной 1,5 м их в 3 раза больше, чем у человека. Мелкие бронхиолы имеют своеобразные мускульные сфинктеры, сокращение которых при нахождении китов под водой замыкает воздух, попавший в альвеолы; этим обеспечивается более полное использование имеющегося в нем кислорода. Концентрация гемоглобина в крови очень велика — на 20—50 % выше, чем у наземных млекопитающих. Пониженная чувствительность дыхательного центра к накоплению углекислоты в крови и высокое содержание миоглобина позволяют китообразным удлинять дыхательную паузу и использовать ее для кормежки.

Из органов чувств лучше всего развит орган слуха. В воде звуковые колебания распространяются в 5 раз быстрее, чем в воздухе, и могут восприниматься с дальнего расстояния. Дельфины способны издавать и воспринимать не только звуки низких частот в несколько десятков герц, но и ультразвуки до 150—200 кГц. У зубатых китов развита способность к эхолокации. При этом звуковая волна посылается направленно. В качестве своего рода «звуковой линзы» действует жировая подушка на передней стороне морды. Зрение развито хорошо. Органы обоняния рудиментарны.

Своеобразные приспособления возникли у китов в связи с размножением в воде. Все китообразные рожают очень крупных детенышей, способных сразу после рождения следовать за матерью. Новорожденные составляют 1/4, 1/3, а иногда даже 1/2 размера матери. Так, *черноморские дельфины*, имеющие длину тела 160—170 см, рожают детенышей длиной 80—85 см. *Кашалоты* длиной 7—8 м рожают 3—4-метровых детенышей. *Синий кит*, имеющий длину тела 22—23 м, рождает детенышей длиной 7—8 м. Возможность рождения таких крупных детенышей связана с рудиментацией тазовых костей.

При молочном кормлении детеныш обхватывает сосок свернутым в трубку языком, а мать впрыскивает ему в рот молоко, выдавливаемое путем сокращения брюшной мускулатуры. Все китообразные рожают, как правило, одного детеныша. Беззубые киты размножаются один раз в 2—3 года, белухи — через год, дельфины — ежегодно. Молодые растут очень быстро, что связано в известной мере с исключительно большой питательностью молока. Так, в коровьем

молоке жира 3—4 %, а в китовом — до 54 %. Половой зрелости киты достигают в возрасте 3—6 лет, редко позднее. Беззубые киты живут до 20—50, дельфины — до 25—35 лет.

Китообразные возникли не позже начала палеоген-неогена, вероятно, от древних наземных хищников. Современные виды объединяются в два подотряда.

Подотряд Беззубые, или Усатые, киты (Mustacoceti)

Беззубые, или усатые, киты характеризуются отсутствием зубов и наличием роговых пластин, которые сидят по бокам нёба, образуя цедильный аппарат. Пластины эти известны под названием *китового уса*. Большинство видов питаются планктонными беспозвоночными, реже мелкой рыбой. Распространены по всем океанам, но более многочисленны в умеренных и холодных морях. Совершают регулярные миграции. В Северном полушарии зиму киты проводят в тропических водах, а летом двигаются на север, где в это время обильно развивается планктон. Осенью киты идут обратно на юг. Подобного же характера миграции наблюдаются и в Южном полушарии.

Большинство китов крупного размера. Длина *синего кита* (*Balaenoptera musculus*) достигает 30 м, а масса — около 150 т (см. рис. 202, 2). Его желудок вмещает 1,5 т ракообразных. Рождает обычно одного детеныша после 11 месяцев беременности. Длина новорожденного 6—9 м, а масса 2—3 т. За время лактации, длящейся 7 месяцев, детеныш вырастает до 16 м и имеет массу около 23 т. Распространен по всему Мировому океану, но численность его в настоящее время очень низка. Особенно критическое состояние по североатлантической популяции, насчитывающей не более 100—150 особей. Этот подвид включен в Красные книги МСОП и России.

Численность китов подорвана перепромыслом, еще в XVII—XVIII вв. резко упал промысел *гренландского кита* (*Balaena mysticetus*). В XIX и XX вв. его численность сократилась до того, что популяция распалась на отдельные стада. Вид находится на грани гибели. Включен в Красные книги МСОП и России.

Общая численность других видов китов продолжает сокращаться. В 1960—1970 гг. большинство стран прекратили китобойный промысел. В Красную книгу России включено 16 видов китообразных.

Подотряд Зубатые киты (Odontoceti)

Виды подотряда Зубатые киты характеризуются наличием зубов, число которых у многих видов очень велико (до 240). Все зубы одинакового строения, с простой одновершинной коронкой. Волос на голове, даже рудиментарных, нет. Характерная асимметрия черепа,

видимо, связана со специализацией носовых проходов, при которой один из них приобрел значение звучащего аппарата, используемого для эхолокации. Последняя лучше развита у глубоко ныряющих и стремительно плавающих видов. Ультразвуки при эхолокации излучаются направленно, чему способствует вогнутая поверхность передней части черепа и лежащая над ней жировая прослойка. Они действуют как своего рода рефлектор или звуковая линза.

В подотряде несколько семейств.

Речные дельфины (Platanistidae) — наиболее древняя группа современных зубатых китов, возникшая в миоцене. Обитают в реках Южной Америки, Индии и Китая. Кормятся рыбой, червями и моллюсками. Типичный вид — *амазонская иния* (*Inia geoffrensis*).

Дельфины (Delphinidae) — мелкие (1—10 м), чаще стадные животные, распространенные преимущественно в теплых и умеренных водах Мирового океана. Нервная система высокоразвита. Хорошо уживаются в неволе и легко поддаются дрессировке. Звуковая сигнализация и эхолокация весьма совершенны. Несколько видов живут в Черном море. Таковы *обыкновенный дельфин* (*Delphinus delphis*), *афалина* (*Tursiops truncatus*). Есть дельфины в Балтийском, Баренцевом и в морях Дальнего Востока. В морях Ледовитого океана и в северных морях Тихого океана распространен крупный (до 6 м) *белый дельфин*, или *белуха* (*Delphinapterus leucas*) (см.рис. 202, 5). Все эти виды питаются рыбой и в связи с миграциями рыб широко кочуют.

Кашалотовые (Physeteridae) насчитывают всего два вида.

Кашалот (*Physeter catodon*) — самый крупный зубатый кит (см. рис. 202, 3). Длина его 10—21 м. Распространен преимущественно в теплых морях всех океанов (кроме Северного Ледовитого океана). На территории России бывает летом в морях Дальнего Востока. Питается головоногими моллюсками (осьминогами, кальмарами), реже донными рыбами. Ныряет на глубину до 300 м.

Отряд Трубкозубые **(Tubulidentata)**

В отряде Трубкозубые один вид — *африканский трубкозуб* (*Orycteropus afer*). Длина тела 100—158 см, длина хвоста 44—61 см, высота в плечах 60—65 см, масса тела взрослого трубкозуба 50—70 кг. У него характерное, вытянутое в короткий хобот, рыло. Пальцы несут большие копытообразные когти. Зубная система крайне специфична. Резцы, клыки и ложнокоренные хотя и закладываются, но не прорезаются. Функционируют только истинно коренные, которые состоят из сцементированных вертикальных трубочек. Эмали на зубах нет. Систематическое положение трубкозубых не вполне ясно. Обычно их сближают с копытными. Биологически они близки к неполно-

зубым. Роют норы длиной 2—3 м с гнездовой камерой, выстланной листьями. Активны ночью. Питаются муравьями и термитами. Населяют Африку к югу от Сахары до мыса Доброй Надежды. Во многих районах сильно истреблены человеком.

Отряд Даманы (Hyacoidea)

Даманы — немногочисленная (11 видов) группа зверей, внешне напоминающих бесхвостых сурков (см. рис. 204). Длина тела 30—60 см. Волосистой покров густой, образован грубой остью и мягким пухом, окраска коричнево-серая. На передних лапах четыре пальца с уплощенными, похожими на недоразвитые копыта когтями. На задних лапах три пальца.

Систематическое положение даманов неясно. Возможно, они близки к хоботным. Возникли, видимо, в первую половину палеоген — неогена. Населяют горные, равнинные и лесные пространства. Есть виды, хорошо лазающие по деревьям и почти отвесным скалам. Растительоядны. Распространены на Аравийском полуострове и в Африке.

Отряд Хоботные (Proboscidea)

Хоботные — многочисленная, разнообразная и широко распространенная в палеоген-неогене группа млекопитающих, от которой к настоящему времени сохранилось два вида. Это самые крупные наземные звери. Основной особенностью является наличие хобота, представляющего собой сильно удлиненный нос, сросшийся с верхней губой. Только основание хобота поддерживается хрящом, на всем остальном протяжении хобот — кожно-мускулистое образование. Хоботом слоны обнюхивают, ощупывают и схватывают предметы. Конечности пятипалые с небольшими копытцами. Кожа очень толстая и у современных видов почти лишенная волос. Зубная система своеобразна. *Резцы* верхней челюсти в виде *бивней*, подчас очень большие и далеко выступающие изо рта, растут в течение всей жизни. Коренные зубы появляются не одновременно, а по очереди. С каждой стороны в челюстях имеется только по одному функционирующему коренному зубу. По мере снашивания зуб заменяется новым, который вырастает сзади от предшественника и, продвигаясь вперед, становится на его место. Клыков нет.

Слоны живут около 70—80 лет. Половозрелыми становятся в возрасте 10—16 лет. В неволе слоны живут уже не одну тысячу лет, успешное размножение налажено лишь в отдельных зоопарках. Индийские слоны размножаются в Московском зоопарке.

У *индийского слона (Elephas maximus)* бивни имеют только самцы. Уши треугольные, откиннутые назад. Высота тела около 3 м.

Распространен в тропических лесах Индии, Шри-Ланки, Суматры и Калимантана. Легко приручается, но в неволе размножается плохо.

Африканский слон (Loxodonta africana) отличается более крупными размерами (высота в плечах до 3,5 м), большими висячими ушами и наличием бивней не только у самцов, но и у самок. Распространен в тропической Африке. Приручается очень трудно. В Африке слонов осталось больше, чем в Индии.

Живший ранее в тундрах мамонт (*Elephas primigenius*) систематически близок к индийскому слону. Его бивни и части трупов встречаются у нас довольно часто на севере Сибири в вечномёрзлой почве. В Зоологическом музее РАН в Санкт-Петербурге выставлены чучела взрослого мамонта и детёныша, хорошо сохранившиеся в вечной мерзлоте.

Отряд Сирены (*Sirenia*)

Сирены, как и киты, водные звери, не выходящие на сушу. Систематически они близки к древним копытным и представляют ветвь последних, приспособившуюся к жизни в прибрежной зоне морей.

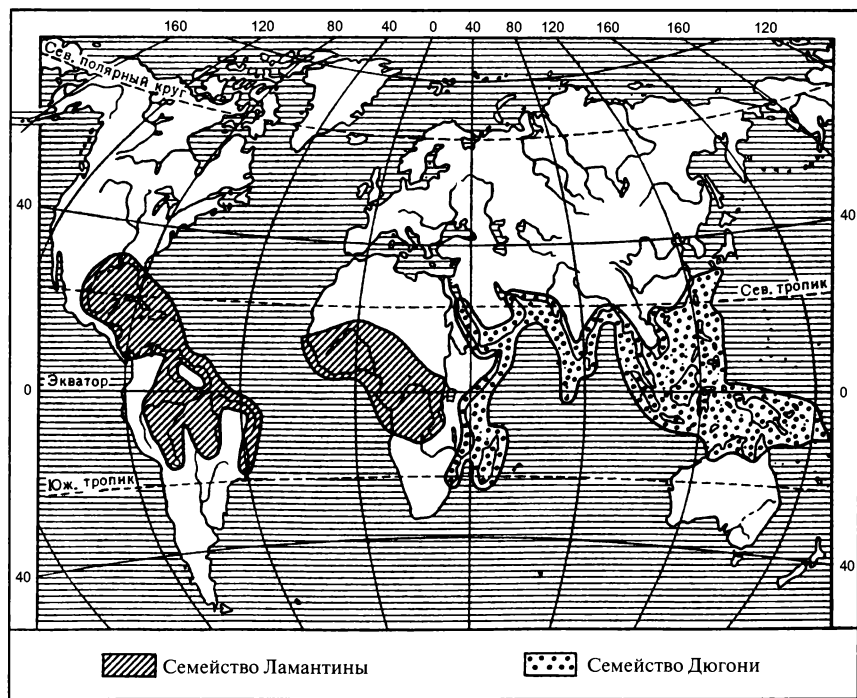


Рис. 203. Распространение сирен

Длина тела 2,5—5,8 м. Масса тела до 250 кг. Общий облик тела похож на таковой у китов, но шея хорошо выражена. Имеются только передние конечности в виде ластов, но пальцы еще сохранили рудиментарные копытца. Коренные зубы, как и у настоящих копытных, с плоскими жевательными поверхностями. Черты сходства с копытными видны и в строении желудка, который состоит из нескольких отделов. Сирены населяют прибрежные части морей, откуда часто заходят в реки. Питаются подводной растительностью. Держатся часто группами, которые «пасутся» на подводных «лугах».

Несколько видов *ламантинов* (Trichechidae) распространены у западного побережья Африки, по восточному побережью Южной Америки, у Антильских островов. *Дюгоны* (Dugongidae) распространены в прибрежной полосе Индийского океана, от Восточной Африки до Восточной Австралии и острова Тайвань (рис. 203).

В 1741 г. русский академик Стеллер открыл у Командорских островов крупный вид сиреновых, названный в его честь *стеллеровой коровой* (*Hydrodamalis gigas*). Стада этих удивительно доверчивых животных «паслись» в зарослях морской капусты. Вскоре после открытия Стеллера их стали беспощадно истреблять промышленники. Последний экземпляр был убит в 1768 г., т. е. через 27 лет после того, как наука узнала о существовании этого вида.

Отряд Непарнокопытные (*Perissodactyla*)

Представители отряда Непарнокопытные — крупные животные, у которых ось конечности проходит через третий палец, получающий преимущественное развитие. Остальные пальцы развиты слабее или рудиментарны. Степень редукции боковых пальцев различна в разных группах, что связано с большей или меньшей приспособленностью к быстрому бегу. Ключиц нет. Очень многочисленная в прошлом группа, от которой к настоящему времени сохранились три хорошо обособленные ветви: тапиры, носороги и лошади (рис. 204).

Семейство *Тапиры* (Tapiridae) включает грузных зверей с четырехпальными передними и трехпальными задними конечностями. Нос, сросшийся с верхней губой, вытянут в короткий хобот. Кожа покрыта коротким мехом. Хвост очень короткий. Всего пять видов, из них четыре живут в Южной Америке и один вид — в Юго-Восточной Азии. Обитают в болотистых лесах. Кормятся по берегам водоемов, а часто и в самих водоемах водной и прибрежной растительностью. Образ жизни сумеречный или ночной.

Семейство *Носороги* (Rhinocerotidae) также малочисленная в наше время группа. Современные виды имеют трехпальные передние и задние конечности; у некоторых вымерших видов конечности были четырехпальными. Кожа голая. На лобных и носовых костях один или два рога, развивающиеся из эпидермиса. Клыки редуцированы. Не-

сколько видов распространено в Южной Азии и тропической Африке. Таковы, например, *индийский носорог* (*Rhinoceros unicornis*) и губастый африканский *белый носорог* (*Ceratotherium simum*). Населяют леса и густые заросли крупных кустарников. Пища растительная. В начале четвертичного периода носороги были распространены также в Европе и Сибири. На территории России найдены ископаемые останки *шерстистого носорога* (*Rhinoceros tichorinus*), жившего одновременно с мамонтом. Особенно многочисленны носороги были в палеоген — неогене.

У представителей семейства *Лошади* (*Equidae*) развит только третий палец, а второй и четвертый представлены небольшими, скрытыми под кожей, так называемыми грифельными косточками. Хвост длинный, в той или иной мере волосистый. В настоящее время известны три рода.

Лошади (*Equus*) имеют также одноцветную окраску, но хвост их почти по всей длине покрыт длинными волосами. Известен один живущий в настоящее время вид дикой собственно лошади — *лошадь Пржевальского* (*E. caballus*), распространенная в горных пустынях западной части Центральной Азии и открытая нашим знаменитым путешественником Н. М. Пржевальским. Еще в середине XIX столетия дикие лошади встречались в южно-русских степях. Они известны под названием *тарпанов*. Согласно исследованиям В. Г. Гептнера, тарпа-

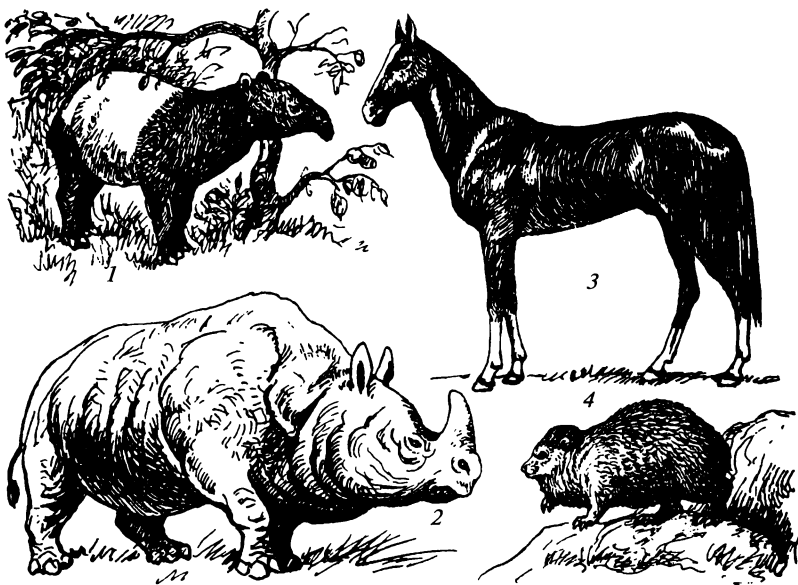


Рис. 204. Непарнокопытные и дамань:

1 — чепрачный тапир; 2 — индийский носорог; 3 — лошадь; 4 — даман

ны не представляют самостоятельного вида. Это лишь обособленный географический подвид лошади Пржевальского. Табун из 8 тарпанов наблюдали в степях левобережья нижнего Днепра еще в начале 70-х годов XIX века. Последний тарпан был убит здесь в 1876 г.

Кулан (E. hemionus) систематически очень близок к собственно лошадям, и бытующее наименование его — азиатский осел — совершенно неправильно. Еще в историческое время он был широко распространен в степях Восточной Европы, в Казахстане, Центральной и Юго-Западной Азии, есть в Южной Туркмении, в Бадхызском заповеднике, акклиматизирован на острове Барсакельмес (Аральское море). В других частях Азии численность куланов сильно сократилась. Охота на них запрещена. *Зебры (E. zebra)*, или *полосатые лошади*, распространены в саваннах Африки. Хвост несет длинные волосы только на своей концевой трети. *Ослы (E. asinus)* имеют одноцветную окраску; волосистость хвоста такая же, как у зебр. Дикие ослы распространены в пустынях Северо-Восточной Африки.

Все лошади ведут стадный образ жизни и пасутся на обширных, в основном открытых пространствах, потребляя часто грубую, жесткую растительность. В связи с обитанием в таких условиях развился ряд приспособлений, например быстрота передвижения, длительная беременность и рождение детенышей, способных вскоре после появления на свет следовать за матерью.

Отряд Мозолоногие (Tylopoda)

У представителей отряда Мозолоногие настоящих копыт нет. На пальцах спереди находятся маленькие, слегка искривленные роговые образования типа когтей. Опираются мозолоногие на расширенную кожистую подушку, которой покрыты концевые фаланги пальцев. Второго и пятого пальцев нет. В отличие от копытных бедро вместе с мускулатурой отделено от кожистой складкой туловища.

Появились в начале третичного периода в Северной Америке, откуда расселились в Южную Америку, Европу, Азию и Северную Африку. В современной фауне четыре диких вида (рис. 205).

Двугорбый верблюд (Camelus bactrianus) в числе нескольких сотен голов сохранился, видимо, только в Монголии. Домашние широко распространены в Азии, Северной Африке и Восточной Европе. *Однгорбый верблюд (C. dromedarius)* известен только в домашнем состоянии. Разводится преимущественно в Северной Африке и Аравии.

В горных районах Южной Америки распространены два вида безгорбых верблюдов — ламы: *гуанако (Lama guanicoe)* и *викунья (Vicugna vicugna)*. Их одомашненные породы известны под названием *лама* и *альпака*. Как и верблюдов, их используют в качестве транспортных животных.

