

Н. П. НАУМОВ
Н. Н. КАРТАШЕВ

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Н. П. НАУМОВ,
Н. Н. КАРТАШЕВ

596
4342

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

ЧАСТЬ 2.

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ,
ПТИЦЫ,
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Допущено Министерством
высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебника
для студентов
биологических специальностей
университетов

БИБЛИОТЕКА
Сам. СХИ
гор. Самарканд



МОСКВА
«ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1979

076006

ББК 28.6

Н34

Рецензенты:

Кафедра зоологии Горьковского университета
(зав. кафедрой проф. В. С. Петров);
кафедра зоологии позвоночных Ленинградского университета
(зав. кафедрой проф. А. С. Мальчевский)

Наумов Н. П., Карташев Н. Н.

Н34 Зоология позвоночных. — Ч. 2. — Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие: Учебник для биолог. спец. ун-тов. — М.: Высш. школа, 1979. — 272 с., ил.

В пер.: 95 к.

В учебнике последовательно описаны подтипы и классы типа хордовых животных. Характеристика класса включает описание системы (деление на отряды и семейства); историю возникновения и последующей эволюции морфологических, физиологических и экологических особенностей, роль в биоценозах и значение животных для человека. Интерес представляет освещение функционального и эволюционного значения морфофизиологических преобразований, особенностей поведения и внутривидовой (популяционной) организации.

Н $\frac{21008-175}{001(01)-79}$ 71-79 2005000000

ББК 28.6

© Издательство «Высшая школа», 1979

ПРЕДИСЛОВИЕ

Вторая часть учебника «Зоология позвоночных», предназначенного для студентов-биологов университетов, посвящена высшим хордовым животным и содержит описание трех классов группы амниота: пресмыкающихся, птиц и млекопитающих. Как и в предыдущей книге (часть 1), включающей описание низших хордовых, бесчелюстных, рыб и земноводных, полностью сохраняя систематическую основу описания крупных групп (подтипы, классы) хордовых животных, авторы по возможности использовали сравнительные и эволюционные разделы смежных биологических дисциплин и пытались детальнее и полнее оценить, насколько это было возможно, биохимические основы и функциональное значение эволюционных морфологических преобразований, а также обращали внимание на особенности поведения и внутривидовой (популяционной) организации. Авторы считают, что такое изложение материала дает более полное и объективное представление о путях и механизмах эволюции, о причинах побед и поражений разных групп животных в борьбе за существование.

При подготовке учебника авторы опирались на свой многолетний опыт чтения курса «Зоология позвоночных». Многие вопросы курса неоднократно обсуждались на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета Московского государственного университета. Авторы особенно благодарны акад. В. Е. Соколову, проф. И. А. Шидлову, Н. Н. Гуртовому, Ф. Я. Дзержинскому, Б. Д. Васильеву, В. С. Лобачеву, Г. Н. Симкину. Улучшению текста учебника очень помогли критические замечания и советы рецензентов — коллективов кафедр зоологии позвоночных Ленинградского и Горьковского университетов. Авторы признательны И. Н. Ивашкиной, Т. А. Риге и Л. Д. Андриановой за большое содействие в подготовке книги к изданию.

Оригинальные рисунки животных выполнены художниками — зоологами В. М. Смирным и Ю. М. Смирным.

Н. Наумов, Н. Карташев

АНАМНИИ (ANAMNIA) И АМНИОТЫ (AMNIOTA)

Рыбы и земноводные относятся к разным надклассам позвоночных животных, что подчеркивает принципиальные отличия между ними. Но, будучи переходным (амфибиотическим) классом, земноводные сохранили еще многие черты сходства с рыбами. На основании этого сходства надкласс рыбы и класс земноводные объединяют в группу *анамний* (не придавая ей таксономического значения!); остальные классы — пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие — составляют группу наземных позвоночных — *амниот*.

У большинства анамний оплодотворение наружное, но у хрящевых рыб и части земноводных — внутреннее. Яйцо развивается в воде, вылупившаяся личинка ведет водный образ жизни и только после метаморфоза земноводные могут покинуть водную среду; лишь у немногих земноводных возникают приспособления, обеспечивающие возможность развития яйца вне воды. По этим особенностям анамнии — первичноводные позвоночные, ведущие водный образ жизни постоянно или на начальных этапах онтогенеза. Амниоты — первичноназемные позвоночные. Оплодотворение у них только внутреннее. У яйцекладущих амниот яйцо может развиваться только в воздушной среде; вторично перешедшие к обитанию в водоемах амниоты для откладки яиц выходят на сушу (морские черепахи, крокодилы и др.) или у них развивается живорождение (морские змеи). Личиночная стадия отсутствует, развитие идет без метаморфоза. Различия между анамниями и амниотами проявляются в строении яиц, характере эмбрионального развития и во многих особенностях строения взрослых особей.

Строение яиц. Яйца анамний окружены студенистой оболочкой, обеспечивающей сохранение формы яйца в воде; желтка относительно немного, а необходимая для развития зародыша вода поступает извне через проницаемые яйцевые оболочки. В яйцах амниот заметно возрастает количество желтка, содержащего необходимые для формирования зародыша пластические и энергетические вещества. Резко увеличивается белковая оболочка (белок яйца), содержащая достаточный для развития зародыша запас воды. Образуются наружные оболочки, одна из которых особенно плотна и обеспечивает сохранение формы яйца в воздушной среде. У пресмыкающихся она слагается из переплетающихся волокон рогоподобного вещества и имеет пергаментобразный вид; у некоторых видов откладывающиеся между волокнами кристаллики извести увеличивают прочность скорлуповой оболочки. У крокодилов и птиц из кристаллов углекислой и фосфорнокислой извести, скрепленных волокнами органического вещества, образуется прочная скорлупа. Пронизывающие ее тонкие извитые каналы обеспечивают доступ внутрь яйца кислорода и выполняют роль фильтра,

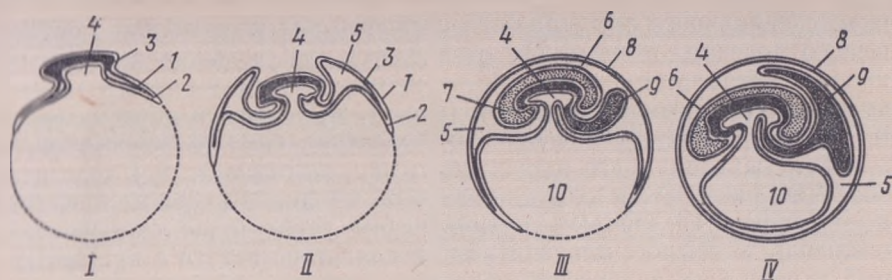


Рис. 1. Образование зародышевых оболочек у птиц (по Шмальгаузену). I—IV — последовательные стадии:

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — мезодерма (ее сгущение обозначает тело зародыша), 4 — полость кишечника, 5 — внезародышевая полость, 6 — амнион, 7 — амниотическая полость, заполненная амниотической жидкостью, 8 — серозная оболочка, 9 — аллантоис, 10 — желточный мешок

удерживающего микробов и споры грибов. Во время эмбриогенеза часть известковых солей растворяется и, поступая внутрь яйца, используется при формировании скелета зародыша.

Эмбриональное развитие. У анамний развивающаяся яйцеклетка претерпевает полное, хотя и неравномерное, дробление. Сформировавшаяся личинка прорывает яйцевые оболочки и выходит в воду, где дышит жабрами. Выросшая личинка земноводных проходит метаморфоз, во время которого образуются конечности наземного типа, формируется легочное дыхание и перестраивается кровеносная система, что позволяет перейти к наземному образу жизни.

У амниот яйцеклетка перегружена желтком. Поэтому дробление идет только на анимальном полюсе, где образуется плавающий на желтке однослойный зародышевый диск. На нем возникает первичная бороздка, в которой часть клеток перемещается под эктодерму, давая начало мезодермальному и энтодермальному слоям. После этого образуются сомиты и начинается формирование всех систем органов. Одновременно по краевым участкам зародышевого диска образуется полая кольцевая складка (полость внутри нее называют внезародышевой). Расширяясь, она постепенно окружает зародыш, а ее края срастаются так, что наружный и внутренний листки становятся непрерывными (рис. 1): возникают наружная — серозная — зародышевая оболочка и внутренняя оболочка — амнион (отсюда и название амниоты, т. е. имеющие амнион). В результате зародыш оказывается погруженным в амниотическую полость, которая заполняется амниотической жидкостью, выделяемой клетками амниона; эта жидкость предохраняет зародыш от высыхания и механических повреждений и создает для него благоприятную среду¹.

Однако с образованием амниотической полости доступ кислорода к зародышу затрудняется; не может зародыш и выделять в амниотическую полость продукты распада, так как это быстро привело бы к самоотравлению. Опасность того и другого устраняется образова-

¹ Она изотонична жидкостям тела развивающегося зародыша.

нием специального зародышевого органа — аллантоиса, или зародышевого мочевого пузыря. Он развивается как выпячивание задней кишки зародыша и внедряется во внезародышевую полость между амнионом и серозной оболочкой (рис. 1, 9); в него и сбрасываются продукты распада. Одновременно аллантоис служит зародышевым органом дыхания: в его наружной стенке, примыкающей к серозной оболочке, развивается капиллярная сеть, в которой кровь насыщается атмосферным кислородом, проникающим через поры скорлуповой оболочки. У высших млекопитающих аллантоис вместе с примыкающей к нему частью серозной оболочки участвует в образовании плаценты, или детского места, — органа, обеспечивающего обмен между зародышем и материнским организмом. Жаберные щели у зародышей амниот прорываются, но вскоре исчезают; лишь первая жаберная щель преобразуется в полость среднего уха. Жабры не появляются даже и в виде зачатков. Сформировавшийся зародыш прорывает зародышевые и скорлуповые оболочки; он вполне приспособлен к жизни в воздушной среде.

Эти особенности строения яйца и эмбрионального развития были частью тех важных приобретений, которые позволили амниотам в отличие от земноводных полностью порвать с водной средой и заселить все участки суши.

Различия взрослых особей. Особенности строения взрослых амниот, отличающие их от анамний, связаны с приспособлениями к жизни на суше и в той или иной степени затрагивают все системы органов. Кожа анамний проницаема для воды и газов и покрыта слизью, выделяемой многочисленными кожными железами. Она участвует в газовом и водном обмене и удалении продуктов распада. Защитные кожные образования — чешуи, покровные кости — развиваются в соединительнотканном слое кожи. У амниот резко сокращается количество кожных желез (кроме млекопитающих), а поверхностные слои эпидермиса ороговевают (в клетках накапливается кератогиалин), что делает кожу мало проницаемой для воды и газов. Это исключает ее участие в дыхании и выделении, но вместе с тем предохраняет организм от иссушения. Поэтому амниоты смогли заселить и самые сухие местообитания. Защитные роговые образования кожи амниот — чешуи, когти, перья, волосы — производные эпидермиса. Роговые чешуи улучшают защиту тела от механических и химических повреждений, а у птиц и млекопитающих перьевой и волосяной покров выполняет и теплоизолирующую функцию, обеспечивая теплокровность (см. ниже).

Совершенствование опорно-мышечной системы значительно увеличивает подвижность амниот по сравнению с анамниями (земноводными). Это выражается в полном окостенении скелета, в большей дифференцировке позвоночного столба, усилении поясов конечностей и укреплении их связи с осевым скелетом, в большем развитии и дифференцировке мускулатуры.

Усиление челюстей, развитие жевательной мускулатуры и дальнейшая дифференцировка пищеварительного тракта позволили расширить спектр используемых кормов и повысить степень их усвоения. Возрастание потребления кислорода обеспечивается увеличением

поверхности легких и интенсификацией дыхания благодаря образованию грудной клетки. У пресмыкающихся, по сравнению с земноводными, усиливается разобщенность большого и малого кругов кровообращения, а у птиц и млекопитающих они полностью разделены. Число эритроцитов в единице объема крови увеличивается, а их размеры уменьшаются; поэтому возрастает общая поверхность эритроцитов и увеличивается кислородная емкость крови. Параллельно растет масса красного костного мозга — основного органа кроветворения у амниот.

Характерные для анамний мезонефрические почки функционируют только у зародышей амниот. Во второй половине эмбрионального развития формируются метанефрические, или тазовые, почки, одновременно развиваются их протоки — мочеточники. У самок амниот редуцируются мезонефрические почки и вольфовы каналы; сохраняются выполняющие функцию яйцеводов мюллеровы каналы. У самок сохраняется лишь часть мезонефрической почки, становящейся придатком семенника; вольфовы каналы выполняют функцию семяпроводов. В метанефрической почке, по сравнению с мезонефрической, почечные канальцы (нефроны) заметно усложняются. Выделение продуктов распада идет не только путем фильтрации плазмы из капилляров клубочков в просвет боуменовых капсул, но и секрецией железистыми клетками стенок почечных канальцев. Этот фильтрат — первичная моча, проходя по почечному канальцу, существенно изменяется, так как через его стенки идет обратное всасывание воды и абсорбция ряда нужных организму веществ — солей, органических молекул и т. п. Благодаря этому метанефрическая почка амниот не только служит практически единственным органом выделения, но активно участвует в водном и солевом обмене, обеспечивая экономию воды.

У амниот возрастают относительные размеры головного мозга, особенно переднего (где резко возрастает число нервных клеток в дне мозга — в полосатых телах), и мозжечка. У пресмыкающихся и птиц в крыше переднего мозга увеличиваются скопления нервных клеток (начатки этих скоплений обнаруживаются у земноводных), а у млекопитающих они разрастаются в кору больших полушарий — неопаллиум, где образуются новые высшие мозговые центры. Изменения в деталях строения рецепторов повышают их эффективность. Органы боковой линии у амниот не развиваются.

Все эти преобразования обеспечивают амниотам, по сравнению с анамниями, в среднем более высокий уровень жизнедеятельности, большую устойчивость по отношению к неблагоприятным изменениям внешней среды. Усложнение высшей нервной деятельности находит свое выражение в возрастании роли индивидуального опыта, в усложнении внутривидовой организации и межвидовых взаимоотношений. Более высокий уровень жизнедеятельности сделал возможным более активные отношения с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды и позволил амниотам заселить практически все биотопы суши. Некоторые группы пресмыкающихся, млекопитающих и птиц вторично освоили водные биотопы, успешно конкурируя в них с первичноводными позвоночными — анамниями.

КЛАСС ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ, — REPTILIA

Характеристика класса

Пресмыкающиеся — первый класс настоящих первичноназемных позвоночных (Amniota). Относительно крупные, богатые желтком и белком яйца покрыты плотной пергаментобразной оболочкой. Оплодотворение только внутреннее. Эмбриональное развитие идет в воздушной среде с образованием зародышевых оболочек — амниона и серозы — и аллантоиса; личиночная стадия отсутствует. Вылупившееся из яйца молодое животное отличается от взрослых только размерами.

Сухая кожа пресмыкающихся почти лишена желез. Наружные слои эпидермиса ороговевают; в коже образуются роговые чешуи и щитки. Дыхание только легочное. Образуются воздухоносные пути — трахея и бронхи. Дыхание осуществляется при движениях грудной клетки. Сердце трехкамерное. От разделенного неполной перегородкой желудочка самостоятельно отходят три кровеносных ствола: две дуги аорты и легочная артерия. Снабжающие голову сонные артерии отходят только от правой дуги аорты. Большой и малый круги кровообращения полностью не разделены, но степень их разобщения выше, чем у земноводных. Выделение и водный обмен обеспечивают метанефрические (тазовые) почки. Возрастают относительные размеры головного мозга, особенно за счет увеличения полушарий и мозжечка.

Скелет полностью окостеневает. Осевой скелет подразделяется на пять отделов. Удлинение шеи и специализированных первых два шейных позвонка (атлас и эпистрофей) обеспечивают высокую подвижность головы. Череп имеет один затылочный мыщелок и хорошо развитые покровные кости; характерно образование височных ям и ограничивающих их костных височных дуг. Конечности наземного типа с интеркарпальным и интертарзальным сочленениями. Пояс передних конечностей соединен с осевым скелетом через ребра, тазовый пояс сочленяется с поперечными отростками двух крестцовых позвонков.

Заселяют разнообразные наземные местообитания преимущественно в теплых, отчасти в умеренных широтах; часть видов вновь перешла к водному образу жизни. Общий уровень жизнедеятельности заметно выше, чем у земноводных. Однако температура тела непостоянна и в значительной степени зависит от температуры окружающей среды (пойкилотермия).

Происхождение и эволюция пресмыкающихся

Остатки наиболее древних пресмыкающихся известны из верхнекаменноугольного периода (верхнего карбона; возраст примерно 300 млн. лет). Однако их обособление от земноводных предков должно было начаться раньше, видимо, в среднем карбоне (320 млн. лет), когда от примитивных эмболомерных стегоцефалов — антракозавров, подобных *Diplovertebron* (рис. 2), обособлялись формы, видимо, обла-

давшие большей наземностью. Как и их предки, они были еще связаны с влажными биотопами и водоемами, питались мелкими водными и наземными беспозвоночными, но обладали большей подвижностью и несколько большим мозгом; возможно, у них уже началось орошение покровов.

В среднем карбоне от подобных форм возникает новая ветвь — сеймуриоморф — *Seymouriomorpha*. Их остатки обнаружены в верхнем карбоне — нижней перми. Они занимают переходное положение между земноводными и пресмыкающимися, имея несомненные рептильные черты; некоторые палеонтологи относят их к амфибиям. Строение их позвонков обеспечивало большую гибкость и одновременно прочность позвоночника; намечалось преобразование двух первых шейных позвонков в атлант и эпистрофей. Для наземных животных это создавало важные преимущества при ориентации, охоте на подвижную добычу и защите от врагов. Скелет конечностей и их позвонков полностью окостеневал; имелись длинные костные ребра, однако еще не замыкавшиеся в грудную клетку. Более сильные, чем у стегоцефалов, конечности приподнимали тело над грунтом. Череп имел затылочный мыщелок (рис. 3); у части форм сохранялись жаберные дуги. Сеймурия, котлассия (найдена на Сев. Двине), как и другие сеймуриоморфы, еще были связаны с водоемами; полагают, что они, возможно, еще имели водных личинок.

Когда сложился присущий амниотам характер размножения и развития яйца в воздушной среде, пока не ясно. Можно предполагать, что это произошло в карбоне при становлении котилозавров — *Cotylorhynchus* (рис. 4). Крыша их черепа была сплошной и состояла из костей, характерных и для современных пресмыкающихся. Завершилось образование атланта и эпистрофея. Покровные кости пояса передних конечностей были развиты слабее, чем у сеймурии. Конечности у некоторых форм уже поднимали тело над землей. В крестцовом отделе было 2—5 позвонков. Адаптивная радиация этой группы энергично шла в конце карбона и в пермском периоде. Среди них были мелкие похожие на ящериц формы, питавшиеся, видимо, различными бес-



Рис. 2. Скелет амфибии *Diplovertebron*, близкой к группе сеймуриоморф (по Ватсон, из Шмальгаузена, 1964)

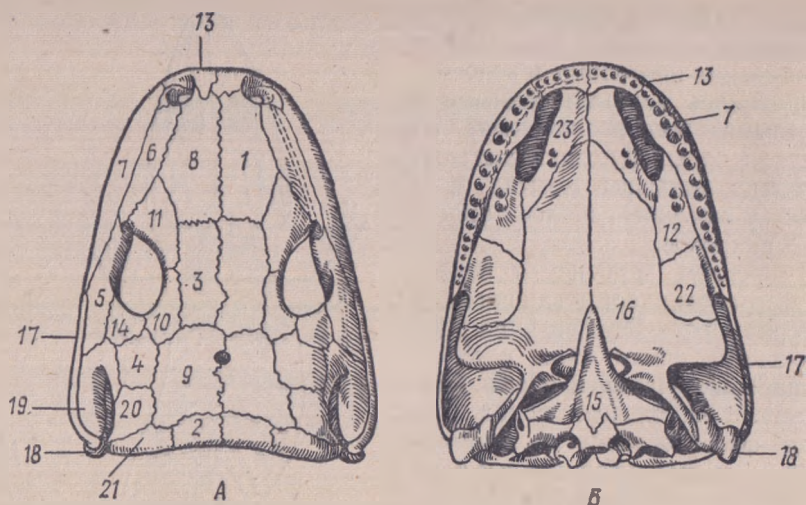


Рис. 3. Череп сеймурии сверху (А) и снизу (Б):

1 — слезно-носовой проток, кости: 2 — заднетеменная, 3 — лобная, 4 — межтеменная, 5 — скуловая, 6 — слезная, 7 — челюстная, 8 — носовая, 9 — теменная, 11, 10 — передние заднелобные, 12 — небная, 13 — предчелюстная, 14 — заглазничная, 15 — парасфеноид, 16 — птеригонд, 17 — квадратно-скуловая, 18 — квадратная, 19 — чешуйчатая, 20 — надвисочная, 21 — височная, 22 — поперечная, 23 — сошник

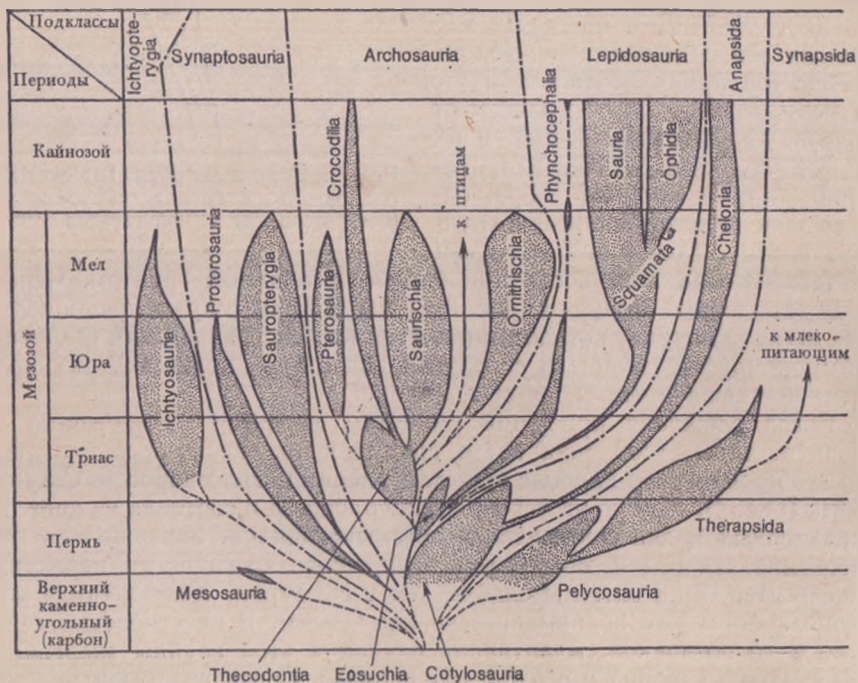


Рис. 4. Филогенетическое древо пресмыкающихся (по Ромеру, с изменен.)

позвоночными, и крупные (длиной до 3 м) массивные растительоядные парейзавры типа северодвинского скутозавра. Часть котилозавров вела полуводный образ жизни, населяя влажные биотопы, а другие, видимо, стали настоящими наземными обитателями.

Теплый и влажный климат карбона благоприятствовал земноводным. В конце карбона — начале перми интенсивное горообразование (поднятие гор Урала, Кавпат, Кавказа, Азии и Америки — герцинский цикл) сопровождалось расчленением рельефа, усилением зональных контрастов (похолодание в высоких широтах), уменьшением площади влажных и возрастанием доли сухих биотопов. Это способствовало становлению наземных позвоночных.

Основной предковой группой, давшей все многообразие ископаемых и современных пресмыкающихся, были названные выше котилозавры. Достигнув расцвета в перми, они, однако, вымерли уже к середине триаса, видимо, под воздействием конкурентов — обособившихся от них разнообразных прогрессивных групп пресмыкающихся. В перми от котилозавров отделились черепахи — *Chelonia* — единственные их прямые потомки, сохранившиеся до наших дней. У первых черепах, как, например, у пермской *Eunotosaurus*, резко расширенные ребра еще не образуют сплошной спинной панцирь. Сеймуриоморфы, котилозавры и черепахи объединяются в подкласс *Anapsida*.

Видимо, в верхнем карбоне от котилозавров произошли и два подкласса пресмыкающихся, вновь перешедших к водному образу жизни. Отряд мезозавров (подкласс проганозавров *Proganosauria*) включал мелких — длиной около метра — крокодилоподобных животных с длинными и тонкими зубами (рис. 5). На границе верхнего карбона — нижней перми они жили в водоемах и питались, вероятно, рыбой; могли выползать на сушу. Отряд ихтиозавров (подкласс ихтиоптеригий — *Ichthyopterygia*) появился в триасе и встречался до верхнего мела; прямые предковые формы не обнаружены. В морях мезозойской эры они занимали положение современных китообразных, по внешнему виду были похожи на современных быстроходных рыб (меч-рыба) или дельфинов (конвергентное сходство): веретенообразное тело, вытянутые челюсти, снабженные многочисленными зубами, большой двухлопастный хвостовой плавник; парные конечности — ласты (рис. 5). Размеры их колебались от 1 до 14 м. Питались водными беспозвоночными и рыбами; крупные ихтиозавры поедали более мелких. Несомненно доказанное яйцеживорождение обеспечивало их водный образ жизни.

В подкласс синаптозавров — *Synaptosauria* включают два отряда. Проторозавры — *Protosauria*¹ известны с верхнего карбона; это мелкие животные, внешне напоминавшие ящериц. Вели наземный образ жизни, позже появились древесные и водные формы. Вымерли к началу мела. Значительно более разнообразные и многочисленные зауроптеригии — *Sauropterygia* известны с триаса: вели земноводный образ жизни, некоторые вновь перешли к жизни в воде; в юрском и меловом периоде достигли расцвета. К ним относятся нотозавры и плезиозав-

¹ Некоторые палеонтологи включают проторозавров в подкласс лепидозавров.



Рис. 5. Эволюция пресмыкающихся: вымершие представители основных групп (масштаб не выдержан)

ры — морские пресмыкающиеся длиной от 0,5 до 10—15 м (рис. 5), с конечностями в виде ласт; вероятно, были способны к яйцеживорождению. Часть плезиозавров имела уплощенное тело, относительно короткий хвост и снабженную мощными зубами небольшую голову на необычайно длинной (у некоторых до 70 позвонков) шее, другие по облику напоминали крокодилов. Морские виды были активными

хищниками, мелкие прибрежные виды, видимо, питались моллюсками (имели плоские зубы, которыми раздавливали раковины). Проганозавры и синаптозавры вымерли, не оставив потомков.

В перми от котилозавров обособилась крупная ветвь диапсидных пресмыкающихся, в черепе которых образовались две височные ямы; эта группа в дальнейшем распалась на два подкласса: лепидозавров и архозавров. Наиболее примитивные диапсиды — отряд эозухий — *Eosuchia* подкласса *Lepidosauria* — мелкие (до 0,5 м), напоминающие ящериц пресмыкающиеся; имели амфицельные позвонки и мелкие зубы на челюстях и небных костях; вымерли в начале триаса. В перми от каких-то эозухий отделились клювоголовые — *Rhynchocephalia*, отличающиеся большими височными ямами, небольшим клювом на конце верхних челюстей и крючковидными отростками на ребрах. Клювоголовые вымерли в конце юры, но один вид — новозеландская гаттерия — сохранился до наших дней. В конце перми от примитивных диапсид (возможно, непосредственно от эозухий) обособились чешуйчатые — *Squamata* (ящерицы), ставшие многочисленными и разнообразными в мелу. В конце этого периода от ящериц произошли ямцы. Расцвет чешуйчатых приходится на кайнозойскую эру; они составляют подавляющее большинство ныне живущих пресмыкающихся.

Наиболее разнообразным по формам и экологической специализации в мезозойскую эру был подкласс архозавров *Archosauria*. Архозавры заселяли сушу, водоемы и завоевывали воздух. Исходной группой архозавров были текодонты — *Thecodontia* (или псевдозухии), обособившиеся от эозухий, видимо, в верхней перми и достигшие расцвета в триасе (см. рис. 4). Они походили на ящериц длиной от 15 см до 3—5 м, большинство вело наземный образ жизни; задние конечности обычно были длиннее передних. Некоторые из текодонтов (орнитозухии), вероятно, лазили по ветвям и вели древесный образ жизни; видимо, от них произошел потом класс птиц. Другая часть текодонтов перешла к полуводному образу жизни; от них в конце триаса возникли крокодилы — *Crocodylia*, образовавшие в юре — мелу много различных форм. По палеонтологическим материалам хорошо прослеживается, как в конце мела — начале третичного периода формировался тип строения, характерный для современных крокодилов (перемещение ноздрей, образование вторичного неба, редукция ключиц, возникновение прощельных позвонков и др.).

В середине триаса от текодонтов произошли летающие ящеры, или птерозавры, — *Pterosauria*; с начала юры встречались специализированные формы размерами от воробья до гиганта, с размахом крыльев в 7—8 м (рис. 5). Крылья образовывали складки кожи, натянутые между боками тела и скелетом передних конечностей; особенно удлинялся образующий вершину крыла четвертый палец; первые три пальца, короткие с когтями, не поддерживали летательную перепонку — ими животные, вероятно, цеплялись при передвижении в ветвях или по скалам. В скелете птерозавров конвергентно выработались черты, сходные с птицами: широкая грудина с килем (место прикрепления летательных мышц), пневматичность костей, срастание

костей черепа, крупные глаза и др. У части видов имелись зубы, у других они редуцировались, и челюсти покрывал роговой чехол (клюв). По-видимому, у части птерозавров кожа была покрыта волосявидными образованиями. Головной мозг по пропорциям несколько напоминал мозг птиц; высказывались предположения, что птерозавры имели сходную с птицами систему воздушных мешков, полное разделение токов артериальной и венозной крови в сердце и обладали теплокровностью. Населяли, вероятно, морские побережья и скалистые берега крупных озер. Питались, видимо, рыбой и крупными беспозвоночными (подобно чайкам и трубконосам), схватывая их на лету с поверхности воды; более мелкие ловили в воздухе насекомых. Возможно, высиживали отложенные яйца и выкармливали детенышей отрыгнутой полупереваренной пищей. Птерозавры были широко распространены и многочисленны в юрском и меловом периодах; полностью вымерли, не оставив потомков, к концу мела. Вымиранию, возможно, способствовала конкуренция со становящимися в это время многочисленными птицами. Следует подчеркнуть, что птерозавры и птицы — совершенно независимые ветви эволюции, предковыми формами которых были разные семейства отряда текодонт.