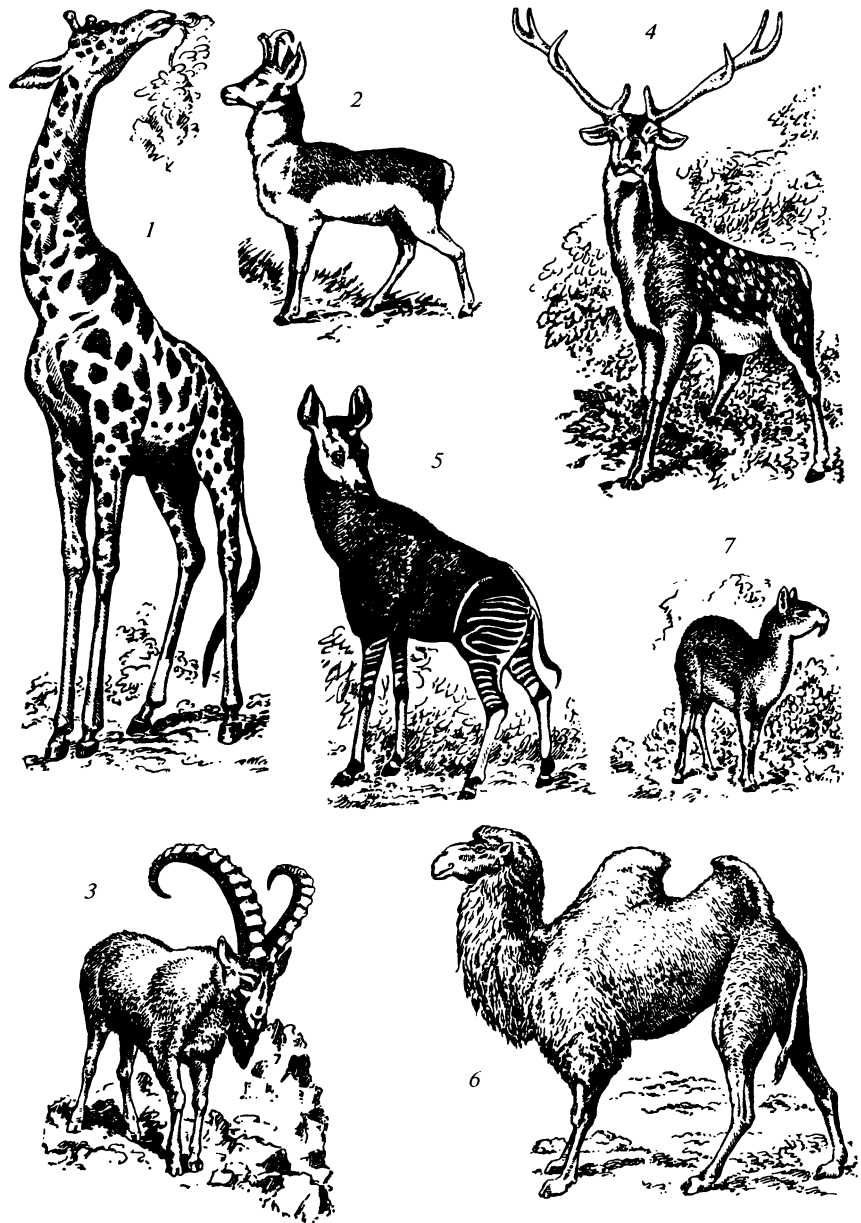


Рис. 205. Парнокопытные и мозоленогие:

1 — жирафа; 2 — вилорогая антилопа; 3 — сибирский горный козел; 4 — пятнистый олень; 5 — окапи; 6 — двугорбый верблюд; 7 — кабарга

Отряд Парнокопытные (*Artiodactyla*)

Парнокопытные — обычно крупные, наземные (исключая полуводного бегемота), растительноядные звери, обладающие способностью быстро бегать. В связи с этим ноги у них, как правило, длинные; концевые фаланги пальцев несут копыта. Третий и четвертый пальцы развиты в одинаковой степени, и между ними проходит ось конечности. Второй и пятый пальцы более или менее недоразвиты. Конечности при хождении могут двигаться только в одной плоскости, ключиц нет. Полагают, что их сейчас около 200 видов.

Подотряд Нежвачные (*Nonruminantia*)

Нежвачные — немногочисленная (около 10 видов) группа парнокопытных, объединяющая свиней и бегемотов (рис. 206). Второй и пятый пальцы у них развиты сравнительно хорошо. Клыки большие. Коренные зубы бугорчатые, и пища пережевывается во рту до ее заглатывания. Желудок сравнительно простой, и пища не отрыгивается в рот для повторного измельчения.

В России водится один вид дикой свиньи — кабан (*Sus scrofa*), распространенный в центральных, южных и северо-западных областях страны и являющийся родоначальником многих пород домашних свиней. Населяет сырые леса и заросли тростников. Размножается раз в год, принося 4—6 молодых. У домашних свиней число поросят значительно большее, что явилось результатом отбора; в связи с этим у них увеличилось и число сосков. Другие виды диких свиней встречаются в Южной Азии, в Африке. В Южной и Центральной Америке живут близкие к свиньям пекари.

Обыкновенный бегемот (*Hippopotamus amphibius*) — большой (масса тела до 4 т) полуводный зверь с голой кожей, которая не выносит высыхания. Распространен в Африке к югу от Сахары. Держится в реках и озерах, сравнительно редко выходя на сушу. Питается водной растительностью. Карликовый бегемот (*Choeropsis liberiensis*) заметно мельче обыкновенного: масса тела 250—270 кг. Распространен в Центральной Африке. Занесен в Красную книгу МСОП.

Подотряд Жвачные (*Ruminantia*)

К подотряду Жвачные относится большинство парнокопытных (около 180 видов) со сложным желудком, приспособленным для брожения непережеванной пищи и отрыгивания ее в рот для пережевывания. Клыки развиты слабо или отсутствуют; второй и пятый пальцы также развиты слабо. Стройные длинноногие животные. Многие виды имеют рога.

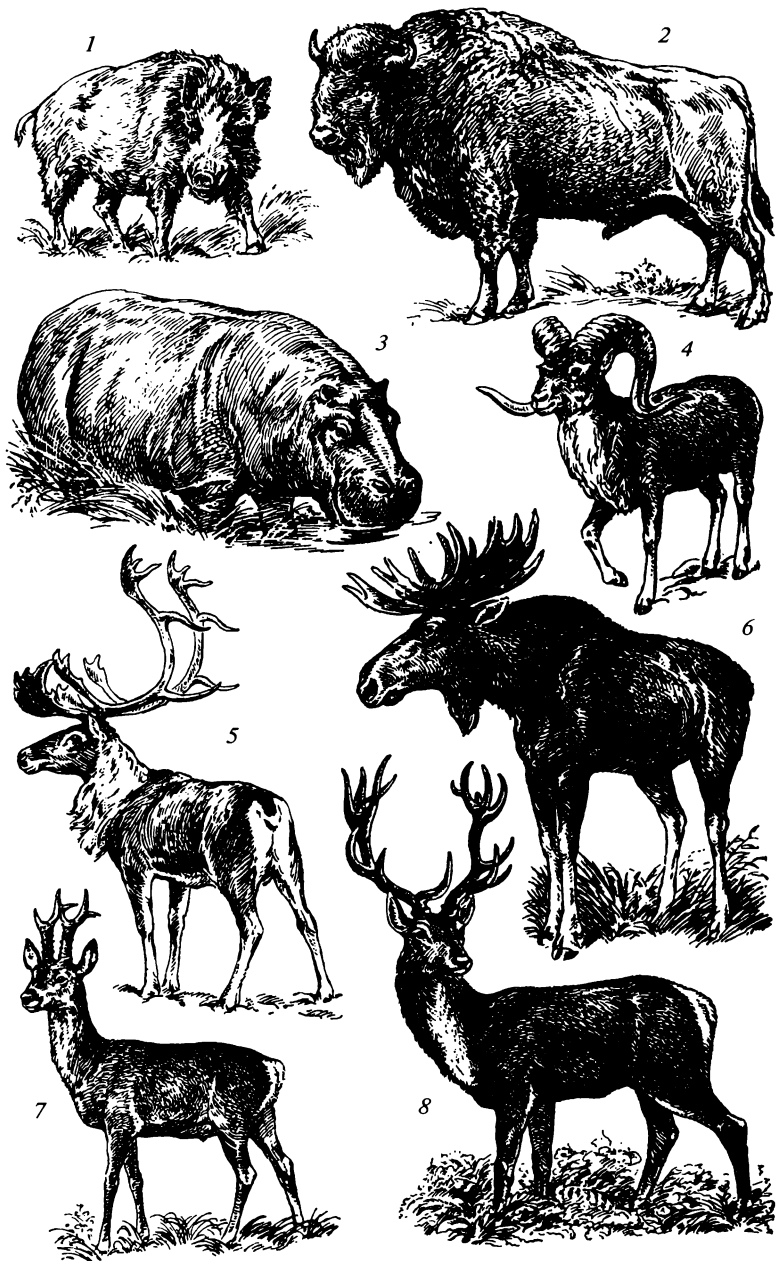


Рис. 206. Парнокопытные:

1 — кабан; 2 — зубр; 3 — бегемот, или гиппопотам; 4 — баран аргали; 5 — северный олень; 6 — лось; 7 — косуля; 8 — благородный олень

Семейство *Олени* (Cervidae) включает попытных, обладающих ветвистыми костными рогами, развивающимися за счет кутиса и подверженными ежегодной смене (см. рис. 205, 206). У всех оленей, кроме северного, рога свойственны только самцам. Распространены по всему миру, исключая Австралию и тропическую Африку. На территории России обитают 6 видов.

Северный олень (*Rangifer tarandus*) характеризуется наличием рогов не только у самцов, но и у самок (см. рис. 206). Молодые не бывают пятнистыми. Распространен по всей тундровой и большей части лесной полосы Евразии и Северной Америки. Одомашненных оленей разводят главным образом в тундре. *Благородный олень* (*Cervus elaphus*) водится в Западной Европе, в Крыму, на Кавказе, Тянь-Шане и в горах Южной Сибири. Держится в лесу. *Пятнистый олень* (*C. nippon*) пожизненно сохраняет пятнистую окраску. Водится в лесах южной части Дальнего Востока. Молодые, недоразвившиеся рога двух последних видов оленей (известные под названием *пантов*) используют для изготовления ценных медицинских препаратов (пантокрин и др.). Самый крупный вид оленей — *лось* (*Alces alces*); ветвистые рога его лопатообразно расширены; он распространен в лесной полосе Европы, Сибири и Северной Америки. В отличие от других оленей больших стад не образует. Зимой ест ветки лиственных деревьев.

В России идут опыты по одомашниванию лося. *Косуля* (*Capreolus capreolus*) — самый мелкий олень с маловетвистыми рогами; водится в лесной и лесостепной зонах Европы и Южной Сибири, в Крыму, на Кавказе, в горах Средней Азии.

Все олени — промысловые звери. Люди используют их мясо и шкуру. Северные олени одомашнены и являются транспортным средством для жителей северных районов. Благородных оленей разводят для получения пантов, используемых медицинской промышленностью.

Семейство *Жирафы* (Giraffidae) обитает только в Африке. Характеризуется более или менее удлинённой шеей и передними ногами, более длинными, чем задние (см. рис. 205). На голове у них небольшие костные рожки, одетые кожей. Два вида. Один из них — *окапи* (*Ookapia johnstoni*) — обитатель лесов Центральной Африки. Это относительно коротконогое и короткошее животное. *Жирафа* (*Giraffa camelopardalis*) распространена в саваннах Центральной и Восточной Африки. Шея и ноги у нее особенно длинные. Оба вида питаются листьями деревьев и кустарников, реже травой.

Семейство *Кабарги* (Moschidae) включает один вид. В отличие от оленей рогов нет. У самцов сильно развиты клыки верхней челюсти, далеко выступающие вниз из разреза рта. Развиты мускусные железы, содержимое которых используют в парфюмерной промышленности. Распространена в горных районах Южной и Восточной Сибири, юга Дальнего Востока и Центральной Азии.

У представителей семейства *Полорогие* (Bovidae) рога роговые, в виде полых чехлов, сидящих на костных выростах лобных костей (см. рис. 205). Они развиваются из мальпигиева слоя эпидермиса, не ветвисты и не подвержены смене. Исключение составляет американская *вилорогая антилопа* (*Antilocapra americana*), у которой рога вильчатые и роговой слой их ежегодно сбрасывается. Рога свойственны преимущественно самцам. Клыков в верхней челюсти нет. Дикие виды распространены по всему свету, кроме Австралии и Южной Америки. Многие виды одомашнены и дали начало породам домашних животных. Ниже перечислены основные группы диких видов.

Многочисленные *антилопы* особенно разнообразны в Африке. Наиболее обычные — *джейран* (*Gazella subgutturosa*), распространенный в степях и пустынях Восточного Закавказья, Средней Азии и Казахстана, *сайгак* (*Saiga tatarica*), встречающийся в прикаспийских и казахстанских степях; в горах Кавказа и в Карпатах живет лесная антилопа *серна* (*Rupicapra rupicapra*) с крючкообразно изогнутыми назад рогами (см. рис. 205).

Несколько видов диких *козлов* и *баранов* распространены в горах Кавказа, Средней Азии и Южной Сибири. Из козлов это *кавказские туры* (*Capra caucasica*, *C. cylindricornis*), *сибирский козерог* (*C. sibirica*) — обитатели высокогорных скальных ландшафтов. Пасутся небольшими стадами, по 20—30 голов. Обширные пастбища для них необязательны. Из диких баранов упомянем о *муфлонах* (*Ovis ammon musimon*), распространенных в Южном Закавказье, акклиматизированных в Крыму. В горах Средней Азии живет очень крупный баран *архар* (*O. ammon polii*). В отличие от козлов бараны хотя и являются горными животными, но скал избегают и держатся на сравнительно ровных местах — плато, предгорьях. Они выбирают обширные открытые пастбища и пасутся часто очень большими стадами (сотня и более голов), особенно зимой. Эти виды баранов дали начало породам домашних овец.

Дикие быки распространены в наше время главным образом в Южной Азии и Африке. Таковы *азиатский* (*Bubalus arnee*) и *африканский* (*B. caffer*) *буйволы*, индийские *бантенг* (*Bos javanicus*) и *гаур* (*B. gaurus*). Это обитатели лесов и крупных кустарниковых зарослей. В Центральной Азии живет своеобразный мохнатый *як* (*B. mutus*), в прериях Северной Америки — *бизон* (*Bison bison*). Один вид диких быков — *зубр* (*B. bonasus*) сохранился в Беловежской Пуще.

В настоящее время ведутся работы по восстановлению этого интересного животного. Его разводят в лесах Северного Кавказа, где ранее зубры жили в естественном состоянии, и под Москвой (в Серпуховском районе). Еще в историческое время в степях Южной России жил крупный бык *тур* (*Bos primigenius*). Он был истреблен в XVII в.

Большинство перечисленных видов быков извезены и в одомашненном состоянии, например бантенг, гаял, буйвол, як. Тур, несомненно, был одним из предков многочисленных пород домашнего крупного рогатого скота.

Происхождение и эволюция млекопитающих

Для выяснения происхождения млекопитающих необходимо вернуться к ранней эволюции рептилий. Одной из первых обособившихся групп древних рептилий во второй половине палеозоя были *синапсидные*. Они легли в основу становления подкласса *Звероподобные* (Theromorpha). В перми среди них сформировалась группа *Зверозубые* (Theriodontia). По уровню организации они оказались наиболее близкими к млекопитающим. *Зубы у них были в альвеолах*. Многие виды имели *вторичное костное нёбо*. Квадратная кость верхней челюсти и сочленовная кость нижней челюсти были сильно редуцированы; зубная кость нижней челюсти была сильно развита.

Однако условия жизни, сложившиеся в мезозойскую эру, благоприятствовали многоликому становлению рептилий с завропсидными качествами (свойствами настоящих ящеров), и мезозой стал веком пресмыкающихся. Размеры тела зверозубых уменьшились, сократились их численность и распространение, они вынуждены были отойти с арены жизни планеты в места с ограниченными условиями существования. Реализация их возможностей осуществилась позднее с падением господства ящеров, изменением климата Земли в конце мезозоя.

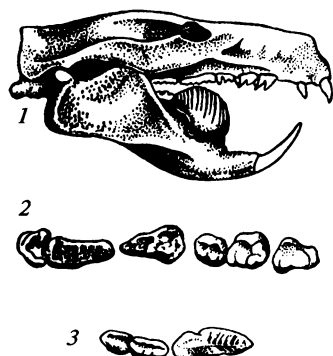
Прогрессивная эволюция млекопитающих была связана прежде всего с приобретением ими таких решающих приспособительных черт, как высокая температура тела, способность к терморегуляции, высокий аэробный уровень метаболизма. Этому способствовали изменения в дыхательной и кровеносной системах: морфологически это выразилось в разделении сердца на четыре камеры и в сохранении одной дуги аорты, обусловивших несмешиваемость артериальной и венозной крови, в появлении вторичного костного нёба, обеспечившего дыхание во время еды, в изменении эффективности кормовой стратегии, обеспечившей ускоренное переваривание пищи. Она оказалась возможной на основе изменения строения челюстей, дифференцировки зубов, развития челюстной мускулатуры.

Такие черты млекопитающих, как крупный мозг и живорождение, сложились в эволюции значительно позднее.

Зверозубыми рептилиями, наиболее близкими к млекопитающим, были *цинодонты* (*Cynodontia*). Наиболее ярко черты скелетных изменений среди них обнаружили у *тринаксодона* (*Thrinaxodon*) из раннего триаса.

Рис. 207. Череп и зубы многобугорчатого (*Ptilodus*):

1 — череп; 2 — верхние зубы; 3 — нижние зубы; длина черепа около 7,5 см



В последующем становлении млекопитающих палеонтологи подчеркивают изменения в зубной системе. Это привело к вычленению двух групп — *Морганукодонтод* (*Morganucodontidae*) и *Кунеотериид* (*Kuehneotheriidae*).

К потомкам первой группы в отложениях верхнего триаса относят своеобразных *многобугорчатых* (*Multituberculata*), получивших свое название в связи с наличием на коренных зубах многочисленных бугорков (рис. 207). Это была специализированная группа животных с очень сильно развитыми резцами и без клыков. Они были мелкими, с крысу, наиболее крупные достигали размеров сурка. Многобугорчатые представляли специфических растительноядных зверей, и их нельзя считать предками последующих групп млекопитающих. Можно лишь предположить, что ранние их формы дали начало однопроходным.

Вторая группа оказалась более успешной в последующей адаптивной радиации. Их главную линию составили *эвпантотерии* (*Eupantotheria*). Вероятно, они были маленькими зверьками, питавшимися, очевидно, насекомыми, может быть, и другими мелкими животными и яйцами рептилий. Биологически они были в известной мере близки к наземным и древесным насекомоядным. Головной мозг их был мал, но значительно больше, чем у зверозубых рептилий. В конце мезозоя в этой группе намечилось разделение на два самостоятельных ствола — *Низшие*, *Сумчатые* (*Metatheria*, *Marsupialia*), и *Высшие*, *Плацентарные* (*Eutheria*).

Сумчатые появляются в меловой период. Наиболее ранние их находки приурочены к отложениям нижнего мела Северной и Южной Америки. В раннем кайнозое они проникли в Европу. Есть отдельные находки раннего кайнозоя в Азии и Африке. Однако место возникновения и направления миграции сумчатых по южным континентам продолжают вызывать дискуссии ученых.

Наиболее древняя группа сумчатых — это семейство опоссумов, остатки которых обнаружены в отложениях раннего мела Северной

Америки. Сейчас они распространены в Южной, Центральной Америке и в южных районах Северной Америки.

В Южной Америке в палеоген-неогене их было много. Однако в это время там не было плацентарных копытных и хищных. После миоцена сумчатые здесь были вытеснены плацентарными, и из них сохранились лишь немногие специализированные виды. Сумчатых всюду стали теснить более высокоорганизованные плацентарные. В результате они сохранились только в Австралии, Новой Гвинее, Южной Америке, отчасти в Северной Америке (один вид) и на острове Сулавеси (один вид).

Их систематический ряд в пределах одного отряда *Сумчатые* (Marsupialia) в настоящее время содержит 16 семейств.