В верхнем триасе от хищных, передвигавшихся преимущественно на задних конечностях псевдозухий (текодонт), обособились еще две группы: ящеротазовые — *Saurischia* и птицетазовые — *Ornithischia* динозавры, различающиеся деталями строения таза. Обе группы развивались параллельно; в юрском и меловом периодах они дали необычайное разнообразие видов, размерами от кролика до гигантов массой в 30—50 т; обитали на суше и прибрежных мелководьях. К концу мелового периода обе группы вымерли, не оставив потомков. Большая часть ящеротазовых была хищниками, передвигавшимися на задних конечностях (противовесом служил тяжелый хвост); передние конечности были укорочены, нередко рудиментарны. Среди них встречались гиганты длиной до 10—15 м, вооруженные мощными зубами и крепкими когтями на пальцах задних конечностей, как цератозавр — *Ceratosauros* (рис. 5); несмотря на большие размеры, эти хищники были очень подвижны. Часть ящеротазовых динозавров перешла к питанию растительной пищей и передвижению на обеих парах конечностей. К ним относятся самые крупные из когда-либо существовавших наземных животных. Так, диплодок — *Diplodocus* (рис. 5), имевший длинный хвост и длинную, подвижную шею, несущую маленькую голову, достигал почти 30 м длины и весил, вероятно, около 20—25 т, а более массивный и короткохвостый брахиозавр при длине около 24 м, вероятно, весил не менее 50 т. Такие гиганты, видимо, медленно двигались по суше и большую часть времени, подобно современным бегемотам, держались в прибрежных участках водоемов, поедая водные и надводные растения. Здесь они были защищены от нападения крупных наземных хищников, а громадный вес позволял успешно противостоять ударам волн.

Птицетазовые динозавры, вероятно, были растительноядны. Большинство из них сохраняло двуногий тип передвижения при заметно укороченных передних конечностях. Среди них возникали и гиганты

длиной 10—15 м, например игуанодоны — *Iguanodon* (рис. 5), у которых первый палец передней конечности превратился в мощный шип, видимо, помогавший обороне от хищников. Утконосые динозавры держались по берегам водоемов и могли бегать и плавать. Передняя часть челюстей образовала широкий утиноподобный клюв, а в глубине рта располагались многочисленные уплощенные зубы, перетиравшие растительную пищу. Другие птицеподобные, сохранив растительность, вновь вернулись к четырехногому хождению. У них нередко развивались защитные образования против крупных хищников. Так, у достигавшего 6 м стегозабра — *Stegosaurus* (рис. 5) на спине располагались два ряда больших костных треугольных пластин, а на мощном хвосте — острые костные шипы длиной более 0,5 м. У трицератона — *Triceratops* (рис. 5) мощный рог был на носу и по рогу над глазами, а защищавший шею задний расширенный край черепа нес многочисленные заостренные отростки.

Наконец, последняя ветвь пресмыкающихся — подкласс звероподобные, или синапсиды, — *Theromorpha*, seu *Synapsida*, едва ли не первой отделилась от общего ствола рептилий. Они обособились от примитивных каменноугольных котилозавров, населявших, видимо, влажные биотопы и еще сохранявших многие амфибийные черты (богатую железамы кожу, строение конечностей и др.). Синапсиды начали особую линию развития рептилий. Уже в верхнем карбоне и перми возникли разнообразные формы, объединяемые в отряд пеликозавров — *Pelycosauria*. Они имели амфицельные позвонки, череп со слабо развитой одной ямой и одним затылочным мышцелком, зубы имелись и на небных костях, были брюшные ребра. По внешнему облику они походили на ящеров, длина их не превышала 1 м; лишь одиночные виды достигали 3—4 м длины. Среди них были настоящие хищники и растительноядные формы; многие вели наземный образ жизни, но встречались околотовные и водные формы. К концу перми пеликозавры вымерли, но раньше от них отделились зверозубые пресмыкающиеся — терапсиды — *Therapsida* (см. рис. 4). Адаптивная радиация последних шла в верхней перми — триасе, при непрерывно возрастающей конкуренции со стороны прогрессивных рептилий — особенно архозавров. Размеры терапсид варьировали в широких пределах: от мыши до крупного носорога. Среди них были растительноядные — мосхопс — *Moschops* — и крупные хищники с мощными клыками — иностранцевия — *Inostrancevia* (длина черепа 50 см; рис. 5) и др. Некоторые мелкие формы имели, подобно грызунам, большие резцы и, видимо, вели роющий образ жизни. К концу триаса — началу юры разнообразно и хорошо вооруженные архозавры полностью вытеснили зверозубых терапсид. Но уже в триасе какая-то группа мелких видов, вероятно, населявшая сырые, густо заросшие биотопы и способная к рытью убежищ, постепенно приобретала черты более прогрессивной организации и дала начало млекопитающим (с. 162).

Таким образом, в результате адаптивной радиации уже в конце перми — начале триаса сложилась разнообразная фауна пресмыкающихся (примерно 13—15 отрядов), вытеснившая большинство групп рептилий. Расцвет пресмыкающихся был обеспечен рядом аромор-

фозов, сказавшихся на всех системах органов и обеспечивших увеличение подвижности, интенсификацию метаболизма, большую устойчивость к ряду факторов среды (к сухости в первую очередь), некоторое усложнение поведения и лучшее выживание потомства. Образование височных ям сопровождалось возрастанием массы жевательной мускулатуры, что наряду с другими преобразованиями позволило расширить спектр используемых кормов, особенно растительных. Пресмыкающиеся не только широко освоили сушу, заселив разнообразные местообитания, но вернулись в воду и поднялись в воздух. На протяжении всей мезозойской эры — в течение более 150 млн. лет — они занимали господствующее положение почти во всех наземных и многих водных биотопах. При этом состав фауны все время менялся: древние группы вымирали, вытесняемые более специализированными молодыми формами.

К концу мелового периода на земле начался новый мощный цикл горообразования (альпийский), сопровождавшийся обширными преобразованиями ландшафтов и перераспределением морей и суши, возрастанием общей сухости климата и увеличением его контрастов как по сезонам года, так и по природным зонам. Одновременно менялась растительность: господство саговников и хвойных сменяется доминированием флоры покрытосеменных, плоды и семена которых обладают высокой кормовой ценностью. Эти изменения не могли не сказаться на животном мире, тем более, что к этому времени уже сформировались два новых класса теплокровных позвоночных — млекопитающие и птицы. Дожившие до этого времени специализированные группы крупных пресмыкающихся не могли приспособиться к меняющимся условиям жизни. К тому же в их вымирании активную роль играла возрастающая конкуренция с более мелкими, но активными птицами и млекопитающими. Эти классы, приобретя теплокровность, устойчиво высокий уровень метаболизма и более сложное поведение, увеличили численность и значение в сообществах. Они быстрее и эффективнее приспосабливались к жизни в меняющихся ландшафтах, скорее осваивали новые местообитания, интенсивно использовали новые корма и оказывали возрастающее конкурентное воздействие на более инертных пресмыкающихся. Началась современная кайнозойская эра, в которой господствующее положение заняли птицы и млекопитающие, а среди рептилий сохранились лишь относительно мелкие и подвижные чешуйчатые (ящерицы и змеи), хорошо защищенные черепахи и небольшая группа водных архозавров — крокодилов.

Система класса и обзор современных групп

Система класса пресмыкающихся считалась достаточно разработанной. Но под влиянием новых палеонтологических находок она сейчас перестраивается. Современные пресмыкающиеся представляют остатки когда-то более многочисленного и разнообразного класса, господствовавшего в мезозойскую эру. К нашему времени из семи подклассов сохранилось только три, а из 17 отрядов — всего четыре.

- Подкласс I. Анапсида — Anapsida
 + Отряд Сеймуриоморфы — Seymouriomorpha
 + Отряд Котилозавры — Cotylosauria
 Отряд Черепахи — Chelonia, seu Testudines
 + Подкласс II. Проганозавры — Proganosauria
 + Отряд Мезозавры — Mesosauria
 + Подкласс III. Ихтиоптеригии — Ichthyopterygia
 + Отряд Ихтиозавры — Ichthyosauria
 + Подкласс IV. Сипаптозавры — Synaptosauria
 + Отряд Проторозавры — Protorosauria
 + Отряд Зауроптеригии — Saurpterygia
 + Подкласс V. Лепидозавры — Lepidosauria
 + Отряд Эозухии — Eosuchia
 Отряд Клювоголовые — Rhynchocephalia
 Отряд Чешуйчатые — Squamata
 + Подкласс VI. Архозавры — Archosauria
 + Отряд Текодонты (Псевдозухии) — Thecodontia
 Отряд Крокодилы — Crocodilia
 + Отряд Птерозавры (Летающие ящеры) — Pterosauria
 + Отряд Ящеротазовые динозавры — Saurischia
 + Отряд Птицетазовые динозавры — Ornithischia
 + Подкласс VII. Синагсиды, или Звероподобные, — Synapsida, seu Theromorpha
 Отряд Пеликозавры — Pelycosauria
 Отряд Терапсиды — Therapsida

Современная фауна пресмыкающихся насчитывает около 6300 видов. Ниже дается обзор современных групп.

ПОДКЛАСС АНАПСИДА — ANAPSIDA

Отряд черепахи — Chelonia, seu Testudines

Современные виды имеют панцирь, окружающий тело животного сверху, с боков и снизу (рис. 6). Он состоит из спинного (карапакс) и брюшного (пластрон) щитов, соединенных сухожильной связкой, либо костной перемычкой. Карапакс образован костными пластинками кожного происхождения, с которыми срастаются ребра и туловищный отдел позвоночника. Пластрон образуется из костных пластин, гомологичных ключицам, и брюшных ребер. Панцирь сверху покрыт роговыми щитками, а у мягкокожих черепах — мягкой кожей. Панцирь наземных черепах высокий, куполообразный; у пресноводных и особенно морских — уплощенный, обтекаемый. Шейный и хвостовой отделы позвоночника подвижны; остальная часть прирастает к карапаксу. Лопатки и коракоиды свободны. Челюсти лишены зубов, но покрыты рогом, образующим острые режущие края. Хорошо развита мускулатура конечностей и шеи, туловищные мышцы деградировали. Легкие отличаются большой величиной и сложным строением. Их вентиляция обеспечивается, подобно амфибиям, колебаниями дна ротовой полости с помощью подъязычного аппарата и путем активного растягивания под действием плечевых и тазовых мышц. Дополнительными органами дыхания у водных черепах служат обильно снабженные капиллярами выросты плочки и парные анальные пузыри (выросты

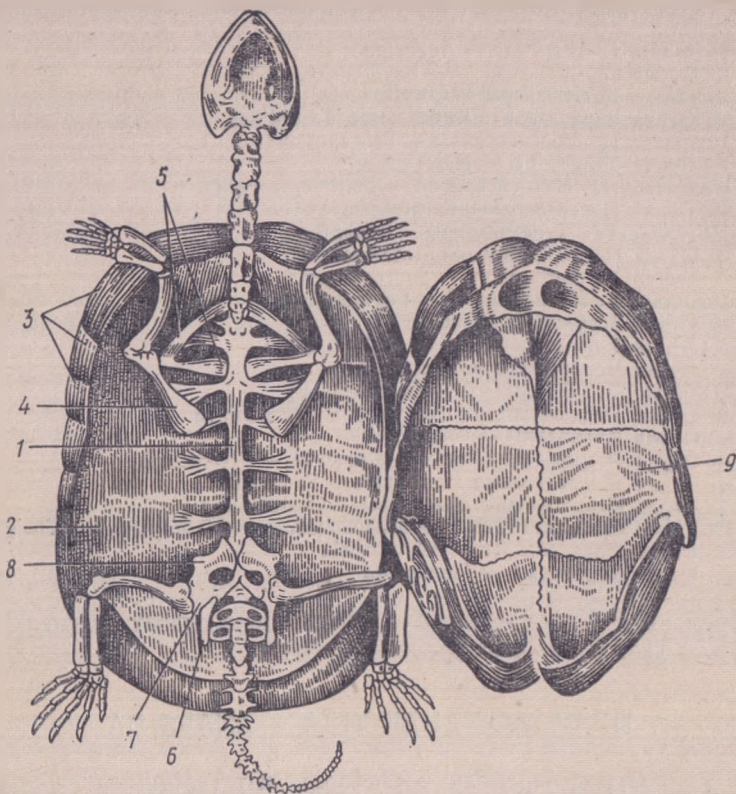


Рис. 6. Скелет черепахи (брюшной щит отделен и откинут вправо)
(по Брему)

1 — туловищный отдел позвоночного столба, 2 — реберные пластинки, 3 — краевые пластинки карапакса (спинного щита), 4 — кораконд, 5 — лопатка, 6 — подвздошная кость, 7 — седалищная кость, 8 — лобковая кость, 9 — брюшной щит (пластрон)

клоаки). Головной мозг, по сравнению со спинным, относительно невелик. Зрение и обоняние развито хорошо, слух слабее. Распространены в тропической и прилегающих частях умеренных зон. Населяют моря, пресные водоемы, болота и сухопутные биотопы, включая пустыни. Отряд насчитывает около 200 видов и состоит из 12 семейств, объединяемых в 4 подотряда.

Подотряд скрытошейные черепахи — Cryptodira включает 6 семейств (около 140 видов) пресноводных и сухопутных черепах. Втягивая голову под панцирь, изгибают шею S-образно в вертикальной плоскости. Пресноводные черепахи — Emydidae имеют мелкие и средние размеры; около 80 видов населяют водоемы Африки, Южной Европы, Азии, Америки. Каспийская черепаха — *Clemmys caspica* живет в северо-западной Африке, на Пиренейском и Балканском полуострове, в Турции и Сирии, Иране и Закавказье. Болотная черепаха — *Emys orbicularis* распространена еще шире. В СССР на-

сеяет степную зону, Крым и Кавказ; держится у стоячих или медленно текущих водоемов.

Сухопутные черепахи — Testudinidae представлены мелкими (длина около 12 см), крупными и даже такими гигантскими видами, как слоновая галапагосская черепаха — *Testudo elephantopus* с панцирем длиной до 150 см и массой до 400 кг. Распространены в Африке, Южной Европе и Азии, Южной Америке. Среднеазиатская черепаха — *Testudo horsfieldi* обитает в глинистых и песчаных пустынях Средней Азии и Казахстана; длина панциря достигает 30 см.

Подотряд морские черепахи — Chelonioidei включает всего 4 вида. Конечности превращены в лапы и не втягиваются; кости кисти и стопы сплюснены. Обитают в экваториальных водах, изредка заплывают в умеренные широты. Зеленая (суловая) черепаха — *Chelonia mydas* с панцирем длиной 80—100 см имеет массу до 200 и редко до 450 кг. Кормятся в прибрежных водах, при размножении совершают дальние миграции — до 2 тыс. км, видимо, ориентируясь по химизму морских течений, а возможно, и по солнцу и звездам. В кладке 70—200 шаровидных яиц диаметром до 5 см, одетых пергаментной оболочкой. Численность резко сократилась из-за неумеренного истребления. Более мелкий вид — бисса, или каретта, — *Eretmochelys imbricata* (панцирь длиной 60—80 см) была раньше объектом промысла из-за роговых пластин, покрывающих панцирь.

Подотряд мягкотелые (мягкокожистые) черепахи — Trionychoidei отличается отсутствием рогового покрова на слабо развитом костном панцире, покрытом мягкой кожей; между пальцами развиты плавательные перепонки. Включает 25 видов; распространены в пресных водоемах Восточной Азии, Африки и Северной Америки. Трионикс — *Trionyx chinensis* встречается у нас на Дальнем Востоке; питается рабами и беспозвоночными.

Подотряд бокошейные черепахи — Pleurodira. Позвонки шейного отдела имеют длинные поперечные отростки, к которым прикрепляются сильные мышцы — боковые сгибатели шеи. При втягивании головы под панцирь шея изгибается в горизонтальной плоскости (вбок). Живут в пресных водоемах тропиков. 45 видов.

Подотряд бесщитковые черепахи — Athesae. Панцирь состоит из многоугольных костных пластинок, соединенных друг с другом, но не связанных с внутренним скелетом. Рогового покрова нет: тело покрыто кожей, лишь у молодых с мелкими роговыми чешуйками. Единственный представитель — кожистая черепаха — *Dermochelys coriacea* длиной до 2 м и массой до 600 кг. Конечности превращены в лапы. Обитает в тропических частях океанов; Гольфстримом иногда заносится в берегам Европы.

ПОДКЛАСС ЛЕПИДОЗАВРЫ — LEPIDOSAURIA

Отряд клювоголовые — Rhynchocephalia

Единственный ныне живущий представитель — гаттерия, или туатара, — *Sphenodon punctatus* (рис. 7) — древнейший вид среди современных пресмыкающихся. Ранее населяла оба острова Новой Зеландии.

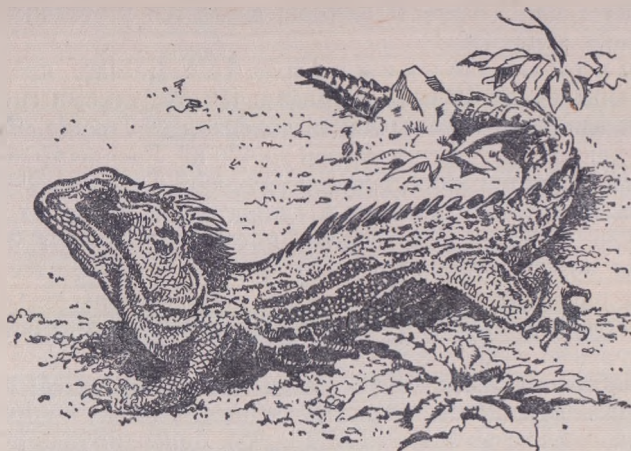


Рис. 7. Гаттерия

дни; сейчас сохранилась лишь на нескольких мелких прибрежных островках. Череп диапсидный. Челюсть, верхнее небо и передняя часть крыши черепа подвижны относительно мозговой коробки, аналогично черепу кистеперых рыб; есть небные и сошниковые зубы. Развит теменной глаз. Позвонки амфицельные. Есть брюшные ребра. В сердце сохраняется венозная пазуха. Длина до 75 см. Прячутся в норах. Охотятся на беспозвоночных, иногда поедают мелких ящериц и яйца птиц. Удивительно низок температурный оптимум активности: от 6 до 18° С. Половой зрелости достигает к 20 годам; в неволе жила более 50 лет. Долговечность и способность сохранять активность при довольно суровых условиях, видимо, позволили сохраниться виду с весьма архаичными особенностями строения.

Отряд чешуйчатые — Squamata

Отряд очень разнообразен. В четырех подотрядах объединяет около 6100 видов.

Подотряд хамелеоны — Chamaeleontes включает около 90 видов. Специализированная группа, ведущая древесный образ жизни. Тело сжато с боков, по спине проходит острый киль. Конечности преобразованы в хватательные «клещи» в виде двух противостоящих групп пальцев. Закручивающийся хвост может обвиваться вокруг ветвей. Кожа покрыта мелкими роговыми зернышками и чешуйками. Большие глаза окружены кольчатыми веками, покрытыми чешуей, с небольшим отверстием, через которое виден зрачок. Правый и левый глаз двигаются независимо и могут поворачиваться на 180° по горизонтали и на 90° по вертикали. Это расширяет возможности зрительной ориентации неподвижного животного при ловле добычи. Язык может выбрасываться изо рта почти на длину туловища и схватывать подвижную добычу. Двигаются хамелеоны необычайно медленно и

плавно. Изменчивость окраски и рисунка обеспечивается хроматофорами и светопреломляющим аппаратами кожи и имеет важное приспособительное значение; она и послужила поводом использовать слово «хамелеон» как символ неустойчивости. Живут в лесах. Питаются беспозвоночными, особенно насекомыми. Охотятся, подкарауливая или медленно подкрадываясь к добыче. Развитие яиц продолжается 3—10 месяцев; немногие яйцеживородны. Большинство хамелеонов живут на Мадагаскаре и в Африке, немногие виды населяют Индию, Цейлон, Малую и Переднюю Азию; один вид живет в южной Испании.

Подотряд ящерицы — Sauria — наиболее многочисленная группа современных пресмыкающихся, насчитывающая около 3300 видов. По форме тела разнообразны, некоторые безноги. Размеры от 3,5 см до 4 м (масса до 150 кг). Многие способны при опасности к аутомии (отбрасыванию) хвоста, позднее отрастающего. Кожа покрыта роговой чешуей. Кожные железы расположены только на бедрах; их выделения видоспецифичны и служат химическими сигналами, используемыми при размножении и разграничении территории. Зрение, особенно у дневных форм, развито хорошо; некоторые виды способны различать цвета; в связи с этим окраска приобретает сигнальное значение. У большинства развит теменной глаз, обычно рассматриваемый в качестве рецептора светового режима и его сезонных изменений. Слух развит хорошо; среднее ухо имеет барабанную перепонку; у части видов она может быть закрыта кожей. Некоторые ящерицы издают звуки. Способы передвижения разнообразны: от плавания (морские игуаны), лазания по деревьям и планирования (летающий дракон) до перемещения по сыпучим пескам и отвесным скалам и стенам (гекконы). Питание разнообразно: от мелких беспозвоночных до крупной добычи (гигантский варан с острова Комодо добывает диких свиней и оленей). Пищевая специализация выражена у морских игуан (подобно водоросли) и некоторых ящериц, питающихся преимущественно либо термитами, либо слизнями.

Семейство гекконы — Gekkonidae включает 80 родов с 600 видами длиной от 3,5 до 35 см. Населяют тропические и субтропические районы. У нас встречаются в Крыму, Казахстане и Средней Азии. Ведут ночной образ жизни. Пальцы снабжены приспособлениями (рис. 8), позволяющими удерживаться даже на вертикальных поверхностях (скалах, стенах построек): нижняя поверхность пальцев покрыта расширенными пластинками с поперечными рядами щеточек из микроскопических многовершинных волосков длиной 80—90 мкм. У степного геккона *Tarentola mauritanica* на одном пальце подсчитано более 200 млн. таких щеточек.

Семейство игуаны — Iguanidae включает животоядные и растительноядные виды. У древесных форм тело сжато с боков, у наземных — сплющено дорзо-вентрально. Некоторые виды (например, морские игуаны — *Amblyrhynchus*) ведут полуводный образ жизни. Размеры от 10 см до 2 м. Объединяет около 50 родов и 700 видов, распространенных в западном полушарии от Южной Канады до Южной Аргентины.

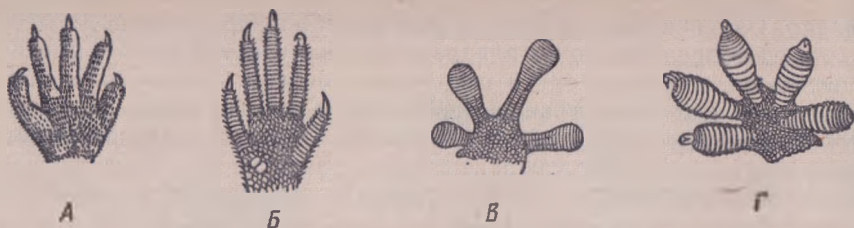


Рис. 8. Кисти передних конечностей некоторых гекконов снизу:

А — шишкохвостый геккон — *Nephurus asper*; Б — гребнепалый геккон — *Crossobamon evermanni*; В — андамский геккон — *Phelsuma andamense*; Г — токи — *Gecko gecko*

Семейство Агамы — Agamidae близко к игуанам и также разнообразно; объединяет 34 рода и около 300 видов. Занимают в сообществах Евразии, Африки и островов Индийского океана ниши, сходные с нишами игуан в Америке. Живут в лесах на деревьях, населяют скалы, степи и пустыни. Питание разнообразно: поедают животную и растительную пищу. Взрослые шипохвосты — *Uromastix* питаются плодами, семенами, цветами и листьями растений. Летучие драконы — *Draco volans* и др. живущие в Юго-Восточной Азии, способны планировать на 30 м. Степная агама и круглоголовки — обычные обитатели пустынь Казахстана и Средней Азии.

Семейство сцинковые — Scincidae имеет более 50 родов, включающих примерно 700 видов. Живут в Австралии, на островах Тихого и Индийского океанов, в Южной и Юго-Восточной Азии, Африке и Южной Европе (в последней 6 видов); мало сцинковых в Америке. Характерна округлая чешуя, по форме напоминающая рыбу. Под роговым покровом залегают костные пластинки.

Семейство настоящие ящерицы — Lacertidae объединяет 22 рода (170 видов), распространенных в Европе, Азии и Африке. Зеленая, прыткая и живородящая ящерица (*Lacerta viridis*, *L. agilis*, *L. vivipara*) представляют наиболее известных ящериц Евразии; род ящурок *Eremias* населяет полупустынные и пустынные районы. К настоящим ящерицам близко обитающее в западном полушарии семейство тейид — Teiidae, объединяющее более 200 видов.

Семейство веретеницевые — Anguillidae включает 80 видов безногих и имеющих нормально развитые конечности ящериц; распространены широко (большая часть Европы и Азии, Северная Африка, юг Северной Америки, центр и восток Южной Америки). В нашей стране обычны безногие ящерицы: желтопузик — *Ophisaurus apodus* и веретеница — *Anguis fragilis*.

Семейство вараны — Varanidae включает самых крупных современных ящериц. Один род с 30 видами. Распространены в Африке, Южной Азии (включая Среднюю Азию), на Малайском архипелаге и в Австралии. Вараны ведут древесный (мелкие виды) или наземный образ жизни. Мелкие вараны имеют в длину всего 20 см, гигантский комодский варан — *Varanus komodoensis* — до 4—3 м при массе до 150 кг. Серый варан — *Varanus griseus* населяет Северную

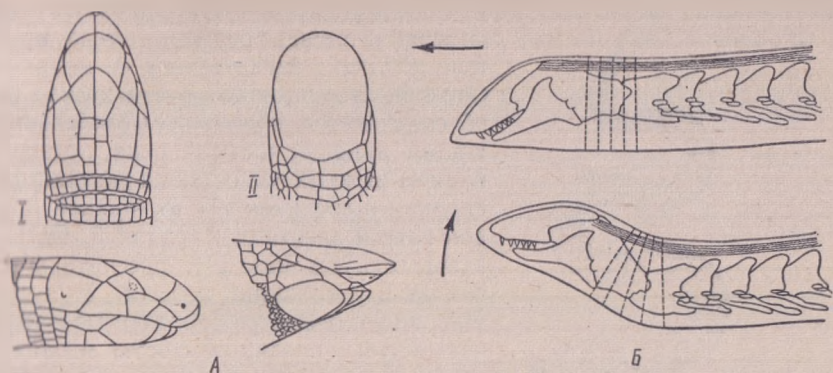


Рис. 9. Приспособления к рытью у амфисбен (по Гансу). А — форма головы сверху и сбоку (I — *Amphisbaena violacea*; II — *Monopeltis habenichti*); Б — движения головы амфисбены *Rhineura floridana* при рытье

Африку и юго-западную Азию; в СССР в Средней Азии; масса до 2,5 кг, длина до 1,5 м; питается беспозвоночными, грызунами, птицами, ящерицами и змеями, в том числе и ядовитыми. Гигантский паран о. Комодо, описанный впервые в 1912 г., по существу занимает экологическую нишу отсутствующих крупных хищных зверей. Охотится, подкарауливая или незаметно скрадывая добычу; убивает ударом мощного хвоста.

Семейство ядозубы — *Helodermatidae* составляют всего два вида ядовитых ящериц, укусы которых опасны для человека. Живут в Северной и Центральной Америке. Семейство безухие ящерицы — *Lanthanotidae* включает один вид, живущий на о. Калимантан. Занимает промежуточное положение между ящерицами и змеями и, возможно, является остатком группы, от которой змеи когда-то произошли.

Подотряд амфисбены, или двуходки, — *Amphisbaenia* включает 140 видов. Червеобразное тело покрыто не чешуйками, а общей роговой пленкой, имеющей вид узких поперечных колец, пересеченных продольными бороздками. Безноги; лишь у нескольких видов сохраняются рудименты передних конечностей. Голова имеет своеобразную форму и покрыта прочными роговыми щитками (рис. 9), что связано с приспособлением к рытью. Роют, минируя грунт головой и проталкивая тело подобно дождевому червю с помощью пробегających по туловищной мускулатуре волн сокращения. При этом образуемые поперечными бороздками валики на теле опираются о грунт. Возможность такого передвижения обеспечивается тем, что кожа амфисбены свободно прилегает к телу, образуя подвижный мешок. Подобно червям, одинаково успешно могут двигаться как вперед, так и назад. На поверхности земли передвигаются обычными змеевидными движениями. Глаза скрыты под кожей. Населяют Африку, юг Западной Азии, Центральную и Южную Америку.

Подотряд змеи — *Ophidia, seu Serpentes*, — безногие рептилии, приспособившиеся к передвижению в густом растительном покрове,

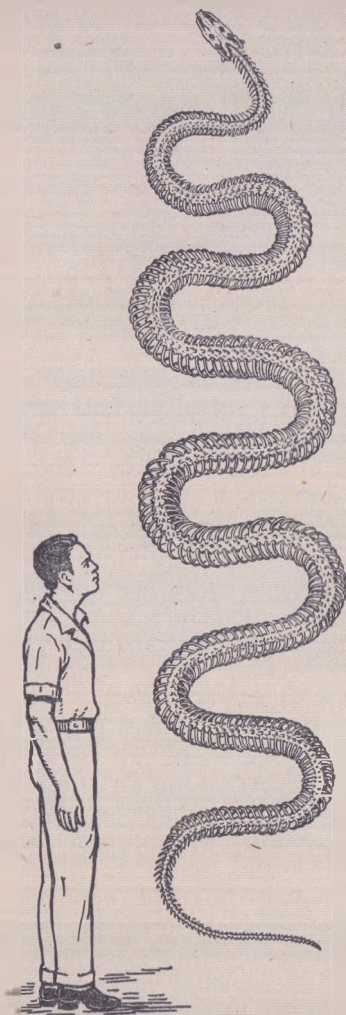


Рис. 10. Скелет сетчатого питона — *Python reticulatus*

кронах деревьев и кустарников. Питаются, сравнительно с размерами тела, крупной добычей; заглатывают ее целиком. Способность широко растягивать рот обеспечивается подвижным сочленением костей лицевой части черепа, подвешиванием нижних челюстей на растяжимых связках и соединением их правой и левой ветвей эластичной связкой. Острые зубы загнуты назад и рассчитаны на захват и удержание добычи. У ядовитых видов имеются бороздчатые и трубчатые зубы, вводящие секрет ядовитых желез в тело жертвы. Иногда ядовитые зубы снабжены шарпирным устройством, выдвигающим их при укусе из ротовой полости вершинами вперед. Пояса конечностей отсутствуют; у немногих сохраняются рудименты таза и задних конечностей. Число позвонков колеблется от 141 до 435 (рис. 10). Замкнутой грудной клетки нет, что позволяет проглатывать крупную добычу. Орган слуха упрощен (нет барабанной перепонки). Звуки из воздуха воспринимаются слабо, более развит сейсмический слух. Сейчас живут примерно 2700 видов змей (12 семейств).

Семейство слепуны — Typhlopidae насчитывает более 170 видов, населяющих Центральную и Южную Америку, Южную Африку, Южную Азию, о-ва Индийского океана и Австралию. Имеют цилиндрическое тело с неявно ограниченной головой. Ведут роющий образ жизни. Слепозмейка — *Typhlops vermicularis* живет на Балканах, в Малой Азии, Египте, Ближнем Востоке до Афганистана и Пакистана; в СССР встречается в Закавказье и Средней Азии.

Семейство ложноногие змеи — *Boidae* включает удавов и питонов; насчитывает 80 видов (22 рода). Распространены в тропиках и субтропиках. Длина тела колеблется от 50 см до 10 м. Крупные питоны «насиживают» яйца, обвив их своим телом. Температура тела такой «насиживающей» самки на 6—7° С выше, чем у самца, и на 12—15° С выше окружающей среды. Теплообразование, видимо, связано с микросокращениями туловищной мускулатуры. Для удавов характерно яйцеживорождение. Наиболее известен сетчатый питон — *Python reticulatus* длиной до 10 м из Юго-Восточной

Азии; столь же крупная анаконда — *Eunectes murinus* живет в тропиках Южной Америки, там же встречается обыкновенный удав *C. constrictor* длиной 3—5 м. В Средней Азии и Казахстане живет восточный удавчик — *Eryx tataricus*, на Кавказе — западный удавчик — *E. jasculus* — мелкие представители семейства (длина менее 1 м).

Семейство ужеобразные — *Columbridae* включает почти 60% современных змей — 1600 видов. Среди них есть крупные виды, достигающие 3,5 м длины, и мелкие змейки длиной 10—15 см. Некоторые виды яйцеживородящие. Небольшая группа *Dasypeltinae* специализировалась на питании яйцами птиц: выдающиеся нижние отростки передних шейных позвонков раздавливают в пищевод скорлупу яйца при его проглатывании. В состав ужеобразных входят несколько видов бородавчатых змей, живущих в заболоченных устьях рек, мангровых зарослях и прибрежных частях морей Юго-Восточной Азии. Их тело покрыто мелкими, не перекрывающимися трехгранными чешуями. Питаются рыбой. Настоящие ужи, к которым относят большинство видов семейства (1400), населяют все континенты, отсутствуя лишь в северо-таежной и тундровой зонах и в высокогорьях. Ведут наземный, древесный, роющий и полуводный образ жизни. Многочисленные виды ужей и полозов играют заметную роль в биоценозах. К ужеобразным относятся и многие ядовитые змеи. Ложные ужи — *Boiginae* убивают добычу ядом мелких животных, но они обычно не опасны для крупных животных и человека. К ним относятся кошачьи змеи — *Telescopus*, ящеричные змеи — *Malpolon* и песчаные змеи — *Psammophis*. Одна из них, стрела-змея — *P. lineolatus* обычна в Казахстане, Средней и Центральной Азии и Закавказье. Африканский бумсланг — *Dispholidus typus* ядовит не менее кобры.

Семейство аспидовые — *Elapidae* содержит 180 видов, относимых к 11 родам. Наиболее известны кобры — *Naja* и аспиды — *Elaps*, *Dendroaspis*, *Micrurus* и др. Все виды семейства ядовиты; ядовитые зубы крупные. Распространены в тропических и субтропических областях всех материков, кроме Европы. Наиболее опасные ядовитые змеи: в Австралии — тайпан — *Oxyuranus scutellatus* — до 3—3,5 м длиной, в Азии — королевская кобра — *Ophiophagus hannah* и настоящая кобра — *Naja naja* (встречается в южных районах Туркмении, Узбекистана и Таджикистана).

Семейство морские змеи — *Hydrophidae* включает 40 видов. Населяют тропические районы Тихого и Индийского океанов. Отличаются маленькой головкой, телом, сплюснутым с боков и задней части и переходящим в широкий и плоский хвост. Яд морских змей в несколько раз токсичнее яда сухопутных змей — приспособление к питанию рыбами, которые относительно устойчивы к ядам. Многие виды яйцеживородящи и совсем не выходят на сушу.

Семейство гадюковые — *Viperidae* объединяет 60 видов, распространенных в Европе, Африке и Азии. Ямкоголовые змеи — *Crotalidae* насчитывают 120 видов, обитающих в Южной и Северной Америке и Южной Азии. Виды обоих семейств ядовиты, но обычно менее опасны, чем аспидовые и морские змеи.

Яд змей состоит из смеси белков, имеющих свойства протеолити-

ческих (разрушающих другие белки), свертывающих кровь и других ферментов. У аспидовых и морских змей в яде преобладают нейротоксины, парализующие нервную систему жертвы. У гадюк и ямкоголовых змей яды состоят преимущественно из ферментов, разрушающих ткани и свертывающих кровь.

ПОДКЛАСС АРХОЗАВРЫ — ARCHOSAURIA

Отряд крокодилы — Crocodilia

Животные крупные: от 1,5—2 до 4—6 м; форма тела ящерообразная; хвост сжат с боков, между пальцами задних конечностей развиты перепонки. Ноздри открываются на бугорках, а глаза приподняты над поверхностью морды; это позволяет погруженному в воду животному дышать и наблюдать за окружающим. Тело покрыто крупными роговыми щитками, под которыми лежат костные пластины. На голове и около анального отверстия имеются железы с пахучим секретом (им животные метят территорию). Череп диапсидный; развито вторичное нёбо, позволяющее дышать через ноздри с открытой под водой пастью. Зубы сидят в ячейках — альвеолах. Сердце четырехкамерное, но артериальная и венозная кровь частично смешивается. Обитают в пресных и солоноватых водах. Питаются рыбой, иногда хватают пришедших на водопой млекопитающих; поедают трупы. Размножаются яйцами (кладка 10—100 яиц); зарывают кладки в песок или ямы с гниющими растительными остатками. Самки охраняют кладки. Становятся половозрелыми к 8—10 годам; живут до 80—100 лет. Добываются ради кожи. Некоторые виды опасны для человека.

Отряд содержит 3 семейства с 21 видом. Семейство аллигаторы — *Alligatoridae* объединяет 7 видов, живущих в р. Янцзы в Китае (*A. sinensis*), на юго-востоке США (*Alligator mississippiensis*), а также в Центральной и Южной Америке (кайманы — *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus*). Семейство настоящие крокодилы — *Crocodylidae*; 13 видов населяют тропическую зону Азии, Африки, Америки, Австралии и острова Индийского и Тихого океанов. Семейство гавиалы — *Gavialidae* включает единственный современный вид — *Gavialis gangeticus*, населяющий п-в Индостан и Бирму. Отличается длинной вытянутой мордой.

Особенности организации пресмыкающихся

Форма тела пресмыкающихся разнообразнее, чем у амфибий, что связано с многообразием способов передвижения. Ящероподобные рептилии (большинство ящерниц, хамелеоны, крокодилы и многие ископаемые рептилии) внешне схожи с хвостатыми амфибиями и, видимо, представляют близкий к исходному, наиболее примитивный тип. Все другие формы могут быть выведены из этого исходного строения тела, связанного с неспециализированным передвижением — пресмыканием

(рис. 11). Утратившие конечности змеевидные рептилии (змеи, безногие ящерицы) получили возможность успешно передвигаться не только в подстилке и травянистых зарослях, но и в кронах деревьев или по сыпучим грунтам; в то же время они хорошо плавают. Уплощение с боков задней части тела характерно для хороших пловцов — морских змей; сжатый с боков хвост крокодилов и некоторых ящериц — основной движитель тела в воде.

Ускорение движений по твердому субстрату обеспечивается усилением конечностей и подъемом тела над землей. Это позволяет перейти к убыстренному четвероногому передвижению ящериц (агамы, круглоголовки), а затем к двуногому бегу. Удлинение задних конечностей происходило и у древесных форм, давая возможность прыгать по ветвям, а при развитии кожной складки по бокам тела — и планирования (летающий дракон; рис. 11). Вымершие архозавры пошли по этому пути значительно дальше, в свое время образовав группу активно летающих ящеров (птерозавров). Более специализированы были и многие хищные и мирные динозавры, передвигавшиеся на задних ногах. Широкое развитие среди ископаемых рептилий получили водные формы, аналогичные современным дельфинам, — ихтиозавры и способные снаптозавры. Крокодилы, связанные с водой ящерицы и змеи далеко не достигают такой степени специализации, удивительно приблизившей ихтиозавров к организации рыб и китообразных (см. рис. 5). Черепахи пошли по пути развития механической защиты — костного панциря из спинного и брюшного щитов. Сниженная подвижность, однако, не помешала черепахам заселить многие биотопы и даже перейти в водную среду, где пресноводные и морские черепахи заняли достаточно прочное и видное место.

Таким образом, в классе рептилий в ходе эволюции, сопровождавшейся их широким расселением, сложились типы движений по грунту, в воде и воздухе, лишь слабо наметившиеся у амфибий. Приспособление к движению в разных средах было главным условием прогрессивного развития пресмыкающихся. Его основой послужило развертывание потенциальных возможностей механической схемы, представленной центральным внутренним опорным скелетом, парными конечностями и связанной с ними мускулатурой.

Покровы. Верхние слои многослойного эпидермиса ороговевают: клетки заполняются зернышками белка кератина, вытесняющими протоплазму и ядро. Под этим мертвым слоем расположен нижний мальпигиев слой, состоящий из живых размножающихся эпидермальных клеток (рис. 12). За счет разрастания рогового слоя образуются щитки, чешуйки, иногда принимающие форму роговых зернышек или бугорков, шипы, когти. Под роговыми чешуями у некоторых видов рептилий в мезодермальном слое кожи — кориуме — залегают костные пластинки. У черепах они сливаются в костный панцирь, прирастающий к позвоночнику. В мальпигиевом слое и верхних частях кориума расположены пигментные клетки.

Кожа обеспечивает хорошую защиту от потерь воды испарением, механических повреждений и проникновения болезнетворных организмов. Одновременно она утратила способность к газообмену, испа-



Рис. 11. Форма тела и характер передвижения некоторых современных пресмыкающихся (масштаб не выдержан):

Медленное хождение: А — степная черепаха
 Бег: Б — прыткая ящерица; В — степная агама; Г — быстро бегущая плащеносная ящерица.

Планирующие прыжки: Д — летучий дракон.
 Лазанье по отвесным скалам: Е — каспийский геккон; в кронах: Ж — степная агама;
 З — хамелеон; И — африканский бумсланг.

Безногие пресмыкающиеся: К — ящерица желтопузик; Л — амфисбена; М — стрела змея.

Плавание: Н — миссисиппийский аллигатор; О — морская игуана; П — морская змея — двуцветная пелагида; Р — морская черепаха бисса

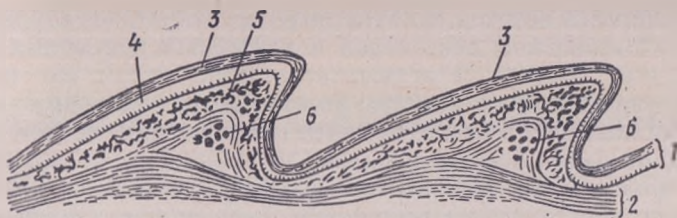


Рис. 12. Продольный разрез кожи ящерицы (по Бючли):

- 1 — эпидермис, 2 — собственно кожа (корium), 3 — роговой слой, 4 — мальпигиев слой, 5 — пигментные клетки, 6 — кожные окостенения

рению воды и выделению продуктов метаболизма¹. В связи с этим кожа почти лишена желез, столь многочисленных у амфибий. Одиночные железы, выделяющие пахучие секреты, сохраняются у ящериц на бедрах и в области клоаки, а у крокодилов, змей и черепах — на морде и некоторых других частях тела. Эти выделения играют роль химических сигналов: привлечении полов, мечении занятой территории пахучими следами. Кожа плотно прилегает к телу; исключение представляют лишь своеобразные амфисбены. Смена рогового покрова происходит путем линьки: полного или частичного сбрасывания старого рогового чехла и формированием нового. У многих видов линька происходит несколько раз в год.

Движение. Двигательная система пресмыкающихся усложняется, обеспечивая освоение всех наземных местообитаний, а у части вымерших и современных видов — и водоемов. Основное направление эволюции — усиление подвижности и маневренности движения, что расширило возможности добывания пищи, спасения от врагов, поисков условий комфорта. Менее распространенное направление — выработка пассивных защитных приспособлений — костно-роговых щитов, щитов и других образований, ограничивающих подвижность (черепахи, многие вымершие рептилии).

«Типичное» исходное строение скелета имеют пресмыкающиеся, передвигающиеся относительно медленно на четырех ногах. При «пресмыкании» с помощью расставленных по бокам тела коротких парных конечностей, примерно равных друг другу, туловище относительно подвижно, хвост умеренно длинен и шея коротка (гаттерия, «малышество» ящериц). Приспособлением к движению по сыпучему грунту служит появление на пальцах оторочки из роговых пластинок («песочные лыжи») и уплощение тела (ящерицы, круглоголовки и др.). Ускорение движения по суше достигалось увеличением относительных размеров и изменением постановки конечностей: перенос конечностей на туловище позволяет приподнять его над грунтом и ускорить передвижение (многие пустынные ящерицы; крокодилы, изменяя постановку ног, могут бежать галопом со скоростью 12 км в час). Еще больше

¹ Лишь у крокодилов через покровы выделяется некоторое количество выводимой из организма воды.

повысил скорость переход к двуногому передвижению, характерному для многих вымерших динозавров и некоторых пустынных ящериц (плащеносной, пустынной агамы, некоторых игуан; см. рис. 11). При этом увеличивались размеры хвоста, игравшего роль балансира, а передние конечности стали служить преимущественно для удерживания пищи; иногда они уменьшались до функционально почти бесполезного придатка (см. рис. 5). Сильное развитие задних конечностей с пальцами, отороченными чешуйками, позволяет шлемоносному василиску — *B. basiliscus* буквально «бежать по воде».

При обитании в густых зарослях трав, в кронах деревьев, в лесной подстилке или на сыпучих субстратах оказался выгодным переход к ползанию, сопровождающийся утерей конечностей. Змеевидные движения осуществляются тремя способами: а) изгибы тела в горизонтальной плоскости, при котором отдельные участки тела опираются на грунт и создают толкающую силу; след змеи при этом извитой, а скорость движения составляет 5—8 км/ч; б) обитатели песков при так называемом «боковом ходе» забрасывают, не касаясь субстрата, заднюю часть тела вперед и в сторону, опираясь на покоящуюся часть тела, затем переносят вперед переднюю часть тела и операция повторяется. При таком движении на песке остаются параллельные полоски поперек направления хода; в) при «гусеничном передвижении» по телу пробегает волна сокращения, толкающая его вперед при опоре на расширенные брюшные щитки.

Змеевидное тело эффективно и при передвижении в воде; совершенствование «водной специализации» выразилось в появлении морских змей с сжатым с боков хвостом. Уплотнение тела при боковом сплющивании хвоста и приобретении плавательных перепонок между пальцами характерно для крокодилов и многих ископаемых архозавров. У черепах переход к водному образу жизни сопровождался уплощением, а затем и частичной редукцией панциря и превращением лап в мощные ласты. Наконец, ихтиозавры приобретают сходство с рыбами и в форме тела, и в строении конечностей, напоминающих плавники.

Летающие ящеры, видимо, жившие по опушкам леса и береговым обрывам, вероятно, приобрели способность к активному полету через планирование с помощью складки кожи, натянутой между боками тела и конечностями. Характерный для древнейших птерозавров — рамфоринхов (см. рис. 5) хвост при усовершенствовании активного (машущего) полета укорачивался до почти полного исчезновения (птеранодон, см. рис. 5). По общему облику птерозавры удивительно напоминают современных летучих мышей. Это один из ярких примеров конвергентного развития. Иным путем перешли к полету птицы.

Можно заключить, что в классе пресмыкающихся сложились все основные типы передвижений, присущие надклассу четвероногих в целом. Именно в этом основная причина победы пресмыкающихся над земноводными и паразитического по своей длительности и эффекту господства рептилий на протяжении всей мезозойской эры, проявившегося в освоении всех сред обитания на Земле. Их биологический успех выразился и в том, что пресмыкающиеся стали предками двух

господствующих ныне в биосфере классов — птиц и млекопитающих. Оба эти класса, как будет показано далее, не выработали принципиально новых способов движения, и причины их успеха лежали не столько в совершенствовании двигательной системы, сколько в повышении общего уровня метаболизма, в усложнении нервной системы и поведения, позволившим использовать уже сложившиеся «конструктивные схемы» с неизмеримо большей эффективностью.

Скелет. Позвоночный столб пресмыкающихся разделяется на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой.

Образование гибкой шеи и усиление подвижности головы имело первостепенное значение при добывании пищи и при ориентировке. Подвижность головы обеспечивается дифференцировкой первых двух шейных позвонков — атласа, или атланта (*atlas*), и эпистрофея (*epistropheus*). Атлас имеет вид костного кольца, разделенного плотной связкой на верхнюю и нижнюю половины; через верхнее отверстие головной мозг соединяется со спинным; передняя поверхность нижней половины сочленяется с затылочным мыщелком черепа, а сзади в нижнее отверстие входит зубовидный отросток второго шейного позвонка — эпистрофея. Голова может поворачиваться в стороны на зубовидном отростке, а ее перемещение в вертикальной плоскости обеспечивается сочленением черепного мыщелка с атласом. Все это обеспечивает сложные движения головы, усиливаемые подвижностью всей шеи. Изучение эмбрионального развития показало, что зубовидный отросток образуется путем прирастания к эпистрофею тела атласа.

Движения шеи обусловлены числом и строением позвонков шейного отдела; они различны в разных группах. У гаттерии позвонки еще амфицельные (рыбьего типа) с остатками хорды между ними. У крокодилов и большинства чешуйчатых позвонки процельные (передневогнутые) и лишь у немногих низших форм амфицельные. Часть шейных позвонков несет короткие ребра. У скрытошейных черепах, изгибающих шею в вертикальной плоскости, шейные позвонки сохраняют лишь зачатки поперечных отростков. Наоборот, у бокошейных черепах, изгибающих шею в сторону, поперечные отростки и связанная с ними мускулатура сильно развиты. Сложные движения шеи черепах обеспечиваются и разнообразием позвонков: задние позвонки процельны, передние — опистоцельны (задневогнутые), а средний — амфицельный.

К грудным позвонкам причленяются длинные ребра, брюшные концы которых с помощью хрящевых отделов прикрепляются к груди, образуя замкнутую грудную клетку (грудной клетки нет у змей). К груди же причленяется и плечевой пояс (см. ниже). Поясничные позвонки тоже несут ребра, которые не доходят до грудины. К крестцовому отделу, состоящему из двух позвонков, прикрепляется тазовый пояс. Хвостовой отдел помогает сохранять равновесие при передвижении, а иногда служит и движителем (у водных змей, крокодилов и некоторых водных ящериц). У ящериц, способных к аутономии, хвостовые позвонки могут разламываться посредине, где имеются тонкие хрящевые прослойки, делящие тело позвонка на две части.

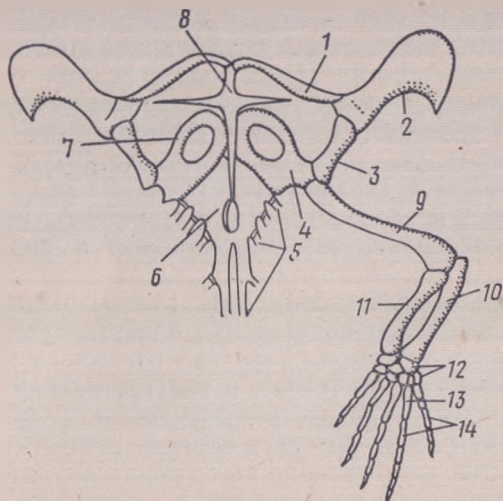


Рис. 13. Плечевой пояс и передняя конечность ящерицы *Lacerta*:

1 — ключица, 2 — надлопаточный хрящ, 3 — лопатка, 4 — кораконд, 5 — ребра, 6 — грудина, 7 — прокоракондный хрящ, 8 — надгрудинник, 9 — плечо, 10 — локтевая кость, 11 — лучевая кость, 12 — запястье, 13 — пясть, 14 — фаланги пальцев

ния. Коракоид (coracoideum) в месте соединения с лопаткой (scapula) образуют суставную впадину для приращения головки плеча (рис. 13). Сверху к лопатке прирастает уплощенный надлопаточный хрящ (cartilago suprascapularis), а спереди к коракоиду — хрящевой прокоракоид (cart. procoracoidea). Коракоид и прокоракоид каждой стороны срастаются с непарной костной грудной клеткой — грудной клеткой пояса передних конечностей крепится к осевому скелету. Снизу к грудной клетке прирастает крестообразная покровная кость — надгрудинник (episternum). Парные покровные ключицы (clavicula) соединяют передний конец надгрудинника с дорзальной частью каждой лопатки. Такая конструкция усиливает прочность плечевого пояса. У черепах надгрудинник и ключицы входят в брюшной щит панциря; у крокодилов хорошо развиты лишь коракоиды и лопатки.

Тазовый пояс состоит из двух безымянных костей; каждая из них образуется слиянием трех тазовых костей — подвздошной (ilium), седалищной (ischium) и лобковой (pubis), совместно образующих вертлужную впадину, составляющую сустав с головкой бедра (рис. 14). Подвздошные кости сочленяются с поперечными отростками крестцовых позвонков. У всех современных пресмыкающихся таз закрытый: правые и левые лобковые и седалищные кости соединяются друг с другом по средней линии симфизом — хрящевой перемычкой.

Парные конечности отличаются у разных видов и групп пресмыкающихся в зависимости от преобладания тех или иных способов передвижения. Но обычно они сохраняют общую схему строения парных

Общее число позвонков различно у разных видов и достигает 50—80 (7—10 шейных, 16—25 грудно-поясничных, 2 крестцовых, 15—40 хвостовых). У змей и безногих ящериц число позвонков увеличивается, а позвоночник делится только на туловищный и хвостовой отделы. Все туловищные позвонки снабжены подвижными ребрами, упирающимися в брюшные щитки, что важно при змееобразном движении. Общее число позвонков возрастает до 140 (у толстых и коротких змей) — 435 (у змей с длинным телом).

Парные конечности и их пояса. Плечевой пояс пресмыкающихся сходен с поясом земноводных, но в нем сильно развиты окостене-

конечностей наземных позвоночных (см. рис. 13). В отличие от земноводных у пресмыкающихся в передней конечности подвижный сустав расположен между двумя рядами косточек запястья (интеркарпальный сустав), а в задней конечности — между рядами косточек предплюсны (интертарзальный сустав).

Череп пресмыкающихся видоизменялся главным образом в зависимости от характера питания и способов добывания пищи. От черепа амфибий он отличается вытянутыми челюстями, образующими относительно длинное рыло; широкий и короткий череп амфибий был необходим при их ротоглоточном механизме дыхания; в то же время широкий рот способствовал захвату мелкой добычи при броске па нее. У пресмыкающихся дыхание обеспечивается работой грудной клетки, а захват добычи связан с активным преследованием, при котором вытянутое рыло имеет преимущество. Такая форма челюстей давала к тому же возможность отрывать куски от крупной добычи. То и другое требовало более мощной жевательной мускулатуры. С ее развитием и усложнением органов чувств связаны основные изменения черепа пресмыкающихся.

Череп почти полностью окостеневает (рис. 15). Затылочная область состоит из четырех затылочных костей (occipitalia) хондрального происхождения: верхнезатылочной, основной и двух боковых. Они окаймляют затылочное отверстие, книзу от которого лежит единственный затылочный мышцелок, образованный основной и обеими боковыми затылочными костями. Покровная основная клиновидная кость (basisphenoidеum) лежит впереди основной затылочной, образуя дно черепа. Вперед от нее прирастает небольшой парасфеноид (parasphenoidеum) и располагаются парные сошники (vomer), сбоку от которых лежат заны. В области слуховой капсулы возникают три ушные кости (otici); переднеушная, сохраняющая самостоятельность; заднеушная, срастающаяся с боковой затылочной, и верхнеушная, срастающаяся с верхнезатылочной. В обонятельной области костей нет; она остается хрящевой.

Крыша черепа образована парными покровными костями: носовыми (nasalia), предлобными (praefrontalia), лобными (frontalia) и заднелобными (postfrontalia); далее лежат теменные (parietalia) и обширная межтеменная (interparietale) кости; последняя имеет отверстие для теменного органа. Бока черепа образуют покровные кости: парные межчелюстные (intermaxillare) у части видов сливающиеся, парные верхнечелюстные (maxillare), надглазничные (supraorbitale),

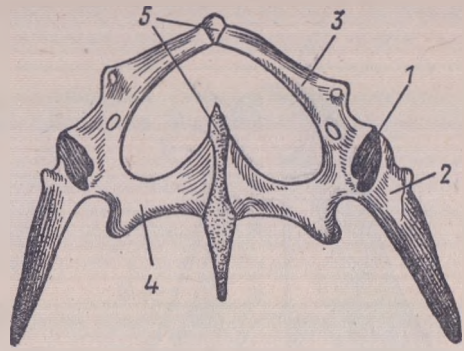


Рис. 14. Тазовый пояс ящерицы:

1 — суставная впадина для головки бедра, 2 — подвздошная, 3 — лобковая, 4 — седалищная кости, 5 — симфиз

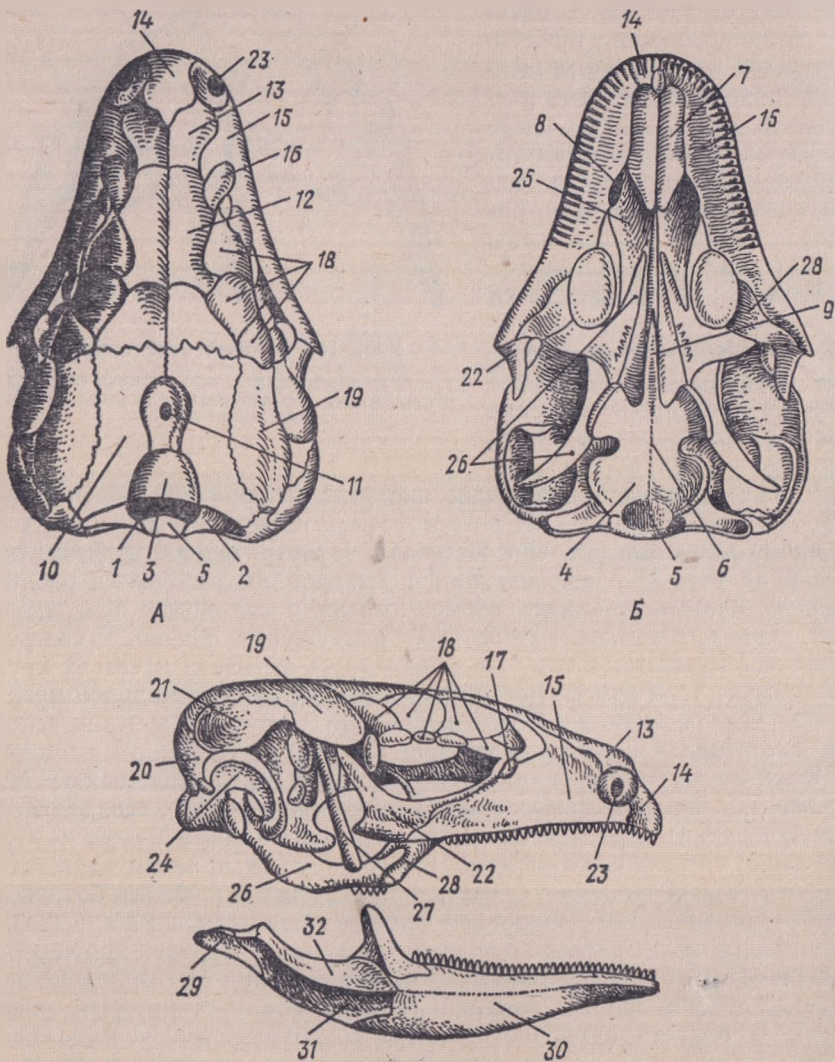


Рис. 15. Череп ящерицы *Lacerta* (по Паркеру). А — вид сверху; Б — вид снизу; В — вид сбоку:

1 — затылочное отверстие, 2 — боковая затылочная кость, 3 — верхняя затылочная кость, 4 — основная затылочная кость, 5 — затылочный мышечлок, 6 — основная клиновидная кость, 7 — сошник, 8 — хоана, 9 — парасфеноид, 10 — теменная кость, 11 — межтеменная кость с отверстием для теменного органа, 12 — лобная кость, 13 — носовая кость, 14 — межчелюстная кость, 15 — верхнечелюстная кость, 16 — предлобная кость, 17 — слезная кость, 18 — надглазничные кости, 19 — задлобная или заглазничная кость, 20 — чешуйчатая кость, 21 — надвисочная кость, 22 — скуловая кость, 23 — ноздря, 24 — квадратная кость, 25 — небная кость, 26 — крыловидная кость, 27 — верхнекрыловидная, или столбчатая кость, 28 — поперечная кость, 29 — сочленовная кость, 30 — зубная кость, 31 — надугловатая кость, 32 — венечная кость

скуловые (*jugale*), квадратно-скуловые (*quadratojugale*)¹ и чешуйчатые (*squamosum*). Небно-квадратный хрящ в задней части дает начало парным хондральным окостенениям — квадратным костям (*quadratum*), верхним отделом связанным с мозговой коробкой, а нижним — с нижней челюстью. Передняя часть небно-квадратного хряща заменяется покровными костями, образующими дно черепа: парными небными (*palatini*) и крыловидными (*pterygoidei*). Поперечные кости (*transversi*) соединяют крыловидные кости с верхнечелюстными, а у ящеров и гаттерий еще и верхнекрыловидные, или столбчатые (*epipterygoidei*), кости связывают крыловидные кости с теменными.

У черепах и особенно у крокодилов разрастанием небных отростков межчелюстных и верхнечелюстных костей, а также небных костей образуется вторичное костное небо, разделяющее ротовую полость на верхний отдел — носоглоточный, и нижний — собственно ротовую полость. Поэтому хоаны сдвигаются назад, к гортани, что позволяет дышать, когда из воды выставлен лишь конец головы с ноздрями.