Плацентарные млекопитающие также возникли в меловом периоде и представляют самостоятельную, в известной мере параллельную сумчатым, ветвь зверей. Как показали недавние исследования, в меловом периоде они уже эволюционировали в различных направлениях. В течение всего кайнозоя Евразия и Северная Америка неоднократно контактировали, что отражалось на становлении разных систематических групп плацентарных. Наиболее древней группой плацентарных считают отряд Насекомоядные. Эти примитивные звери найдены в верхнем мелу Монголии. Они были частью наземными, частью древесными видами. Возможно, они дали начало большинству основных групп последующих плацентарных. Древесные насекомоядные, приспособившиеся к полету, дали начало рукокрылым. Ветвь, приспособившаяся в хищничеству, дала начало древним примитивным хищникам — *креодонтам* (Creodonta). Они были широко распространены лишь короткое время. Уже в конце олигоцена, когда медлительные копытные палеоген-неогенового периода сменились более подвижными, креодонты были вытеснены их потомками — более специализированными хищниками. В конце эоцена — начале олигоцена от хищников отделилась ветвь водных зверей — ластоногих. В олигоцене уже существовали предковые группы ряда современных семейств хищных (виверр, куниц, собак, кошек). Современные настоящие тюлени сродни куньим, а моржи и ушастые тюлени исторически близки медведям.

От креодонтов происходят и древние копытные, или *кондилартры* (Condylarthra), — мелкие звери величиной не более собаки. Они возникли в палеоцене и были всеядными. Конечности были пятипальными с несколько усиленным третьим пальцем и укороченными первым и пятым пальцами. Кондилартры просуществовали недолго, и уже в начале эоцена от них возникли две самостоятельные ветви: отряды Непарнокопытные и Парнокопытные. В целом группа копытных имеет сборный характер. В эоцене возникают хоботные.

Возможно, непосредственно от насекомоядных в самом начале палеоген-неогена возник ряд и других отрядов. Таковы, например, неполнозубые, грызуны, приматы.

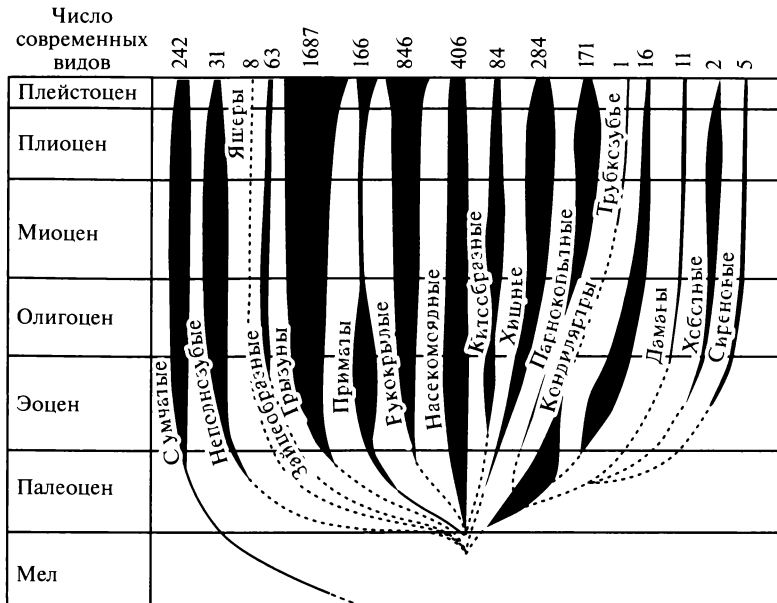


Рис. 208. Филогения плацентарных млекопитающих

Ископаемые обезьяны известны с палеоцена. Древесные обезьяны нижнего олигоцена — *проплиопитекусы* (*Propliopithecus*) — дали начало гibbonам и крупным, близким к антропоидам, *рамапитекам* (*Ramapithecus*) из миоцена Индии. Большой интерес представляют найденные в четвертичных отложениях Южной Африки *австралопитекусы* (*Australopithecus*). Но переход от самых высших человекообразных обезьян к человеку представляет собой громадный скачок в эволюции, вызванный в первую очередь как природными причинами, так и факторами общественными.

К настоящему времени все большее признание получает взгляд, что класс Млекопитающие имеет полифилетическое происхождение, т.е. отдельные его ветви возникли от разных групп звероподобных рептилий. Наиболее правильно это для однопроходных, возникших, как уже было сказано, от группы, близкой к многобугорчатым. Наряду с этим не вызывает сомнения, что сумчатые и плацентарные вместе с вымершими пантотериями являют собой естественную группу, объединенную общим происхождением (рис. 208).

Большинство специалистов признают следующую систематику современных млекопитающих:

Класс Млекопитающие (Mammalia)

Подкласс Первозвери (Prototheria).

Отряд Однопроходные (Monotremata).

Подкласс Настоящие звери (Theria).

Инфракласс 1. Низшие звери (Metatheria).

Отряд Сумчатые (Marsupialia).

Инфракласс 2. Плацентарные, или Высшие звери (Eutheria)

17 — 18 отрядов современных (и 14 отрядов вымерших).

Экология млекопитающих

Условия существования и общее распространение. Прямым доказательством биологического прогресса млекопитающих является широта их географического и биотопического распространения. Млекопитающие встречаются на земном шаре практически повсеместно, за исключением Антарктиды. На побережье этой пустынной суши пока отмечены лишь тюлени. Ряд видов наземных зверей наблюдали на островах Северного Ледовитого океана. Даже на таком удаленном от материков и затерянном в Северном Ледовитом океане клочке суши, как остров Уединения в Карском море, неоднократно наблюдали песцов и северных оленей. Млекопитающие заселяют просторы всех океанов, достигая, как показали наблюдения дрейфующих полярных станций, пространств, примыкающих к Северному полюсу. Таковы ластоногие и китообразные (нарвалы).

Велики пределы и вертикального распространения зверей. Так, в Центральном Тянь-Шане на высоте 3 — 4 тыс. м многочисленны полевки, сурки, дикие козлы, бараны, обычен снежный барс. В Гималаях бараны распространены вверх до 6 тыс. м, а единичные заходы волков здесь наблюдали даже на высоте 7150 м.

Еще более показательно распространение млекопитающих в различных жизненных средах. Только в этом классе наряду с наземными животными имеются формы, активно летающие в воздухе, настоящие водные обитатели, никогда не выходящие на сушу, и, наконец, обитатели почвы, вся жизнь которых проходит в ее толще. Несомненно, что для класса зверей в целом характерна более широкая и более совершенная, чем у других позвоночных, приспособляемость к разнообразным условиям жизни.

Если же рассматривать отдельные виды, то можно обнаружить много случаев, когда их распространение связано с узко ограниченными условиями существования. Только в условиях сравнительно высокой и ровной температуры могут успешно существовать многие *человекообразные обезьяны, бегемоты, носороги, тапиры* и ряд других.

Опыты акклиматизации у нас в стране южноамериканского полуводного грызуна *нутрии* показали, что этот зверь может жить только в областях, где ледяной покров на водоемах отсутствует. Лед затрудняет зверьку добычу подводных кормовых растений. Косвенное влияние температуры заметно и на распространении *крота*, кото-

рый отсутствует в таежной полосе Восточной Сибири, где в связи с низкими температурами зимой и малой глубиной снегового покрова почва промерзает очень глубоко.

Наряду с этим существует много видов, которые могут жить в разнообразных температурных условиях. Так, *заяц-беляк*, не устраивающий нор и активный круглый год, в европейской части России переносит годовую амплитуду температуры, равную 65°C (от -30 до $+35^{\circ}\text{C}$), продолжительность же вегетационного периода (когда средняя суточная температура более 5°C) равна здесь 150—200 дням. В Якутии заяц-беляк живет в условиях, когда годовая амплитуда температур равна 103°C : зимой бывают морозы до -68°C , а летом жара может достигать 35°C . Вегетационный период при этом очень короткий — 50—100 дней. В этих же температурных условиях живет в Якутии и *лисица*. Этот широко распространенный вид обычен и в Средней Азии, где летом бывает жара до 50°C , а зимой морозы достигают -30°C . Не менее разнообразные условия переносят волки, распространенные от побережья Ледовитого океана до Южной Азии.

Непосредственное *влияние влажности* на распространение млекопитающих, как и на распространение птиц, невелико. Однако немногие виды с голой или почти лишенной волос кожей *страдают от сухости*. Таковы *бегемоты* и *буйволы*, распространенные только во влажных тропических областях.

Значительнее косвенная роль влажности и осадков. Южная граница распространения крота в европейской части России совпадает с границей, южнее которой выпадает менее 40 см осадков в год. В этих условиях почвенная фауна обедняется настолько, что для *крота* не хватает пищи.

Как установил А. Н. Формозов, высота снежного покрова более 90 см ограничивает распространение *лося*. Максимальной критической высотой снежного покрова для *косули*, по данным этого же автора, является 50 см, а для *кабана* — 30—40 см. Глубина снежного покрова привела к неудаче искусственного распространения на восток *зайца-русака*. При более глубоком снеге передвижение и добыча пищи для указанных зверей становятся крайне трудными или даже невозможными, и они становятся очень уязвимыми при охоте на них хищников.

Многие млекопитающие требовательны к почвенно-грунтовым и орографическим условиям. Так, некоторые виды тушканчиков, например *гребнепалый тушканчик*, живут только в сыпучих песках; близкие условия необходимы для *тонкопалого суслика*. Наоборот, *большой тушканчик* живет только на плотных почвах. Живущие в почве *кроты* и *слепыши* избегают участков с уплотненной почвой, в которой трудно прокладывать ходы. *Бараны* населяют лишь области с разнообразным рельефом, где имеются обширные пастбища и широкий горизонт. Еще более требовательны к условиям рельефа *козлы*, распространенные преимущественно в условиях скального

ландшафта. Для *кабанов* благоприятны места с мягкой, влажной почвой, в которой они находят корм. *Лошади, антилопы, верблюды* избегают вязкого грунта, к передвижению по которому не приспособлены их конечности.

В общем, распространение млекопитающих (как и животных любой другой группы) теснейшим образом связано с *условиями среды*. При этом важно подчеркнуть, что эта зависимость более сложна, чем у низших наземных позвоночных. Млекопитающие в меньшей степени зависят от непосредственного влияния климатических факторов. В большой мере их приспособления связаны с особенностями поведения, которое формируется под контролем высшей нервной деятельности.

Ни один класс позвоночных не дал такого *разнообразия форм*, как млекопитающие. Причина этого лежит в длительной прогрессивной эволюции класса, в течение которой отдельные его группы, расселяясь по земному шару, приспособивались к крайне разнообразным условиям существования.

Первоначально млекопитающие были, по-видимому, *наземными* и, быть может, *наземно-древесными* животными. Приспособительная эволюция привела к возникновению следующих основных экологических типов зверей: 1) *наземных*, 2) *подземных*, 3) *водных*, 4) *летающих*. Каждая из названных групп делится на более мелкие, отличные по степени и характеру связанности с той или иной средой.

Наземные звери. Наземные звери — наиболее обширная группа млекопитающих, заселивших практически всю сушу. Разнообразие этой группы отражает многоплановость наземной среды, которая и отразилась в большом разнообразии видов зверей, ее населяющих. В пределах разбираемой группы можно выделить две основные ветви: звери лесные и звери открытых местообитаний.

1. *Звери, населяющие лес* и заросли крупных кустарников, обнаруживают различную степень и разные формы связи с условиями, создающимися в лесных и кустарниковых насаждениях. Лесные местообитания характеризуются: закрытостью угодий, в связи с чем у зверей возникает возможность видеть лишь вблизи; наличием большого числа убежищ, ярусностью местообитаний, разнообразием кормов.

Наиболее специализированная группа — *древеснолазающие* звери. Большую часть жизни они проводят на деревьях, добывая там пищу, а для размножения и отдыха устраивая гнезда; на деревьях они спасаются и от врагов. Представители этой группы есть среди разных отрядов: из грызунов — *белки, летяги*; из хищных — некоторые *медведи* (южноазиатские), некоторые *куницы, леопарды*; из неполнозубых — *ленивцы*, некоторые *муравьеды*; кроме того, *лемуры*, многие *обезьяны* и др.

Приспособления для жизни на деревьях разнообразны. Белки, медведи, куницы, муравьеды лазают по коре деревьев и сучьям, ис-

пользую острые когти. Лемуры и обезьяны имеют хватательные лапы с сильно развитыми пальцами, которыми они хватаются за ветки или неровности коры. У многих южноамериканских обезьян, древесных муравьедов, древесных дикобразов, из сумчатых — у опоссума развит цепкий хвост.

Многие звери способны *перепрыгивать* с ветки на ветку, иногда предварительно раскачавшись; таковы *гиббоны* и *наукообразные обезьяны*. Часто прыжок сопровождается *планированием*. Способность к планированию хорошо выражена у *летяг* и *шерстокрылов*, имеющих кожистые перепонки по бокам тела (рис. 209). У *белок* и *куниц* успешность планирования связана с длинным пушистым хвостом: это легко видеть при непосредственном наблюдении этих зверей.

Пища у многих зверей этой группы преимущественно *растительная*. Среди них есть виды, специализирующиеся на семенах хвойных, например *обыкновенная белка* (рис. 210). Некоторые *обезьяны* кормятся в основном плодами. *Древесные медведи* питаются более разнообразной пищей: мясистыми плодами, ягодами, вегетативными частями растений. Хищные звери этой группы используют также растительные корма (семена, ягоды), но прежде всего охотятся на птиц и зверьков.

Для выведения и выкармливания детенышей и отдыха эти звери на деревьях *устраивают гнезда* из ветвей или занимают дупла, например белки, летяги (рис. 211).

Среди лесных зверей многие виды ведут *полудревесный, полуназемный образ жизни*. Они лишь частично добывают пищу на деревьях, а гнезда устраивают в различной обстановке. Так, *соболь* большую часть пищи находит на земле (мышевидные грызуны — 20—50 %, кедровые орехи и ягоды — 30—60 %), но, кроме того, он

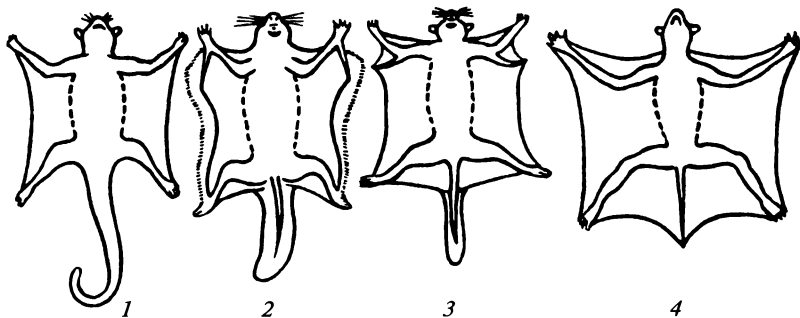
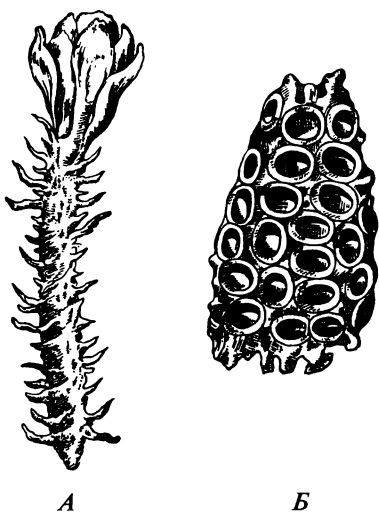


Рис. 209. Млекопитающие, обладающие приспособлениями к планирующему полету:

1 — сумчатая летучая белка; 2 — летяга; 3 — шипохвостая африканская белка; 4 — шерстокрыл

Рис. 210. Еловая и кедровая шишки, объединенные белкой:

А — еловая шишка, поеденная белкой;
Б — кедровая шишка, обработанная белкой осенью, когда орешки еще не высыпались



А

Б

ловит птиц (5 — 10 %), белок (1 — 15 %). Гнезда он устраивает в невысоких дуплах, в поваленных стволах деревьев, под корнями.

Дальневосточный *белогрудый медведь* кормится на земле (ягоды, грызуны, насекомые) и на деревьях (ягоды, мед, пчелы), по которым он очень хорошо лазает. Днем обычно отдыхает в примитивном гнезде из веток, сделанном в верхней части дерева. На зиму в спячку ложится в дупло дерева (чаще использует тополь). Из грызунов к этой группе принадлежит *бурундук*. Большую часть времени он проводит на земле, где кормится ягодами, семенами, грибами. По деревьям лазает очень хорошо, по прыгать с ветки на ветку так же далеко, как

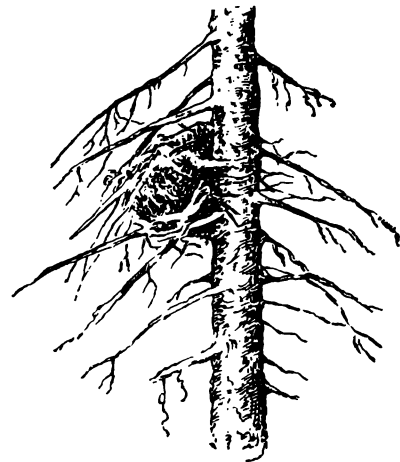


Рис. 211. Гнездо (гайно) белки

белка, не может — его хвост короче и менее густо опушен. Гнездится чаще в норах под корнями или в дуплах упавших деревьев.

Все перечисленные виды являются *строго лесными*. Однако к деревьям как к месту добычи корма и устройства гнезда они прибегают далеко не всегда и много времени проводят на земле.

Несколько иную группировку составляют виды, которые обитают также только или преимущественно в лесу, но ведут *наземный образ жизни*. Таковы *бурые медведи, россомахи, хорьки, лоси, настоящие олени, косули*. Весь корм они добывают на земле. По деревьям не лазают (за редким исключением) и детенышей выводят в норах (колонок, россомаха) или на поверхности земли (олени, лоси, косули). Для этих видов значение деревьев сводится в основном к использованию укрытий; только отчасти деревья (точнее, их ветки и кора) служат им пищей.

Таким образом, приведенные примеры позволяют проследить различный характер связи между лесными животными и древесной растительностью.

2. *Обитатели открытых пространств* представляют не менее многочисленную и разнообразную группу. Характерные условия их существования: слабовыраженная ярусность местообитаний, их «открытость», отсутствие или малое количество естественных убежищ — делают мирных животных издалека заметными для хищников, а обилие растительной пищи, преимущественно в виде травянистых растений, способствует концентрации претендентов на нее. Представители этой экологической группы зверей есть среди отрядов сумчатых, насекомоядных, грызунов, хищных, копытных, но основу ее составляют травоядные звери — грызуны и копытные.

В этой жизненной обстановке выработались следующие основные типы зверей: копытные, тушканчики, суслики.

Копытные — чаще всего крупные травоядные виды, потребители грубых кормов в виде травы, подчас жесткой и сухой. Они много времени тратят на пастбу и широко перемещаются. Способность к длительному и быстрому перемещению у них связана также с поисками редкой в степях и пустынях воды и с необходимостью спастись от врагов бегством. Максимальная скорость бега у некоторых видов этой группы такова, км/ч: бизон — 40—45, жираф — 45—50, дикий осел — 50—55, зебра — 65, газель Томсона — 80. Максимальная скорость бега у некоторых хищников, могущих преследовать описываемых копытных, км/ч: волк — 45—60, лев — 80, гепард — 104—112.

Никаких жилищ или временных убежищ эти животные не сооружают. Приспособительными особенностями кроме быстрого бега являются относительно большая острота зрения, крупные размеры тела, высоко поднятая на длинной шее голова. Многие виды подолгу могут обходиться без воды, довольствуясь влагой, получаемой с травой. Существенное значение имеет рождение хорошо развитых

детенышей, которые уже в первый день своего появления могут следовать за матерью.

Кроме *копытных* (лошадей, антилоп, верблюдов, жирафов) к этой экологической группе, вероятно, можно отнести крупные виды *наземных кенгуру*. Как и копытные, они населяют открытые, степные и пустынные пространства, кормятся травой, много пасутся, хорошо видят и от врагов спасаются длинными прыжками. Гигантский кенгуру может развивать скорость около 40 км/ч.

Тушканчики — мелкие зверьки, обитатели пустынных пространств с редкой растительностью и бедным животным населением. Для добычи корма им приходится много и быстро передвигаться (до 20 км/ч). Способность к быстрому передвижению достигается не путем бега на четырех ногах, как у *копытных*, а путем в той или иной мере развитой способности к прыганью на очень длинных задних ногах (так называемое «рикошетирование»). Подобная черта свойственна совершенно различным в систематическом отношении млекопитающим открытым пространствам. Кроме *тушканчиков* она характерна для *песчанок*, североамериканских *кенгуровых крыс* (*Heteromyidae*), *африканских долгоногов* (*Pedetidae*), африканских насекомоядных из семейства *Прыгунчики* (*Macroscelidae*) и для некоторых мелких *австралийских сумчатых* (*Antechinomy*).

В отличие от предыдущей группы рассматриваемые виды кормятся не только травой, но и сочными луковичками и клубнями растений, а некоторые — насекомыми. Они никогда не пьют и довольствуются водой, получаемой с пищей.

Существенной особенностью описываемой группы следует считать и наличие у ее видов постоянных или временных убежищ в виде нор. Роют они очень быстро, и многие виды ежедневно сооружают новую просто устроенную нору. В связи с наличием нор — надежных убежищ, в которых происходит деторождение, беременность у них короткая и детеныши рождаются беспомощными.

Суслики — грызуны малой и средней величины, населяющие степи, полупустыни и горные луга с густым травостоем (рис. 212). Кормятся травой и семенами. В связи с густым травяным покровом быстрое передвижение этих небольших животных затруднено. Но у них нет и потребности совершать длительные кормовые экскурсии, так как корм в их местообитаниях обилен практически везде. Живут в постоянных норах, где отдыхают, размножаются, а большинство видов в норах залегают на летнюю и зимнюю спячку. В связи с обилием корма далеко от норы не отходят.

Часто сооружают дополнительные, так называемые кормовые, норы, служащие временными убежищами от опасности, появившейся во время кормежки. Бегают медленно. Имеют вальковатое тело на коротких ногах, хорошо приспособленное к передвижению в норах. В связи с наличием подземных гнезд детенышей рождают слепых, голых, беспомощных.

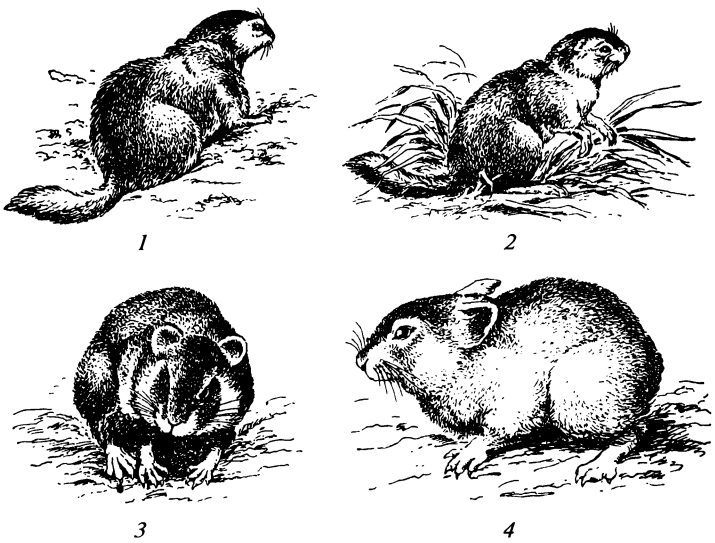


Рис. 212. Виды открытых пространств. Группа сусликов:

1 — красный сурок; 2 — суслик; 3 — хомяк; 4 — даурская пищуха (сеноставка)

К описываемой группе кроме сусликов относятся *сурки*, *хомяки* и степные виды *сеноставок*.

Среди наземных млекопитающих есть ряд видов, которые не могут быть отнесены ни к одной из указанных групп. Это широко распространенные звери, обитающие в различной жизненной обстановке и не имеющие узкой специализации. Таковы многие хищники, например *волк*, *лисица*, *барсук*, отчасти *кабан* и др. Достаточно указать, что волк и лисица живут в тундре (последняя только в южных ее частях), в лесу, степи, пустыне, горах. Состав пищи, характер ее добывания, условия размножения в разной обстановке различны. Так, волки в лесном поясе щенятся на поверхности земли, используя логово, а в пустыне и тундре иногда роют норы.

Подземные млекопитающие. Подземные млекопитающие — очень специализированная группа видов, проводящих всю жизнь или значительную ее часть в *толще почвы*. Представители этой группы встречаются в разных отрядах. Например, многочисленные виды *кротов* из отряда Насекомоядные, *слепыш*, *цокор*, *слепушонка* из отряда Грызуны, *сумчатый крот* и некоторые другие. Они распространены в различных частях света: в Евразии (кроты, цокоры, слепыши, слепушонки), в Северной Америке (кроты), в Африке (златокрот, землекоп), в Австралии (сумчатый крот).

Зверьки, живущие в почве, используют разные приемы прокладывания подземных ходов. Крот разрыхляет землю вывернутыми наружу передними лапами и, действуя ими, как ложками, отодвигает ее в



1



2

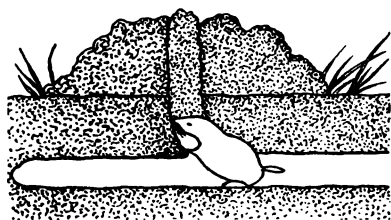


Рис. 213. Лапы крота (1) и цокора (2). Передняя лапа крота — лопата для подземной работы. Передняя лапа цокора с сильными когтями, облегчающими работу в твердой степной почве

Рис. 214. Крот выталкивает землю

стороны и назад (рис. 213). Передней частью тела через вертикальные отнорки он выбрасывает землю наружу (рис. 214). Передними лапами роет цокор. Слепыши и слепушонка имеют слабые лапы с маленькими когтями; они роют почву далеко выступающими из рта резцами (рис. 215), главным образом нижними, а выбрасывают землю наружу по-разному: или передней частью тела, как крот, цокор, слепыш, или задними ногами, как слепушонка (рис. 216). У этих грызунов резцы находятся как бы вне рта, так как позади резцов находится складка кожи, которая может полностью изолировать рот от резцов. Как показал Б.С.Виноградов, у слепышей нижняя челюсть может занимать различное положение: при питании положение челюстей нормальное и нижние резцы упираются в верхние. При рытье же нижняя челюсть отодвигается и обнаженные резцы могут быть использованы, как мотыга, для разрушения земли.

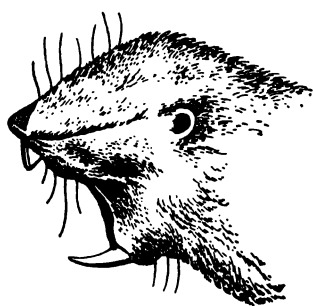


Рис. 215. Голова гигантского слепыша

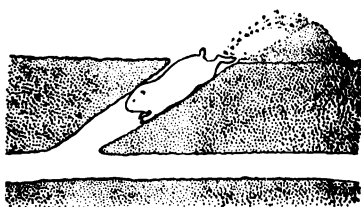


Рис. 216. Слепушонка, выбрасывающая землю из норы (при этом способе получается дюнообразная кучка)

Чрезвычайно интересными оказались зверьки недавно подробно описанного вида *голых землекопов* (*Heterocephalus glaber*), имеющих небольшие размеры (масса тела 40 г) и распространенных в засушливых саваннах и полупустынях Кении, Сомали, Эфиопии. Они живут колониями в обширных и сильно разветвленных подземных тоннелях длиной 3—5 км, на поверхность никогда не выходят, тоннели роют коллективно, вгрызаясь резцами и передавая почву по цепочке друг другу для выброса ее наверх.

Водные звери. Как и у подземных млекопитающих, у водных зверей имеется длинный ряд переходов от наземных видов к полностью водным. Особенно наглядную картину дают представители отряда Хищные, которые филогенетически наиболее близки к одной из групп водных млекопитающих — к ластоногим. Первоначально связь с водной средой заключается в том, что животные добывают корм не только на суше, но и около воды или в самой воде. Так, один из видов куньих — *норка* — обитает по берегам пресных водоемов. Она селится в норе, выход из которой открывается на сушу. Кормится она обитающими у воды грызунами, главным образом водяными крысами (15—30%), амфибиями (10—30%) и рыбой (30—70%). Норка хорошо плавает.

В большей мере с водой связана *выдра*. Этот хищник устраивает норы только по берегам водоемов и вход располагает под водой. Выдра обычно не отходит от берега далее 100—200 м. Пищу добывает главным образом в воде: рыбу (50—80%), амфибий (10—20%). Наземные грызуны имеют для нее малое значение. Конечности выдры укорочены, пальцы связаны широкой перепонкой. Очень малы ушные раковины. Шерстный покров состоит из редкой ости и густой низкой подпуши. *Морская выдра (калан)* — настоящий морской зверь, обитающий в северной части Тихого океана. Большую часть жизни проводит в воде, где добывает всю необходимую пищу (морских ежей, моллюсков, крабов, реже рыб). Отдыхает на воде, а на сушу выходит лишь для размножения, при сильном шторме, иногда и для отдыха. Спят каланы на воде или на берегу. Плавают очень хорошо, в тихую погоду отплывают от берега на десятки километров. Никаких жилищ на берегу не сооружают. Их конечности короткие, типа ластов; все пальцы объединяются толстой перепонкой. Ушных раковин нет. Шерстный покров из редкой ости и густой подпуши.

Много полуводных видов среди грызунов: *бобр, ондатра, нутрия*. Все эти виды связаны с водой как с основным местом добычи корма, однако частично добывают корм на суше. В воде они часто спасаются от преследования врагов. Гнездятся в земляных норах или в хатках, которые сооружают на берегу или на плавающих остатках гниющей растительности (рис. 217). У всех этих зверей нет ушных раковин, лапы имеют перепонки. Шерстный покров — с редкой жесткой остью и густой подпушью. У *выхухоли*, ондатры и бобра сильно развиты сальные железы, смазывающие волосяной покров.

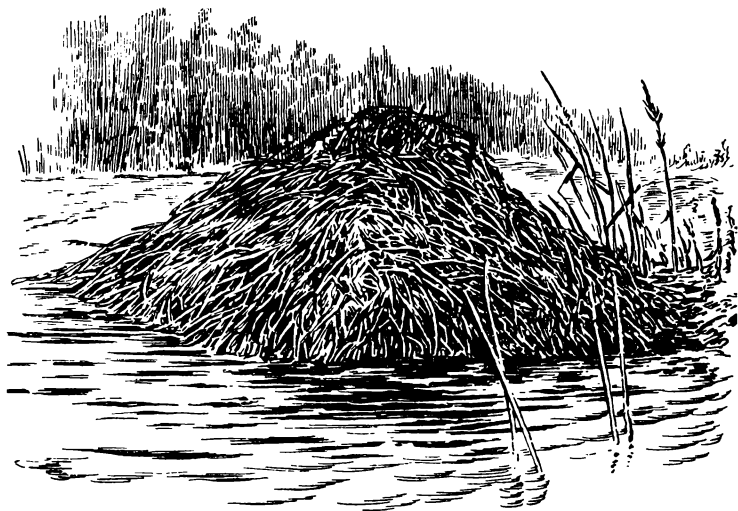


Рис. 217. Хатка ондатры

Ластоногие уже почти полностью водные звери. Они кормятся исключительно в воде, на воде обычно и отдыхают. Только щенка, спаривание и линька бывают у них вне воды — на берегу или на льдах. В их строении много своеобразных черт. Общая форма тела веретенообразная, конечности превращены в ласты. При этом задние ласты далеко отодвинуты назад, у большинства видов они не принимают участия в передвижении по твердому субстрату, а служат основным локомоторным орудием при плавании и нырянии. Шерстный покров в той или иной мере редуцирован, а функцию термоизоляции выполняет слой подкожного жира. Следует отметить, что у *ушастых тюленей* (например, у *котика*), в большей мере связанных с сушей, шерстный покров сохраняется еще довольно хорошо, а подкожный слой жира, наоборот, развит слабо. У этих тюленей сохраняется и рудиментарная ушная раковина.

Полностью водными зверями, никогда не выходящими на сушу, являются *китообразные* и *сирены*. Шерстный покров у них исчезает полностью, задние конечности отсутствуют. Локомоторным органом служит мощный хвостовой плавник.

В заключение подчеркнем, что вода является для млекопитающих средой, освоенной вторично. Будучи изначально наземными животными, они смогли к ней приспособиться. Несомненно, что начальной причиной перехода к полуводному, а затем и целиком к водному существованию были поиски в воде пищи и укрытия от врагов. По этому пути шли представители различных систематических групп зверей. Данные табл. 19 дают представление о некоторых возможностях использования водной среды.

Глубина погружения и длительность пребывания под водой некоторых водных зверей (по D. Davis, F. Lalley, 1963)

Вид	Длительность пребывания под водой, мин	Максимальная глубина погружения, м
Ондатра	12	—
Бобр	15	—
Морской слон	7	—
Обыкновенный тюлень	15	—
Серый тюлень	15	128—146
Гренландский тюлень	—	183
Морской лев	—	110—146
Синий кит	50	—
Финвал	20—30	76—348
Кашалот	60—75	909
Бутылконос	120	—

Летающие звери. Летающие звери возникли из наземных лесных зверей путем развития способности к прыжкам, затем к планированию и в конечном итоге к полету. Этот ряд можно видеть и при обзоре современных видов. *Белка* при прыжке широко расставляет лапы, увеличивая плоскость тела, поддерживаемую воздухом. Летательных перепонок у нее еще нет. У австралийской *сумчатой летяги* (Petauridae) есть небольшие летательные перепонки, которые на передних лапах доходят до кисти. У *обыкновенной летяги* и южноазиатского *шерстокрыла* (*Galeopithecus*) перепонка тянется вдоль обоих боков тела между передними и задними лапами. Эти звери могут «перелетать» на десятки метров (см. рис. 209).

Настоящими *летающими зверями* стали среди млекопитающих только *рукокрылые*. У них возник даже ряд признаков, близких к таковым у птиц: есть облегченный тонкий скелет, грудина имеет киль, летательные грудные мышцы, грудная клетка становится более прочной, что обусловлено срастанием некоторых ее элементов.

сливаются кости черепа. В связи с ночным образом жизни большее развитие получают органы слуха и осязания.

Приведенный выше очерк экологических групп млекопитающих не является исчерпывающим. Его задача — показать разнообразие приспособлений животных этого класса к самым различным условиям жизни.

Питание. Важнейшими предпосылками видового разнообразия млекопитающих и широкого их распространения следует считать *чрезвычайно разнообразный набор кормов и широту арены кормодобывания*. По роду пищи млекопитающих можно подразделить на две условные группы: 1) *плотоядные* и 2) *растительные*. Условность этого деления определяется тем, что только немногие виды питаются исключительно животными или растениями. Большинство кормятся как растительной, так и животной пищей, причем удельное значение этих кормов может существенно меняться в зависимости от условий места, времени года в других причин.

Исходным типом питания для зверей, видимо, была *насекомоядность*. Ранее млекопитающие кормились, судя по характеру зубов, преимущественно наземными, отчасти древесными насекомыми, моллюсками, червями, а также мелкими амфибиями и рептилиями. Подобный характер питания сохранили наиболее примитивные современные группы, а именно многие виды отряда насекомоядных: *землеройки, тенреки*, отчасти *ежи* и некоторые *виды сумчатых*. Они собирают свой корм главным образом с поверхности земли, в неглубоких норах.

Наряду с насекомоядными возникли и более специализированные по питанию ветви. Таково большинство *летучих мышей*, добывающих насекомых в воздухе, *муравьеды, ящеры, трубказубы*, а из однопроходных — *ехидна*, кормящиеся термитами, муравьями и их личинками, которых они добывают, используя специальные приспособления: вытянутая морда, длинный клейкий язык, сильные когти, служащие для разрушения гнезд насекомых, и т. д. Несомненно, специализированными насекомоядными являются *кроты*, добывающие пищу в толще почвы.

Хищные (по типу питания) звери относятся преимущественно к отрядам *Хищные, Ластоногие и Китообразные*. Они близки филогенетически к насекомоядным и представляют собой ветви одного общего корня, перешедшие на питание более крупной добычей, частью — теплокровными позвоночными. Только немногие виды этой группы целиком плотоядны: таковы *кошки, белые медведи*. Большинство же используют и растительные корма.

Особенно велико значение *растительных кормов* в питании *бурого и белогрудого медведей*. Очень часто они длительное время кормятся только ягодами, орехами, плодами диких деревьев и животную пищу добывают как исключение. Так бывает, например, у кавказских, среднерусских медведей.

Многие плотоядные питаются и падалью. Особенно часто едят ее *шакалы*. Почти исключительно падалью питаются *гиены*. Избегают питаться падалью *кошки*.

Растительноядных зверей очень много. К ним относятся большинство *обезьян*, *полуобезьян*, из неполнозубых — *ленивцы*, большинство *грызунов*, *копытные*, *сумчатые*, некоторые *рукокрылые* (крыланы), а из морских зверей — *сирены*. По характеру пищи они могут быть разделены на *травоядных*, кормящихся листьями и ветками, *зерноядных* и *плодоядных*. Деление это в известной мере условно, так как многие виды могут менять свои пищевые привязанности.

Типичные *травоядные звери* — *лошади*, *быки*, *козлы*, *бараны*, некоторые *олени* и многие *грызуны*. У копытных приспособление к питанию травой выражается в сильном развитии мясистых губ и языка и большой их подвижности, в форме зубов и в усложнении кишечного тракта. В связи с питанием парнокопытных мягкой травой верхние резцы у них редуцированы. У лошадей, пасущихся в степях и пустынях с более жесткой растительностью, верхние резцы сохраняются.

Грызуны захватывают траву не губами, как копытные, а резцами, которые у них особо сильно развиты. Таковы нутрии, ондатры, полевки. Для травоядных характерно увеличение длины кишечника, усложнение желудка, сильное развитие слепой кишки.

Ветвями, корой, листьями кормятся *олени*, *жирафы*, *слоны*, *зайцы*, *бобры*, *ленивцы*. Большинство этих видов едят и траву. Веточный корм и кору чаще потребляют зимой, траву — летом.

Многие из растительноядных зверей питаются преимущественно семенами. Таковы *белка*, пищевое благополучие которой зависит от наличия семян хвойных, *бурундуки*, которые кроме семян хвойных едят много семян злаков и бобовых, *мыши*. *Семеноеды* сравнительно ограничены в добыче пищи, и успех их жизнедеятельности зависит от урожая семян немногих видов растений. Неурожай таких кормов влекут за собой массовые миграции зверей или их гибель. К примеру, *белка* в годы неурожая хвойных вынуждена питаться их почками, богатыми смолой. Зубы и рот таких зверьков зачастую бывают сплошь залеплены смолой.

Специализированных *плодоедов* сравнительно немного. К ним принадлежат некоторые *обезьяны*, *полуобезьяны*, *крыланы*, из грызунов — *соня-полчок*. Нектаром цветков питаются тропические *летучие мыши*.

Многие виды зверей способны использовать очень широкий спектр кормов и успешно приспосабливаются к географическим, сезонным и годовым особенностям кормовых условий. Так, *северный олень* летом кормится главным образом *зеленой растительностью*, а зимой — почти исключительно *лишайниками*. *Заяц-беляк* питается *ветками* и *корой* только зимой, летом он ест траву.

Характер питания изменчив географически. Так, *бурые медведи* Южного Кавказа *растительноядны*, а на побережье Дальнего Востока они кормятся почти исключительно *рыбой и тюленями*.

Примеров подобного характера можно привести очень много. Они говорят о большой широте кормовых приспособлений млекопитающих. Одновременно они показывают, сколь необходимо иметь точные данные о питании животных. Такие материалы позволяют судить о значении того или иного вида в конкретном биоценозе.

Количество поедаемого корма зависит от его калорийности и большей или меньшей легкости переваривания. В связи с этим растительноядные звери потребляют несколько больше (по массе) пищи, чем плотоядные.

Еще более наглядно выглядит зависимость между количеством потребляемой пищи и размерами тела: чем мельче тело зверька, тем относительно больше пищи он съедает в сутки.

Для крупных видов та же картина: суточная пищевая норма быка массой 181 600 г равна 0,03 %, а африканского слона массой 3 672 000 г — 0,01 % от массы тела. Все эти примеры отражают зависимость интенсивности метаболизма от размеров тела.

Размножение. Систематизируя основные особенности размножения млекопитающих, следует выделить три основных варианта.

1. *Откладывание* оплодотворенного внутри тела матери «*яйца*» с последующим завершением его развития в гнезде (утконос) или в кожистой сумке родителя (ехидны). Яйца в этом случае относительно богаты желтком и в связи с этим сравнительно крупные (10—20 мм), с развитой жидкой белковой оболочкой. Число одновременно созревающих яиц у ехидн — 1, у утконоса — 1—3. В данном случае откладывается покрытый оболочкой эмбрион, прошедший более половины развития.