Нижняя челюсть образуется из меккелева хряща, замещаемого хондральной костью — сочленовной (*articulare*), причленяющейся к квадратной кости, и ряда кожных костей: зубной (*dentale*), угловой (*angulare*), надугловой (*supraangulare*), венечной (*coronare*) и иногда еще нескольких косточек.

Верхний отдел подъязычной дуги (гиомандибуляре), как и у земноводных, превращен в слуховую косточку среднего уха — стремечко (*stapes*). Подъязычный аппарат состоит из хрящевой пластинки (гомолога конулы) и трех пар рожков, гомологичных гиондам и остаткам жаберных дуг.

Эволюция жевательной мускулатуры сопровождалась перестройкой крыши и частично боковых стенок первично сплошного — стегального — черепа, имевшегося у земноводных — предков рептилий. В отдельных ветвях пресмыкающихся эволюция шла разными путями. В группе анапсида (ископаемые котилозавры и их непосредственные потомки — черепахи) первичная стегальная (сплошная) крыша черепа сохранялась. В ней образовалась лишь задняя вырезка, освободившая место для жевательной мускулатуры. В группе диапсида (гаттерия, крокодилы) образовались две височные ямы (рис. 16), ограниченные двумя костными дугами. Верхняя дуга состоит из костей *postfrontale* — *squamosum*, нижняя — из *jugale* — *quadratojugale*. У ящеров диапсидный тип черепа с редуцированной нижней дугой, а у птиц — с редуцированной верхней дугой; у змей обе дуги редуцируются. В группе синапсида — у звероящеров (тероморфных рептилий) и произошедших от них млекопитающих — образовалась одна боковая яма и ограничивающая ее сложная дуга из элементов верхней и нижней дуг: *jugale* — *quadratojugale* — *squamosum*. Строение височных дуг еще раз подчеркивает своеобразие группы звероподоб-

¹ Квадратно-скуловая кость есть в анапсидном и типичном диапсидном черепе гаттерий, крокодилы, но исчезает у ящеров, имеющих диапсидный тип черепа с редуцированной нижней дугой.

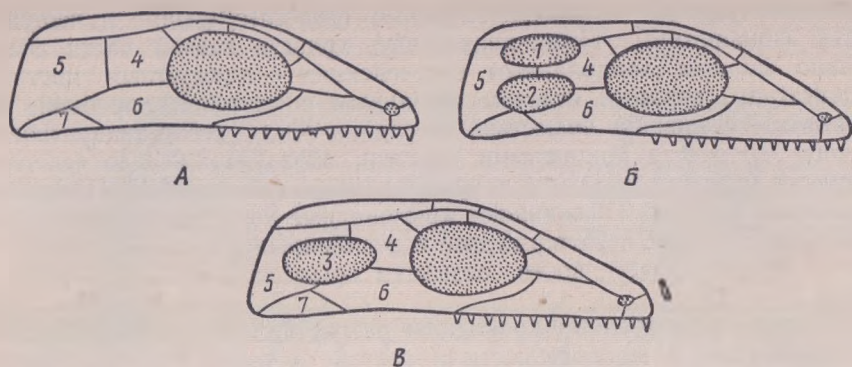


Рис. 16. Схема эволюционных преобразований стегального черепа у пресмыкающихся (по Гудричу). А — стегальный череп; с изменениями свойств анапсидам; Б — диапсидный череп с двумя височными ямами; В — синапсидный череп с одной боковой височной ямой:

1 — верхняя височная яма, 2 — нижняя височная яма, 3 — единственная боковая височная яма, 4 — заднелобная (заглазничная) кость, 5 — чешуйчатая кость, 6 — скуловая кость, 7 — квадратно-скуловая кость

ных пресмыкающихся, противопоставляя их другим группам этого класса.

Параллельно усложнению скелета изменилась структура костной ткани. Общий тип трубчатых костей конечностей сохранился, но грубоволокнистая костная ткань земноводных заместилась тонковолокнистой костью, обладающей значительно большей прочностью. При этом кости конечностей приобрели остеонную структуру и зонарное (слоистое) строение. Костный элемент — остеон — представляет собой костную трубочку, стенки которой образованы тонкими, но прочными костными пластиками, а полость занята питающим костную ткань кровеносным сосудом и нервом. Остеоны в стенках трубчатой кости располагаются более или менее концентрически, образуя зонарную структуру. Внутренняя полость трубчатой кости занята костным мозгом двух типов: красный выполняет функцию кроветворной ткани, желтый участвует в костеобразовании, разрушая кость со стороны внутренней полости. Обратный процесс — нарастание кости в толщину — происходит с наружной поверхности и обеспечивается ее оболочкой — периостом. Рост трубчатых костей в длину у рептилий происходит в средней части трубки (у млекопитающих в местах перехода трубки — диафиза в сочленовые головки — эпифизы) (рис. 17). Кость такого строения при одинаковом весе и размерах может выдерживать значительно большее напряжение, нежели кость земноводных. За счет совершенствования костной ткани, не увеличив веса скелета, пресмыкающиеся могут выполнять большую работу. Это увеличило их подвижность. Уменьшение относительной массы скелета позволило перейти даже к полету, чему способствовала пневматизация костей, внутренние полости которых у птерозавров частично заполнялись воздухом.



Рис. 17. Развитие трубчатой кости. А — хрящевой зачаток; Б—Ж — последовательные стадии развития периостального и эндохондрального окостенений (Заварзин и Румянцев, 1946).

Мускулатура пресмыкающихся, по сравнению с земноводными, претерпела существенные перестройки. Исходное метамерное расположение туловищной мускулатуры, характерное для рыб, в большей части утеряно уже земноводными. Сложная дифференциация продолжалась и у рептилий. Метамерность сохранилась лишь в размещении мышц, соединяющих рядом расположенные позвонки, и отчасти в мускулатуре брюшной стенки. На черепе в височных ямках развивается мощная жевательная мускулатура, приводящая в движение

челюсти. Появление подвижного шейного отдела сопровождалось развитием шейной мускулатуры, особенно мощной у видов с длинной и гибкой шеей. Лентовидные мышцы туловищной мускулатуры участвуют в изгибании тела и в движении конечностей. Непосредственно на последних размещена тоже мощная мускулатура, особенно парные сгибатели и разгибатели. Их совокупная работа обеспечивает разнообразную и во многих случаях весьма сложную работу конечностей. Появляются зачатки подкожной мускулатуры, изменяющей положение роговых чешуй. Заметно сильнее она развита у змей и безногих ящериц и участвует в перемещении тела, обеспечивая координированные движения брюшных щитков.

В связи с переходом рептилий полностью на легочное дыхание потребовалось усиление вентиляции легких. Последнее было обеспечено возникновением грудной клетки, приводимой в движение специальной межреберной мускулатурой. На изменении объема грудной полости сказывается и движение конечностей (особенно у черепах). Быстрое передвижение требовало стабилизации положения внутренних органов. Это было достигнуто значительным усилением мышц брюшного пресса.

Органы пищеварения и питание. Богатству биологических типов пресмыкающихся отвечает разнообразие их питания. В мезозое, периоде расцвета рептилий, питание многих групп было высоко специализированно, и использовавшийся всем классом спектр кормов был необычайно широким. Он включал как животные, так и растительные корма на суше и в водоемах.

Современные пресмыкающиеся — преимущественно животоядные виды, занимающие сравнительно скромное положение в биоценозах. Большинство видов питается массовыми мелкими наземными и водными животными — преимущественно различными беспозвоночными, запасы которых в природе велики и более или менее постоянны; поедают и мелких позвоночных — рыб, земноводных, мышевидных грызунов и др. Виды с узко специализированным питанием малочисленны (например, змеи-яйцееды). Водные и приводные черепахи и змеи питаются водными беспозвоночными и рыбой. Почти исключительно головоногими питается морская змея — *Pelamis platurus*. Хищники, нападающие на сравнительно крупную добычу, немногочисленны и представлены крокодилами, крупными змеями и крупными варанами. Растительоядные среди современных пресмыкающихся наземные и многие водные черепахи, но и они при случае поедают мелких животных. Используют растительные корма тропические агамы и игуаны. Преимущественный способ добывания пищи — собирание. Подкарауливание и подкрадывание используют немногие — крокодилы, хамелеоны, некоторые змеи. Активное преследование добычи применяют некоторые водные виды.

Захват пищи производится челюстями, вооруженными многочисленными острыми зубами. Зубы прирастают к челюстным и небным костям (плевродонтные и акродонтные зубы); лишь у крокодилов и ископаемых зверозубых рептилий основания зубов погружены в специальные ямки — альвеолы (текодонтные зубы). Зубы современных

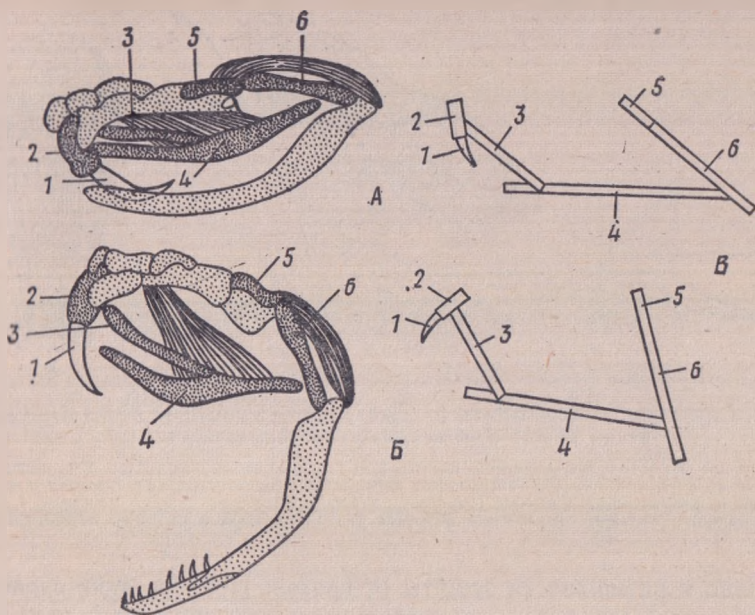


Рис. 18. Челюстной аппарат гремучей змеи: закрытая (А) и открытая (Б) пасть; В — схема положения основных рычагов:

1 — ядовитый зуб, 2 — верхнечелюстная, 3 — поперечная, 4 — крыловидная, 5 — чешуйчатая, 6 — квадратная кости

пресмыкающихся обычно однотипны; лишь у части змей развиваются специализированные крупные ядовитые зубы. Зубы используются преимущественно для захвата и удерживания добычи; с их помощью дробятся наружные покровы добычи (хитиновые покровы насекомых и т. п.). Крокодилы и черепахи способны отрывать от крупной добычи отдельные куски. Большинство видов глотают пищу целиком. Лишенные зубов черепахи срезают растения острыми краями рогового покрова челюстей. Устройство челюстного аппарата змей допускает широкое открывание пасти (рис. 18) и проглатывание добычи, превышающей нормальную ширину змеи. В связи с этим в черепе змей исчезли височные дуги, а челюстной аппарат превратился в шарнирно-рычажную систему. У некоторых ядовитых змей она служит и для выдвижения вперед из ротовой полости ядовитых зубов.

В ротовой полости расположены слюнные железы, слизистый секрет которых смачивает пищу и облегчает ее заглатывание. У ядовитых змей и ящериц некоторые слюнные железы превратились в ядовитые, секрет которых стекает по каналу или поверхностной бороздке ядовитых зубов. Первичной функцией всех ротовых желез было выделение слюны, лишь смачивающей сухую пищу, но часть желез приобрела способность вырабатывать пищеварительные ферменты (сохранение их в слюне пресмыкающихся невелико). Появление в секрете отдельных (ядовитых) желез токсинов позволило увеличить эффективность охоты — убить или обездвижить крупную добычу; это

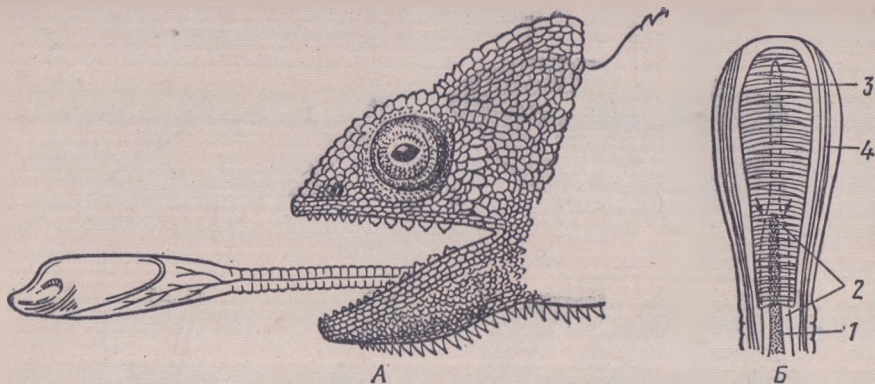


Рис. 19. Строение языка хамелеона (по Смитцу). А — положение языка при схватывании пищи; Б — механизм выбрасывания языка:

1 — передний отросток подъязычной кости, 2 — внутриязычная полость, 3 — поперечные кольцевые мышцы, при сокращении которых язык как бы соскальзывает с отростка подъязычной кости и выбрасывается вперед (стрелки показывают сократившиеся мышцы), 4 — продольные мышцы, сокращение которых втягивает язык в ротовую полость

повышало и возможности защиты от врагов. Приобретение ядовитого аппарата не было новым эволюционным событием, так как даже у предков амфибий — некоторых кистеперых рыб, видимо, существовали ядовитые железы в ротовой полости, выполнявшие примерно ту же функцию.

Необходимая для поддержания высокой подвижности интенсификация питания пресмыкающихся отражается в усложнении пищеварительной системы, более дифференцированной по сравнению с пищеварительным трактом земноводных. На дне ротовой полости располагается мускулистый язык, способный далеко выдвигаться. У ящериц и змей он обычно раздвоен на конце и используется как орган осязания, а совместно с Якобсоновым органом — и как хеморецептор. Расширенный на конце язык хамелеонов может мгновенно выбрасываться и служит для захвата мелкой подвижной добычи (насекомые и др.; рис. 19).

Хорошо выражен пищевод; у змей он снабжен особенно мощной мускулатурой, проталкивающей крупную добычу в желудок. Отграниченный от пищевода желудок имеет мускулистые стенки. Кишечник по сравнению с земноводными относительно длиннее, особенно у растительноядных видов. На границе между тонкой и толстой кишкой отходит зачаточная слепая кишка; она лучше развита у растительноядных видов (степная черепаха и др.). Кишечник открывается в клоаку (рис. 20). Поджелудочная железа лежит в первой петле кишечника. Крупная печень имеет желчный пузырь, проток которого открывается в кишечник рядом с поджелудочной железой.

Особенности работы пищеварительной системы пресмыкающихся характеризуют их как теплолюбивую группу: температурный оптимум действия их пищеварительных ферментов выше оптимума земноводных. Переваривание крупной добычи змеями протекает нормально

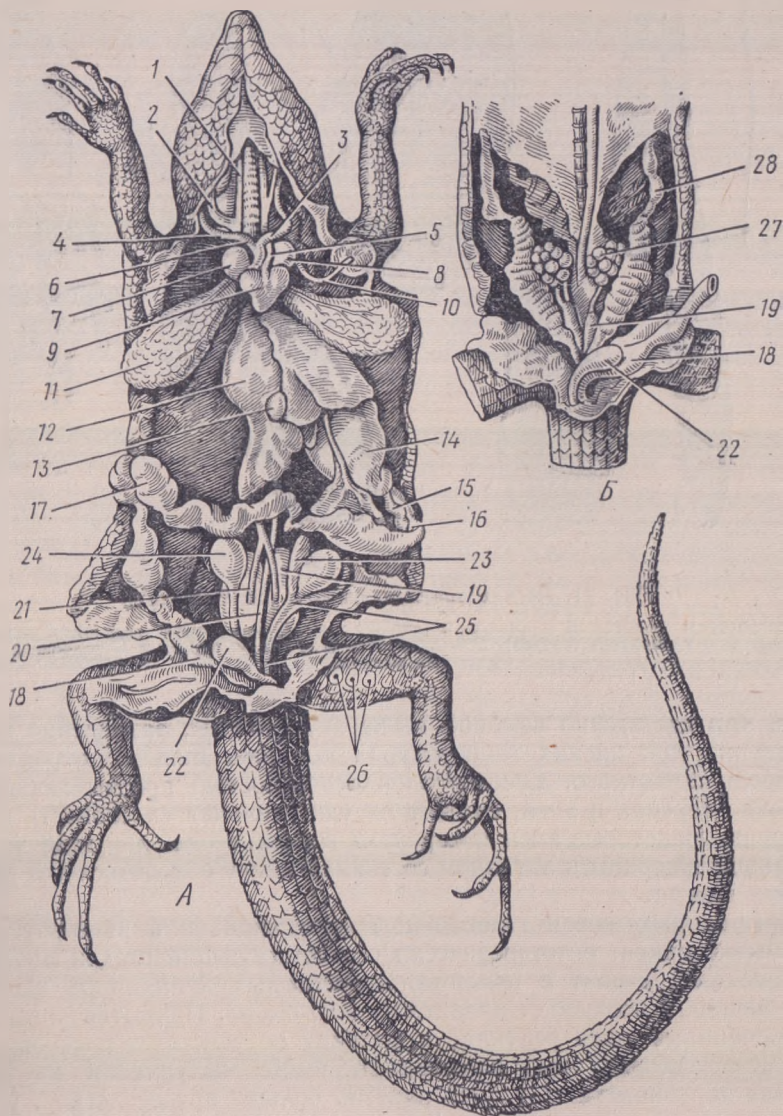


Рис. 20. Внутренние органы ящерицы. А — самец; Б — самка:

1 — внешняя и 2 — внутренняя яремные вены, 3 — левая и 4 — правая сонные артерии, 5 — левая и 6 — правая дуги аорты, 7 — правое и 8 — левое предсердия, 9 — желудочек сердца, 10 — левая подключичная артерия, 11 — легкое, 12 — печень, 13 — желчный пузырь, 14 — желудок, 15 — поджелудочная железа, 16 — двенадцатиперстная кишка, 17 — толстая кишка, 18 — прямая кишка, 19 — почка, 20 — спинная аорта, 21 — выносящие вены почек, 22 — мочевой пузырь, 23 — придаток семенника, 24 — семенник, 25 — семяпровод, 26 — бедренные поры, 27 — яичник, 28 — яйцепровод

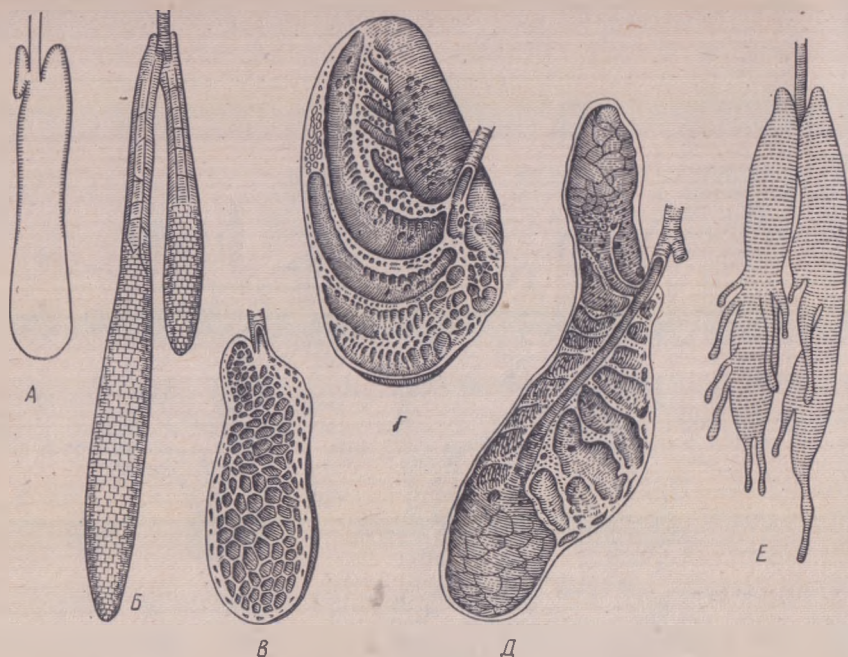


Рис. 21. Легкие пресмыкающихся (по Ритчелу):

А — амфисбены (разрез); Б — анаконды (вид сверху); В — гаттерин (разрез). Г — варана (разрез), Д — аллигатора (разрез), Е — хамелеона (вид снизу; отростки — подобие воздушных мешков)

лишь при достаточно высокой температуре среды; замедление переваривания при низких температурах вызывает пищевое отравление и гибель животного. Своеобразной особенностью пресмыкающихся, особенно черепах и змей, служит их удивительная способность к голоданию. Некоторые змеи и черепахи в неволе один-два года живут без пищи; ящерицы в активном состоянии могут обходиться без пищи многие недели.

Органы дыхания и газообмен. Развивающийся в яйце зародыш пресмыкающихся, онтогенетически соответствующий стадии личинки земноводных, дышит с помощью кровеносных капилляров желточного мешка, а позднее — аллантаиса (см. выше). Покрытая роговыми образованиями кожа рептилий в дыхании не участвует и основными органами дыхания пресмыкающихся после вылупления из яйца служат парные легкие; у змей заметно больше правое легкое, у амфисбен — левое. Легкие пресмыкающихся сохраняют мешкообразное строение, но их внутренняя структура много сложнее, чем у земноводных (рис. 21). У ящериц и змей внутренние стенки легочных мешков имеют складчатое ячеистое строение, что значительно увеличивает дыхательную поверхность. У черепах и крокодилов сложная система перегородок вдается во внутреннюю полость легких настолько глубоко, что легкие приобретают губчатое строение, напоминающее структуру

легких птиц и млекопитающих. У хамелеонов, некоторых ящериц и змей задняя часть легких имеет тонкостенные пальцевидные выросты — подобие воздушных мешков птиц; в их стенках окисления крови не происходит. Эти «резервуары» воздуха обеспечивают эффект шипения, облегчают газообмен при длительном прохождении пищи по пищеводу и при нырянии.

Вентиляция легких обеспечивается работой грудной клетки с помощью межреберной и брюшной мускулатуры. В акте дыхания, особенно у черепах, принимают участие плечевые и тазовые мышцы: при подтягивании конечностей легкие сжимаются, при вытягивании — расширяются и наполняются воздухом. У черепах сохраняется и ротоглоточный механизм нагнетания воздуха, бывший основным у земноводных. Сложное строение легких у черепах, способных усваивать кислород даже при слабой вентиляции легких, связано с образованием панциря. У водных черепах в воде дополнительными органами дыхания служат богатые капиллярами выросты глотки и клоаки (анальные пузыри).

Новый способ дыхания сопровождается перестройкой дыхательных (воздухоносных) путей: образуется неспадающая дыхательная трубка — трахея, стенки которой поддерживаются эластичными хрящевыми кольцами. Вход в трахею (из гортанной камеры) обрамлен перстневидным и парными черпаловидными хрящами; в ротовую полость камера открывается гортанной щелью. На заднем конце трахея разделяется на два бронха, идущие в легкие и ветвящиеся там на более мелкие трубки; стенки бронхов тоже укреплены кольцами. Ритм дыхания меняется в зависимости от внешней температуры и состояния животного, т. е. имеет некоторое значение в терморегуляции. Так, у ящерицы *Sceloporus* частота дыхания при 15° С была равной 26 дыхательным движениям в минуту, при 25° С — 31, а при 35° С — уже 37.

Кровеносная система и кровообращение. Сердце у пресмыкающихся трехкамерное. Предсердия разделены полной перегородкой; каждое открывается в желудочек самостоятельным отверстием, снабженным клапаном из полулунных складок. Желудочек имеет неполную перегородку, разделяющую его на две части: в момент систолы перегородка доходит до спинной стенки желудочка, на короткое время полностью разделяя его, что имеет значение для разделения потоков крови с разным содержанием кислорода (у крокодилов перегородка полная, но с отверстием в центре). Венозная пазуха слита с правым предсердием.

Артериальный конус редуцирован и от разных участков желудочка отходят самостоятельно три сосуда. От правой части желудочка, содержащей венозную кровь, отходит легочная артерия, делящаяся на правую и левую; от содержащей артериальную кровь левой части желудочка начинается правая дуга аорты, от которой отделяются сонные и подключичные артерии; от середины желудочка отходит левая дуга аорты (рис. 22). Обогнув сердце, левая и правая дуги аорты сливаются в спинную аорту. В легочную артерию поступает венозная кровь, в правую дугу аорты и в отходящие от нее сонные и подключичные артерии — артериальная, а в левую дугу аорты идет смешанная кровь. Поэтому в спинной аорте смешанная кровь с преобладанием

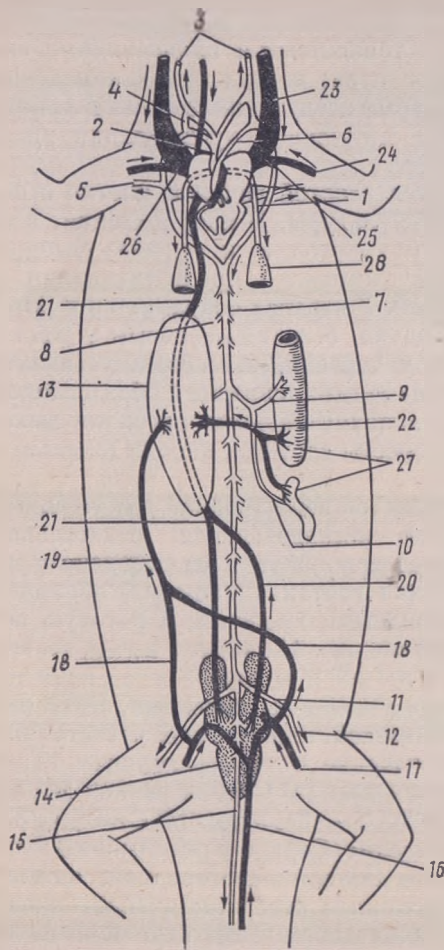


Рис. 22. Схема кровеносной системы ящерицы (по Огневу, с изменен.):

1 — легочная артерия, 2 — правая дуга аорты, 3 — сонная артерия, 4 — сонный проток, 5 — подключичная артерия, 6 — левая дуга аорты, 7 — спинная аорта, 8 — межпозвоночная артерия, 9 — кишечная артерия, 10 — брыжеечная артерия, 11 — подвздошная артерия, 12 — бедренная артерия, 13 — печень, 14 — почка, 15 — хвостовая артерия, 16 — хвостовая вена, 17 — бедренная вена, 18 — подвздошная вена, 19 — брюшная вена, 20 — почечная вена, 21 — задняя полая вена, 22 — воротная вена печени, 23 — яремная вена, 24 — подключичная вена, 25—26 — левая и правая передние полые вены, 27 — отрезок пищеварительной трубки, 28 — легкое

артериальной; ею по отходящим от спинной аорты артериям снабжаются внутренние органы, туловищная мускулатура и задние конечности.

Венозная система пресмыкающихся подверглась меньшим перестройкам. Хвостовая вена (рис. 22) в области таза делится на две подвздошные или тазовые вены, принимающие в себя вены от задних конечностей. Подвздошные вены отделяют от себя воротные вены почек и после этого сливаются в брюшную вену. Брюшная вена вместе с несущей кровь от кишечника воротной веной печени распадается в печени на капилляры. В печени происходит детоксикация продуктов распада белка, начинается синтез продуктов выделения, отлагаются запасы гликогена и осуществляются некоторые процессы кроветворения. Капилляры воротной системы печени сливаются в печеночные вены, впадающие в проходящую через печень заднюю полую вену. Последняя образуется слиянием вен, выносящих кровь из почек, и впадает в правое предсердие. От головы кровь несут парные яремные вены. Соединяясь с подключичными венами, они образуют правую и левую передние полые вены, впадающие в правое предсердие. Левое предсердие принимает легочную вену, образовавшуюся слиянием правой и левой легочных вен (несут артериальную кровь).

Количество крови и содержание гемоглобина в организме пресмыкающихся лишь немного больше, чем у земноводных. Оба клас-

са существенно отличаются по содержанию в крови сахаров. Средний уровень содержания сахара в крови у змей примерно равен 60 мг%, у черепах — 75, у крокодилов — 100, у ящериц — 120—250 мг%.

У земноводных он заметно ниже: у хвостатых в среднем 25 мг%, у бесхвостых — 60 мг%. Содержание сахаров в крови минимально зимой и максимально летом (колебания в два и более раз). Механизм регуляции сахара общий для позвоночных: накопление запасов гликогена в печени, их использование при напряженной работе и предупреждение избытка сахара в крови с помощью гормона инсулина, выделяемого поджелудочной железой. По сравнению с земноводными у пресмыкающихся этот механизм работает отчетливее, что связано с их более высоким энергетическим уровнем. Изменения сахара в крови всех холоднокровных позвоночных происходит медленно. Реакции у теплокровных, осуществляющиеся в несколько минут, у пресмыкающихся проходят в течение дней.

По сравнению с амфибиями у рептилий в 2 раза выше буферность крови по отношению к углекислоте.

Энергетический уровень пресмыкающихся выше уровня земноводных, но эти различия не объясняют той несомненно более высокой активности и подвижности, позволившей рептилиям вытеснить амфибий и долгое время занимать господствующее положение в биофере мезозоя, а местами играть важную роль и в современных биоценозах. Можно предположить, что это достигнуто прежде всего конструктивным улучшением (анатомическими перестройками) скелетно-мышечной системы. Уже указывалось, что изменение постановки парных конечностей требует меньших усилий для поддержания тела над грунтом. Важную роль играют изменения соотношений плеч рычагов, форма сочленовых поверхностей, места прикрепления и строение мышц и связок. Именно этими деталями и отличаются двигательные системы земноводных и пресмыкающихся. Имело значение и изменение микроструктуры костей, увеличившее их прочность при уменьшении относительной массы. Все это, вероятно, и позволило пресмыкающимся приобрести более высокую и разнообразную подвижность без резкого роста энергетики организма.