Следует оговориться, что термин «яйцо» в двух приведенных случаях не отражает существа явления. Это обусловлено тем, что у *ехидны* и *утконоса* оплодотворенные яйца задерживаются в половых путях на значительное время и проходят там большую часть своего развития. В данном случае откладывается покрытый оболочками эмбрион, прошедший более половины развития.

2. *Рождение недоразвитых живых детенышей*, которые развиваются в матке, но без образования настоящей плаценты. Слаборазвитый новорожденный плотно прикрепляется к соску, который чаще всего находится в кожистой выводковой сумке, появляющейся у самки на брюхе ко времени размножения. В сумке происходит донашивание детеныша, который самостоятельно не сосет, а проглатывает молоко, впрыскиваемое ему в рот самкой. Описанный тип размножения свойствен *сумчатым* (рис. 218, 219).

У сумчатых яйца мелкие (0,2—0,4 мм), бедные желтком; жидкая белковая оболочка развита слабо. У большинства видов одновременно развиваются единицы яиц и лишь у опоссумов — иногда более 10.

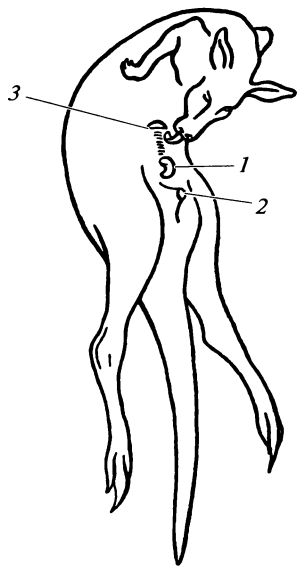
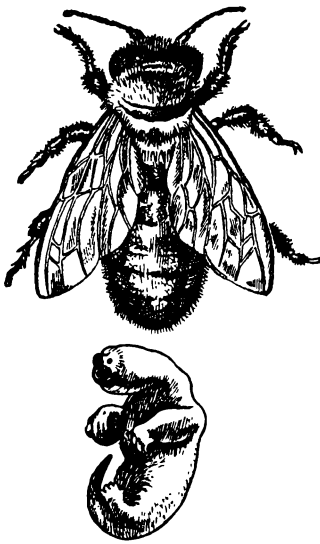


Рис. 218. Новорожденный опоссум (*Dideiphis virginianus*) в сравнении с медоносной пчелой (при одном увеличении)

Рис. 219. Самка кенгуру, вылизывающая дорожку на брюхе — на пути передвижения новорожденного (1) из полового отверстия (2) в сумку (3)

3. *Рождение развитых детенышей*, которые, во всяком случае, могут самостоятельно сосать молоко. Полное утробное развитие обусловлено появлением у этих видов плаценты, откуда и название описываемой группы — *плацентарные млекопитающие*.

Яйца плацентарных очень мелкие (0,05—0,2 мм), практически лишенные желтка. Белковой оболочки нет. У большинства видов одновременно вызревают несколько овоцитов.

Степень развитости новорожденных у плацентарных различна. Одни рождаются слепыми и голыми, другие — зрячими, слышащими, покрыты шерстью и способны в первый же день следовать за матерью.

Особенности размножения у разных групп млекопитающих имеют ясно выраженный приспособительный характер и связаны с условиями жизни. Рассмотрим разные показатели размножения у плацентарных зверей. Прежде всего это обусловлено обстановкой, в которой происходит деторождение. Многие виды грызунов рожают детенышей в специально устроенных гнездах, в норах, на деревьях или в траве. Детеныши у них более или менее полно защищены от вредного действия климатических факторов и хищников. Эти виды имеют *короткую беременность*, и *новорожденные у них беспомощ-*

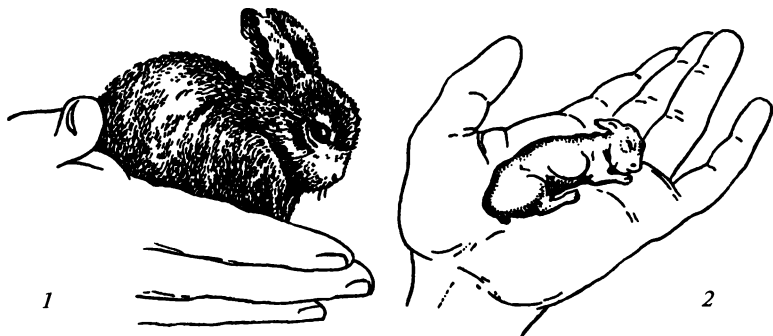


Рис. 220. Однодневные новорожденные у зайцеобразных:

1 — заяц-беляк; 2 — кролик

ные, голые, слепые. Так, у серого хомячка беременность длится 11—13 суток, у домашней мыши — 18—24, у серой полевки — 16—23 суток. У крупной ондатры беременность длится 25—26 суток, у сурков — 30—40, у белок — 35—40 суток. Сравнительно короткая беременность и у рождающихся в норах видов собачьих: у песца она равна 52—53 суткам, у лисицы — 52—56 суткам. Значительно более *длительная беременность* характерна для видов, которые рожают детенышей в примитивных гнездах или в логовах. Так, у нутрии беременность продолжается 129—133 суток, у леопарда — 4 месяца, у барса — 3 месяца. Еще продолжительнее период эмбрионального развития у зверей, которые рожают детенышей на поверхности земли и у которых новорожденные в силу условий существования вынуждены уже в первые дни после появления на свет следовать за матерью. Таковы копытные. Беременность у оленей длится 8—9 месяцев, и даже у мелких антилоп, козлов и баранов она продолжается 5—6 месяцев. Показательно, что наиболее хорошо развитыми (из числа сухопутных зверей) рождаются детеныши у лошадей (лошади, ослы, зебры), т.е. у видов, обитающих в открытых степно-пустынных пространствах. Детеныши у них уже через несколько часов могут следовать за матерью. Беременность у этих животных длится 10—11 месяцев.

Длительность беременности связана и с размерами зверей, но все же приведенные цифры, а главное — степень развитости новорожденных с очевидностью подтверждают положение, что продолжительность эмбрионального развития имеет приспособительное значение. Это можно демонстрировать и сопоставлением близких видов, живущих в разных условиях. *Зайцы-беляки* гнезд не устраивают и котятся на поверхности земли. Беременность у них длится 49—51 сутки, детеныши рождаются зрячими, покрытыми шерсткой и способными активно передвигаться уже в первые дни жизни. *Кролики* живут в норах, в гнездах которых рожают детенышей. Беременность

кроликов равна 30 суткам, новорожденные у них беспомощные — слепые и голые (рис. 220).

Очень показательны примеры водных млекопитающих. *Тюлени* рождают на суше или на льдах, и их детеныши (у большинства видов) лежат без всякого прикрытия. Их эмбриональное развитие длится 11—12 месяцев. Щенки рождаются хорошо сформированными, зрячими, покрытыми густой шерстью. Размеры их составляют 25—30 % размеров матери. Длительная беременность и крупные размеры детенышей, позволяющие им вести самостоятельный образ жизни, свойственны китам, у которых акт деторождения проходит в воде.

У разных видов млекопитающих *быстрота размножения* неодинакова. Это связано с длительностью времени достижения половой зрелости, величиной промежутка между двумя рождениями, наконец, с величиной выводка. Крупные звери достигают половой зрелости сравнительно поздно. Так, у слонов это бывает в возрасте 10—15 лет, у носорогов — в 12—20 лет, у разных видов оленей — в 2—4 года; самцы котика становятся половозрелыми на третьем-четвертом году, самки — на втором-третьем году; на третьем-четвертом году становятся способными к размножению медведи, многие тюлени, тигры. Быстрее способными к размножению становятся виды собак и куниц — на втором-третьем году жизни.

Особенно скороспелы грызуны и зайцеобразные. Даже крупные виды, например зайцы, размножаются на следующее лето жизни, т. е. в возрасте несколько менее года. Ондатра приступает к размножению в возрасте 5 месяцев. Еще быстрее созревают мелкие мышевидные грызуны: домовая мышь — в возрасте 2,5 месяца, полевая и лесная мыши — 3 месяцев, а полевки — в возрасте 2 месяцев.

Различны *частота деторождения и численность выводка*. Слоны, усатые киты, моржи, тигры размножаются раз в 2—3 года и приносят обычно по одному детенышу. Ежегодно рождают дельфины, полорогие олени, которые приносят тоже по одному детенышу. Собацьи, куньи и крупные виды кошек хотя и размножаются раз в году, но плодовитость их заметно большая, так как они рождают по несколько детенышей.

Так, в помете у рысей бывает 2—3 детеныша, у соболей, куниц, хорьков — 2—3, у волков — 3—8 (до 10), у лисиц — 3—6 (до 10), у песцов 4—12 (до 18).

Очень плодовиты грызуны и зайцеобразные. Зайцы приносят в году 2—3 помета по 3—8 (до 12) детенышей; белки — 2—3 помета по 2—10 детенышей; полевки — 3—4 выводка по 2—10 детенышей. Если учесть, что половозрелыми полевки становятся в возрасте двух месяцев, то станет понятна необычайная быстрота их размножения.

Быстрота размножения связана с продолжительностью жизни и скоростью отмирания особей. Как общее правило, долговечные виды размножаются медленнее. Так, слоны живут 70—80 лет, медведи,

крупные кошки — 30—40 лет, виды собачьих — 10—15 лет, мышевидные грызуны — 1—2 года, что подтверждают помещенные выше сведения о разной плодовитости этих зверей.

Скорость размножения существенно меняется по годам, отражая многолетнюю изменчивость условий жизни. Особенно это заметно у видов с высокой плодовитостью. Так, в годы с благоприятными кормовыми и метеорологическими условиями белки приносят три помета по 6—8 (до 10) детенышей, а в тяжелые годы, когда самки истощены, число выводков сокращается до 1—2, а число детенышей в выводке — до 2—3 (максимум 5). Меняется и процент яловых самок. В итоге быстрота размножения резко сокращается. Подобная картина характерна и для других зверей, например зайцев, ондатр, мышевидных грызунов.

Плодовитость меняется с возрастом. Так, процент беременных у котика на Аляске оказался таким: в возрасте 3—4 лет — 11, 5 лет — 52, 7 лет — 78, 9 лет — 69, 10 лет — 48.

Для многих видов свойственна географическая изменчивость плодовитости. Приведем один пример применительно к *длиннохвостому суслику (Citellus undulatus)* (табл. 20)

Большинство сведений подобного рода демонстрирует возрастание видовой плодовитости в направлении с юга на север. Примечательно, что подобная зависимость обнаруживается у некоторых видов при сравнении плодовитости популяций, обитающих на разных высотах в горных странах. Например, *американская оленья мышь (Peromyscus maniculatus)* в Колорадо и Калифорнии на высоте 3,5—5 тыс. футов имеет среднюю величину выводка 4,6, на высоте 5,5—6,5 тыс.

Таблица 20

**Географическая изменчивость
плодовитости длиннохвостого суслика
(по Ю. В. Лабутину, Н. Г. Соломонову, 1968)**

Район	Процент размножающихся самок	Средняя величина выводка (в особях)	Приплод на 100 плодущих самок (в особях)
Центральный Хангай	76	4,0	305
Юго-Восточная Монголия	80	5,9	470
Прибайкалье	79	6,9	543
Центральная Якутия	90	8,2	739

футов — 4,4, на высоте 8—11 тыс. футов — 5,4, на высоте 10,5 тыс. футов — 5,6.

Полагают, что увеличение плодовитости к северу, а в горных странах — вверх связано с повышенной смертностью, которая в какой-то мере компенсируется увеличением рождаемости.

Среди млекопитающих есть виды как *моногамные*, так и *полигамные*. У моногамных видов пары образуются, как правило, только на один сезон размножения. Так бывает у песцов, часто у лисиц и бобров. Более редки случаи образования пар на несколько лет (волки, обезьяны). У моногамных видов в воспитании молодых, как правило, принимают участие оба родителя. Однако у некоторых настоящих тюленей пары образуются только на период совокупления, после чего самец оставляет самку.

Большинство зверей полигамы. Таковы ушастые тюлени, например котики, самцы которых в период спаривания собирают вокруг себя гаремы из 15—80 самок. Примером полигамных зверей могут служить олени, ослы, лошади, образующие косяки, состоящие из одного самца и нескольких самок. Полигамны многие грызуны и насекомоядные. Однако эти звери гаремов или косяков не образуют. Они спариваются несколько раз в году, и периоды между деторождениями у них очень короткие.

Период спаривания у разных видов приходится на различные сроки. Так, у волков и лисиц оно происходит в конце зимы, у норок, хорьков, зайцев — в начале весны, у соболей, куниц, росомах — в середине лета, у многих копытных — осенью. В процессе эволюции период деторождения и воспитания молодых оказался приуроченным к наиболее благоприятному для этого сезону — обычно это конец весны и первая половина лета. Существенно, что это характерно для самых разных видов, в том числе и таких, у которых период спаривания приходится на совершенно разные сезоны года (весну, лето, осень). В этой связи в очень больших пределах варьирует продолжительность беременности (вне той зависимости, о которой говорилось ранее). Так, у горностая беременность длится 300—320 суток, у соболя — 230—280, у норки — 40—70, а у волка — 60 суток. Длительная беременность у таких мелких зверей, как горностай и соболь, связана с тем, что оплодотворенное яйцо после очень кратковременного развития впадает в состояние покоя, длящегося большую часть зимы (так называемая *латентная фаза беременности*). Только в конце зимы развитие яйца возобновляется. Таким образом, действительный период эмбрионального развития у этих зверей оказывается коротким. Эти факты вновь напоминают о рождении детенышей в наиболее благоприятный сезон для их выкармливания и развития.

Годовой цикл жизни. Годовой цикл жизни зверей складывается из ряда последовательных фаз, которые обуславливаются закономерными сезонными изменениями природной обстановки и тем, что в разные периоды жизни животные испытывают разные потребности.

В каждую фазу годового цикла доминирующее значение имеют конкретные характерные явления в жизни вида.

Подготовка к размножению, связанная с созреванием половых продуктов, характеризуется в первую очередь поисками особей противоположного пола. У многих полигамных видов она завершается формированием гаремов. Моногамные виды образуют пары. При формировании пар или гаремов доминирующее значение имеет химическая (запаховая) сигнализация. Посредством ее синхронизируется половой цикл, опознаются вид, пол, возраст, готовность к совокуплению, иерархическое положение встреченной особи в популяции.

Выбор места имеет важное значение для благополучного вывода молодых. В связи с этим некоторые виды животных предпринимают дальние (в сотни и даже тысячи километров) миграции. Так бывает у некоторых летучих мышей, китов, у большинства ластоногих, тундровых северных оленей, песцов и ряда других видов.

Период деторождения и воспитания молодняка характеризуется тем, что в это время даже широко мигрирующие виды становятся оседлыми. Многие хищники (бурые медведи, соболя, куницы, лисы, песцы, волки) и грызуны (белки, летяги, многие полевки, мыши и др.) занимают определенные гнездовые участки, границы которых метят запахами или визуальными метками. Участки эти по мере возможности охраняются от вторжения других особей своего вида или конкурентных видов.

В больших пределах варьирует *длительность лактационного периода*. Зайцы уже через 7—8 дней начинают есть траву, хотя одновременно сосут и материнское молоко. У ондатры период молочного кормления длится примерно 4 недели, у волка — 4—6, у песца — 6—8 недель, у бурого медведя — около 5 месяцев, у горного барана — 5—7 месяцев. Эти различия определяются характером пищи, на которую переходят молодые, ее доступностью, общим типом поведения молодых и их родителей, химизмом (питательностью) молока (табл. 21).

Продолжительность существования семьи у большинства видов менее года. У сусликов молодые расселяются в возрасте 1 месяца, примерно такое же непродолжительное время существуют выводки у зайцев и белок; лисьи выводки распадаются при возрасте молодых в 3—4 месяца, выводки песца — несколько ранее, что связано с малой обеспеченностью гнездового участка кормом. Значительно дольше существуют выводки волков — 9—11 месяцев. Медведица часто залегает в берлогу вместе с молодыми. Семьями зимуют сурки и еноты. Тигрица ходит с молодыми до следующей течки, которая бывает у нее один раз в 2—3 года. Более года ходят за матерью олени.

Период подготовки к зиме характеризуется линькой зверей и интенсивным питанием. Многие животные сильно жиреют. Звери, не привязанные к постоянному жилищу, широко перемещаются, выбирая места, наиболее богатые кормом. Медведи посещают ягодники

Состав молока млекопитающих

Вид	Состав молока, %				
	вода	белки	жиры	сахар	минеральные вещества
Муравьед	63	11	20	0,3	0,8
Заяц	71	12	13	2	2
Лисица	82	7	5	5	1
Гренландский тюлень	44	12	43	0	1
Синий кит	47	13	38	?	1
Северный олень	65	11	20	3	1
Верблюд	88	3	3	5	1
Домашняя корова	88	3	3	5	1
Слон индийский	71	4	18	6	1

и посеvy овса. На хлебные поля выходят кабаны. Повышение упитанности является важным приспособлением для перенесения зимних условий. Так, малый суслик весной имеет массу тела 140—160 г, а в середине лета — 350—400 г. Масса тела енотовидной собаки летом 4—6 кг, зимой — 6—10 кг. Соня-полчок жиреет к концу лета настолько, что количество жира составляет 20 % общей массы тела.

Подготовка к зиме часто связана с *миграциями*. Осенью по мере ухудшения условий жизни основная масса песцов кочует к югу, в лесотундру и в северную часть лесной зоны. Еще более заметны миграции у северных оленей: осенью они идут на юг, а весной обратно в тундру (рис. 221). Вместе с оленями мигрируют тундряные волки и росомахи. Зайцы-беляки в северных частях тундры предпринимают миграции осенью на юг, а весной — в обратном направлении. Многие горные звери летом поднимаются вверх на высокогорные луга, где много корма и мало кровососущих насекомых. Зимой они спускаются в нижние пояса гор, где меньше глубина снежного покрова и где корм более доступен. Таковы, например, сезонные миграции кабанов, оленей, лосей, в горах баранов и козлов. На Урале косули переходят зимой с глубокоснежного западного склона на восточный, где сне-

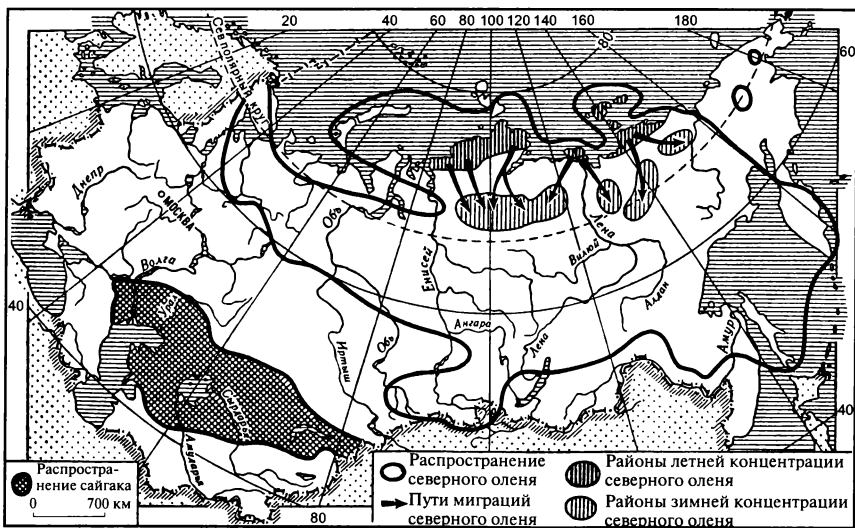


Рис. 221. Схема миграций северного оленя и распространения сайгака

говой покров всегда менее глубок. С выпадением снега спускаются в малоснежные предгорья лесные кошки, лисицы и волки. Отмечены вертикальные миграции рысей, тигров, ирбисов.

Сезонные миграции есть и у пустынных копытных. Например, джейраны осенью идут из пустынь в предгорья, где лучше сохраняется корм. Весной они возвращаются во внутренние области пустынь. Сайгак в Казахстане летом держится в северных глинистых полупустынях; к зиме он откочевывает к югу, в область менее снежных полынно-типчаковых и полынно-солянковых полупустынь.

Некоторые летучие мыши из тайги, смешанных лесов и даже лесостепей и в Евразии, и в Северной Америке улетают на зиму в более теплые области.

Хотя можно привести и еще ряд примеров миграций как приспособления к сезонной смене условий жизни, все же у млекопитающих в целом они развиты значительно слабее, чем у рыб и птиц. В наибольшей мере они свойственны морским млекопитающим, летучим мышам и копытным.

Широкое распространение среди млекопитающих имеет *спячка*, хотя она и свойственна видам только некоторых отрядов: Однопроходные, Сумчатые, Насекомоядные, Рукокрылые, Неполнозубые, Хищные, Грызуны.

По степени *глубины зимней спячки* можно выделить три ее типа.

1. *Зимний сон*, или факультативная спячка, свойственна медведям, енотам, енотовидной собаке, барсукам. Спячка характеризу-

ется незначительным снижением уровня обмена веществ, температуры тела и дыхательных явлений и легко может быть прервана. Интересный факт наблюдали зоологи США у американского черного медведя, заснувшего в зоопарке в куче сена. Частота дыхания у него сократилась до 2—3 в мин (против 8—14 в период бодрствования); при температуре воздуха -8°C температура в сене была -7 — -8°C , под медведем -4 — -10°C , на поверхности волосяного покрова 0°C , на поверхности кожи $+4^{\circ}\text{C}$, в прямой кишке $+22^{\circ}\text{C}$, в ротовой полости $+35^{\circ}\text{C}$ (против $+38^{\circ}\text{C}$ в период бодрствования). Как видно, сдвиги в физиологическом состоянии спящего медведя оказались очень малыми. Укажем к этому, что медведи рожают детенышей в берлоге во время зимнего сна. У белого медведя в берлоги залегают только беременные самки и неполовозрелые звери.

Условия, в которых проводят зимний сон разные виды, различны. Бурые медведи спят в неглубоких земляных пещерах, берлогах, под свалившимся деревом, под кустом. Черные медведи и еноты залегают обычно в дуплах стоящих на корню деревьев, енотовидные собаки — в неглубоких норах или в куче сена. Более сложна нора у барсуков.

Сроки спячки и ее продолжительность у упомянутых видов зависят от географических условий их протекания. Так, бурый медведь на севере Сибири лежит в берлоге с октября по начало мая, на Европейском Севере — с ноября по апрель, на южных склонах Кавказского хребта — с декабря по конец февраля, а в Закавказье медведи в некоторые годы вовсе не ложатся в спячку. Барсуки на севере спят с октября по май, а в Южном Закавказье они обычно в спячку не залегают.

Длительность зимнего сна меняется по годам и зависит от конкретных условий. Известны многочисленные случаи, когда енотовидные собаки, еноты при длительных оттепелях выходят из нор и дупел и ведут активный образ жизни.

2. *Настоящая спячка*, периодически прерываемая, характеризуется состоянием довольно глубокого оцепенения, понижением температуры тела, заметным уменьшением частоты дыхания, но с сохранением способности пробуждаться и короткое время бодрствовать среди зимы, преимущественно при сильных оттепелях. Такая спячка свойственна хомякам, бурундукам, многим летучим мышам.



Рис. 222. Спящий суслик в норе

Некоторые физиологические характеристики зверей в состоянии спячки
(по А.Д. Слониму, 1961, и др.)

Вид	Масса тела, г		Частота дыханий в 1 мин		Число сердцебиений в 1 мин		Теплопродукция, кДж/(кг·ч)		Температура тела, °С	
	летом	зимой	при бодрствовании	при спячке	при бодрствовании	при спячке	при бодрствовании	при спячке	при бодрствовании	при спячке
Еж	684	600	40—50	6—8	—	—	14,5	0,33	34	2
Сурок	1868	2146	20—25	3—5	100	10	9,8	0,46	36—38	5—8
Суслик	227	275	100—360	1—15	100—350	5—19	17,7	0,46	35—39	1—13
Соня-полчок	127	130	—	—	—	—	20,8	0,29	37—38	3—4
Хомяк	—	—	32	8	150—200	12—15	—	—	38—39	4—5

3. *Настоящая непрерывная сезонная спячка* характеризуется еще более сильным оцепенением, более резким падением температуры тела и уменьшением частоты дыхания. Такая спячка бывает у ежей, некоторых видов летучих мышей, сурков, сусликов, тушканчиков, сонь (рис. 222). Представление о сдвигах в состоянии, наступающих у зверей, впадающих в спячку, дает табл. 22.

У млекопитающих в состоянии спячки снижается не только частота дыхания, но и его регулярность: вслед за 5—8 дыханиями обычно наступает пауза в 4—8 мин, когда животное вовсе не производит дыхательных движений.

Хотя во время спячки обмен веществ у животных резко падает, организм спящих зверей функционирует за счет расходования энергетических запасов, существенно теряя при этом в массе тела (табл. 23).

В первую очередь расходуется запасенный жир, но одновременно теряют в массе и ткани других органов. У сурка этот расход тканей разных органов выглядит так (цитировано по Н. И. Калабухову, 1956): жировая ткань — 99%, печень — 59, диафрагма — 46, легкие — 45, мышцы — 30, сердце — 27, скелет — 12%.

Не во всех случаях расход бывает таким большим. Неоднократно наблюдали сурков, пробудившихся от спячки с вполне заметными еще отложениями жира.

Настоящая спячка бывает не только зимой, но и летом. Особенно она характерна для сусликов (см. рис. 222). К примеру, такой относительно северный вид сусликов, как *кранчатый* (*Citellus suslicus*), впадает в спячку уже в августе. *Малый суслик* (*C. pygmaeus*) в полупустынных областях впадает в нее уже в июле. Наиболее рано наступает спячка у *желтого суслика* (*C. fulvus*) в Средней Азии: в июне—июле. Летняя спячка обычно без перерыва переходит в зимнюю. Общей причиной летней спячки у сусликов служит высыхание

Таблица 23

Потеря массы тела за время спячки
(по Н. И. Калабухову, 1956)

Вид	Длительность спячки, дни	Потеря массы, %
Сурок	163	35
Суслик	156	37—49
Еж	127	31
Летучая мышь	102	34

растительности, приводящее к невозможности получить с кормом необходимое для нормального функционирования организма количество воды.

Следует учитывать, что в основе настоящей непрерывной спячки лежит не только влияние закономерно меняющихся внешних условий, но и эндогенный ритм физиологического и биохимического состояния организма зверька. Длительность цикла такой ритмичности равна примерно году. Эта эндогенная ритмичность наследственна, и только на ее фоне внешние условия могут вызвать спячку зверей.

Широко распространенным у млекопитающих приспособлением для переживания неблагоприятных в кормовом отношении периодов года является *запасание корма*. Особенно это характерно для грызунов. Большие запасы кормов делают *лесные мыши* (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*). Они собирают зерна злаков, сорняков, орехи, желуди, семена клена, реже насекомых. Запасы складывают в специальные камеры нор, в дупла стволов упавших деревьев, под корнями. Величина запасов достигает 3—4 кг.

Среди полевок особую известность получила *полевка-экономка* (*Microtus oeconomus*), распространенная в таежной полосе Северного полушария. В кладовые своих нор она собирает зерна злаков, других трав и деревьев, лишайники, сухую траву, корешки. Величина запасов у этого вида может достигать 10 кг и более. У других полевок способность делать запасы развита слабее.

Запасы делают и роющие грызуны. Так, у *цокора* находили в норах до 10 кг корнеплодов, луковиц, корней. У слепыша однажды в пяти камерах одной норы было найдено 4 911 кусочков корней дуба массой 8,1 кг, 280 желудей массой 1,7 кг, 179 картофелин массой 3,6 кг, 51 клубень степного горошка массой 0,6 кг — всего 14 кг.

Некоторые виды грызунов запасают вегетативные части растений. *Большая песчанка* (*Rhombomys opimus*), живущая в пустынях Средней Азии, в начале лета срезает траву и затаскивает ее в норы или оставляет на поверхности в виде стожков. Запасенный корм песчанки используют во второй половине лета, осенью и зимой. Величина запасов песчанок в одной норе измеряется многими килограммами. Высушенную траву запасают на зиму виды пищух, или сеноставок. В степных районах они стаскивают сено в стожки высотой 35—45 см и диаметром у основания 40—50 см. В лесных областях и в горах пищухи стожков не делают, а прячут запасенное сено в трещины между камнями или под плиты камней. Иногда кроме травы они запасают мелкие ветки березы, осины, малины, черники и др.

Речные бобры на зиму делают запасы пищи в виде обрубков деревьев, веток и корневищ водных растений, которые складывают в воду возле жилища. Склады эти часто достигают больших размеров; находили запасы лозы объемом до 20 м³.

Запасы кормов делают и некоторые виды, впадающие зимой в спячку. Таковы *хомяки*, *бурундуки* (рис. 223), восточносибирские

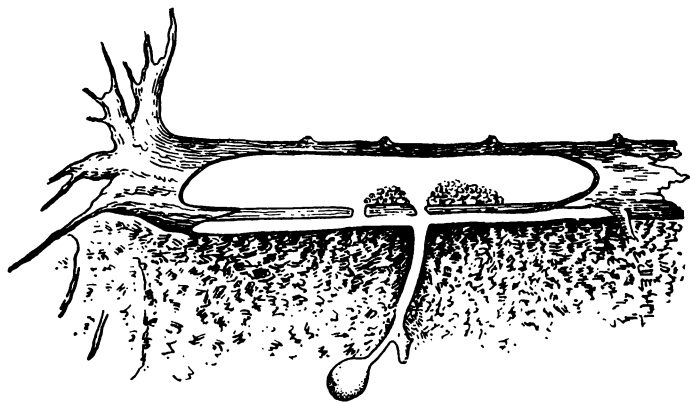


Рис. 223. Зимовочная норка бурундука в стволе дерева, видны запасы корма

длиннохвостые суслики. Другие суслики запасов не делают. Бурундуки запасают кедровые орехи и семена злаков и бобовых. Запасы в количестве 3—8 кг они складывают в норе. Используются эти запасы главным образом весной после пробуждения зверьков, когда еще мало новых кормов. В норы складывают запасы и хомяки. Белки сушат на деревьях грибы.

Среди хищных зверей лишь немногие делают большие запасы кормов. Таковы, например, норка и темный хорь, собирающие лягушек, ужей, мелких зверьков и т.п. Иногда небольшие запасы пищи делают медведи, куницы, россомахи, лисицы.

Колебания численности. Численность большинства видов млекопитающих сильно меняется по годам. В фауне зверей России особенно резко колебания численности проявляются у многих видов грызунов, зайцеобразных и некоторых хищников. Таковы белка, зайцы — беляк и русак, ондатра, водяная крыса, мелкие мышевидные грызуны (например, лемминги, полевки, мыши), горностаи, колонок, корсак, лисица, песец. Для многих из них характерны значительная плотность популяции и высокая плодовитость. Заметно меняется по годам численность некоторых копытных, например северного оленя, косули, кабана. Наименее заметны колебания численности у одиночных и медленно размножающихся зверей, например у крупных хищников.

В основе непостоянства численности животных лежит *изменчивость интенсивности размножения* и *быстрота отмирания зверьков*, которые, в свою очередь, зависят от условий обитания. Ежегодно меняются обеспеченность кормами, количество хищников, распространенность паразитов, условия погоды и т.д.

Изменение кормовых условий — наиболее широко распространенная причина колебания численности зверей. Особо заметно

это для видов, питающихся однообразными кормами. Например, белку ставят в очень трудные условия периодически повторяющиеся неурожаи семян хвойных. Численность ее в бескормные годы сокращается в связи с повышенной смертностью от голодания и во время миграций, а также в связи со снижением ее плодовитости. Так, годовая продуктивность самки белки в кормные годы равна 15—20 молодым, а в бескормные годы — всего 4—6. Средняя величина выводка у песцов в годы массового размножения леммингов равна 8—12, а в годы, когда леммингов мало, — 3—6. Сходная зависимость между обеспеченностью кормами и плодовитостью установлена для горностая, лисицы и некоторых других зверей. Не у всех видов благополучие зависит от кормов.

Периодически вспыхивающие *эпизоотии* представляют следующую основную причину резких колебаний численности зверей. Любопытно, что эпизоотии чаще возникают среди видов, у которых обилие кормов по годам примерно одинаково. Таковы зайцы-беляки, песчанки, ондатры, водяные крысы, олени, лоси. Колебания численности песца (рис. 224) бывают обусловлены и кормовыми условиями (в первую очередь численностью леммингов), и эпизоотиями.

Природа эпизоотий разнообразна. Среди зверей широко распространены глистные инвазии, кокцидиоз, туляремия. Нередки случаи, когда эпизоотия распространяется одновременно на несколько видов. Так бывает, например, при туляремии. Установлено, что заболевания не только приводят к непосредственной гибели, но и снижают плодовитость и облегчают преследование добычи хищниками.

Для некоторых видов основной причиной колебаний численности служат *аномалии погоды*. Глубокие снега периодически вызывают массовую гибель кабанов, джейранов, сайгаков, косуль и даже зайцев-русаков.

Различна роль хищников в колебании численности зверей. Для многих массовых видов хищники не служат важным фактором ди-

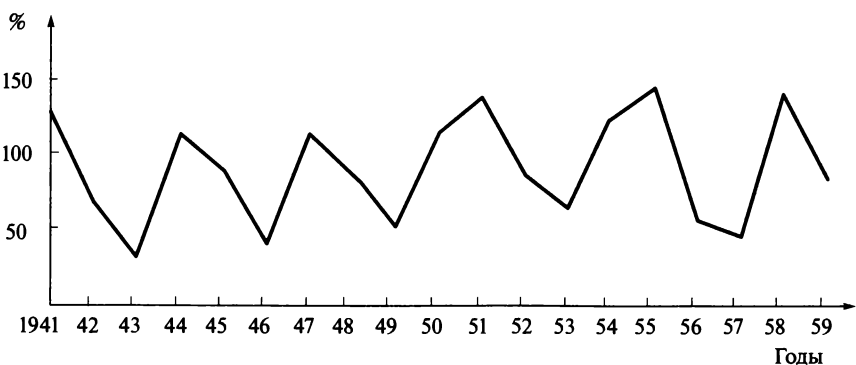


Рис. 224. Колебания численности песцов в Восточной Сибири

намки численности. Они только усиливают процесс ускоренного отмирания популяции, который обусловлен другими причинами. Так по крайней мере бывает с зайцами, белкой, бурундуком, водяной крысой. Для медленно размножающихся копытных урон, наносимый хищниками, может иметь большее значение.

Сравнительно недавно установлены *внутрипопуляционные механизмы регуляции численности*. Выявлено, что у ряда видов грызунов в годы очень высокой плотности населения резко сокращается интенсивность размножения. Это определяется увеличением доли зверьков, не вступающих в размножение (в первую очередь молодых), а в некоторых случаях заметно уменьшается и величина выводка. Наоборот, при депрессии численности процент размножающихся бывает высоким.

Вот ряд примеров. В Салаирском кряже (Западная Сибирь) при низкой численности в популяциях красной полевки в размножении участвовало 63 % сеголеток, а при численности в 3 раза большей — 0 %.

Дикий кролик в Северном Уэльсе в годы очень низкой численности размножается почти весь год, а средняя величина помета достигает 6,8. В год же высокой численности размножающиеся самки встречались только в марте — начале июня, а средняя величина выводка равнялась лишь 4,1. Разная величина выводка в годы высокой и низкой численности обнаружена и у землероек.

В зависимости от уровня численности меняется *скорость полового созревания*. Так, в ньюфаундлендском стаде гренландского тюленя при высокой численности зверей лишь 50 % самок созревало к шестилетнему возрасту, а все 100 % — только к восьмилетнему. При сильно разреженной промыслом численности 50 % самок созревало уже к четырем годам, а все 100 % — к шести годам. Подобные различия в скорости полового созревания отмечены и для ряда других видов.

Колебания численности промысловых зверей проявляются с выраженной закономерностью. Установлено, что изменения численности вида в ту или другую сторону не охватывают всего ареала одновременно, а только большую или меньшую его часть. Пределы пространственного распространения «урожая» или «неурожая» определяются в первую очередь степенью разнообразия ландшафтных особенностей ареала вида. Чем однообразнее характер места, тем большие пространства охватываются сходными изменениями численности данного вида. Наоборот, в условиях разнообразной местности «урожай» имеет весьма пестрое распространение. Это, к примеру, в деталях прослежено для зайца-беляка (рис. 225).

Колебания численности зверей имеют большое практическое значение. Они отрицательно отражаются на результатах добычи промысловых видов, затрудняя планирование охоты, заготовку ее продуктов и своевременное проведение мероприятий по их организации. Массовое размножение некоторых зверей (мышевидных грызунов) имеет серьезное отрицательное значение для сельского хозяйства

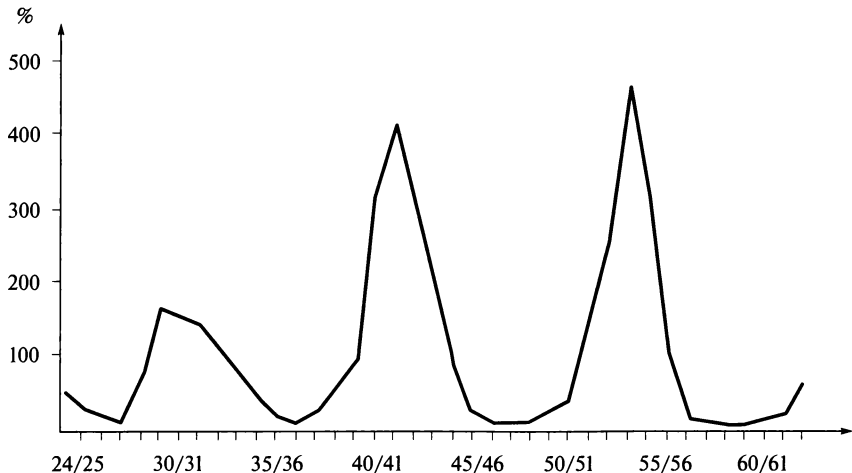


Рис. 225. Колебания численности зайца-беляка в Якутии (по данным добычи, % к средней)

и для народного здравоохранения (так как многие виды грызунов служат распространителями болезней). Во всем мире, в том числе в России, ведутся исследования по прогнозам массовых размножений зверей и по мероприятиям для ликвидации нежелательных в хозяйственном отношении колебаний их численности.

Практическое значение млекопитающих

Промысловые звери. На территории России промысел зверей осуществляется ради мяса, кожи, лекарственного сырья. Его проводят под контролем государственных и общественных организаций, которые планируют эту работу и осуществляют контроль.

Основу пушного промысла составляют примерно 20 видов. Долевое значение наиболее важных видов отражено в табл. 24.

Приведенные цифры показывают среднее значение за конкретные годы (1971 — 1977). Естественно, долевое значение отдельных видов несколько меняется в связи с резкими изменениями их численности в природе в разные годы. Особенно это характерно для белки, ондатры, песца, зайцев, отчасти для крота, лисицы, горностая.

Кроме пушного промысла в России широко развита добыча копытных, которая ведется организованно, по специальным разрешениям, как и добыча пушнины.

Для ведения комплексного охотничьего хозяйства в России организованы спортивные и промысловые хозяйства, за которыми закрепляются охотничьи угодья. Общая площадь таких угодий со-

ставляет около 100 млн га. Промыслово-охотничьи хозяйства помимо организации добычи и заготовок пушнины и дичи осуществляют сбор и заготовки грибов, ягод, лекарственных растений. Они проводят добычу рыбы и клеточное разведение пушных зверей, а местами и оленей.

Охрана и обогащение фауны. Известно, что в XX в. исчезли 120 видов и подвидов млекопитающих. Из отряда Грызуны — 23 вида (1,2 % от общего числа видов в отряде), Парнокопытные — 4 вида (2,1 %), Непарнокопытные — 2 вида (11,0 %), Насекомоядные — 10 видов (2,6 %), Сумчатые — 16 видов (8,0 %), Сиреновые — 1 вид (20,0 %).

За период с 1900 по 1960 г. причинами исчезновения видов зверей были (в % к общему числу вымерших видов):

А. Естественные причины	25
Б. Антропогенные причины	
охота	33
интродукция хищников	17
интродукция прочих животных	6
разрушение биотопов.....	19

Чтобы предотвратить угрозу дальнейшего исчезновения видов животных, по инициативе общественности Международным союзом охраны природы (МСОП) в 1966 г. была создана «Международная Красная книга» (Red Data Book). В ней содержатся списки исчезающих и редких видов и подвидов, рекомендации по их охране. Всего в эту книгу занесено 360 видов и подвидов млекопитающих и птиц.