Особое значение приобретала стабилизация метаболизма — уменьшение пассивной зависимости от окружающей среды и появление элементов терморегуляции. В отличие от земноводных температура тела пресмыкающихся при активном состоянии относительно постоянна и колеблется в меньших пределах, чем температура внешней среды. Пресмыкающиеся широко используют обогрев в лучах солнца. При охлаждении наличие сахара в крови позволяет, усиливая теплообразование, некоторое время поддерживать температуру тела (химическая терморегуляция). Но эта «теплокровность» весьма относительна. Более важное значение имеет приспособительное поведение — поиски и выбор места комфорта. С этим связано и хорошо известное теплолюбие пресмыкающихся, многочисленных только в районах с теплым климатом; лишь единичные виды их в Северном полушарии доходят до Полярного круга. Теплолюбие у пресмыкающихся выражено даже в большей степени, чем у земноводных; температурный оптимум их активности лежит в пределах 20—38° С.

Органы выделения и водно-солевой обмен. Среди приспособлений, позволивших пресмыкающимся перейти к наземному образу жизни,

важное место занимает смена мезонефрической (туловищной) почки (круглоротые, рыбы, земноводные) метанефрической (газовой) почкой и связанная с этим перестройка водно-солевого обмена. При этом изменился состав выводимых из организма продуктов азотистого обмена. Его конечными продуктами бывают несколько веществ — аммиак, мочевая кислота, мочеви́на, креатин, креатинин и др., но, как правило, какое-нибудь одно из них преобладает (табл. 1).

Таблица 1. Соотношение конечных продуктов азотистого обмена (в %) у разных групп животных (по А. Г. Гинецинскому, 1964)

Продукты обмена	Лучепе- рые рыбы	Амфибии (лягушка)	Черепаша	Ящерицы	Птицы	Хищные млеко- питаю- щие
Аммиак	56,0	15,0	16,1	Следы	1,5	3,0
Мочевина	5,7	82,0	45,1	»	0,9	89,0
Мочевая кислота	0,2	Следы	19,1	91,1	70,0	1,0
Прочие	38,1	3,0	19,7	8,7	27,6	7,0

Костистые пресноводные рыбы выделяют преимущественно аммиак, который выводится не только почками, но и через жаберные лепестки. У морских костистых рыб наравне с аммиаком в заметных количествах выделяется мочеви́на, окись триметиламина, креатин и креатинин. В то же время все современные хрящевые рыбы, а среди костных двоякодышащие и кистеперые выводят мочеви́ну. У одного вида — двоякодышащей рыбы протоптеруса — оба типа выделения могут сменять друг друга: выделение аммиака (аммонотелия) преобладает в активном состоянии и мочеви́ны (уреотелия) — в период спячки.

Первичным, видимо, было выведение аммиака — конечного продукта азотистого обмена. Но его высокая токсичность требует быстрого выведения из организма, что в пресных водах облегчается постоянным поступлением воды через покровы. При ограниченном поступлении воды возникает необходимость перевода аммиака в менее токсичные соединения — мочеви́ну и триметиламинноксид — с помощью ферментов в печени и почках. Мочевина выделяется в просвет канальца нефрона железистыми клетками. Этот процесс обеспечивается формированием воротной системы почек, появившейся уже у рыб и хорошо развитой у земноводных. Можно заметить, что воротная система почек есть, как правило, у тех групп позвоночных, которые по тем или иным причинам вынуждены экономить воду.

У пресмыкающихся эта потребность особенно возросла. Приспособлением к жизни на суше у них явилось не только усиление секреторного аппарата стенок почечных канальцев, но и переход на новый тип экскреции — на выведение из организма по преимуществу слабо растворимой в воде мочевой кислоты. Она преобладает в моче большинства пресмыкающихся и выводится в виде взвеси мелких кристалликов («белая моча»); лишь у водных черепах в моче преобладает мочеви́на,

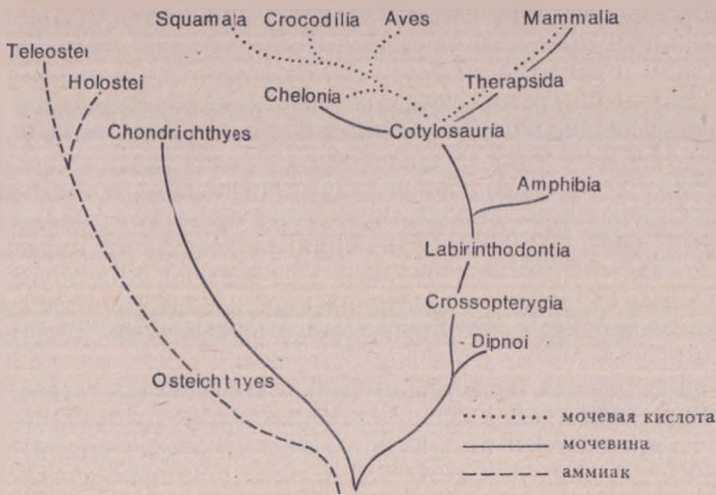


Рис. 23. Схема эволюции процессов выделения продуктов азотистого обмена (по Флоркену и др.)

выводимая в водном растворе (табл. 1, рис. 23). Выведение мочевой кислоты по сравнению с мочевиной требует значительно меньших расходов воды; только 0,5 мл воды на 1 г белка вместо 20 мл при выведении мочевины; к тому же распад самого белка дает 0,4 мл воды и лишь 0,1 мл берется из водных запасов организма. Иными словами, экономия воды при экскреции мочевой кислоты по сравнению с экскрецией мочевины достигает почти 200-кратного размера!

Метанефрическая (тазовая) почка отличается не только положением (расположена в тазовой области), но и микроструктурой. По сравнению с мезонефрической почкой в ней упрощен гломерулярный аппарат и усложнено строение почечных (нефронных) канальцев. Клубочки метанефроса имеют обычно две-три капиллярные петли и поэтому обладают уменьшенной способностью фильтрации. В связи с этим возрастает значение почечных канальцев, где не только идет реабсорбция воды и солей натрия, но и выделение мочевины и мочевой кислоты в просвет канальца секреторными клетками его стенок. В результате концентрация этих веществ на выходе из канальца становится в 20 раз выше, чем концентрация их в крови. Канальцы удлинены и подразделяются на извитой проксимальный, промежуточный, извитой дистальный и собирательный отделы. В первых трех идут секреторные процессы и обратное всасывание воды и ценных для организма низкомолекулярных соединений (сахаров, витаминов, аминокислот и др.), последний отдел представляет простой канал, выводящий секрет. В результате 90—95% первичного фильтрата возвращается в кровяное русло. Обогащенная продуктами выделения конечная моча стекает из почек по мочеточникам в клоаку и мочевой пузырь, где происходит завершающееся поглощение воды, после чего максимально концентрированная моча выводится из организма. Интенсивность фильтрации

и реабсорбция веществ в канальцах, клоаке и мочевом пузыре зависит от степени проницаемости их стенок. Последняя регулируется антидиуретическим и некоторыми другими гипофизарными гормонами.

Тазовые почки развиваются из зачатков, образующихся позади туловищной почки, которая работает как орган выделения у зародышей амниот и к моменту вылупления их из яйца редуцируется. Мезонефрические почки рептилий в виде двух компактных тел расположены у спинной стенки тазовой области. В ходе их развития от задней части вольфовых каналов (мезонефрических протоков) отшнуровывается пара самостоятельных мочеточников. Они впадают в клоаку со спинной стороны. У видов, в выделениях которых преобладают мочевины и другие растворимые вещества, хорошо развит мочевой пузырь, открывающийся в клоаку с брюшной стороны; у видов, в моче которых преобладает мочевая кислота, мочевой пузырь развит слабее (крокодилы, змеи, некоторые ящерицы). У некоторых пустынных ящериц (игуан — *Sauromalus* и др.) имеются своеобразные «запасные резервуары воды» в виде лимфатических мешков под кожей, заполненных студенистой жидкостью, накапливаемой во время дождей и расходуемой в период засухи.

У морских черепах и некоторых других рептилий, вынужденных использовать соленую воду для питья, имеются особые железы, выводящие избыток солей из организма. У черепах они располагаются в орбите глаза и при развитии зародыша закладываются в связи с зачатками его жаберного аппарата (напомним, что у морских рыб избыток солей выделялся жаберными лепестками). Секрет солевых желез морских рептилий содержит семипроцентный раствор поваренной соли, по концентрации в два раза превышающий соленость вод океана. Морские черепахи действительно «плачут горькими слезами», освобождаясь от избытка солей. У морских игуан (*Amblyrhynchus cristatus*), питающихся насыщенными солью морскими водорослями, имеются солевые железы в виде так называемых «носовых желез», протоки которых открываются в носовую полость. Соли выделяются в виде вытекающих из носовых отверстий капелек секрета.

Половые органы и размножение. Половые железы лежат в полости тела по бокам позвоночника. Семенники — парные овальные тела. Через придатки, представляющие сохранившуюся часть туловищной почки (мезонефроса) и содержащие многочисленные канальцы, семенники соединены с семяпроводами, которыми служат протоки мезонефрической почки, т. е. вольфовы каналы. Правый и левый семяпроводы открываются в соответствующие мочеточники у их впадения в клоаку. Одним из приспособлений к наземному существованию служит внутреннее оплодотворение. В связи с этим самцы всех рептилий, кроме гаттерни, обладают специальными совокупительными органами; у крокодилов и черепах это непарный, а у ящериц и змей — парные выросты задней стенки клоаки, которые при оплодотворении выворачиваются наружу (рис. 24).

Парные яичники имеют вид зернистых овальных тел. Яйцеводами служат мюллеровы каналы. Они начинаются мерцательными воронками, расположенными вблизи яичников, а открываются в клоаку.

Оплодотворение происходит в верхнем отделе яйцевода. Выделения секреторных желез средней части яйцевода образуют вокруг яйцеклетки (желтка) белковую оболочку, слабо развитую у змей и ящериц, и мощную — у черепах и крокодилов (рис. 25). Из секрета, выделяемого клетками стенок нижней части яйцевода (матки), формируются наружные оболочки (с. 4).

Эмбриональное развитие идет типичным для амниот путем (с. 5). Образуются зародышевые оболочки — серозная и амнион — развивается аллантоис. Необходимая для образования амниотической жидкости и для нормального развития зародыша вода у ящериц и змей получается за счет окисления жиров желтка (метаболическая вода) и абсорбции влаги из внешней среды, а у имеющих плотную скорлупу черепах и крокодилов — за счет метаболической воды и запаса воды в мощной белковой оболочке. Минимальная влажность грунта, при которой могут нормально развиваться яйца с волокнистой оболочкой, около 2,5%, а при наличии скорлупы — даже до 1%. Разные виды откладывают яйца в грунт определенной влажности, отвечающей свойствам яйцевых оболочек и потребностям развивающегося зародыша.

Большинство пресмыкающихся закапывают откладываемые яйца в грунт на хорошо обогреваемых местах; часть видов откладывает яйца в кучи растительного мусора или под гниющие пни, используя тепло, образующееся при гниении. Некоторые крокодилы роют ямы и засыпают яйца растительными остатками; самки держатся у гнезда и охраняют кладку. Охраняют кладки и некоторые крупные ящерицы (вараны и др.). Самки питонов обвивают кладку яиц своим телом, не только охраняя ее, но и обогревая: в таком «гнезде» температура на 6—12° С выше окружающей среды. У крокодилов охраняющая гнездо самка раскапывает кладку при вылуплении детенышей, облегчая им



Рис. 24. Выпяченные копулятивные мешки самца ящерицы



Рис. 25. Схема развития яйцевых оболочек у степной черепахи при прохождении яйца по яйцеводу:

1 — яйцеклетка, 2 — белковая оболочка, 3 — волокнистая оболочка, 4 — скорлуповая оболочка

выход на поверхность; у части видов самки охраняют детенышей и в первое время их самостоятельной жизни. Самки некоторых сцинков и веретениц также не покидают кладки, защищая их от врагов.

У сравнительно небольшого числа видов современных чешуйчатых (отр. Squamata) существует яйцеживорождение или реже живорождение. У обыкновенной гадюки — *Vipera berus*, живородящей ящерицы — *Lacerta vivipara*, веретеницы — *Anguis fragilis* оплодотворенные яйца задерживаются в половых путях самки, проходя там все стадии развития; зародыши вылупляются немедленно после откладки яиц. Яйцеживорождение свойственно также песчаным удавчикам — *Eryx*, морским змеям, некоторым ужам и ящерицам. Яйцеживорождение развивалось из отмеченных для ряда видов ящериц и змей случаев временной задержки яиц в яйцеводах. Так, у обыкновенных ужей — *N. natrix* продолжительность развития яиц во внешней среде может колебаться в пределах 30—60 дней в зависимости от того, какое время они находились в теле матери. Некоторые виды переходят к яйцеживорождению только на определенных условиях. Тибетская круглоголовка — *Phrynocephalus theobaldi* на высоте 2—3 тыс. м над уровнем моря откладывает яйца, а выше (4—5 тыс. м) — яйцеживородяща. Живородящая ящерица — *L. vivipara* на юге ареала (Франция) откладывает яйца, а северные популяции ее яйцеживородящи.

Настоящее живорождение известно у некоторых сцинков (*Chaleides*, *Lygosoma*, *Taliqua*). У них отсутствует наружная оболочка яиц, эмбриональные оболочки развивающегося зародыша примыкают к стенкам маточного отдела яйцевода; путем осмоса и диффузии кислород и питательные вещества из кровотока матери поступают в кровеносную систему эмбриона. У некоторых змей (уж — *Thamnophis sirtalis* и др.) и ящериц образуется настоящая плацента: выросты серозной оболочки и аллантоиса зародыша внедряются в слизистую оболочку маточного отдела яйцевода матери. Благодаря тесному сближению кровеносных сосудов самки и эмбриона облегчается поступление зародышу кислорода и питательных веществ. Развитие в теле матери обеспечивает лучшие температурные условия для эмбриогенеза, и поэтому обе формы живородности преобладают на севере и в горах. Живородность иногда связана с древесным и водным образом жизни: она есть у некоторых хамелеонов и у морских змей.

Половая зрелость наступает в разные сроки: у крокодилов и многих черепах в шести-, десятилетнем возрасте, у змей чаще на третий — пятый год жизни, у крупных ящериц на втором-третьем году, а у мелких — на девятом-десятом месяце жизни. Плодовитость пресмыкающихся много ниже плодовитости земноводных. Ее снижение связано с сокращением эмбриональной смертности за счет укрытого размещения кладок, а у немногих видов — их охраны и яйцеживорождения. Важную роль играет и прямое развитие, без метаморфоза и смены сред обитания; последняя всегда сопровождается высокой смертностью. Снижает гибель и высокая подвижность вылупившихся детенышей и их скрытый образ жизни. Величина кладки редко превышает сто яиц (некоторые крокодилы, крупные черепахи и змеи); чаще она огра-

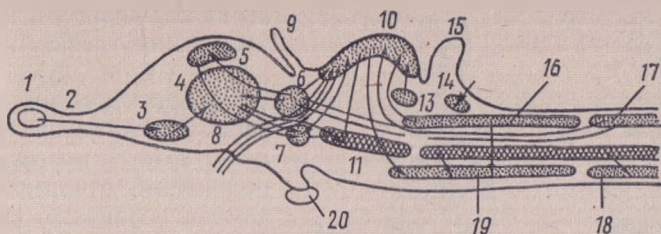


Рис. 26. Схема организации головного мозга пресмыкающихся (по Никитенко, 1969):

1 — обонятельная луковица, 2 — обонятельный тракт, 3 — базальное ядро и гипопаллиум, 4 — стриатум, 5 — неопаллиум, 6, 7 — дорзальная и вентральная части зрительного бугра, 8 — зрительный тракт, 9 — эпифиз, 10 — зрительная кора среднего мозга, 11 и 12 — ретикулярная формация среднего и продолговатого мозга, 13 — слуховое ядро среднего мозга, 14 — продолговатый мозг, 15 — мозжечок, 16 — чувствительные ядра продолговатого мозга, 17 — чувствительные пучки волокон кожно-мышечного анализатора, 18 — двигательные волокна к мышцам тела, 19 — то же, к мышцам головы, 20 — гипофиз

личена 20—30 яйцами. Мелкие виды ящериц откладывают всего по 1—2 яйца, но несколько раз в сезон.

У некоторых ящериц (кавказские скальные ящерицы — *Lacerta armenica*, *L. dahli*, *L. rostombecovi*, североамериканские тейиды — *Cnemidophorus*, возможно, у части агам и у геккона — *Hemidactylus turcicus*) установлено или предполагается партеногенетическое размножение, т. е. развитие отложенных неоплодотворенных яиц (И. С. Дарвинский). Популяции таких видов состоят только из самок. Партеногенез ящериц, как правило, наблюдается в периферических популяциях, т. е. на границах ареала. В такой ситуации существование одной популяции только из самок становится преимуществом, так как позволяет ограниченные запасы корма расходовать наиболее эффективно, только на производящих детенышей особей. Это может быть поддержано естественным отбором, но представляет тупик эволюции, ибо исключает панмиксию и связанную с ней рекомбинацию генов, что резко ограничивает изменчивость.

Наконец, у змей обнаружен удивительный случай гермафродитизма (обоуполости, или интерсексуальности). У змей — островного боуросса — *Bothrops insularis*, живущей только на о. Кеиада-Гранде площадью всего 3 км (в 60 км от г. Сантус в Южной Бразилии), большинство самок одновременно с яичниками имеют мужские копулятивные органы и вполне развитые семенники. Видимо, в маленькой островной популяции такая интерсексуальность позволяет повысить темпы размножения, не повышая числа обитателей. Замечено, что за последние 50 лет доля самцов в популяции уменьшилась.

Нервная система и органы чувств, нервная деятельность. Головной мозг пресмыкающихся отличается от головного мозга земноводных рядом важных особенностей и нередко выделяется в особый «зауроподный тип», присущий также птицам и противопоставляемый «хитиновидному типу» мозга земноводных и рыб (рис. 26). Передний мозг reptilian более крупен; его увеличение связано с развитием мозгового

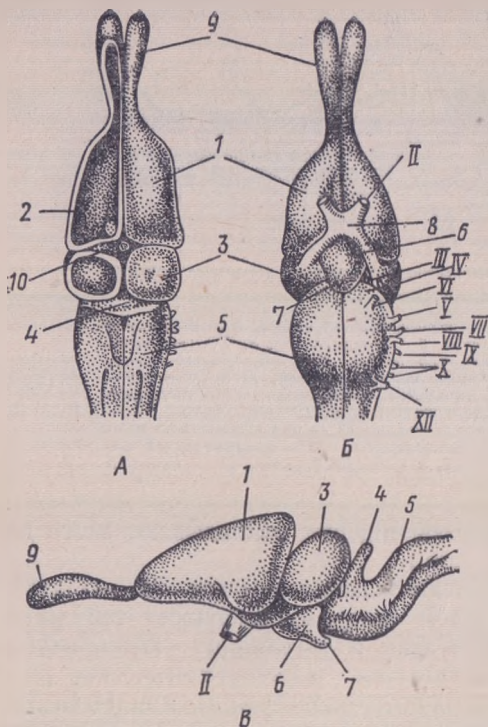


Рис. 27. Головной мозг ящерицы (по Паркеру). А — сверху; Б — снизу; В — сбоку:

1 — передний мозг, 2 — полосатое тело, 3 — средний мозг, 4 — мозжечок, 5 — продолговатый мозг, 6 — воронка, 7 — гипофиз, 8 — хиазма, 9 — обонятельные доли, 10 — эпифиз, 11 — XII — головные нервы

свода полушарий и заметному увеличению лежащих на дне полосатых тел (*corpora striata*), составляющих большую часть массы переднего мозга (рис. 27). В мозговом своде полушарий отчетливо различаются первичный свод, или архипаллиум, занимающий большую часть крыши полушарий, а также зачаток непаллиума. У современных рептилий роль основного ассоциативного центра, определяющего характер поведения, играют передний мозг и кора среднего мозга, связанные через центры промежуточного мозга. При этом первичная функция переднего мозга — обработка обонятельной информации — сохраняется, но становится второстепенной; с обонятельными луковицами полушария соединяются длинным обонятельным трактом. Обонятельный центр по сравнению с амфибиями более сложен и дифференцирован. В переднем мозге рептилий возникают экранные структуры¹, обычно свидетельствующие

об усложненной нервной деятельности.

Промежуточный мозг сверху прикрыт полушариями переднего мозга. В его крыше расположены эпифиз (эндокринная железа) и теменной орган, у гаттерии и некоторых ящериц служащий дополнительным фоторецептором: он способен воспринимать сигналы опасности (быстрое затенение) и, видимо, служит рецептором, регистрирующим сезонные изменения светового режима. Уплотненный и прозрачный передний отдел теменного органа напоминает хрусталик глаза, а его бокаловидная задняя часть снабжена пигментными и чувствующими клетками. Дно промежуточного мозга участвует в работе эндокринной системы в качестве нейросекреторной доли гипофиза, связанной с гипоталамической областью промежуточного мозга. Этим путем гипофиз

¹ Экранными структурами называют послойное расположение тел нейронов, их аксонов и дендритов, свидетельствующее о высокой упорядоченности мозговых структур и обеспечивающее обработку информации, получаемой от рецепторов. Экранные структуры особо характерны для новой коры мозга млекопитающих (А. Завазин).

получает информацию о состоянии внешней среды, собранную органами чувств и обработанную мозговыми центрами, что позволяет ему координировать работу всей эндокринной системы. Средствами связи служат воротные системы кровеносных сосудов, существующие во всех долях гипофиза. Они, видимо, получают и передают информацию, кодированную в химических соединениях.

Зрительная кора среднего мозга более развита, нежели у амфибий. Сохраняя значение основного центра обработки зрительной информации, у рептилий она принимает участие и в формировании актов сложного поведения. В отличие от амфибий мозжечок пресмыкающихся крупный, что отвечает большей сложности и интенсивности их движений. Продолговатый мозг образует изгиб в вертикальной плоскости, характерный для всех амниот. Сохраняя значение центра автоматической (безусловнорефлекторной) двигательной активности и основных вегетативных функций (дыхания, кровообращения, пищеварения и др.), продолговатый мозг находится под большим контролем передних отделов мозга. В связи с этим его значение как центра ассоциативной деятельности уменьшается. Имеются 11 пар головных нервов.

В спинном мозге отчетливее выражено разделение белого (проводящих путей) и серого (нервных клеток) вещества. Это свидетельствует об усилении контроля центров головного мозга над рефлекторными механизмами спинного мозга. В области плечевого и тазового поясов спинной мозг образует нервные сплетения, обеспечивающие обслуживание системы мускулов конечностей. Вегетативная (симпатическая и парасимпатическая) нервная система в виде цепи парных нервных ганглиев, связанных со спинно-мозговыми корешками и между собой промежуточными комиссурами, выражена отчетливо и представляет механизм, координирующий работу вегетативных систем организма в условиях изменчивой среды. Нельзя не видеть в этом связи с общей интенсификацией двигательной активности пресмыкающихся.

С усложнением движений и развитием общения между животными связано прогрессивное развитие органов чувств.

Орган зрения приспособлен к работе в воздушной среде. Глаз защищен наружными веками и мигательной перепонкой. У змей и некоторых ящериц (гекконов, сцинков, части безногих ящериц) веки срастаются, образуя прозрачную оболочку. У ночных видов глаза обычно увеличены и имеют вертикальный зрачок. Слезные железы предохраняют глаз от высыхания, увлажняя поверхность глазного яблока. В отличие от лягушек глазные яблоки не могут втягиваться в ротовую полость и совершают только вращательные движения. У хамелеонов каждый глаз может двигаться самостоятельно, что важно при подкарауливании добычи, когда тело неподвижно. В меньшей степени способностью к раздельному движению глаз наделены агамы (р. *Calotes*) и некоторые игуаны.

Аккомодация глаза достигается перемещением хрусталика и изменением его кривизны с помощью поперечнополосатого ресничного мускула. От задней стенки глазного яблока в стекловидное тело вдаются «гребень» — богатый кровеносными сосудами пигментированный вырост; видимо, он улучшает питание сетчатки. Гребень лучше развит

у обитателей открытых пространств. Сетчатка глаза пресмыкающихся сложнее, чем сетчатка земноводных. У части ночных видов она содержит только палочки. У обладающих цветным зрением дневных видов в сетчатке есть и палочки, и колбочки; у многих видов колбочки снабжены своеобразными светофильтрами в виде бесцветных или окрашенных (желтых, оранжевых, красных) жировых капель. Чувствительность цветового зрения большинства пресмыкающихся смещена в желто-оранжевую часть спектра. В отличие от земноводных анализ и синтез зрительных восприятий производится не в сетчатке, а преимущественно в зрительной коре среднего мозга.

В пространственной ориентации и общении пресмыкающихся зрение играет важную, обычно решающую роль. С этим связано существование яркой, иногда сложной демонстративной окраски, имеющей опознавательное значение. Ту же роль выполняют позы. Многие детали окраски и ряд сигнальных движений служат защитой от врагов и конкурентов: устрашение раскрытием воротника австралийской плащеносной ящерицы или разинутой пастью ушастой круглоголовки, окрашенной приливающей кровью в ярко-красный цвет, и т. п. Взмахи хвоста песчаной круглоголовки, раскрашенного черно-белыми полосами, служат сигналом прекращения опасности.

У ямкоголовых змей (*Crotalidae*), у питонов (*Pythoninae*) и африканских гадюк (*Bitis*) имеются особые органы термического чувства — терморецепторы и даже термолокаторы. Термолокаторы ямкоголовых змей — парные ямки, расположенные по бокам морды, между ноздрями и глазами; у питонов подобные же неглубокие ямки имеются на верхнегубных щитках, а у африканских гадюк чашеобразные углубления лежат позади ноздрей. Лучше изученный термолокатор ямкоголовых змей состоит из прикрытой прозрачной пленкой ямки и меньших размеров внутренней полости, разделенных тонкой (15 мкм) мембраной; иннервируется ветвью тройничного нерва. Внутренняя полость сообщается с внешней средой тонким каналом, запираемым кольцевым мускулом. При закрытом канале излучаемое жертвой тепло (поток инфракрасных лучей), нагревая наружную полость, увеличивает давление на перепонку и по разности давления в правой и левой полостях позволяет определить направление источника излучения, т. е. лоцировать добычу в темноте (например, грызуна в его норе). Полагают, что эти терморецепторы способны регистрировать изменения температуры в тысячные доли градусов.

Орган слуха пресмыкающихся в схеме близок к органу слуха лягушек. Он состоит из среднего уха с барабанной перепонкой и одной слуховой косточкой — стремечком, передающим колебания перепонки на круглое окошко, отделяющее полость внутреннего уха. Этот механизм усиливает звуки, распространяющиеся в воздушной среде. Во внутреннем ухе обособляется улитка (*lagna*), служащая аппаратом анализа и кодирования акустических сигналов. Улитка еще не сложна и у большинства видов представляет мешкообразный вырост. Это соответствует относительно небольшой роли слуха в жизни пресмыкающихся. Они воспринимают звуки в диапазоне 20—6000 герц (Гц), но большинство хорошо слышит только в диапазоне 60—200 Гц. Кро-

кодилы лучше воспринимают звуки частотой 100—3000 Гц. У змей слух особенно слаб; они лишены барабанной перепонки и воспринимают преимущественно звуки, распространяющиеся по субстрату (земле) или в воде (так называемый сейсмический слух). То же свойственно и змеевидным ящерицам. Передача звуков с субстрата на овальное окошко среднего уха обеспечивается квадратной и квадратно-скуловой костями. Сравнительно ограниченный слух змей соответствует их слабым голосовым возможностям. Невысоки и слуховые способности черепах, барабанная перепонка которых толстая, а слуховой проход у некоторых видов закрыт утолщенной кожей.

Большинство пресмыкающихся немо; их звуковой мир беден. Звуки змей (шипенье, хрип, стук хвостовых погремушек) и некоторых ящериц (скрип чешуй) чаще служат угрожающим предупреждением. Громкие ревущие звуки издают крокодилы; они используются при охране территории и при поисках особи другого пола.

Хеморецепторы играют в ориентации и общении рептилий важную, хотя и меньшую по сравнению со зрением роль. Органы обоняния открываются наружу парными ноздрями, а в полость рта — щелевидными хоанами. Средняя часть носо-глоточного хода дифференцирована на верхний обонятельный и нижний дыхательный отделы. Обонятельный отдел имеет складчатые стенки, увеличивающие его поверхность. Впереди хоан в крыше ротовой полости имеется углубление, так называемый яacobсонов орган. Он воспринимает запах находящейся во рту пищи или веществ, которые животное собирает с земли своим подвижным языком и вносит в ротовую полость. Чувствительность обоняния пресмыкающихся выше, чем у земноводных. Многие ящерицы с помощью обоняния находят пищу, выкапывая ее из песка с глубины до 6—8 см. Вараны, полозы и гадюки с его помощью находят пищу, разыскивают особей другого пола и могут различать особей своего или чужих видов; реагируют они и на запахи врагов. Черепахи, ящерицы и крокодилы имеют специальные пахучие железы, секретом которых они метят занятую территорию, предупреждая вторжение на нее чужих особей.

Чувство осязания выражено отчетливо. Черепахи ощущают даже легкое прикосновение к панцирю. У многих ящериц имеются осязательные «волоски», образовавшиеся из ороговевших клеток кожи и расположенные по краям чешуй.

Поведение и образ жизни

Нервная деятельность и особенности поведения. Усложнение центральной нервной системы, особенно головного мозга, у рептилий связано с переходом к разнообразным формам передвижения в воде, на суше и в воздухе (у вымерших видов). Параллельно совершенствовались органы чувств, поведение и ориентация животных в пространстве, а также популяционная организация.

Одним из показателей эволюционного процесса могут служить изменения соотношения массы тела и величины головного мозга (табл. 2).

Таблица 2. Относительная величина головного мозга
в разных классах позвоночных
(по М. В. Никитенко, 1969)

Класс	Масса тела, кг ¹	Головной мозг, % к массе тела
Хрящевые и костные рыбы	0,02—200,0	0,02—0,94
Земноводные	0,01—0,05	0,29—0,73
Пресмыкающиеся	0,01—200,0	0,01—0,38
в том числе:		
черепахи	0,7—5,0	0,02—0,09
ящерицы	0,01—0,09	0,21—0,38
змеи	0,03—6,0	0,02—0,15
крокодилы	134,0—200,0	0,01
Птицы	0,01—120,0	0,04—8,42
Млекопитающие	0,01—700,0	0,10—3,40

¹ У исследованных автором животных.

Таблица показывает, что во всех классах существует отчетливая обратная зависимость относительной величиной мозга от размеров животных. У крупных животных (правая колонка цифр в графе Масса) головной мозг относительно меньше (левая колонка цифр в графе Головной мозг). Обратная зависимость этого показателя, видимо, обусловлена теплообменом и другими формами взаимодействия со средой. У мелких животных при их относительно большей поверхности тела это взаимодействие всегда находится в более критическом состоянии и требует более напряженной регуляции, в том числе и с помощью поведения. Сравнение разных классов (табл. 2) показывает существование резкого скачка лишь при переходе от пойкилотермных к гомойотермным — птицам и млекопитающим. Существенных различий между амфибиями и рептилиями, судя по этим данным, нет. В связи с этим необходимо заметить, что амфибий и рептилий от птиц и млекопитающих отличает не только отсутствие устойчивой терморегуляции, но и степень сложности высшей нервной деятельности.