Таблица 24

Долевое значение отдельных видов млекопитающих в пушном промысле (С. С. Пилитович, 1979)

Вид	По %	Вид	По %
Белка	27	Суслик (все виды)	4
Соболь	20	Зайцы (все виды)	3
Песец	11	Куница (два вида)	3
Ондатра	1	Горностай	2
Крот (все виды)	5	Прочие	9
Лисица красная	5		

«Красная книга России» была издана в 1983 г., в 2001 г. — новое издание. В ней млекопитающие разделены на следующие группы: вероятно исчезнувшие, находящиеся под угрозой исчезновения, сохраняющиеся в численности, редкие, неопределенные по статусу, восстанавливающиеся. Из них 77 видов и подвидов зверей нуждаются в особом внимании по их состоянию в природе. Ниже перечислены некоторые из них.

Русская выхухоль (эндемик нашей фауны) спорадически распространена в бассейнах Волги, Дона и Урала. Ареал ее продолжает сокращаться.

Медновский голубой песец. Находящийся под угрозой исчезновения реликтовый эндемичный подвид. Видимо, древнейшая изолированная популяция песцовых.

Амурский тигр. Редкий подвид, сохранился только в Приморском и Хабаровском краях России.

Снежный барс — очень редкий вид высокогорий и юга Западной Сибири.

Дальневосточный леопард распространен на самом юго-западе Приморья, где очень редок.

Из китообразных в Красную книгу России внесено семь видов крупных китов, среди них особенно редки *гренландский* и *синий киты*.

Горал сохранился только в южной части хребта Сихотэ-Алинь (Приморский край).

К числу редких отнесены 73 вида и подвида зверей. Среди них 8 видов летучих мышей, зубр, красный волк, белый медведь, ладожская нерпа, аборигенный уссурийский пятнистый олень, ряд подвидов горного барана, дзерен.

Кроме охраны отдельных видов и подвидов зверей важное значение имеет широкая сеть государственных заповедников и национальных парков, созданных в разнообразных географических зонах страны.

Заповедники не только осуществляют охранные мероприятия целостных природных комплексов, но и ведут большую научную работу по изучению закономерностей их функционирования и эволюции.

В настоящее время в России заповедники представлены во всех природно-климатических зонах.

Например, в Арктике и Субарктике расположены Лапландский и Врангелевский (на одноименном острове) заповедники; в таежной зоне — Печоро-Ильчский, Баргузинский, Алтайский; в европейском центре страны — Окский, Приокско-Тerrasный; в черноземном центре — Воронежский; в Поволжье — Жигулевский; в дельте Волги — Астраханский; на Кавказе — Кавказский и Тебердинский; в Забайкалье — Баргузинский; на юге Дальнего Востока — Сихотэ-Алиньский; на Камчатке — Кроноцкий.

Воздействие на фауну осуществляется не только путем охраны отдельных видов или целых природных комплексов, но и путем обогащения фауны новыми видами.

Разрозненные попытки искусственного расселения млекопитающих предпринимались в России еще несколько веков назад. Существенного эффекта они не давали. Научное обоснование работ по акклиматизации дал в 1856 г. профессор А. П. Богданов.

В период с 1925 по 1972 г. в охотничьих угодьях бывшего СССР выпущено для расселения около 500 000 зверей, принадлежащих к 45 видам.

Наибольшее число завезенных видов (шесть) происходит из Северной Америки: ондатра, енот-полоскун, американская норка, скунс, серебристо-черная лисица, овцебык. Южноамериканское происхождение имеют два вида — нутрия и шиншилла (теперь за пределами России); западноевропейские — два вида — лань и дикий кролик.

Масштабы расселения наиболее важных видов в 1925—1972 гг. приведены в табл. 25 и 26.

В ряде случаев опыты расселения зверей закончились неудачей. Неудачными были попытки акклиматизировать скунса, командорского песца, канадскую черную лисицу, сибирского козерога и некоторых других — они не прижились в несвойственных этим животным местообитаниях.

Хорошо размножаться и расселяться стали ондатра, американская норка, енот-полоскун и др. Наибольший успех был получен при акклиматизации *ондатры* (рис. 226). Акклиматизация была начата в 1928 г., на территории бывшего СССР было выпущено 1 646 особей. За истекшие затем 50 лет в угодьях было расселено около 250 тыс. животных. К настоящему времени ондатра заселяет бассейны всех крупных рек, а общая площадь ее ареала достаточно велика.

Американская норка, более крупная, чем наша отечественная, успешно акклиматизировалась на Дальнем Востоке, на Алтае, местами в Восточной Сибири и бассейне Камы.

Уссурийская енотовидная собака, ранее распространенная только в Приморском крае, была расселена во многие области европейской части России. Уже давно существует ее регулярная добыча. В условиях охотничьих хозяйств вид этот приносит вред, уничтожая наземно-гнездящихся птиц, в частности глухарей, тетеревов, рябчиков.

Американский енот-полоскун был акклиматизирован в 1936—1941 гг. и хорошо прижился в Азербайджане (Закатало-Нухинская низменность). В 1949 г. был начат отлов этого зверя для расселения в других областях. Он прижился в Дагестане, Краснодарском крае. Укоренился енот и в ореховых лесах Ферганской долины Узбекистана, хотя численность его здесь очень низкая. Успешнее протекала акклиматизация енота в Белорусском Полесье. Неудачным оказался опыт его акклиматизации в Приморском крае Дальнего Востока.

Распределение акклиматизированных и реакклиматизированных видов по отрядам на территории бывшего СССР

Отряд	Число видов	%	Число особей	%
Насекомоядные	2	4	10150	2
Хищные	15	33	51025	12
Грызуны	10	24	342977	70
Зайцеобразные	3	6	53294	13
Парнокопытные	14	31	14236	3
Непарнокопытные	1	2	13	—

Таблица 26

Масштабы расселения наиболее важных видов млекопитающих на территории бывшего СССР

(по М. П. Павлову и др., 1973, 1974, с дополнениями)

Вид	Число млекопитающих	Вид	Число млекопитающих
Выхухоль	9788	Ондатра	299687
Соболь	19187	Шиншилла	299
Норка американская	20451	Заяц-русак	31362
Енот-полоскун	1241	Кабан	4992
Енотовидная собака	6656	Олень	3482
Бобр	12387	Пятнистый олень	2393
Белка	11399	Косуля	2172
Суслик-песчаник	5853	Зубр	172
Нутрия	6270	Овцебык	50

Одним из важных объектов объектов *реаклиматизации* был *соболь*. За 70 лет было расселено около 19 тыс. соболей. Вновь возникли очаги ареала вида в районах, где соболь был полностью уничтожен (Верхоянский хребет, хребет Черского и ряд других мест). Большой интерес представляют выпуски 428 соболей в еловые леса Заилийского Алатау (Тянь-Шань). Соболь здесь акклиматизирован вполне успешно. В целом нет сомнения, что среди причин, обусловивших увеличение численности соболя, искусственное его расселение имело важное значение.

Бобр был почти полностью уничтожен еще до 1917 г. Он сохранился в немногих районах Белоруссии, Украины, в Воронежской, Тюменской областях и в Туве. Искусственное расселение этого вида началось в 1930 г. С того времени было расселено более 12 тыс. зверей. К настоящему времени бобр распространился (хотя и очагами) от западных границ России на восток до бассейна Амура.

Нутрия — крупный полуводный грызун, распространенный в Южной Америке. Завезена в 1930 г. Всего расселено около 6 тыс. зверей. В ряде случаев опыты были неудачными, так как нутрия мало приспособлена к обитанию в водоемах, на которых даже на короткое время образуется ледовый покров. Наибольший успех получен в Закавказье. В настоящее время в диком состоянии нутрии встречаются в южных районах Средней Азии и в плавнях реки Кубани.

Алтайский подвид *обыкновенной белки* был поселен в лесах Кавказа и Крыма; *белка-телеутка* — в Восточном Тянь-Шане. Везде

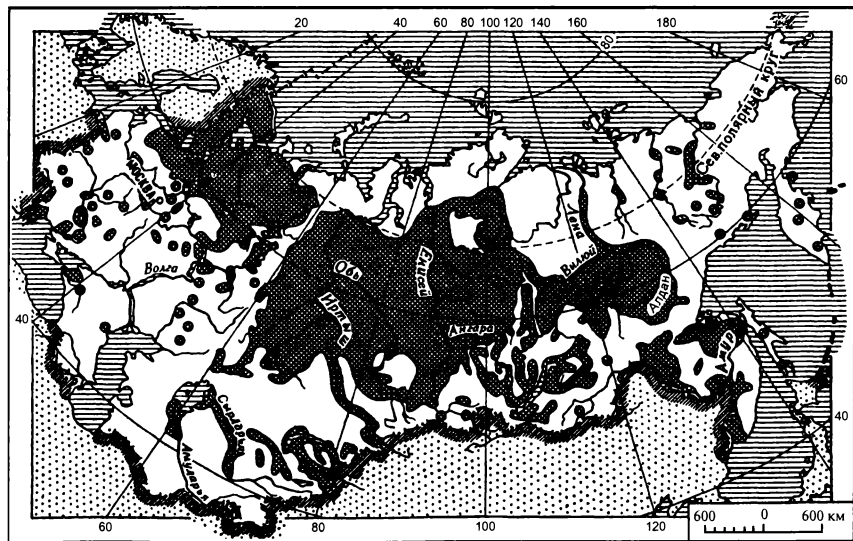


Рис. 226. Схема распространения ондатры

они успешно акклиматизировались, хотя качество меха стало гораздо хуже, чем на родине. Особенно ухудшился мех крымской белки.

В меньших масштабах проводились работы по искусственному расселению копытных.

Зубр, сохранившийся до начала XX в. в небольшом количестве в Беловежской Пуще, был реакклиматизирован в Кавказском заповеднике, где были выпущены гибридные животные. В Приокско-Террасном заповеднике в 1946 г. был организован зубровый питомник (Серпуховской район Московской области). В 1959 г. создан питомник в Окском заповеднике (Рязанская область).

Всего в бывшем СССР на 1 января 1975 г. имелось 479 чистокровных зубров, сейчас их более 2 тыс. особей.

Овцебык (Ovibos moschatus) был завезен в 1974 и 1975 гг. в СССР из Арктической Канады и Аляски в количестве 50 голов и выпущен на острове Врангеля и на Восточном Таймыре.

Европейский муфлон (Ovis ammon musimon) еще в начале XX в. был успешно акклиматизирован в горных районах Крыма.

Пятнистый олень (Cervus nippon), ареал которого лежит в Юго-Восточной Азии (у нас юг Приморского края), в числе нескольких сотен был поселен в Окском, Воронежском, Мордовском, Ильменском (Южный Урал) заповедниках.

Благородный олень, или марал, акклиматизирован в хозяйствах Украины, Московской и Калининской областей. Промыслового значения это мероприятие не имеет, так как численность акклиматизантов везде небольшая.

Дикий кабан, выпущенный первоначально в охотничьем хозяйстве Тверской области (Завидовский район), расселился и в смежных районах Московской области, и в ряде других областей.

В целом акклиматизация промысловых млекопитающих была проведена в больших масштабах.

«Вредные» млекопитающие. Оценка разных видов зверей с позиции их вредности встречает значительные трудности.

Это связано с тем, что один и тот же вид в разной природно-экологической обстановке может иметь совершенно различные характеристики.

Вредными для хозяйства человека у нас в стране считаются лишь грызуны-синантропы: *крысы* и *домовая мышь*. Крысы помимо общеизвестного вреда, заключающегося в уничтожении и порче съестных продуктов в домах и на складах, совершенно нетерпимы на птицефермах и свинофермах, где они уничтожают яйца, домашнюю птицу, новорожденных поросят и нападают даже на взрослых свиней. Кроме того, *крысы* распространяют эктопаразитов, могущих хранить и передавать такие опасные инфекции, как чума.

Домовые мыши также не только уничтожают съестные продукты, но и служат распространителями передатчиков таких заболеваний, как чума и туляремия.

В южных районах крысы и мыши на лето выселяются из построек в соседние, часто сельскохозяйственные угодья, где вредят посадкам сельскохозяйственных культур. Во многих районах некоторый вред сельскому хозяйству наносят такие массовые грызуны, как *обыкновенная полевка (Microtus arvalis)*, на юге — *общественная полевка (M. socialis)* и др.

Местами, кроме упомянутой домово́й мыши, вредят *лесные мыши (Apodemus sylvaticus, A. flavicollis)*. Весьма ощутимый вред зерновым культурам в степных районах приносят суслики, среди них надо особенно отметить *малого суслика (Citellus pygmaeus)*, широко распространенного на юге Украины, в Поволжье, Предкавказье и Северо-Западном Казахстане. При плохой агротехнике и недостаточной борьбе с вредителями на гектаре насчитываются десятки его нор.

В заключение следует подчеркнуть, что вредоносная деятельность перечисленных выше и других грызунов не носит повсеместного характера. Даже такие, казалось бы, общепризнанные вредители, как суслики, местами обитают в обстановке, где исключен или сведен к минимуму их контакт с сельскохозяйственными посевами. Например, ареал двух видов *длиннохвостых сусликов* приурочен и к таежной, и к лесотундровой зоне Восточной Сибири, местами они проникают и в тундру. Так же обстоит дело и с другими видами грызунов. Среди хищных зверей нашей фауны нет абсолютно вредных видов. Даже *волк*, ущерб от которого наиболее ощутим, не подлежит повсеместному уничтожению. В районах, где нет интенсивного скотоводства и дичеразведения, волки приносят даже пользу тем, что охотятся на неполноценных особей диких животных.

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

Вместе с тем следует учесть очень большую роль лисицы и многих других хищных зверей в истреблении потенциально вредных животных. Так, при исследовании нескольких тысяч желудков и фекалий лисиц было установлено, что мышевидные грызуны встречаются в них в 60 — 100 % случаев, а птицы — только в 8 — 35 % случаев. Кормовой рацион хорьков, горноста́я, ласки состоит почти исключительно из мышевидных грызунов.

Тигр, леопард в нашей стране редки и нуждаются в охране. Бережного отношения требуют и такие замечательные звери, как *бурый медведь, рысь, росомаха*. Добыча *белого медведя* в нашей стране уже давно запрещена.

Ряд видов млекопитающих имеет существенное эпидемиологическое значение, так как они являются хранителями и передатчиками многих опасных для человека инфекционных болезней. Болезни,

возбудители которых поражают как животных, так и человека, называют *антропозоонозами*. К их числу принадлежат чума, туляремия, лейшманиоз (пендинская язва), сыпнотифозные лихорадки (риккетсиозы), клещевой возвратный тиф (спирохетоз), энцефалиты, геморрагическая лихорадка и др.

Сурки, суслики, песчанки, крысы являются бациллоносителями и распространителями такого страшного заболевания, как *чума*. *Чумная бактерия (Pasterella pestis)* передается этими животными человеку при непосредственном контакте, например при укусах этих зверьков, и через блох. *Туляремия* нередко принимает форму больших эпидемий, при которых заболевает огромное количество людей. Возбудитель этой болезни передается человеку через кровососущих насекомых (комары, мухи, блохи, вши), клещей, через кожу или путем прямого контакта. Микробоносителями являются преимущественно грызуны, в первую очередь *водяная полевка (Arvicola amphibius)*, *обыкновенная полевка*, *домовая мышь*, *суслики*, *зайцы*.

Лейшманиоз (пендинская язва) вызывается одним из видов простейших (*Leishmania*), который передается человеку москитами. Хранителями лейшмании являются песчанки и тонкопалый суслик. При эпидемиях *риккетсиоза* (сыпнотифозной лихорадки) возбудители — риккетсии — передаются от грызунов (мышей, полевок), клещами, блохами.

Очень тяжелые и опасные болезни — *энцефалиты*, при которых поражается нервная система, вызываются невидимыми возбудителями — *фильтрующимися вирусами*. Вирусносителями являются многие виды зверей (грызуны, насекомоядные). Передача вируса человеку осуществляется *клещами*, *комарами*.

Исследованиями академика Е. Н. Павловского установлено, что распространение в природе заразного начала при зоонозных болезнях носит очаговый характер. *Природные очаги* — это такие места, где создаются оптимальные условия для сохранения возбудителей болезней. Это обеспечивается наличием в природном очаге благоприятной обстановки для сохранения инфекционного начала во внешней среде, в организмах переносчиков (клещей и насекомых) и хранителей инфекции (обычно птиц и млекопитающих). На основе изучения природы очагов школой Е. Н. Павловского разработаны мероприятия по предотвращению распространения инфекции и по ликвидации самих эпизоотических очагов. Работа эта потребовала обширных исследований и по биологии позвоночных животных, которые обычно являются основными микробоносителями.

С грызунами, вредными для сельского хозяйства и опасными в эпидемиологическом отношении, ведется широко организованная борьба. При организации мероприятий учитывают ежегодно меняющуюся численность большинства вредных видов и особенности их размещения в природных угодьях и в населенных пунктах. Полагают, что наибольший эффект в ряде случаев может быть получен при

природными условиями. В такие годы грызуны распространены спорадически, часто на сравнительно ограниченных площадях, что, естественно, облегчает борьбу.

Для борьбы с грызунами используют три основных метода: биологический, механический и химический.

Биологический метод борьбы основан на охране и привлечении хищных птиц и млекопитающих, питающихся грызунами. Так, в районах, неблагополучных по некоторым заболеваниям, запрещена добыча даже ценных пушных зверей, например лисиц, хорьков, горностаев. Этот путь борьбы не обеспечивает радикального уничтожения вредных грызунов, но снижает их численность. В населенных пунктах иногда применяют заражение грызунов некоторыми острыми болезнями, безвредными для человека и сельскохозяйственных животных. Положительный результат дает введение в пищевые приманки вместе с бактериальной культурой небольших доз химической отравы.

Механический метод борьбы заключается в отлове зверьков различными ловушками.

Химические методы борьбы основаны на отравлении зверьков газообразными ядами в норах или ядами, вводимыми с пищевыми приманками.

Однако использование разных методов борьбы с грызунами требует чрезвычайной осторожности, исключающей нанесение вреда другим видам и человеку.

Домашние и одомашниваемые млекопитающие. Приручение и одомашнивание млекопитающих началось в глубокой древности и продолжается до сего времени. Сообразно с хозяйственными требованиями и социально-экономическими условиями человек приручал различные виды животных. Воздействуя на них путем отбора и разных условий содержания, человек развивал у приручаемых зверей те или иные полезные для хозяйства качества. В итоге еще в древние времена возникло много пород домашних животных, которые в течение всей истории человечества видоизменялись и совершенствовались.

Прирученные звери в последнее десятилетие находятся на различных стадиях одомашнивания. В наименьшей мере одомашнены *пушные звери и некоторые олени*.

В России на фермах разводят *соболей, норок, песцов, лисиц, нутрий и шиншилл*. Больше внимание уделяется разведению норок путем использования законов изменчивости и наследственности и современных методов селекции. Выведены разнообразные *цветовые формы норок*: голубая, белая, бежевая и др. Пушных зверей разводят преимущественно в специализированных хозяйствах — зверосовхозах с использованием сетчатых клеток.

Пушное звероводство, возникшее в России в 20-е годы XX в., развивалось очень быстро.

Во второй половине XIX столетия русские переселенцы в Сибири (на Алтае) и на Дальнем Востоке положили начало приручению и разведению *марала* и *пятнистого оленя*. В настоящее время оленей разводят в питомниках различных хозяйств. У оленей ежегодно весной спиливают отрастающие рога — панты, используемые в медицинской промышленности для изготовления лекарств (рис. 227). Есть успешные опыты приручения лосей.

С давних времен одомашнен *северный олень*. Этих оленей разводят в условиях пастбищного содержания на севере Европы, в тундре и тайге Сибири. Любопытно, что северные олени были одомашнены только в Евразии, а в Северную Америку, где также есть дикий северный олень, домашние олени были ввезены из Европы и Сибири. По внешнему виду домашние олени мало отличаются от своих диких родичей.