Нервная деятельность пресмыкающихся несомненно сложнее, чем у земноводных, но принципиальные различия между ними значительно меньше, нежели между пресмыкающимися и теплокровными птицами и млекопитающими. У пресмыкающихся ее основу составляют безусловные рефлексы, связанные с поисками и добыванием пищи, использованием убежищ и укрытий, поисками условий температурного комфорта, встречами полов в сезон размножения и избеганием врагов и других опасностей. Объединяясь в комплексы, безусловные рефлексы становятся довольно сложными инстинктами, обеспечивающими жизнь особей и популяций, — поиски пищи и питание, размножение, миграции и расселение молодняка, самосохранение и др.; через них осуществляются суточные и сезонные циклы. Обучение в жизни каждой особи, видимо, играет малую роль.

Более подвижные по сравнению с земноводными пресмыкающиеся, обладают лучшими способностями к пространственной ориентации,

Большинство видов не совершает дальних миграций и даже при расселении молодняка не преодолевает расстояний, превышающих несколько километров. В этих пределах все пресмыкающиеся способны находить дорогу к своему участку даже из незнакомого места, видимо, используя накопленные знания общих особенностей местного ландшафта. При этом используется не только зрение, но и обоняние и слух. Например, североамериканские болотные черепахи *Chersimys*, унесенные на 1—2 км в заведомо незнакомое места, возвращались на свои участки. Лишь морские черепахи совершают по-настоящему далекие миграции протяженностью до 2 тыс. км (сопоставимы с миграциями птиц). Используя зрение и органы химического чувства, видимо путем астронавигации и различения химизма морских течений, они пересекают океанические просторы, не имеющие иных ориентиров.

Популяционная организация пресмыкающихся сложнее, чем у земноводных. Большинство рептилий в активный период ведет одиночный образ жизни (живет обособленно), что, однако, не исключает постоянного общения с соседями. В результате устанавливаются групповые связи и на их основе возникает известная упорядоченность использования территории, выражающаяся в существовании индивидуальных и групповых участков. У многих видов такие связи непрочны и участки охраняются не строго, что увеличивает число столкновений между животными. Особенно кризисное состояние возникает при расселении молодых, пополняющих взрослую популяцию. У хамелеонов взрослые самцы обладают небольшими охотничьими участками, откуда другие зрелые самцы изгоняются. На участке самца могут жить несколько самок (чаще одна-две). В период размножения самцы особенно строго охраняют свои участки и находящихся на них самок (гарем). В этом случае обычные ритуальные стычки соседей превращаются в ожесточенные драки.

Сходная популяционная организация имеется и у большинства ящериц (рис. 28). У агам каждая взрослая ящерица обладает небольшим участком, но взрослые самки обитают на более крупных участках самцов (по одной — три). Самец охраняет участок, наблюдая за ним со сторожевых пунктов — обычно на кустах. Так же ведут себя древесные игуаны. Их самцы, имеющие индивидуальные участки примерно около 200 м в поперечнике, отличаются нетерпимостью друг к другу.

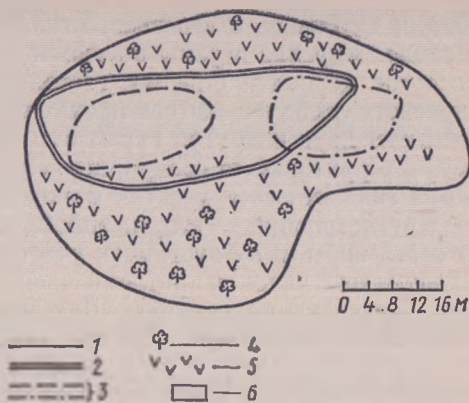


Рис. 28. Индивидуальные участки хоросанской агамы *Agama erythrogastrum* в Бадхызе (по С. В. Смирнову):

1 — границы участка самца-доминанта, 2 — граница участка самца-субдоминанта, 3 — границы участков самок, 4 — деревья фисташки, 5 — участки с травой, 6 — скалистые участки

Самки, спускаясь с деревьев, откладывают яйца в неглубокие ямки в земле. Морские игуаны питаются преимущественно морскими водорослями, держатся стадами, состоящими из групп гаремов — одного взрослого самца и 5—10 самок с молодыми; они располагаются в тесной близости друг к другу. Гарем охраняется самцом, защищающим занятую территорию от соперников. При откладке яиц на берегу каждая самка занимает свой участок и охраняет его.

Круглоголовки — *Phrynocephalus* обычно не отходят далее 5—10 м от своей норы и их охотничьи участки не превышают 80—100 м². Небольшие охотничьи территории площадью всего в несколько квадратных метров имеют гекконы. Древесные обитатели — летучие драконы — *Draco* занимают участки, ограниченные несколькими рядом стоящими деревьями. Наоборот, охотничьи участки крупных ящериц велики. Отдельные особи ведут бродячий образ жизни, перемещаясь в поисках пищи на несколько километров; охотничий участок серого варана — *Varanus griseus*, видимо, не превышает в диаметре 1 км. Гигантские вараны о. Комодо *V. komodoensis* широко бродят по острову; отмечались случаи, когда 5—7 животных охотились совместно. Сходно ведут себя и змеи. Участки, обычно занимаемые парой гадюк, достигают 1,5—4 га. Охотничьи участки щитомордников — *Ancystrodon halys* имеют в радиусе 50—80 м.

Отчетливое территориальное поведение характерно для крокодилов, особенно аллигаторов. Взрослые самцы имеют участки площадью 20—40 га, на которых живет по 2—3 самки, занимающие в пределах участка самца самостоятельные участки. В период размножения самцы обходят свои участки, издавая громкий рев, и идут на ответный призыв самки, последовательно посещая их одну за другой. При вторжении на участок чужого самца происходят стычки, иногда кончающиеся увечьем одного из соперников. Самки откладывают яйца в устраиваемые гнезда и находятся около кладки. После вылупления молоди мать остается с ними 2—3 месяца и защищает их от врагов. У черепах индивидуальные участки, как правило, строго не ограничены.

Территориальные участки рептилий часто неоднородны и состоят из центра активности, охраняемого энергично, и периферии, где возможны встречи с соседями. Участки в некоторых случаях приспособляются хозяевами: создается система тропок, убежищ и укрытий. Роящая деятельность свойственна многим ящерицам, змеям, крокодилам и в меньшей степени черепахам. Чаще вырывается неглубокая норка — углубление, но некоторые виды устраивают более сложные убежища: норы ящерицы шипохвоста — *Uromastix* бывают длиной до 4 м. Сложные норы с входом, скрытым под водой, устраивают крокодилы. Многие пресмыкающиеся используют убежища других животных, особенно норы грызунов.

Охрана территориальных участков обеспечивается не столько химическими метками, сколько активной защитой, что сопровождается серией ритуализированных поз и угрожающих демонстраций. К демонстрационным позам угрозы у крокодилов, гекконов, некоторых других ящериц и змей присоединяются предупреждающие и угрожающие звуковые сигналы.

В период спячки (оцепенения) — в умеренных широтах зимой, а в аридных зонах и при летней засухе — некоторые ящерицы и змеи образуют зимовочные скопления. Летние скопления обычно связаны с размножением; они отмечаются у немногих видов и особенно эффективны у морских черепах и морских змей. В Малаккском проливе однажды было встречено огромное скопление змей *Astrotia stokesii*, занимавшее в длину около 100 км при средней ширине «ленты» 3 м; предполагается, что оно состояло из многих тысяч змей и было связано с размножением. Большими стадами, даже сейчас иногда насчитывающимися сотни и тысячи особей, мигрируют к местам яйцекладки морские черепахи. Каждое стадо, видимо, представляет отдельную популяцию. Существование таких местных популяций отмечено и у сухопутных змей. Многие виды в природе распределены неравномерно: «змеиные» очаги разделены пространствами, где змеи почти или совсем не встречаются. Такое разобщение во многих случаях может определяться не только ландшафтными особенностями, но быть следствием истребления животных.

Оценивая общий уровень популяционной организации пресмыкающихся, необходимо отметить не только ее большую сложность по сравнению с земноводными, но и переходный характер — приближение к сложности, присущей популяциям птиц и млекопитающих. Наиболее существенное отличие от последних заключается в более низком уровне общения и «социальной организованности» пресмыкающихся; взаимодействие и взаимопомощь, возникающие при образовании группировок особей, в жизни пресмыкающихся играют малую роль.

Годовой цикл. У пресмыкающихся он выражается в чередовании активного периода в теплое время года и оцепенения (спячки) в неблагоприятные периоды (зима в умеренных широтах, летняя засуха в аридных областях). К первому периоду приурочены размножение, рост и расселение молодняка, накопление жировых запасов, необходимых для переживания периода оцепенения. Годовые биологические циклы отчетливо выражены у обитателей умеренных широт, слабее в субтропиках и мало заметны в тропических районах. Однако и там при сохранении активности в течение всего года у каждого вида период размножения сменяется временем полового покоя. Лишь некоторые тропические и субтропические ящерицы откладку яиц могут повторять в разные месяцы.

Биологические циклы могут существенно отличаться не только у разных видов, но и у отдельных популяций одного вида. Зеленые черепахи — *Chelonia mydas* в Карибском море откладывают яйца в мае — октябре, на о. Вознесения — в январе — апреле, а на Цейлоне — в июле — ноябре. Сроки размножения (яйцекладки и выхода молодых из яиц) зависят от местных условий и приходится на оптимальные периоды — благоприятную погоду и хорошие возможности питания. Так, среднеазиатские черепахи — *Testudo horsfieldi* в Средней Азии, выходя из зимовочных убежищ ранней весной, сразу приступают к размножению и в мае — июне еще до летней засухи самка успевает отложить три кладки по 2—6 яиц. Из них в августе — октябре вылупляются черепашки, которые остаются зимовать в земле и выходят

на поверхность лишь весной следующего года. В тропических районах Амазонки и Ориноко речная щитоголая черепаха тартаруга — *Podocnemis expansa* размножается в середине сухого сезона. Ящерицы круглоголовки в Средней Азии начинают спаривание осенью и часть самок уходит в зимовку оплодотворенными; спаривание возобновляется следующей весной.

Продолжительность активного периода зависит от температурных условий, выпадения осадков, наличия доступной пищи и способности выносить неблагоприятные условия. Так, далеко проникающая на север обыкновенная гадюка — *Vipera berus* позднее других рептилий впадает в оцепенение, а весной раньше становится активной. Живородящая ящерица — *Lacerta vivipara* в Южной Европе активна около 9 месяцев в году, в средней полосе СССР — примерно 5,5 месяца, а на севере еще меньше. Столь же различна и длительность оцепенения в неблагоприятные периоды. В теплые зимы на Кавказе и в республиках Средней Азии некоторые змеи и ящерицы (щитомордники, гюрзы, эфы, ящурки, круглоголовки) выходят из зимних убежищ в теплые дни. Живущие в теплых постройках агамы и гекконы в Средней Азии вообще не впадают в оцепенение. В тех же местах степные черепахи, пища которых (сочная зеленая растительность) в пустынях и полупустынях высыхает часто уже в конце мая, активны лишь весной и в начале лета, иногда не более трех месяцев: перед летней засухой они впадают в оцепенение и просыпаются лишь следующей весной — их летняя спячка переходит в зимнюю.

Зимуют рептилии в убежищах — естественных укрытиях, норах грызунов, собственных норах (редко). Многие виды ящериц и змей зимуют поодиночке, некоторые — группами, иногда десятками и сотнями. Например, гадюки зимуют чаще поодиночке, по 2—5 особей, но находили и скопления в 200—300 змей.

Важным элементом годового цикла рептилий служат сезонные миграции. Их можно наблюдать у всех видов, но обычно они ограничены небольшими передвижениями с зимних на летние места обитания или на места размножения; такие кочевки измеряются сотнями, иногда всего десятками метров. Гадюки от мест зимовок расползаются на 1—2,5 км, концентрируясь в более кормных участках, часто около берегов водоемов. Регулярные миграции в недавнее время совершали слоновые черепахи на Галапагосских островах: ко времени размножения они переходили из внутренних частей островов к побережью. Для морских змей и морских черепах характерны далекие, строго сезонные перекочевки на сотни и тысячи километров, внешне сходные с сезонными перелетами птиц и кочевками млекопитающих. Зеленая черепаха регулярно совершает миграции на 2000 км от берегов Бразилии к о. Вознесения.

Географическое распространение и положение в биоценозах. Пресмыкающиеся способны жить в значительно более широком диапазоне природных условий, нежели земноводные. Приобретение роговых покровов и наземного типа развития сняло воздействие фактора влажности и лимитирующей оказалась температура, особенно ее нижние пределы. Поэтому в высокие широты проникают лишь немногие виды. В то же

время высокая температура играет малую роль. Пустынные ящерицы и змеи живут в жарких пустынях, хотя большинство из них не способно продолжительное время выносить температуру выше 40° С. Они избегают перегрева, скрываясь в норах и других укрытиях днем и перенося активность на сумеречное или ночное время. Однако некоторые виды способны выдерживать дневной зной и напряженную солнечную радиацию. Так, населяющие пустыни Юго-Западной Азии и Северной Африки шипохвосты — *Uromastix* встречались днем на раскаленной каменистой почве с температурой 53—57° С, а температура их тела достигала 43—45° С. По определению С. Андерсона, критическая температура иранского шипохвоста — *U. loricatus* лежит в пределах 49—50° С. Это намного выше температурного предела остальных пустынных позвоночных. Оптимальные условия рептилии находят в районах с теплым и умеренно влажным климатом. Так, на о-вах Индонезии обитает 150—200 видов пресмыкающихся, в Средней Азии — около 50, в Закавказье — 40, на Северном Кавказе — 28, а в Западной Европе — всего 12 видов. Столь же заметно сокращается обилие видов при подъеме в горы. Верхний предел распространения рептилий в Центральной Азии лежит на высоте около 5000 м над уровнем океана.

Господству пресмыкающихся в фауне мезозойской эры способствовал теплый климат. Во время Альпийского горообразовательного цикла континентальность климата резко усилилась: пресмыкающиеся потеряли господствующее положение прежде всего из-за конкуренции с птицами и млекопитающими именно на фоне общего похолодания. С того времени они почти повсеместно занимают подчиненное положение, даже в теплых аридных районах уступая высшим позвоночным. В то же время, отличаясь от земноводных разнообразным питанием, уровнем метаболизма и общей активностью, пресмыкающиеся играют в биоценозах более значительную роль. В немногих биоценозах пустынь, морских островов и побережий они иногда могут занимать и ведущее положение. К сожалению, точных данных о роли рептилий в круговороте веществ разных районов пока нет, но можно не сомневаться в том, что она почти повсеместно невелика. Лишь местами численность и биомасса рептилий достигают заметных величин. Так, численность степных гадюк — *Vipera ursini* в некоторых местах Предкавказья достигает 20—56 змей на 1 га, в Казахстане — 45 змей на 1 га, по береговым обрывам Азовского моря подсчитано 160 змей на 1 км маршрута. Мелкие ящерицы дают более высокие цифры, но и их биомасса невелика.

Численность рептилий подвержена относительно небольшим колебаниям, что связано в умеренных широтах с длительным оценением в холодное время и в период засух и относительно большой продолжительностью жизни, свидетельствующей о сравнительно невысокой смертности. Такой характер динамики численности рептилий (особенно змей и крокодилов) объясняет быстрое истощение их запасов в природе при сколько-нибудь напряженной эксплуатации.

По наблюдениям в природе наиболее долговечны сухопутные черепахи; они живут до 50—100 лет, а некоторые и до 200 лет. В неволе гвинейская черепаха — *Testudo gigantea* доживала до 150 лет, средне-

земноморская — *T. graeca* — до 100 лет, болотная — *Emys orbicularis* — до 120 лет (в природе обычно 20—25 лет). Миссисипский крокодил — *A. mississippiensis* жил в неволе до 86 лет. Жизнь змей короче. В природе встречаются гадюки — *Vipera berus* в возрасте 11—15 лет. В неволе черно-белая кобра — *Naja melanoleuca* дожила до 29 лет, анаконда — *Eunectes murinus* — до 28 лет, обыкновенный удав — *C. constrictor* — до 23 лет. Гаттерии достигают половой зрелости к 20 годам и живут до 50 лет. Менее долговечны ящерицы. Продолжительность жизни мелких видов не превышает 2—3 лет. Ящурки — *Eremias nigrocellata* в природе встречались только в возрасте около года. Однако крупные игуаны и вараны живут до 50—70 лет.

Значение пресмыкающихся в биоценозах не ограничивается степенью их участия в круговороте веществ, т. е. ролью в пищевых цепях, которая в большинстве случаев скромна. Дополнительное значение имеет роющая деятельность. Последняя более заметна у пустынных видов, но особенно эффектна у миссисипских аллигаторов. Эти крокодилы не только выкапывают, но и поддерживают пруды на заселенных ими болотах: они разрыхляют и разбрасывают задними лапами и хвостом почву, создавая водоем, где вода сохраняется и в период засухи. Аллигаторы поддерживают эти пруды, постоянно выбрасывая на берега грязь и водную растительность. Постепенно вокруг такого водоема возникает невысокий вал, где вырастают ивы, укрепляющие берег корнями; в таких «искусственных» водоемах возникают специфические сообщества и на них кормятся водоплавающие птицы. По берегам пруда аллигаторы роют свои норы. Пруд обычно занимают одиночный самец, самка и выводок или группа молодых крокодилов. При длительных засухах в уцелевших прудах собираются большие группы аллигаторов; в них обостряется борьба за пищу и усиливается истребление молодых (канибализм), что снижает пищевую конкуренцию.

Значение пресмыкающихся для человека

Мелкие ящерицы и змеи, поедая вредных насекомых и других вредителей, приносят некоторую пользу, хотя их потребность в пище невелика: всего около 1 г в день для не крупной ящерицы. Сами они местами служат кормом для некоторых охотничье-промысловых животных. Питающихся мелкими грызунами неядовитых змей местами (Америка, Южная Азия, Африка) держат в домах вместо кошек. Сухопутные черепахи в некоторых районах Средней Азии приносят некоторый ущерб бахчам, посадкам фисташки и другим культурам; роя норы, повреждают земляные сооружения. В рыбозаводных прудах местами некоторый ущерб приносят водяные ужи, поедающие молодую рыб. Сухопутные черепахи, некоторые ящерицы и змеи, прокармливая личинок и взрослых клещей, могут участвовать в хранении и передаче возбудителей болезней человека и домашних животных.

В жарких странах, а в СССР на Кавказе и в Средней Азии местами серьезную опасность для человека представляют ядовитые змеи. Среди них особенно опасны гремучие змеи, кобры, эфы, гюрзы и морские змеи. Ранее от их укусов умирало до 20—30% пострадавших. Сейчас,

благодаря применению лечебных сывороток, смертность уменьшилась до 1—2%. Сыворотки получают, длительное время вводя здоровым лошадям — донорам все возрастающие дозы змеиного яда, а затем берут у них кровь, из которой и готовят сыворотки. Приготавливают моновалентные сыворотки против укуса определенного вида и поливалентные, действующие против ядов нескольких видов змей определенного района. Для получения яда организован вылов ядовитых змей (в ряде районов приведший к резкому сокращению их численности) и создаются специальные змеиные питомники; у нас они есть в Средней Азии. Изучение яда змей привело к созданию на их основе ценных лечебных средств (лахезис, випратокс и др.), применяемых при лечении ревматизма, спазмов сосудов сердца, бронхиальной астмы и некоторых других заболеваний. Поэтому необходимы охрана и разумное использование ядовитых змей.

Мясо крупных ящериц, змей и особенно черепах во многих районах используют в пищу. Гигантские сухопутные черепахи были почти нацело истреблены уже в XVIII—XIX вв. Под влиянием неумеренной охоты резко сократилась и численность морских черепах. Роговой панцирь черепах бисс раньше широко использовали для изготовления разнообразных шкатулок, гребней и т. п.; численность ее тоже резко снизилась. Кожу крупных ящериц, змей и особенно крокодилов издавна использовали для разнообразных поделок. Неумеренный промысел привел к резкому сокращению численности крокодилов, что побудило ряд стран ввести запрет промысла и организовать охрану этих животных. Сейчас созданы хозяйства по разведению крокодилов (Куба, США и др.).

СТАНОВЛЕНИЕ ГОМОИОТЕРМНЫХ (ТЕПЛОКРОВНЫХ) ЖИВОТНЫХ — ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПТИЦ И МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В учебниках зоологии после пресмыкающихся принято рассматривать сначала птиц, а потом млекопитающих. Такой порядок определяется общим значением млекопитающих в жизни биосферы и тем, что к ним относится человек разумный — *Homo sapiens*, с развитием которого связано становление человеческого общества и появление новой формы движения материи — социальной. При этом создается впечатление, что птицы как бы предшествовали млекопитающим. В действительности оба класса возникли независимо от далеко отстоящих друг от друга групп пресмыкающихся, сначала млекопитающие, а потом птицы.

Пресмыкающиеся обособились от земноводных в каменноугольном периоде (карбоне). Этим примитивных пресмыкающихся, еще сохранявших некоторые признаки земноводных, объединяют в группу котилозавров. Уже в конце карбона и в перми котилозавры дают начало разнообразным группам пресмыкающихся. Одна из них — зверозубые пресмыкающиеся — *Theromorpha*, или *Synapsida*, — предшественники млекопитающих — появилась в верхнем карбоне и стала многочисленна в перми; в триасе от них обособились первые звери. В перми от котилозавров обособливаются диапсидные пресмыкающиеся, в триасе давшие ветвь архозавров — *Archosauria*. Примитивные архозавры — псевдозухии — *Pseudosuchia*, или *Thecodontia*, — уже в триасе дали начало крокодилам, разнообразным динозаврам и летающим ящерам. От каких-то мелких псевдозухий обособились птицы.

Таким образом млекопитающие обособились от примитивных пресмыкающихся, еще сохранявших некоторые признаки земноводных, в триасе (примерно 215 млн. лет назад), а птицы — от вполне сложившихся пресмыкающихся лишь в конце триаса или в начале юры (примерно 190—170 млн. лет назад).

Конкуренция и прямое преследование со стороны многочисленных и экологически очень разнообразных пресмыкающихся вынуждало примитивных птиц и млекопитающих заселять наименее благоприятные, не освоенные или мало освоенные пресмыкающимися участки. Эти обстоятельства требовали выработки новых приспособлений для добывания пищи, спасения от врагов, для переживания неблагоприятных физико-химических воздействий. Очевидно, что в этих условиях наилучшим приспособлением помимо перестроек в органах движения,

пищеварения и других было приобретение более гибкого поведения на основе усложнения центральной нервной системы и органов чувств.

Активизация поведения помимо преобразований в нервной системе требовала усиления всех физиологических функций, что обеспечивалось морфологическими перестройками. Поэтому в обоих классах возникли аналогичные, но развившиеся независимо приспособления, поднявшие жизнедеятельность птиц и млекопитающих на более высокий уровень по сравнению с остальными позвоночными. Именно это создало почти равные возможности для обоих классов, в настоящее время господствующих в животном населении суши, а частично и в воде. Поэтому современную (кайнозойскую) эру истории Земли называют нередко эрой млекопитающих и птиц. Такое положение в современной фауне им обеспечивает сложный комплекс приспособлений, в котором можно выделить:

а) механизмы, поддерживающие устойчиво температуру тела при изменчивой температуре внешней среды (гомойотермность, или теплокровность);

б) совершенствование нервной системы, органов чувств и усложнение поведения;

в) расширение связей между особями и на этой основе формирование сложных форм внутривидовой организации, повышающей конкурентоспособность вида в борьбе за существование.

Гомойотермность (или теплокровность) птиц и млекопитающих имеет сходную морфофизиологическую основу — повышение уровня обмена веществ путем интенсификации пищеварения, дыхания, кровообращения, выделения, наличие теплоизолирующих покровов — и достигается путем регуляции образования тепла (теплопродукция организма), его распределения по телу и отдачи во внешнюю среду.

Освобождение тепловой энергии (теплопродукция) происходит при всех окислительных процессах; теплопродукция растет при переваривании пищи (так называемое специфическое динамическое действие пищи) и мышечной работе. Эти механизмы теплообразования функционируют у всех животных, в том числе и у беспозвоночных. У быстро плавающих рыб, например у тунцов, температура тела может повышаться до 35—37° С и оставаться на этом уровне во время движения. У активных пресмыкающихся тоже устанавливается высокая и относительно постоянная температура. Однако в общем тепловом балансе этих животных сохраняется преобладающее значение внешней температуры. Поэтому бесчлениковых и позвоночных, кроме птиц и млекопитающих, относят к экзотермным (т. е. получающим значительную часть тепла из внешней среды). Эффективных механизмов устойчивой терморегуляции у них нет.

Птицы и млекопитающие эндотермны: определенный уровень температуры тела обеспечивается преимущественно за счет внутренних физиолого-биохимических процессов. У представителей обоих классов хорошо развита химическая терморегуляция: рефлекторно, под воздействием теплового центра промежуточного мозга изменяется интенсивность окислительно-восстановительных процессов и тем самым — количество продуцируемого тепла (рис. 29). Большая часть энергии

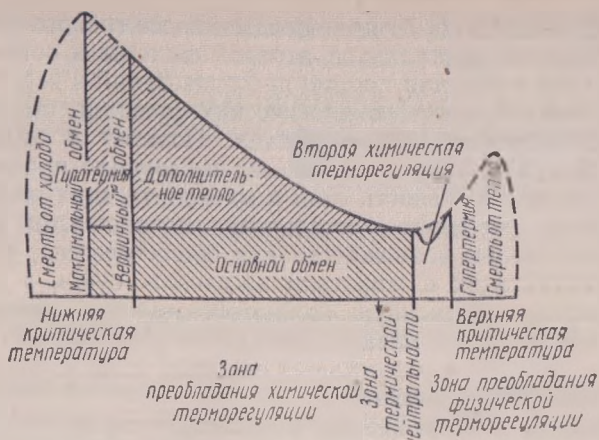


Рис. 29. Общая схема терморегуляции у гомойотермных организмов (по Слониму)

окисления накапливается в аденозинтрифосфорной кислоте, обеспечивающей работу мышц; при ее распаде выделяется тепло. Однако при сильном охлаждении такой фосфорилирующий тип окисления не обеспечивает выделения достаточного количества тепла. Тогда включается свободный или прямой тип тканевого дыхания (без участия аденозин-фосфорных кислот), при котором большая часть освобождающейся энергии выделяется в виде тепла. При истощении энергетических запасов (жиры, углеводы) и невозможности их пополнения теплопродукция падает и теплокровный организм погибает; при этом смерть наступает не от переохлаждения, как обычно думают, а от истощения.

При уменьшении массы тела его относительная поверхность возрастает, увеличивая теплопотери. Поэтому при сходных условиях мелкие птицы и млекопитающие должны тратить на поддержание температуры тела относительно больше энергии, чем крупные виды (рис. 30). Это «правило поверхности» в общей форме приложимо ко всем гомойотермным животным. Поэтому мелкие виды потребляют относительно больше пищи и кислорода, чем более крупные ¹. Однако следует учитывать, что на интенсивности теплопродукции, необходимой для поддержания температуры тела на определенном уровне, сказываются, помимо размеров, многие другие морфоэкологические особенности данного вида: форма тела ², состояние теплоизолирующих покровов, подвижность, пищевая специализация и доступность кормов, их калорийность, суточная и сезонная ритмика активности, характер и микро-

¹ Это объясняет наблюдаемое у широко распространенных видов увеличение размеров северных подвидов по сравнению с южными. Эту закономерность называют «правилом Бергмана»; она имеет много исключений.

² У млекопитающих Арктики по сравнению с более южными видами отмечено укорочение ушей, хвоста, конечностей; эту закономерность называют «правилом Аллена».

климат предпочитаемых мест обитания и т. п.

В регуляции теплопотерь большую роль играет физическая терморегуляция. Изменив положение волосяного (перьевого) покрова, животное увеличивает или уменьшает толщину воздушного слоя и соответственно потери тепла. Повышение теплоизоляционных свойств покровов зимой обеспечивается осенней линькой, во время которой одевается более длинный и густой волосяной (перьевого) покров. У песцов он настолько увеличивает теплоизоляцию, что позволяет даже зимой не повышать потребление кислорода (рис. 31), т. е. довольствоваться прежним количеством

пищи. Изменение просвета периферических кровеносных сосудов и скорости кровотока также изменяет теплоотдачу. Потери тепла снижаются при возрастании отложений жира и соединительнотканном слое кожи (особенно характерно для водных животных). Учащение дыхания и увеличение испарения с поверхности дыхательных путей способствует отдаче избытка тепла и предотвращает перегрев; у млекопитающих этому же служат потовые железы. Значительную роль в терморегуляции играет поведение: использование разнообразных убежищ, ночевки под снегом и многое другое. Характерные для ряда птиц и млекопитающих сезонные кочевки и миграции позволяют им в течение всего года быть в районах, благоприятных по погодным условиям и запасам корма.

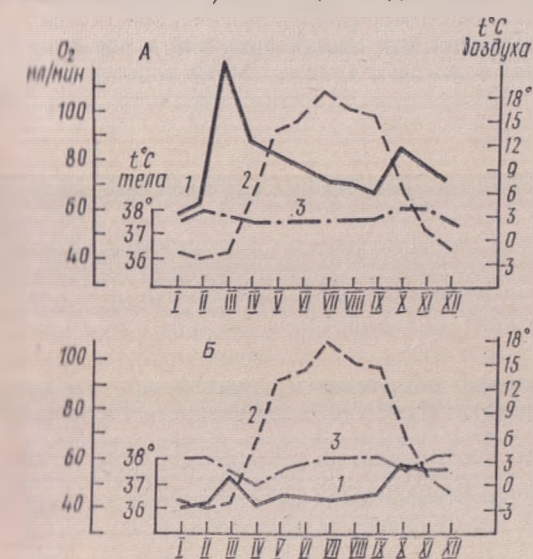


Рис. 31. Потребление кислорода на единицу массы (1) и температура тела (3) у лисины (А) и псца (Б), 2 — температура воздуха

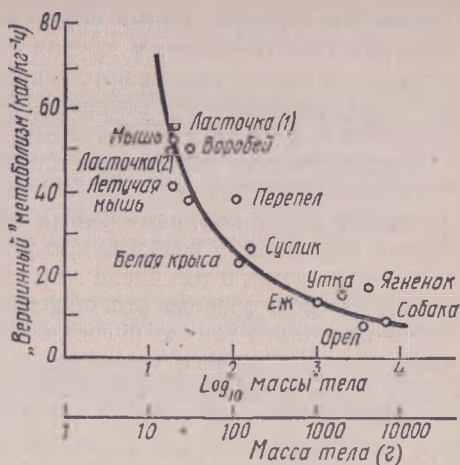


Рис. 30. Зависимость интенсивности метаболизма от массы тела (так называемый закон поверхности; по Слониму)

Характерные для ряда птиц и млекопитающих сезонные кочевки и миграции позволяют им в течение всего года быть в районах, благоприятных по погодным условиям и запасам корма.