Домашние верблюды известны двух видов: 1) *двугорбый* (*Camelus bactrianus*) и 2) *одногорбый* (*C. dromedarius*). Предполагают, что они произошли самостоятельно от двух разных диких видов. Двугорбый верблюд одомашнен сравнительно недавно — во втором тысячелетии до нашей эры. За тысячу лет до нашей эры двугорбых верблюдов разводили как домашних животных во многих областях Азии. Предком

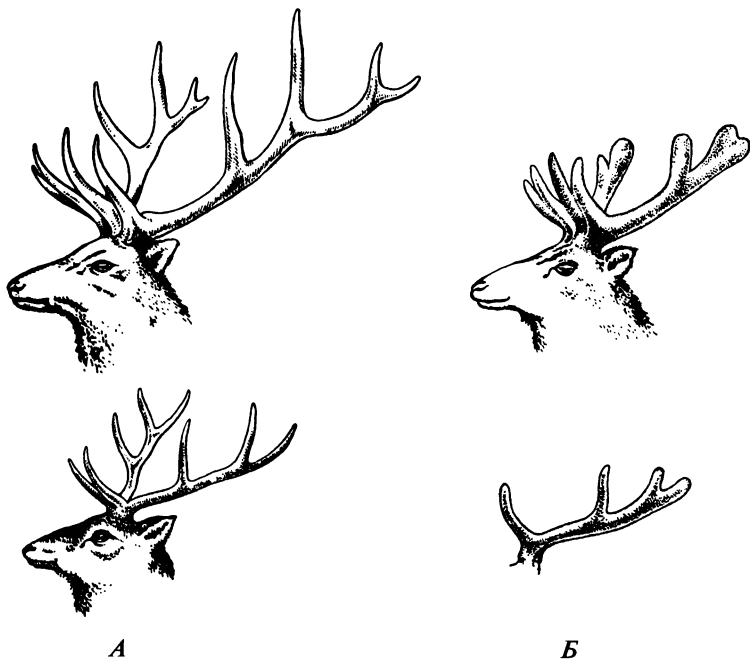


Рис. 227. Развившиеся (А) и растущие (Б) рога (панты) марала и пятнистого оленя

описываемого домашнего вида, несомненно, был дикий двугорбый верблюд, сохранившийся и до настоящего времени в Центральной Азии. Впервые он был обнаружен в 1877 г. Н. М. Пржевальским. Предок одногорбого домашнего верблюда неизвестен. Диких животных этого вида в настоящее время нет. Полагают, что дикий одногорбый верблюд, возможно, водился в Аравии. Его одомашнивание предположительно относят ко второму тысячелетию до нашей эры. В домашнем состоянии одногорбого верблюда разводят преимущественно в Африке и в Передней Азии, двугорбого — в Средней и Центральной Азии. Часто разводят помеси указанных видов.

Крупный рогатый скот имеет длинную и сложную историю происхождения. Подавляющее большинство пород произошло от дикого быка тура (*Bos primigenius*), широко распространенного еще в историческое время в Европе, Азии и Северной Африке. Одомашнивание тура произошло примерно за 8 тыс. лет до нашей эры. Некоторые ученые полагают, что около трех столетий назад тур был истреблен. Во всяком случае, во времена Киевской Руси тур был обычным животным наших степей и лесостепей. В различных частях своей огромной области распространения туры образовали местные формы, которые и дали начало различным группам домашних пород Европы и большей части Азии.

Южноазиатские породы крупного рогатого скота произошли от диких видов, сохранившихся до настоящего времени. *Бантенг* дал начало балийскому скоту, распространенному на островах Малайского архипелага и в Индокитае. *Гаур* (*Bos gaurus*) — родоначальник *домашних гаялов*, разводимых в Индии. Эти домашние породы сравнительно мало отличаются от своих диких предков (в отличие от пород, возникших путем одомашнивания тура).

Домашний як, разводимый в качестве мясомолочного и транспортного животного в нагорных областях Средней Азии, на Алтае, в Саянах, Забайкалье и в Центральной Азии, произошел от *дикого яка* (*Poephagus grunniens*), населяющего Тибет.

Домашних буйволов разводят на Кавказе, в Крыму, а также в Южной Европе и Южной Азии. Их используют как мясомолочных и тягловых домашних животных. Предок их считается *азиатский буйвол* (*Vubalus arnce*), распространенный в Южной Азии.

Домашние свиньи возникли в результате одомашнивания нескольких диких видов. Основным предком принято считать *обыкновенного кабана*, распространенного в Южной Европе, Северной Африке и в умеренных широтах Азии. От этого вида произошли все основные породы Европы и большей части Азии. Одомашнивание кабана в Европе произошло, как полагают, в конце новокаменного века. По мере развития торговых связей происходило и распространение домашних животных. *Домашние свиньи* Больших Зондских островов произошли от *бородатой свиньи* (*Sus barbatus*). Южноазиатские породы свиней были завезены в Европу, где их скрестили с евро-

пейские породами этих животных. В итоге некоторые современные европейские породы свиней имеют сложное происхождение.

До последнего времени в природе сохранялся только один вид диких лошадей — *лошадь Пржевальского (Equus caballus)*. Она была обнаружена в 1879 г. нашим знаменитым путешественником Н. М. Пржевальским в Центральной Азии (Джунгария). В палеолитический период лошадь Пржевальского была широко распространена в Евразии; есть указания на нахождение этого вида и на юге Западной Сибири. В южнорусских степях еще в прошлом веке жили дикие лошади — *тарпаны (E. c. gmelini)*. Последний табун из восьми тарпанов наблюдали близ теперешнего заповедника Аскания-Нова в начале 70-х гг. XIX столетия. *Одомашнивание лошадей* началось, видимо, за несколько тысячелетий до нашей эры, и коневодство возникло самостоятельно в нескольких областях Европы и Азии путем одомашнивания местных диких лошадей — тарпанов и лошади Пржевальского.

Разнообразные по хозяйственному назначению *породы овец* возникли от нескольких диких видов: средиземноморского *муфлона (Ovis ammon musimon)*, среднеазиатского *горного барана (O. a. polii)*, азиатского *барана (O. a. vignei)*. Одомашнивание овец произошло примерно за 10 тыс. лет до нашей эры.

За огромный период разведения овцы дали много разных направлений, и их породы могут быть объединены в следующие группы: шерстные, мясошерстные, мясосальные, овчинно-шубные и смушковые.

Собака была в числе первых животных, которых одомашнил человек. Это произошло около 15 тыс. лет назад, о чем свидетельствуют данные археологии. Основным предком собак принято считать *обыкновенного волка (Canis lupus)*. Одомашнивание происходило, несомненно, одновременно в разных странах. В последующем отбор, воспитание и повторное скрещивание с дикими видами привели к чрезвычайно большому разнообразию пород собак.

Остается добавить, что перечисленными примерами отнюдь не исчерпаны резервы одомашнивания. Приручение, превращение в домашних животных других видов диких зверей и птиц, выведение высокопродуктивных пород домашних животных — задачи весьма актуальные, решение которых имеет важное теоретическое и практическое значение.

Рациональная эксплуатация и охрана животного мира позволяют длительное время использовать его в охотничьих целях, для биологической борьбы с вредителями, для одомашнивания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабаш-Никифоров И. И.* Териология / И. И. Барабаш-Никифоров, А. Н. Формозов. — М., 1963.
- Бёме Р. Л.* Птицы. Энциклопедия природы России / [Р. Л. Бёме и др.]. — М., 1996.
- Благосклонов К. Н.* Гнездование и привлечение птиц в сады и парки. — М., 1992.
- Гуртовой Н. Н.* Систематика и анатомия хордовых животных. Краткий курс. — М., 2004.
- Гуртовой Н. Н.* Практическая зоотомия позвоночных / Н. Н. Гуртовой, Б. С. Матвеев, Ф. Я. Дзержинский. — М., Ч. I — 1976; Ч. II — 1978; Ч. III — 1992.
- Дзержинский Ф. Я.* Сравнительная анатомия позвоночных животных. — М., 2005.
- Жизнь животных. — М., 1980—1989. — Т. 4—6.
- Звери. Энциклопедия природы России / под ред. В. Л. Динец, Е. В. Родшильд. — М., 1996.
- Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / [Н. Б. Ананьева и др.]. — М., 1998.
- Карташов Н. Н.* Практикум по зоологии позвоночных / Н. Н. Карташов, В. Е. Соколов, И. А. Шилов. — М., 2004.
- Константинов В. М.* Зоология позвоночных / В. М. Константинов, С. П. Шаталова. — М., 2004.
- Константинов В. М.* Сравнительная анатомия позвоночных животных / В. М. Константинов, С. П. Шаталова. — М., 2005.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. — М., 2001.
- Красная книга России: правовые акты. — М., 2000.
- Кэррол Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных. — М., Т. 1 — 1992; Т. 2, 3 — 1993.
- Лабораторный практикум по зоологии позвоночных / под ред. В. М. Константинова. — М., 2004.
- Левушкин С. И.* Общая зоология / С. И. Левушкин, И. А. Шилов. — М., 1994.
- Михеев А. В.* Биология птиц. Определитель птичьих гнезд. — М., 1996.
- Михеев А. В.* Перелеты птиц. — М., 1981.
- Млекопитающие Советского Союза / под ред. В. Г. Гептнера, Н. П. Наумова. — М., 1961—1976. — Т. I—II.
- Позвоночные животные и наблюдения за ними в природе / под ред. В. М. Константинова и А. В. Михеева. — М., 2000.
- Промптов А. Н.* Птицы в природе. — М., 1960.
- Птицы Советского Союза / под ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. — М., 1951—1954. — Т. I—VI.

- Резанов А. Г.* Филогения рептилий / А. Г. Резанов, А. А. Резанов. — М., 2010.
- Ромер А.* Анатомия позвоночных / А. Ромер, Т. Парсонс. — М., 1992. — Т. 1—2.
- Соколов В. Е.* Систематика млекопитающих. — М., 1973—1979. — Т. 1—3.
- Сравнительная физиология животных / под ред. Л. Проссер. — М., 1977—1978. — Ч. 1—3.
- Терентьев П. В.* Герпетология. — М., 1961.
- Шмальгаузен И. И.* Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. — М., 1964.
- Шмальгаузен И. И.* Происхождение наземных позвоночных. — М., 1964.
- Шмидт-Ниельсон К.* Физиология животных. — М., 1982. — Т. 1, 2.
- Юдкин Н. И.* Ихтиология. 5-е изд. — М., 1970.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	3
Введение	4
ТИП ХОРДОВЫЕ (CHORDATA)	7
Общая характеристика	7
ПОДТИП I. БЕСЧЕРЕПНЫЕ (ACRANIA)	9
Организация бесчерепных (на примере ланцетника).....	10
Предки и систематика бесчерепных.....	17
ПОДТИП II. ЛИЧИНОЧНО-ХОРДОВЫЕ (UROCHORDATA), ИЛИ ОБОЛОЧНИКИ (TUNICATA)	18
Общая характеристика	18
Класс Асцидии (Ascidiae)	19
ПОДТИП III. ПОЗВОНОЧНЫЕ (VERTEBRATA), ИЛИ ЧЕРЕПНЫЕ (CRANIATA)	21
Общая характеристика	21
Классификация позвоночных животных	23
Организация позвоночных животных	24
ПОЗВОНОЧНЫЕ БЕЗ ЗАРОДЫШЕВЫХ ОБОЛОЧЕК (ANAMNIA)	41
Раздел А. Бесчелюстные (Agnatha)	41
Надкласс I. Бесчелюстные (Agnatha)	41
Класс Круглоротые (Cyclostomata)	41
Общая характеристика.....	41
Особенности организации круглоротых (на примере обыкновенной, или речной, миноги).....	42
Систематика и экология круглоротых	46
<i>Отряд Миксины (Muxiniformes)</i>	46
<i>Отряд Миноги (Petromyzoniformes)</i>	47
Раздел Б. Челюстноротые (Gnathostomata)	49
Надкласс II. Рыбы (Pisces)	49
Класс Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)	49
Общая характеристика.....	49
Подкласс Пластинчатожаберные (Elasmobranchii).....	50
Особенности организации пластинчатожаберных (на примере акулы)	50
Надотряд Акулы (Selachomorpha).....	56
Надотряд Скаты (Batomorpha)	59
Подкласс Цельноголовые, или Слитночерепные (Holosephali)	61
Класс Костные рыбы (Osteichthyes)	61
Общая характеристика.....	61

Подкласс Лучепёрые (Actinopterygii).....	62
Надотряд Ганоидные (Ganooidomorpha)	63
<i>Отряд Осетрообразные (Acipenseriformes)</i>	63
<i>Отряд Многопёрообразные (Polypteriformes)</i>	65
<i>Отряды Амиеобразные (Amiiformes) и</i> <i>Панцирникообразные (Lepisosteiformes)</i>	66
Надотряд Костистые рыбы (Teleostei)	66
Особенности организации костных рыб	66
Систематический обзор	73
<i>Отряд Сельдеобразные (Clupeiformes)</i>	73
<i>Отряд Лососеобразные (Salmoniformes)</i>	73
<i>Отряд Щукообразные (Esociformes)</i>	75
<i>Отряд Угреобразные (Anguilliformes)</i>	75
<i>Отряд Карпообразные (Cypriniformes)</i>	76
<i>Отряд Кефалеобразные (Mugiliformes)</i>	76
<i>Отряд Сарганообразные (Beloniformes)</i>	77
<i>Отряд Трескообразные (Gadiformes)</i>	77
<i>Отряд Колюшкообразные (Gasterosteiformes)</i>	78
<i>Отряд Окунеобразные (Perciformes)</i>	79
<i>Отряд Камбалообразные (Pleuronectiformes)</i>	80
Подкласс Лопастепёрые рыбы (Sarcopterygii)	80
Надотряд Двоякодышащие (Dipnoi, или Dipneustomorpha)	81
Общая характеристика.....	81
<i>Отряд Рогозубообразные (Ceratodontiformes)</i>	82
Семейство Чешуйчатниковые, или Двулегочные (Lepidosirenidae, или Dipneumonones)	84
Надотряд Кистепёрые рыбы (Crossopterygii)	84
Экология рыб.....	86
Практическое значение рыб.....	107
Филогения низших черепных	113
Надкласс III. Наземные, или Четвероногие, позвоночные (Tetrapoda)	117
Класс Земноводные, или Амфибии (Amphibia)	118
Общая характеристика.....	118
Строение земноводных.....	118
Систематика и распространение современных амфибий	132
Подкласс Тонкопозвонковые (Lepospondyli).....	133
<i>Отряд Хвостатые амфибии (Caudata,</i> <i>или Urodela)</i>	133
<i>Отряд Безногие амфибии (Apoda)</i>	136
Подкласс Дугопозвонковые (Apsidospondyli).....	138
<i>Отряд Бесхвостые амфибии (Ecaudata,</i> <i>или Anura)</i>	138
Происхождение земноводных	141
Экология земноводных и их значение.....	146
ПОЗВОНОЧНЫЕ С ЗАРОДЫШЕВЫМИ ОБОЛОЧКАМИ (AMNIOTA) ..	158

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (Reptilia)	159
Общая характеристика.....	159
Строение пресмыкающихся (на примере ящерицы рода Lacerta).....	159
Систематический обзор современных пресмыкающихся.....	170
Подкласс Анапсидные (Anapsida).....	170
Отряд Черепахи (Testudines, или Chelonia)	170
Подотряд Скрытошейные черепахи (Cryptodira) ..	171
Подотряд Морские черепахи (Chelonioidae).....	173
Подотряд Мягкотелые черепахи (Trionychoidae) ..	173
Подотряд Бокошейные черепахи (Pleurodira).....	174
Подотряд Бесщитковые черепахи (Athecae).....	174
Подкласс Лепидозавры (Lepidosauria).....	175
Отряд Клювоголовые (Rhynchocephalia)	175
Отряд Чешуйчатые (Squamata)	176
Подотряд Ящерицы (Sauria).....	176
Подотряд Змеи (Ophidia, или Serpentes).....	181
Подкласс Архозавры (Archosauria).....	185
Отряд Крокодилы (Crocodylia)	185
Происхождение и эволюция рептилий.....	188
Экология пресмыкающихся.....	199
Экономическое значение и охрана пресмыкающихся.....	210
Класс Птицы (Aves)	211
Общая характеристика.....	211
Морфофизиологический обзор.....	212
Систематический обзор класса Птицы.....	235
Подкласс Веерохвостые, или Настоящие птицы (Neornithes, или Ornithurae).....	235
Надотряд Пингвины (Impennes).....	236
Надотряд Бескилевые, или Страусовые, птицы (Ratitae).....	238
Отряд Африканские страусы (Struthioniformes) ..	238
Отряд Американские страусы, или Нандуобразные (Rheiformes)	240
Отряд Австралийские страусы, или Казуарообразные (Casuariiformes)	240
Отряд Бескрылые, или Киви (Apterygiformes)	241
Отряд Тинамуобразные, или Скрытохвостые (Tinamiformes)	242
Надотряд Новонёбные, или Типичные птицы (Neognathae).....	242
Отряд Гагарообразные (Gaviiformes)	242
Отряд Поганкообразные (Podicipediformes)	244
Отряд Буревестникообразные (Procellariiformes), или Трубноносые (Tubinares)	244
Отряд Пеликанообразные (Pelecaniformes), или Веслоногие (Steganopodiformes)	245
Отряд Аистообразные (Ciconiiformes)	246

<i>Отряд Фламингообразные (Phoenicopteriformes)</i> ...	247
<i>Отряд Гусеобразные (Anseriformes)</i>	248
<i>Отряд Соколообразные, или Дневные хищные птицы (Falconiformes)</i>	251
<i>Отряд Курообразные (Galliformes)</i>	255
<i>Отряд Журавлеобразные (Gruiformes)</i>	258
<i>Отряд Ржанкообразные (Charadriiformes)</i>	260
Подотряд Чайки (Lari).....	260
Подотряд Чистики (Alcae).....	262
Подотряд Кулики (Charadrii).....	262
<i>Отряд Голубеобразные (Columbiformes)</i>	264
<i>Отряд Попугаеобразные (Psittaciformes)</i>	265
<i>Отряд Кукушкообразные (Cuculiformes)</i>	266
<i>Отряд Совеобразные (Strigiformes)</i>	268
<i>Отряд Козодоеобразные (Caprimulgiformes)</i>	269
<i>Отряд Стрижеобразные (Apodiformes)</i>	270
<i>Отряд Ракшеобразные (Coraciiformes)</i>	271
<i>Отряд Дятлообразные (Piciformes)</i>	272
<i>Отряд Воробьинообразные (Passeriformes)</i>	274
Происхождение птиц.....	275
Экология и поведение птиц.....	279
Практическое значение, рациональное использование и охрана птиц.....	300
Класс Млекопитающие (Mammalia), или Звери (Theria)	309
Общая характеристика	309
Морфофизиологический обзор.....	311
Подкласс Первозвери (Prototheria)	342
Подкласс Настоящие звери (Theria).....	345
Инфракласс Низшие звери (Metatheria)	345
<i>Отряд Сумчатые (Marsupialia)</i>	345
Инфракласс Плацентарные, или Высшие звери (Eutheria)	350
<i>Отряд Неполнозубые (Edentata)</i>	350
<i>Отряд Ящеры (Pholidota)</i>	352
<i>Отряд Насекомоядные (Insectivora)</i>	353
<i>Отряд Рукокрылые (Chiroptera)</i>	356
Подотряд Крыланы (Megachiroptera).....	357
Подотряд Летучие мыши (Microchiroptera).....	358
<i>Отряд Шерстокрылые (Dermoptera)</i>	359
<i>Отряд Приматы (Primates)</i>	359
Подотряд Низшие приматы, или Полуобезьяны (Prosimii)	360
Подотряд Высшие приматы, или Обезьяны (Anthropoidae).....	361
<i>Отряд Зайцеобразные (Lagomorpha)</i>	364
<i>Отряд Грызуны (Rodentia)</i>	366
<i>Отряд Хищные (Carnivora)</i>	370
<i>Отряд Ластоногие (Pinnipedia)</i>	376

<i>Отряд Китообразные (Cetacea)</i>	379
Подотряд Беззубые, или Усатые, киты (Mustacoceti).....	382
Подотряд Зубатые киты (Odontoceti).....	382
<i>Отряд Трубказубые (Tubulidentata)</i>	383
<i>Отряд Даманы (Hyacoidea)</i>	384
<i>Отряд Хоботные (Proboscidea)</i>	384
<i>Отряд Сирены (Sirenia)</i>	385
<i>Отряд Непарнокопытные (Perissodactyla)</i>	386
<i>Отряд Мозолоногие (Tylopoda)</i>	388
<i>Отряд Парнокопытные (Artiodactyla)</i>	390
Подотряд Нежвачные (Nonruminantia).....	390
Подотряд Жвачные (Ruminantia).....	390
Происхождение и эволюция млекопитающих.....	394
Экология млекопитающих.....	398
Практическое значение млекопитающих.....	428
Список литературы.....	441