Терморегуляция птиц и млекопитающих формируется в ходе индивидуального развития (онтогенеза). У части видов эффективная

химическая терморегуляция устанавливается уже в первые дни после рождения (вылупления), у других — значительно позже, и детеныши на какое-то время оказываются пойкилотермными. Постройка гнезд, нор и других убежищ и обогрев родителями создают благоприятный для роста и развития микроклимат.

Теплокровность обеспечивается высоким уровнем обмена веществ: при низких температурах метаболизм птиц и млекопитающих в десятки раз выше, чем у пойкилотермных позвоночных. Устойчивость «внутреннего климата» — необходимое условие бесперебойной работы всех систем организма, в том числе центральной нервной системы и органов чувств. В свою очередь это обогатило восприятия внешней среды и обеспечило более тонкое и гибкое приспособление к ней изменением поведения. Усиление и усложнение поведения и разнообразие связей между особями совершенствовало популяционную структуру, позволяло быстрее находить пищу, избегать хищников, а устройство гнезд, нор, троп, плотин давало возможность активно приспосабливать среду к своим потребностям.

Теплокровность (гомойотермия), сложная высшая нервная деятельность, разнообразные формы заботы о потомстве, разнообразие используемых кормов и другие особенности позволили птицам и млекопитающим заселить практически весь Земной шар, включая безводные пустыни и самые суровые горные районы, образовать там устойчивые поселения и занять господствующее положение не только во всех биоценозах суши, но и в части морей. Это обусловило значение обоих классов в жизни биосферы и в глобальном круговороте веществ.

Следует еще раз подчеркнуть, что эволюция птиц и млекопитающих протекала параллельно, на различной морфофизиологической основе. Однако общее направление эволюционных преобразований и характер достигнутых биологических результатов в значительной степени оказались сходными.

КЛАСС ПТИЦЫ — AVES

Характеристика класса

Птицы — это покрытые перьями гомойотермные амниоты, передние конечности которых превратились в крылья. По многим морфологическим признакам они сходны с пресмыкающимися. Это сходство выражено в наличии роговых чешуй хотя бы на пальцах задних конечностей и в роговом покрове клюва, в почти полном отсутствии кожных желез. Череп диапсидного типа, но с редуцированной верхней дугой; есть лишь один затылочный мыщелок и сходный с пресмыкающимися набор костей. В конечностях образуются интеркарпальное и интертарзальное сочленения. Ребра несут крючковидные отростки. Артериальная кровь из сердца идет по правой дуге аорты, а схема периферической кровеносной сети близка к таковой рептилий. Сходно строение мочеполовой системы и характер эмбрионального развития.

Однако благодаря многим, но зачастую небольшим морфологическим преобразованиям, затронувшим практически все системы органов и обеспечившим значительную интенсификацию физиологических процессов, был существенно повышен общий уровень жизнедеятельности и создана возможность полета при сохранении способности передвигаться и по суше, и в кронах деревьев, а у части видов — в воде и по ее поверхности. Стали значительно сложнее и разнообразнее поведение, интравидовые отношения и связи с окружающей средой.

Специфические черты организации птиц, отличающие их от пресмыкающихся, многообразны. Тело покрыто перьями, выполняющими теплоизоляционную функцию и обеспечивающими обтекаемость тела; перья образуют несущие плоскости в полете (крылья, хвост). Превращение передних конечностей в крылья сопровождалось перестройкой скелета и мускулатуры конечностей и плечевого пояса. Одновременные преобразования скелета и мускулатуры задних конечностей и тазового пояса обеспечили возможность двуногого хождения по твердому субстрату и плавания. Пневматизация костей увеличила их прочность. Гетероцельный тип позвонков резко увеличил подвижность шеи и головы. Интенсификация зрения и слуха, прогрессивное развитие головного мозга расширили возможности ориентировки в пространстве, улучшили координацию сложных движений, обеспечили усложнение поведения, в том числе и резкого возрастания роли индивидуального опыта, приводящего к выработке сложных условных рефлексов. Формирование способного к сложным движениям клюва, несмотря на редукцию зубов, способствовало разнообразной пищевой специализации и расширило спектр используемых кормов, а перестройки в пищеварительной трубке (обособление мускульного желудка, удлинение кишечника) улучшили усвоение пищи. Образование связанной с легкими системы воздушных мешков интенсифицировало дыхание. Полное разделение большого и малого кругов кровообращения способствовало лучшему снабжению тканей кислородом и питательными веществами и удалению углекислоты и продуктов распада.

Интенсификация дыхания, кровообращения и пищеварения обеспечили возрастание уровня обмена веществ, что вместе с появлением теплоизолирующего покрова привело к становлению гомойотермии: повысилась устойчивость птиц к колебаниям температуры внешней среды и расширились их возможности к расселению. Насиживание яиц и выкармливание птенцов родителями сократило продолжительность ранних этапов онтогенеза и снизило эмбриональную и постэмбриональную смертность.

Гомойотермия, высокая подвижность, сложное и разнообразное поведение — все это позволило птицам широко расселиться по земному шару и заселить практически все наземные местообитания. Часть видов успешно освоила и наземно-водный образ жизни. Однако глубокая специализация к полету привела к ограничению адаптивной радиации класса птиц. Среди них нет видов с подземным и чисто водным образом жизни. Относительно невелики различия в размерах. Отсутствие такой узкой специализации позволило млекопитающим освоить все типы местообитаний, занимаемых птицами (они не всегда могут заселять мелкие океанические острова), и помимо этого заселять почву (подземные виды) и воду; чисто водные формы (китообразные, сирены) полностью утрачивают связи с сушей.

Происхождение и эволюция птиц

Палеонтологические материалы по птицам очень скудны. Несомненно, что птицы обособились от архозавров — Archosauria — господствовавшей в мезозойскую эру многочисленной и разнообразной группы диapsидных пресмыкающихся. Непосредственных предков птиц нужно искать не среди летающих ящеров, а среди наиболее древней группы архозавров — псевдозухий, или текодонтов (Pseudosuchia, seu Thecodontia), которые дали начало и остальным группам архозавров. Псевдозухии по внешнему виду напоминали ящериц и вели наземный образ жизни. У части видов задние конечности были несколько длиннее передних, и при быстром беге животные, вероятно, опирались о землю только задними конечностями. В некоторых особенностях скелета псевдозухий можно усмотреть черты сходства с птицами (детали строения черепа, таза, задних конечностей).

Промежуточные формы между псевдозухиями и птицами, которые показывали бы последовательные стадии развития оперения и преобразования скелета, пока не обнаружены. Предполагают, что некоторые псевдозухии постепенно переходили к древесному образу жизни. Разрастание роговых чешуй по бокам тела и хвоста, по заднему краю конечностей позволяло удлинить прыжки с ветки на ветку (гипотетическая стадия предптицы, рис. 32). Дальнейшая специализация и отбор привели к формированию скелетно-мышечной структуры и оперения крыла (и соответствующих преобразований в других системах органов), обеспечившего возможность сначала планирующего, а затем и активного полета. Оперение тела, возможно, развивалось сначала как приспособление к термоизоляции, а уже потом приобрело и добавочную функцию обеспечения обтекаемости тела; оно сформировалось



Рис. 32. Гипотетический предок птиц — предптица (по Хейльману, 1926)

еще до приобретения способности к полету. У некоторых псевдозухий на теле были удлиненные чешуи с продольным гребнем и мелкими поперечными ребрышками. Видимо, из них путем расчленения и образовалось перо.

Обособление птиц от пресмыкающихся, вероятно, произошло уже в конце триаса — начале юры (190—170 млн. лет назад), но ископаемых остатков древнейших птиц этого периода пока не найдено. В сланцевых песчанниках — отложениях мелководного залива юрского моря (возраст около 150 млн. лет) — были найдены отпечатки перьев и пять различной сохранности отпечатков скелета и оперения наиболее древней из известных нам птиц — археоптерикса — *Archaeopteryx lithographica*, по размерам примерно равного сороке. Его относят к особому подклассу ящерохвостых птиц — Archaeornithes, так как в отличие от современных птиц он имел длинный хвост примерно из 20 позвонков; к боковым поверхностям каждого позвонка крепились парные рулевые перья (рис. 33). Хорошо развито оперение крыла, оперено и все тело. Плечо похоже на птичье, пряжка еще не образовалась, а три хорошо развитых, свободных пальца оканчиваются острыми когтями. Ключицы срослись в вилочку, а лопатка саблевидна; грудина, видимо, еще не имела киля. Задняя конечность птичьего типа, но с примитивными чертами (развита малая берцовая кость, не завершено образова-



Рис. 33. Отпечаток ящерохвостой птицы — археоптерикса

ние цевки). Как и у многих пресмыкающихся, у археоптерикса были брюшные ребра. Череп рептильного типа, но уже с некоторым подобием клюва, с утонченными костями и увеличенными глазницами. На верхней и нижней челюстях в альвеолах сидят зубы. Вероятно, археоптериксы были способны лишь перепархивать с ветки на ветку или планирующим полетом перелетать от дерева к дереву. При перемещениях в кронах они, видимо, использовали хорошо развитые подвижные пальцы крыльев. Несмотря на многие черты сходства с пресмыкающимися, — это, несомненно, птицы. Археоптерикс представляет примитивную, но специализированную боковую ветвь древних птиц. Предками современных птиц, вероятно, были какие-то еще более примитивные ящерохвостые птицы.

Современные и все остальные ныне известные иско-

паемые птицы относятся к подклассу настоящих, или веерохвостых, птиц Neornithes: у них хвостовой отдел позвоночного столба резко укорочен, а последние хвостовые позвонки сливаются в единую косточку — пигостиль, к которой веером прикрепляются рулевые перья. Формируется типичный птичий скелет крыла, на груди образуется киль, завершается образованием цевки, исчезают брюшные ребра и т. д. Примитивных веерохвостых птиц юрского периода пока не обнаружено, хотя несомненно, что в этот период они уже существовали. Наиболее древние остатки веерохвостых птиц обнаружены в отложениях мелового периода (возраст примерно 80—90 млн. лет). Их относят к двум надотрядам. Гесперорнисы — *Hesperornis* sp. были крупные, длиной до метра плававшие и нырявшие птицы, по внешнему облику напоминавшие гагар или поганок (рис. 34). Они утратили способность к полету: передние конечности и пояс сильно редуцированы, а грудина без киля. Ихтиорнисы — *Ichthyornis* sp. и другие были размерами с голубя. Скелет крыла у них типично птичий, а на груди хорошо развит



Рис. 34. Гесперорнис (А) и ихтиорнис (Б) (реконструкция)

птиц; несомненно, они были способны летать. От современных эти меловые птицы отличаются наличием мелких зубов на верхней и нижней челюстях и очень маленьким объемом мозговой полости. Вероятно, это боковые специализированные ветви примитивных веерохвостых птиц. В конце мела — в третичном периоде кайнозойской эры, примерно 70—40 млн. лет назад, идет интенсивная адаптивная радиация веерохвостых птиц и возникает большинство современных отрядов. К сожалению, палеонтологические остатки этого времени малочисленны и не дают представления о характере и темпах эволюции птиц. Резкое увеличение числа видов птиц и формирование современных отрядов по времени совпадает с бурной эволюцией покрытосеменных растений и насекомых: возрастание потенциальных пищевых ресурсов способствовало выработке новых пищевых связей и тем самым обеспечивало интенсивное видообразование птиц.

Система класса и обзор современных групп

Класс птицы — Aves

- + Подкласс I. Ящерохвостые, или древние птицы, — Archaeornithes.
Сюда входит только археоптерикс — ископаемая птица.
- Подкласс II. Веерохвостые, или настоящие, птицы — Neornithes
- + Надотряд Зубастые птицы — Odontognathae
Включает ископаемых нелетающих зубастых птиц мелового периода — гесперорнисов и близкие к ним формы.
- + Надотряд Ихтиорнисы — Ichthyornithes
Ископаемые зубастые летающие птицы мелового периода.
- Надотряд Плавающие — Impennes
 - Отряд Пингвинообразные — Sphenisciformes
- Надотряд Типичные, или новонебные, птицы — Neognathae
 - Отряд Африканские страусы — Struthioniformes
 - Отряд Нандуобразные — Rheiformes
 - Отряд Казуарообразные — Casuariiformes
- + Отряд Эпюрнисообразные — Aepyornithiformes
Страусоподобные крупные птицы Мадагаскара, полностью вымершие в историческое время
- + Отряд Моаобразные — Dinornithiformes
Крупные (масса до 400 кг) и более мелкие страусоподобные птицы Новой Зеландии, полностью вымершие уже в историческое время.
- Отряд Кивиобразные — Apterygiformes
- Отряд Тинамуобразные — Tinamiformes

- Отряд Гагарообразные — Gaviiformes
- Отряд Погапкообразные — Podicipediformes
- Отряд Трубноносые, или буревестникообразные, — Procellariiformes
- Отряд Пеликанообразные, или веслоногие, — Pelecaniformes
- Отряд Аистообразные, или голенастые, — Ciconiiformes
- Отряд Гусеобразные — Anseriformes
- Отряд Соколообразные, или дневные, хищники — Falconiformes
- Отряд Курообразные — Galliformes
- Отряд Журавлеобразные — Gruiformes
- + Отряд Диатримообразные — Diatrymiformes
 - Очень крупные нелетающие ископаемые птицы.
- Отряд Ржанкообразные — Charadriiformes
- Отряд Голубеобразные — Columbiformes
- Отряд Попугаеобразные — Psittaciformes
- Отряд Кукушкообразные — Cuculiformes
- Отряд Сосообразные — Strigiformes
- Отряд Козодоеобразные — Caprimulgiformes
- Отряд Стрижеобразные — Apodiformes
- Отряд Птицы-мыши — Coliiformes
- Отряд Трогонообразные — Trogoniformes
- Отряд Ракшеобразные — Capaciiformes
- Отряд Дятлообразные — Piciformes
- Отряд Воробьинообразные — Passeriformes

Птицы — наиболее многочисленный класс наземных позвоночных животных, объединяющий около 8600 ныне живущих видов. На территории СССР встречается примерно 750 видов из 18 отрядов — около 8,5% видов мировой фауны.

НАДОТРЯД ПЛАВАЮЩИЕ — IMPENNES

Включает один отряд пингвинообразные — Sphenisciformes с 16 ныне живущими видами. Распространены в южном полушарии; большинство видов приурочено к островам Субантарктики, несколько видов встречается по берегам Антарктиды. Не летают. Прекрасно плавают и ныряют; передние конечности преобразованы в ласты (рис. 35) — органы поступательного движения при плавании и нырянии. Короткие задние конечности выполняют только функцию рулей; направленные вперед три пальца соединены плавательными перепонками. На земле стоят и ходят, держа тело вертикально. Кости крыла уплощены, а суставы мало подвижны. Мощен пояс передних конечностей, хорошо развит киль грудины. На короткой и широкой цевке есть отверстия — следы слияния метатарзальных костей. Густо сидящие в коже (аптерий нет), плотно налегающие друг на друга перья успешно противостоят раздуванию ветром и проникновению воды. Теплозащите помогают и отложения жира в соединительнотканном слое кожи. Линька проходит в сжатые сроки (2—3 недели); это время птицы проводят на суше.

Кормятся в море, добывая мелких рыб, моллюсков, ракообразных. Гнездятся колониями, иногда насчитывающими десятки тысяч пар. Пары сохраняются несколько лет. В кладке 1—2 яйца, которые откладываются в короткие щели, под камни, в трещины скал или открыто, на землю. В насиживании участвуют оба партнера, сменяющие друг друга через 1—4 недели. Птенцы вылупляются покрытые густым и



Рис. 35. Водные и околводные птицы (масштаб не выдержан):

Морские птицы: А — топорок; Б — странствующий альбатрос; В — большая баклан; Г — обыкновенная гага (самец и самка); Д — королевский пингвин
 Птицы рек и озер: Е — розовый пеликан; Ж — кряква; З — большая поганка, или чомга; И — лыска; К — якана; Л — обыкновенная чайка; М — скляк; Н — зимородок.
 Птицы болот и побережий: О — серая цапля; П — фламинго; Р — серый журавль; С — коростель; Т — бекас; У — большой крошней; Ф — ходуличик; Х — черная крачка

коротким пухом, зрячие. Родители их кормят три (мелкие виды) — шесть (крупные) месяцев, пока птенцы полностью не оперятся и почти достигнут размеров взрослых. Вне периода размножения кочуют в море, лишь изредка выходя для отдыха на прибрежные скалы или плавающие льды. Мелкие виды пингвинов достигают массы 1,5—3 кг, самый крупный, гнездящийся на береговых льдах Антарктиды, — императорский пингвин — *Aptenodytes forsteri* имеет массу до 40 кг.

НАДОТЯД ТИПИЧНЫЕ, ИЛИ НОВОНЕБНЫЕ, ПТИЦЫ — NEOGNATHAE

Отряд африканские страусы — Struthioniformes

Представлен лишь одним ныне живущим видом — африканским страусом — *Struthio camelus* (рис. 36), сейчас встречающимся в степях и полупустынях Африки. В четвертичном периоде близкие виды жили на Украине, в Иране, Монголии, Китае. Самая крупная из ныне живущих птиц, достигающая массы 75—100 кг. Не летает, быстро бегает. Скелет крыла укорочен, вилочка редуцирована, грудина без киля. В задней конечности только два пальца. Оперение равномерно покрывает все тело (аптерий нет). Перья рассучены: из-за отсутствия крючочков бородки не сцепляются в опахало. Маховые и рулевые выполняют роль украшающих перьев. Самец черный с белыми маховыми и рулевыми, самки коричневато-бурые. Кишечник длинный; мощный мускульный желудок имеет толстую кутикулу. Питаются грубой растительной пищей, в том числе и плодами в плотной колючей скорлупе, которые заглатываются целиком и перетираются в мускульном желудке.

Обычно с самцом держатся 2—5 самок, откладывающих яйца массой около 1,5 кг в общее гнездо. Самец насиживает кладку ночью, самки поочередно днем. Насиживание продолжается 6—7 недель. Птенцы вылупляются покрытые пятнистым пухом, зрячие и, обсохнув, покидают гнездо. Кочуют в сопровождении взрослых, кормятся сами. Размеров взрослых достигают через 6—8 месяцев, а половозрелыми становятся в возрасте 3—5 лет. Из-за неумеренного преследования (используют мясо и перья) численность резко сократилась.

Отряд нандуобразные — Rheiformes

Два вида страусоподобных птиц, населяющих саванны и полупустыни Южной Америки. Более обычен нанду — *Rhea americana* (рис. 36). От африканских страусов отличаются меньшими размерами (масса 20—25 кг), буровой окраской самцов и самок, тремя пальцами на задних конечностях, менее мощным мускульным желудком и более коротким кишечником и т. д. С самцом держатся 2—6 самок. Самец выкапывает гнездовую лунку, в которую самки откладывают яйца. Всего в гнезде бывает от 12 до 20—30 яиц. 6 недель насиживает только самец, он же водит выводок. Птенцы достигают размеров взрослых в возрасте 5—6 месяцев, а половозрелыми становятся в 2—3 года. Из-за усиленного преследования сохранились в немногих районах.



Рис. 36. Птицы открытых ландшафтов (масштаб не выдержан):
 Тундры: А — белая куропатка; Б — белый гусь; В — золотистая ржанка; Г — белая сова; Д — рогатый жаворонок.
 Степи, пустыни: Е — африканский страус; Ж — нанду; З — дрофа;
 И — степной орел; К — саджа; Л — бородатая куропатка; М — саксаульная сойка; Н — черный жаворонок; О — каменка плясунья

Отряд казуарообразные — Casuariiformes

Нелетающие страусоподобные птицы Австралийской зоогеографической области. В степях и кустарниковых пустынях Австралии живут коричневато-бурые, достигающие массы 40—55 кг эму — *Dromaius novae-hollandiae*. Питаются вегетативными частями растений; местами причиняют ущерб, кормясь на посевах. Самка откладывает 8—10 яиц, которые насиживает самец. Он же водит птенцов. Вне сезона размножения держатся стаями, иногда в несколько десятков птиц. В лесах с густым подлеском на Новой Гвинее и в северо-восточной Австралии живут 3 вида казуаров — *Casuarus* sp. Это крупные (масса 80—90 кг) черные птицы с голыми, ярко окрашенными (синими, красными) участками кожи на голове и шее. На голове развит тонкостенный роговой вырост (шлем). Сохранившиеся 6—8 маховых имеют вид толстых и длинных роговых стержней; полагают, что ими казуары раздвигают ветви, пробираясь сквозь кустарники. Держатся одиночками и малочисленными группами. Питаются плодами. Самка откладывает 3—5 яиц, которые насиживает, видимо, только самец; он же водит выводок.

Отряд кивиобразные, или бескрылые, — Apterygiformes

Самые мелкие из страусоподобных бескилевых птиц имеют массу всего 2—3 кг. Три вида одного рода киви — *Apteryx* населяют леса и кустарниковые заросли Новой Зеландии. Скелет крыла и плечевой пояс сильно редуцированы. Клюв длинный и тонкий; в отличие от всех других птиц ноздри расположены на конце клюва. Основной рецептор при поисках корма, видимо, обоняние. Глаза относительно малы. В отличие от других страусоподобных птиц ведут сумеречный образ жизни. Питаются беспозвоночными, длинным клювом вытаскивая их из лесной подстилки. Самка откладывает одно, редко два крупных яйца массой до 450 г (до 20% массы самки). Насиживает преимущественно самец 6—7 недель, он же и водит птенца. Половозрелыми становятся в возрасте 3—5 лет. Сокращение площади лесов и неумеренное преследование уменьшило численность этих птиц. Сейчас киви — национальная эмблема Новой Зеландии — взяты под охрану.

Отряд тинамуобразные, или скрытохвостые, — Tinamiformes

Похожие на куропаток наземные птицы лесов и степей Южной Америки. На грудине хорошо развит киль. Скелет крыла и плечевой пояс типично птичьих. Крылья короткие и широкие. Короткие рулевые прикрыты кроющими хвоста (отсюда и название скрытохвостые). Способны к активному полету, но взлетают неохотно, стараясь убежать от врага. Разнообразные растительные и животные корма собирают на земле. У некоторых видов в природных условиях преобладают самки. Каждая самка откладывает 2—3 кладки, которые насиживают только самцы; они же водят выводки. Таким образом, у этих видов участие самок в размножении ограничивается лишь откладкой яиц. Птенцы вылупляются зрячими, хорошо опушенными, почти сразу

оставляют гнездо и сами кормятся. Водящая выводок взрослая птица временами лишь греет птенцов, защищает их и помогает отыскивать корм.

Отряд гагарообразные — Gaviiformes

В отряд входит 5 видов водных птиц, распространенных по водоемам умеренных и северных широт Северного полушария. Тело и шея удлинненные, узкая голова с прямым тонким клювом. Ноги отнесены назад; направленные вперед три пальца соединены плавательной перепонкой. По суше практически не ходят. Прекрасно плавают и ныряют; полет быстрый, но не маневренный. Питаются рыбой и водными беспозвоночными, которых добывают, ныряя на глубину до 25 м и более. В кладке два яйца, откладываемых в примитивное гнездо, расположенное у кромки воды. Насиживают оба партнера. Птенцы вылупляются покрытые густым одноцветным пухом и, обсохнув, могут уже хорошо плавать и нырять. Достигают размеров взрослых и приобретают способность к полету в возрасте около 1,5 месяца. Все это время родители кормят птенцов.

Отряд поганкообразные — Podicipediformes

Водные птицы, распространенные по водоемам почти всего земного шара. Всего 20 видов. В СССР гнездятся 5 видов; более обычна большая поганка, или чомга, — *Podiceps cristatus* (см. рис. 35). У поганок каждый палец несет широкую кожистую оторочку и заканчивается плоским когтем. Оперение, как и у гагар, очень плотное. По земле не ходят. Прекрасно плавают и ныряют. Полет прямолинейный. Питаются водными беспозвоночными, мелкой рыбой, земноводными. Плавучее гнездо строят в зарослях тростника. В кладке 4—6 яиц. Насиживают оба партнера; оставляя гнездо, прикрывают яйца водорослями. Вылупившиеся птенцы покрыты густым пухом. Окраска их полосатая. Птенцы плавают вместе с родителями; отдыхая, забираются к ним на спину и под крылья. Самостоятельную жизнь начинают после приобретения способности к полету в возрасте 5—6 недель.

Отряд буревестникообразные, или трубконосые, — Procellariiformes

Около 80 видов морских птиц, всю жизнь проводящих в море и связанных с сушей только в период размножения. Большинство видов гнездится в Южном полушарии; часть видов в моря Северного полушария прилетает на зимовку. По внешнему облику напоминают чаек (см. рис. 35). Прекрасно летают, хорошо плавают; нырять могут только с пикирования, погружаясь в воду лишь на небольшую глубину. От других птиц отличаются тем, что ноздри расположены в роговых трубочках, лежащих по бокам или по хребту клюва. Три пальца ноги соединены плавательной перепонкой. Питаются морскими беспозвоночными, рыбами, падалью, отходами с судов. Гнездятся колониями по

морским побережьям. Моногамы. В кладке только одно яйцо. Альбатросы (р. *Diomedea*) имеют массу 8—10 кг и размах крыльев до 3—4 м. Птенцы становятся способными к полету лишь в возрасте около шести месяцев. Различные буревестники много мельче (300—800 г). Гнездятся в расщелинах скал или коротких норах. Птенцы вылетают из гнезд в возрасте около двух месяцев. Самые мелкие трубконосые — качурки (20—200 г). За быстрый и маневренный полет их называют морскими ласточками. Добычу склевывают на лету с гребней волн. Местами трубконосые имеют промысловое значение (собирают яйца и выросших птенцов). Неумеренный промысел резко снизил численность многих видов.

Отряд пеликанообразные, или веслоногие, — *Pelecaniformes*

Очень разнообразные по внешнему облику водные птицы, у которых все четыре пальца соединены общей плавательной перепонкой. Всего около 50 видов. Клювы очень разнообразны. Оперение густое, плотно прилегающее. Аптерии узкие. Окраска самцов и самок сходна. Характер полета различен в разных группах: от медленного, парящего до маневренного стремительного. По земле ходят медленно и неуклюже. Хорошо плавают. Некоторые виды (бакланы, змеешейки) превосходно ныряют, другие (олуши) ныряют только с пикирования. Моногамы. Гнездятся колониями от десятков до сотен и тысяч пар по морским побережьям или крупным пресным водоемам. Небрежно построенное гнездо устраивают на земле, на уступах скал, на заламах тростника, на деревьях. В кладке от 1 до 6 яиц. Насиживают оба партнера. Птенцы вылупляются слепыми и голыми. В гнезде или около гнезда остаются 6—15 недель, пока полностью не оперятся и не станут способными к полету. Родители кормят птенцов. После вылета молодые вместе с родителями кочуют по прибрежным районам моря или крупным озерам. Пищу добывают только в воде.

По крупным водоемам южной зоны СССР гнездятся два вида пеликанов: розовый — *Pelecanus onocrotalus* (см. рис. 35) и кудрявый — *P. crispus*. Это крупные (9—14 кг) белые птицы с длинным плоским клювом и растяжимым кожистым мешком между ветвями нижней челюсти. Летают медленно, часто переходя на планирующий полет. Прекрасно плавают, но не ныряют. Питаются рыбой, которую, как сачком, подхватывают подклювьем. Часто охотятся стаями, подгоняя рыбу к берегу хлопаньем крыльев по воде. Могут ловить и крупную рыбу массой до 2—3 кг. По морским побережьям СССР и кое-где по крупным озерам встречаются 6 видов бакланов р. *Phalacrocorax* (см. рис. 35). Это черные птицы с тонким, крючковатым клювом и длинным жестким хвостом, прекрасно ныряют, добывая рыбу и крупных беспозвоночных на глубинах до 10 м. Иногда охотятся совместно с пеликанами. Выгодна совместная охота обоим видам: когда преследуемые бакланами рыбы поднимаются к поверхности, там их хватают пеликаны, рыбы вновь уходят на глубину, становясь добычей бакланов. Похожие на бакланов змеешейки (р. *Anhinga*) имеют длинный конический клюв. Они населяют крупные озера в тропиках.

При высокой численности местами могут причинять некоторый ущерб на рыбопродуктивных прудах. В крупных смешанных колониях бесногих (бакланы, пеликаны, олуши) на островах у берегов Перу в больших количествах накапливается гуано (высохший помет и трупы погибших птенцов, перемешанные с подстилкой гнезд), которое используется как эффективное удобрение. Местами имеют некоторое промысловое значение: используются в пищу яйца и мясо.

Отряд аистообразные, или голенастые, — Ciconiiformes

Разнообразные по величине (массой от 100 г до 6 кг) длинноклювые, длинношеиные и длинноногие птицы, приуроченные к берегам водоемов и болотам. Отряд включает около 120 видов. Оперение довольно рыхлое. Летают медленно активным или парящим полетом. В воздухе вытянутые ноги далеко выдаются за хвост. Распространены почти повсеместно, кроме высоких широт. Питаются разнообразной животной пищей. Моногамы. Гнездятся колониями, часто включающими несколько видов, реже — одиночными парами. Неряшливо построенные гнезда расположены на заламах тростника, в развилках ветвей деревьев и кустов. В кладке 2—8 яиц. Птенцы вылупляются голыми, с едва прорезавшимися глазами или зрячими, опушенными. Остаются в гнезде до подъема на крыло, либо, полуперившись, лазают в районе гнезда. Кормят птенцов оба партнера. Вне сезона размножения держатся стайками, некоторые виды — поодиночке.

Ц а п л и — Ardeidae — их насчитывают около 60 видов — довольно сильно отличаются по размерам (масса от 100 г до 3—4 кг), но сходны по внешнему облику: конический клюв с острыми режущими краями, длинная, подвижная шея, задний палец по длине почти равен передним. Держатся по берегам водоемов и болотам. Добычу подкарауливают, стоя на мелководье, и схватывают молниеносным движением головы. Реже бродят, выпугивая добычу. В СССР встречается 16 видов. Наиболее обычны серая цапля — *Ardea cinerea* (см. рис. 35) и редко попадающаяся на глаза выпь — *Botaurus stellaris*.

А и с т ы — Ciconiidae отличаются от цапель более крупными размерами (до 5—6 кг), грубым клювом, менее подвижной шеей, укороченным задним пальцем и т. д. Гнездятся одиночными парами. Пищу разыскивают, медленно бродя по лесным полянам, лугам, берегам водоемов. Из 17 видов аистов в СССР встречаются два. Белый аист — *Ciconia ciconia*, обычный в западных районах европейской части СССР и в Средней Азии, держится в культурном ландшафте, гнездясь в поселках и даже городах. Черный аист — *C. nigra* гнездится в глухих лесах.

И б и с ы — Threskiornithidae (0,5—2 кг) имеют длинный, тонкий, изогнутый книзу клюв или (колпицы) уплощенный клюв с лопатообразным расширением на конце. С помощью таких клювов часть добычи вытаскивают в илу и грунте. Кормятся на мелководьях. Гнездятся колониями. На юге СССР встречаются только 4. Более обычны каравайки — *Plegadis falcinellus* и колпица — *Platalea leucorodia*.

К этому же отряду относят и 6 видов фламинго — *Phoenicoptera* teridae. Это крупные (2,5—4,5 кг), длинношейные и длинноногие птицы (см. рис. 35). Массивный клюв сильно перегнут. По краям клюва и мясистого языка расположены роговые пластинки, образующие фильтровальный аппарат. Направленные вперед пальцы ноги соединены плавательной перепонкой. Кормятся на мелководьях, фильтруя воду и ил и отцеживая беспозвоночных и водоросли. Гнездятся колониями на мелководьях соленых озер. Гнезда — столбообразные кучи из ила и ракушек высотой до 0,5 м. Птенцы вылупляются зрячими, покрытыми пухом, с прямыми клювиками. Через несколько дней оставляют гнезда и бродят поблизости. Клюв начинает изгибаться в возрасте около 2 недель. Взлетают в возрасте около двух месяцев; к этому времени формируется фильтрационный аппарат клюва. Распространены sporadично в тропиках и субтропиках. По соленым озерам Южного Казахстана есть несколько колоний розового фламинго — *Phoenicopterus roseus*.

Некоторые виды служат объектами спортивной охоты. Из-за умеренного преследования резко сократилась численность многих видов цапель, добываемых ради «эгреток» — красивых украшающих перьев (сейчас во многих странах продажа этих перьев запрещена). Местами могут причинять небольшой ущерб, кормясь на рыбопродуктивных прудах. Большинство видов можно считать полезными, так как птицы истребляют насекомых — вредителей растительности и врагов икры и молоди рыб. В СССР запрещена добыча фламинго, аистов, белых цапель.

Отряд гусеобразные — *Anseriformes*

Объединяет около 150 видов водных птиц (масса от 200 г до 10 кг). Клюв обычно более или менее уплощенный, покрытый мягким роговым покровом с плотным утолщением на конце клюва (ноготок). Края клюва несут поперечно расположенные роговые пластинки, образующие вместе с пластинками по краям мясистого языка фильтровальный аппарат. У крохалей пластинки краев клюва превращаются в роговые зубчики. Ноги короткие; направленные вперед пальцы соединены плавательной перепонкой. Объемистый мускульный желудок имеет плотную кутикулу. Оперение плотное, прилегающее. Линька маховых происходит одновременно, поэтому на 2—5 недель теряют способность к полету. Полет быстрый. По земле ходят переваливаясь. Прекрасно плавают, многие виды хорошо ныряют.

У части видов пары сохраняются до гибели одного из партнеров (лебеди, гуси); насиживает самка, а самец охраняет район гнезда, выводок водят оба партнера. У многих уток пары образуются только на период спаривания и яйцекладки; насиживает и водит выводок только самка, а самцы собираются в стаи и откочевывают в районы линьки. Гнездо строят вблизи водоема на земле; немногие виды гнездятся в дуплах. Завершив кладку, самка выптывает у себя на брюшке пух, выстилая им лоток и прикрывая яйца при уходе с гнезда. Густо опушенные птенцы уже на следующий день после вылупления хорошо бегают и плавают, а у части видов — и ныряют. Кормятся сами. Взрос-

дан птица лишь защищает птенцов и временами их греет. Взлетают обычно в возрасте 1—3 месяцев. Вне сезона размножения держатся стайками.

Из 21 вида группы, объединяющей гусей и лебедей, у нас встречается 16. Это птицы массой от 1 до 10 кг. Самцы и самки окрашены одинаково. Преимущественно растительноядны, кормятся на суше и на мелководьях. Почти во всех районах СССР, но только на сильно заросших, мало посещаемых человеком крупных водоемах гнездится лебедь-кликун — *Cygnus cygnus*. Очень широко был распространен на территории серый гусь — *Anser anser*, но сейчас из многих районов он почти или стал малочисленным. Только в тундрах Ямала и Таймыра сохранился эндемик нашей страны — краснозобая казарка — *Branta ruficollis*. Это самый маленький (масса около 1 кг) и ярко окрашенный из наших гусей.

Утиные объединяют около 120 видов, из которых в СССР встречается 40. Самцы крупнее самок и ярче окрашены. Наиболее широко распространены гнездящиеся у водоемов всех типов речные утки. Самая крупная из них кряква — *Anas platyrhynchos* (масса до 1,5 кг; см. рис. 35), самая мелкая — чирок свистунок — *A. crecca* (масса около 300 г). Пища разнообразная: процеживая воду и ил, добывают беспозвоночных, едят проростки и мягкие корневища водных растений, на суше собирают желуди и опавшие семена. При кормежке не ныряют, погружая в воду лишь шею и переднюю часть туловища. Нырковые утки гнездятся по морским побережьям и крупным озерам. Пищу добывают преимущественно при нырянии на глубину до 5—10 м. Эти виды более растительноядны, другие питаются водными беспозвоночными и при случае ловят и мелких рыбешек. Из них наиболее широко распространены хохлатая чернеть — *Aythya fuligula* и гоголь — *Mergus clangula*. У гнездящихся в лесной зоне и в тундрах крохалей (г. *Mergus*) основу питания составляет рыба; роговые зубчики по краям клюва помогают удерживанию добычи. По морским побережьям северных широт гнездятся гаги. Более широко распространена обыкновенная гага — *Somateria mollissima* (см. рис. 35), которая местами (Исландия, Кандалакшский заповедник на Белом море, Новая Земля) гнездится большими скоплениями: до сотни и более гнезд на гектар. Пух, которым самка выстилает гнездо, легкий, теплый и прочный. Его используют для вязки теплых изделий, для утепления одежды меховиков и полярников. Пух собирают после вылупления птенцов; одно гнездо дает 20—30 г чистого пуха. Гаги хорошо ныряют и питаются моллюсками и мелкими ракообразными.

В отряде гусеобразных в ранге подотряда относят 3 вида паламандры, встречающихся в Южной Америке. Это грузные птицы (масса до 4 кг), похожие на куриных. Клюв с гладкими краями (без пластинок и зубцов), пальцы не соединены плавательными перепонками, на внутренней стороне крыла два длинных костных шипа в роговых чехлах (бьют ими нападающего хищника), контурное перо равномерно покрывает все тело (нет аптерий). Хорошо летают. Не плавают и не ныряют. Держатся на обширных лесных болотах и по берегам водоемов. Растительноядны. Не относятся к примитивным гусеобразным.

Все виды гусеобразных — объекты спортивной охоты. В последнее время во многих районах мира численность резко уменьшается из-за неумеренной охоты, изменения ландшафтов и загрязнения воды нефтью в местах гнездования, пролета и зимовок. В СССР запрещена добыча лебедей и краснозобой казарки, обыкновенной гаги и некоторых других видов.

Отряд соколообразные, или дневные хищные птицы, — Falconiformes

Отряд объединяет около 270 видов (масса от 60 г до 12 кг) с характерным обликом хищника. Распространены по всему земному шару и заселяют все наземные ландшафты. Клюв короткий, но сильный, с резко загнутым книзу острым концом надклювья. У основания надклювья есть восковица — участок голый, часто яркоокрашенной кожи, на которой открываются наружные ноздри. Очень мощна мускулатура груди и задних конечностей. Крепкие пальцы заканчиваются крупными, изогнутыми когтями. Глаза крупные. Пищевод и зоб сильно растяжимы. Стенки мускульного желудка относительно слабые. Обычно самки крупнее самцов; у части видов окраска самцов более яркая, чем у самок. По земле ходят мало. Полет быстрый, маневренный; многие виды способны к длительному парению. Животоядные. Активны днем. Моногамы. У многих видов пары сохраняются до гибели одного из партнеров. Гнездятся одиночными парами, активно охраняя гнездовой участок; лишь немногие виды гнездятся группами. Гнездо — куча беспорядочно набросанных веток — располагается в развилках ветвей, на уступах скал, на заламах тростника или на земле. Крупные виды откладывают 1—3 яйца, мелкие — до 4—7. Насиживают кладку и кормят птенцов оба партнера. Птенцы вылупляются покрытые пухом, зрячие. В гнезде остаются до приобретения способности к полету 1,5—2 месяца у мелких видов и 3—4 — у крупных.

Отряд разделяется на два подотряда: американских грифов — Cathartae и соколиных (типичных хищников) — Falcones.

Американские грифы — обособленная группа из 6 видов, встречающихся только в Америке. От остальных хищных птиц отличаются рядом мелких деталей (сквозные ноздри и др.). Питаются падалью, разыскивая ее в парящем полете; живую добычу почти не ловят. Численность резко сокращается. Так, самого крупного калифорнийского кондора — *Gymnogyps californianus*, достигающего массы 12 кг и размаха крыльев до 3 м, в 1965 г. насчитывали всего 30—35 особей.

Встречающиеся в СССР 50 видов относятся только к подотряду соколиные.

Семейство ястребиные — Accipitridae объединяет около 200 видов, из которых в СССР встречается 34. Ястребы (тетеревятник — *Accipiter gentilis* и перепелятник — *A. nisus*; см. рис. 37) либо выжидают добычу, сидя в укрытии, либо, пролетая вдоль опушек, хватают выпугнутых животных. Короткие тупые крылья и длинный хвост обеспечивают маневренность, позволяя ястребам преследовать добычу (преимущественно птиц) в кронах деревьев. Крупные хищни-

ки — различные орлы (беркут — *Aquila chrysaetos* и др.) высматривают добычу (зайцев, крупных птиц), паря высоко в воздухе, и затем пикируют на нее; иногда подстерегают грызунов (сусликов и др.), сидя около нор. Луни (полевой — *Circus cyaneus* и др.) — обитатели открытых ландшафтов — медленно летают в нескольких метрах от земли и в коротком броске схватывают добычу: мышевидных грызунов, крупных насекомых, ящериц, мелких птиц. Коршуны (черный — *Milvus korschun* и др.) — типичные полифаги, поедающие насекомых, грызунов, мелких птиц, разнообразную падаль (в том числе и рыб); разыскивают добычу, паря над полями, лугами и водоемами, ходят по земле, схватывая выпугнутых насекомых, караулят грызунов у их нор. Грифы (черный — *Aegypius monachus* и др.) питаются падалью — трупами животных, которую разыскивают, часами паря в воздухе так высоко, что с земли эту птицу, достигающую почти 3 м в размахе крыльев, едва видно.

Семейство соколиные — *Falconidae*. На надклювье имеется предвершинный зубец. Питаются животной пищей, падалью обычно не едят. Основной способ охоты: стремительный полет — бросок на летящую или бегущую добычу. Крупные соколы (кречет — *Falco tinnunculus* и др.) питаются млекопитающими и птицами, нападая даже на животных, которые крупнее них (утки, зайцы). Мелкие соколы (пустельга — *Falco tinnunculus*, кобчик — *F. vespertinus*) питаются мышевидными грызунами и крупными насекомыми, реже ловят мелких птиц.

Большинство видов хищных птиц полезны истреблением различных вредных животных — сусликов, мышевидных грызунов, насекомых. Виды, питающиеся падалью, полезны как санитары. Даже крупные хищники (орлы, соколы и др.), охотящиеся на промысловых животных, полезны тем, что в первую очередь ловят больных и неполноценных особей. Нужно учитывать, что крупные хищники везде малочисленны и поэтому изымают из популяций своих жертв ничтожную часть. До сих пор в некоторых районах крупных соколов, ястребов, беркута используют как ловчих птиц при спортивной, а местами и промысловой охоте. Из-за изменений ландшафтов, отравления ядохимикатами, применяемыми для борьбы с вредителями и сорной растительностью, и прямого преследования численность хищных птиц во многих районах мира резко сократилась. Сейчас во многих странах, в том числе и в СССР, большинство видов соколообразных птиц охраняется.

Отряд курообразные — *Galliformes*

Сюда включают около 250 видов наземных или наземно-древесных птиц характерного куриного облика. Населяют все наземные ландшафты. Клюв короткий, выпуклый. Крылья короткие и широкие. Ноги сильные. От пищевода обособлен объемистый зоб. Мускульный желудок имеет толстые стенки и выстлан плотной кутикулой. Для лучшего перетирания пищи заглатывают камешки, скапливающиеся в мускульном желудке и играющие роль «жерновов». Питаются растительной пищей: вегетативными частями растений, плодами, семенами;

попутно поедают различных беспозвоночных. У многих видов самки крупнее самок и ярче окрашены. Различия в размерах разных видов очень велики: от 45 г до 8—10 кг. В СССР обитает 20 видов из двух семейств (в отряде 8 семейств).

На о-вах Малайского архипелага и в Австралии живут сорные куры — Megapodiidae. Задолго до начала размножения самец роет яму, заполняя ее растительным мусором; высота кучи может быть более 1 м. Постепенно в куче за счет гниения начинает повышаться температура. После этого самка откладывает в вырытые самцом ходы яйца. Самец неотлучно находится у гнезда. Когда температура в гнезде повышается, он раскапывает яму, охлаждая кладку; при снижении температуры, наоборот, насыпает сверху добавочный слой мусора. Инкубация каждого яйца продолжается около 2 месяцев. Вылупившийся птенец покрыт коротким пухом, имеет маленькие крылышки и может немного перепархивать. Выбравшись из гнезда, птенцы скрываются в кустарниках и начинают вести самостоятельную жизнь.

В умеренных и северных широтах Северного полушария встречаются 18 видов тетеревиных — Tetraonidae; в СССР гнездится 8 видов. Ведут древесно-наземный или наземный образ жизни. Лесные виды — глухарь — *Tetrao urogallus*, тетерев — *Lyrurus tetrix*, рябчик — *Tetrastes bonasia* (см. рис. 37) и др. — летом кормятся на земле, а зимой — на деревьях, где объедают почки, сережки, сохранившиеся ягоды и даже хвою. Населяющие тундры и лесотундры, болота и кустарниковые высокогорья белая — *Lagopus lagopus* и тундряная — *L. mutus* куропатки и зимой кормятся на земле, поедая побеги и почки низких кустарников. Белый зимний наряд маскирует птиц на снегу, а развешенное осенью густое оперение пальцев превращает лапы в «лыжи», позволяющие ходить по глубокому снегу.

Гнездо — скудно выложенная растительной ветошью ямка в земле. Часть видов моногамы, но насиживает только самка (белая куропатка, рябчик и др.); выводок водят оба партнера. Другие виды — полигамы, не образующие пар (глухари, тетерева и др.). Спаривание идет по току. Строит гнездо, насиживает кладку и водит выводок только самка. Хорошо опушенные и зрячие птенцы с первого дня кормятся сами. Самка только помогает им находить корм, греет и защищает. В недельном возрасте у птенцов формируются маленькие крылышки; при опасности они могут взлететь на ветку и там затаиться. Месячные птенцы ростом примерно в половину самки могут уже хорошо летать.

Основное семейство отряда — фазановые — Phasianidae — объединяет 175 видов; в СССР встречается лишь 12. Населяют леса, степи и пустыни, в горы проникают до границы вечных снегов. Корм собирают только на земле. Птенцы, особенно в первые дни жизни, как и у тетеревиных, кормятся наземными беспозвоночными. Часть видов полигамы, другие — моногамы, но пары у многих сохраняются лишь на период яйцекладки. Гнезда на земле. Насиживает только самка; у немногих видов выводок водят оба партнера. Птенцы становятся способными к полету в возрасте 1—2 месяцев. Особенно разнообразны фазановые тропической зоны (фазаны, павлины, аргусы, дикie куры, различные перепела и куропатки и др.).

В СССР наиболее широко распространены серая куропатка — *Perdix perdix* и перепел — *Coturnix coturnix* (самый мелкий вид, масса 60—120 г); они более многочисленны в степной и лесостепной зонах, но по вырубкам и полям проникают на север местами почти до Полярного круга. По кустарниковым зарослям южных районов от Кавказа и дельты Волги до Приморья живет обыкновенный фазан — *Phasianus colchicus*, образующий большое число подвидов. По альпийским лугам и скалистым осыпям высокогорий Кавказа, Копет-Дага, Памира, Алтая и Саян распространены 4 вида уларов р. *Tetraogallus*, неправильно иногда называемых горными индейками. В этих же районах от степных и пустынных предгорий до границы снегов живет кеклик или каменная куропатка — *Alectoris graeca*.

В Африке по опушкам лесов и кустарниковым зарослям обитают 7 видов семейства цесарок — Numididae. Они похожи на кур (масса около 1 кг), но перья крапчатые — на темном фоне яркие четкие пятна, на голове и шее есть участки голой, ярко окрашенной кожи. Летают плохо и мало; лишь при опасности залетают на деревья или скалы. В южных районах Северной и в Центральной Америке живут 2 вида диких индеек, выделяемых в семейство индейковых — Meleagrididae.

В отдельный подотряд выделяют гоацина — *Opisthocomus hoazin*, обитающего во влажных лесах бассейна Амазонки. Очень объемистый zob заходит и на переднюю часть грудины (где киль не развит). Питается листьями, плодами и семенами. Небрежно построенное гнездо помещается в развилке веток или на заломе тростника. Гнездятся группами. Птенцы вылупляются зрячие, но почти голые. При опасности прячутся в ветвях, используя при перемещении с ветки на ветку не только задние конечности, но и клюв и крылья; могут птенцы и бегать. Взрослые кормят птенцов отрыжкой из зоба. Видимо, гоацина обособились от очень примитивных куриных птиц.

Практически все виды курообразных — объекты спортивной, а местами и промысловой охоты. У нас промысловое значение имеют рябков, белая куропатка, тетерев, а в некоторых районах — кеклик и серая куропатка. Однако изменение ландшафтов и разнообразные аспекты хозяйственной деятельности человека наряду с неумеренной охотой привели к уменьшению численности многих видов и сокращению их ареалов. Расширение посевных площадей на севере сопровождается расширением ареала серой куропатки, тетерева, перепела. Их численность во вновь осваиваемых районах остается невысокой.

Отряд журавлеобразные — Gruiformes

Объединяет около 190 видов, очень различных по величине (масса от 10 г до 16 кг), внешнему облику и экологическим особенностям. Классификационная система отряда — он разделяется на 8 подотрядов с 20 семействами — отражает разобщенность отдельных групп. Иногда подотряды рассматривают как самостоятельные отряды. В СССР встречается 23 вида — представители 5 семейств трех подотрядов. Это на-

земные птицы, часть из которых заселила болота или перешла к водному образу жизни.

Семейство трехперстковые — *Turnicidae* включает 15 видов мелких птиц (масса 30—100 г), похожих на перепелов. Населяют степи и луга теплых широт Восточного полушария. Своеобразно их размножение. Токуют самки. Спарившаяся с самцом самка откладывает кладку, которую насиживает самец. Самка вновь начинает токовать, спаривается с другим самцом и оставляет его насиживать вторую кладку. Насиживают и водят выводки самцы. Месячные птенцы уже вполне самостоятельны. На лугах Приморского края у нас встречается пятнистая трехперстка — *Turnix tanki*.

Семейство настоящие журавли — *Gruidae* включает 14 видов длинноногих и длинношеих птиц массой от 2 до 15 кг, с прямым копьевидным клювом, спорадично, но широко распространенных по Земле. Населяют обширные болота и луга, некоторые виды — степи. Пары сохраняются много лет. Сложный ток: групповые и парные «танцы». Гнездо на земле. В кладке 1—2 яйца. Вылупившиеся птенцы почти сразу же начинают бродить с родителями; взлетают в возрасте 5—9 недель. Кочующие семьи объединяются в стаи. Преимущественно растительноядны (поедают молодые побеги, корневища, семена, ягоды); попутно ловят мелких животных. Численность многих видов очень низка. В СССР гнездится 7 видов. Только в Северо-Восточной Якутии и в низовьях р. Оби гнездится белый журавль, или стерх, — *Grus leucogeranus*; его общая численность не превышает 300—400 пар. В СССР, как и во многих других странах, охота на журавлей запрещена.

Семейство пастушковые — *Rallidae* объединяет 120 видов (масса от 30 г до 2 кг). Населяют заросли по берегам водоемов, болота и сырые луга. Быстро бегают и ловко лазают в зарослях; некоторые (лысуха — *Fulica atra*; см. рис. 35) хорошо плавают и ныряют; каждый палец у них имеет фестончатую кожистую оторочку. Взлетают неохотно. Гнезда на земле в густых зарослях, у лысух — плавающие. В кладке 6—12 яиц. Насиживают и водят выводок оба партнера. Вылупившиеся птенцы зрячие, покрыты густым, черным пухом, сразу оставляют гнездо. Кормятся сами и их подкармливают родители разнообразной растительной и животной пищей. Ведут скрытый образ жизни и редко попадают на глаза, хотя многие из 10 встречающихся в СССР видов распространены довольно широко. На сырых лугах и окраинах болот во многих районах нашей страны свое присутствие выдают скрипучим криком коростель — *Crex crex* и громким свистом погоньш — *P. porzana*. На заросших водоемах живут лысухи, многочисленные в степной зоне; выводки объединяются в стаи иногда из сотен особей. Это единственный вид пастушковых, имеющий в СССР промысловое значение.

Семейство дрофы — *Otididae* включает 22 вида коренастых птиц (масса 1—16 кг), по внешнему виду похожих на куриных. Самцы крупнее самок. Живут в степях и полупустынях восточного полушария. Питаются разнообразной растительной и животной пищей. Моногамы или полигамы. В кладке 1—5 яиц. Птенцы вылуп-

ляются зрячими и хорошо опушенными; имеют покровительственную окраску и при опасности затаиваются; кормятся сами. В СССР гнездятся 3 вида, ареалы и численность которых в последние десятилетия резко сократилась в связи с хозяйственным освоением степей и полупустынь и неумеренным преследованием. Самый крупный вид — дрофа — *Otis tarda* (см. рис. 36; самцы достигают массы 11—16 кг), ранее широко распространенная почти по всем нашим степям, сейчас изредка гнездится и на посевах озимых.

Отряд ржанкообразные — Charadriiformes

Объединяет около 300 видов преимущественно околородных или водных птиц. Разделяется на 3 подотряда, что отражает основные направления эволюции в пределах отряда. Более примитивен подотряд куликов, в пределах которого широкая адаптивная радиация позволила освоить самые разнообразные околородные биотопы. Выработывая приспособления к более водному образу жизни, от куликов обособились подотряды чаек и чистиковых.

Подотряд кулики — Charadrii включает 13 семейств, объединяющих 180 видов (массой от 20 г до 1 кг). В СССР встречается около 80 видов. Широко распространены по земному шару. Населяют тундры, луга, степи, берега водоемов; немногие виды проникают в леса. Кормятся различными беспозвоночными, собирая их на суше и на мелководье; многие виды, добывая корм, зондируют влажный грунт длинным клювом. Большинство моногамы, немногие виды — полигамы (турухтан, вальдшнеп). У живущих на водоемах в тропиках якан (см. рис. 35) и гнездящихся в тундрах плавунчиков насиживают кладки и водят выводки только самцы. Гнездо — маленькая лунка в земле либо слабо выстланная растительной ветошью, либо совсем без выстилки. В кладке обычно четыре яйца. Подвижные пушистые птенцы с первых дней жизни кормятся сами; взрослые их греют и охраняют, а у немногих видов и подкармливают.

По сырым лугам и болотам во многих районах еще обычен чибис *V. vanellus*. Почти повсюду стал редким большой кроншнеп — *Numenius arquata*, легко отличимый по крупным размерам (масса около 1 кг) и длинному, сильно изогнутому книзу клюву (см. рис. 35). По всей лесной зоне обычны вальдшнепы — *Scolopax rusticola* (см. рис. 37). Их ток называют тягой: на зорях самцы с циканьем и хорканьем летают (тянут) над лесными полянами. По болотам лесной зоны и в тундрах обычны турухтаны — *Philomachus pugnax*. Весной самцы резко отличаются от самок: у них развиваются пышные перьевые «воротники», причем окраска оперения индивидуально очень различна. В тундрах летом многочисленны различные песочники (р. *Calidris*). По мелководьям солоноватых водоемов южных районов СССР обычен очень длинноногий кулик с длинным тонким клювом — ходулочник *Himantopus himantopus* (см. рис. 35). В степях и полупустынях местами встречаются тиркушки (р. *Glareola*), внешне мало похожие на куликов: у них короткий выпуклый клюв, короткие ноги, вильчатый хвост; кормятся на земле, но крупных насекомых ловят и в воздухе.

Подотряд чайки — **Lagi** объединяет около 90 видов (массой от 40 г до 3 кг), распределяемых по трем семействам. В СССР встречается 35 видов двух семейств. Клюв удлинённый, несколько сжат с боков, иногда с крючком на конце. Ноги умеренной длины. Передние пальцы соединены плавательной перепонкой. Крылья длинные, острые. Самцы окрашены как самки. Пищу разыскивают, летая над водой и пикируя на замеченную добычу, добывают ее, бродя по суше или по мелководью, некоторые виды — и при плавании. Поедают мелкую рыбу, различных беспозвоночных; некоторые охотно едят ягоды. Моногамы. Большинство видов более или менее колониальны. Гнезда — от простой лунки в земле до большой, небрежно сложенной груды растительной ветоши — устраивают на земле или уступах скал, у некоторых тропических видов — в развилке ветвей. Кладку из 2—3 яиц насиживают оба партнера. Вылупившиеся птенцы покрыты густым пухом, зрячие; обычно скоро покидают гнездо и бродят поблизости. Взрослых их кормят даже после взлета. Вне периода размножения кочуют стайками по берегам водоемов и в открытом море. Распространены по всему земному шару.

На скалистых обрывах северных побережий колониями, насчитывающими сотни и тысячи гнезд, гнездятся обыкновенные моевки — *Rissa tridactyla*. Почти по всей территории СССР встречается крупная (масса чуть меньше 2 кг) серебристая чайка — *Larus argentatus*, похожая на нее, но более мелкая (около 0,5 кг) сизая чайка — *L. canus* и еще более мелкая (0,3—0,4 кг) речная чайка — *L. ridibundus*, легко отличающаяся от других видов темно-коричневой головой (см. рис. 35). По морским островкам и топким берегам соленых озер юга европейской части СССР местами сохранились тысячные колонии морских голубков — *L. genei* — стройной тонкоклювой белоголовой чайки.

Подотряд чистиковые — **Alcae** включает только одно семейство — **Alcidae**, объединяющее около 20 видов морских птиц, всю жизнь проводящих в открытом море и связанных с сушей только в период размножения. Масса 80 г — 1,2 кг. Форма клюва разнообразная: удлинённый конический, высокий, сильно сжатый с боков или короткий вздутый. Ноги короткие, отнесены назад. Передние пальцы соединены плавательной перепонкой. Часть видов хорошо ходит, другие передвигаются по суше неуклюже. Крылья короткие, узкие. Полет быстрый, но не маневренный. Все виды прекрасно плавают и ныряют на глубину в несколько десятков метров; в воде двигаются, взмахивая крыльями (подводный полет). Окраска самцов и самок сходна. Моногамы. Гнездятся колониями от нескольких пар до сотен и тысяч пар по скалистым обрывам морских побережий северных и умеренных широт. Несколько видов чистиковых птиц и чаек образуют большие смешанные колонии — птичьи базары.

Крупные кайры (р. *Uria*; масса около 1 кг) единственное крупное грушевидное яйцо откладывают без всякой подстилки на уступах скалистых обрывов (на 1 м² могут гнездиться более 20 пар), а остальные виды 1—2 яйца откладывают в укрытии: трещинах скал, под валунами или в норах, вырытых самими птицами (тупик — *Fratercula arctica* в Атлантике, топорик — *Lunda cirrhata*, см. рис. 35, на Тихом

оксиде). Насиживают оба партнера. Птенцы покрыты густым и теплым пухом, зрячие. Родители их кормят. Птенцы кайр оставляют скалы и уплывают с родителями в открытое море в возрасте трех недель, едва достигнув $\frac{1}{3}$ массы взрослых, но уже оперившиеся. Птенцы остальных видов улетают в море в возрасте 4—6 недель, достигнув размеров взрослых. Пищу — мелких рыб и разнообразных морских беспозвоночных — добывают только в воде, плавая и ныряя.

Многие виды куликов, отчасти чайки и чистики — объекты охоты. В некоторых районах, где еще сохранились крупные колонии чистиковых и чаек, они имеют промысловое значение: собирают яйца — при правильно организованном промысле часть птиц возобновляет кладки — и используют мясо взрослых птиц. Чайки и крачки в районе гнездящихся и на пролете уничтожают в водоемах и на полях много насекомых, в том числе и вредных, и мышевидных грызунов (крупные чайки — даже сусликов). Много вредных беспозвоночных уничтожают и кулики. Вред рыбному хозяйству на естественных водоемах обычно сильно преувеличивается: чайки и чистиковые поедают много непромысловой «сорной» рыбы (пищевых конкурентов ценных рыб) и уничтожают беспозвоночных, поедающих икру и мальков. Поедая больных и мертвых рыб, чайки выполняют роль санитаров. В последние годы резко возросла гибель чаек и чистиковых от загрязнения воды нефтью и различными ядовитыми промышленными отходами.

Отряд голубеобразные — *Columbiformes*

Включает около 300 видов преимущественно растительноядных птиц. Хорошо развит зоб. Мускульный желудок с мощными стенками. Перенне плотное. Крылья удлиненные, заостренные. Полет быстрый, маневренный. Хорошо ходят и бегают. Моногамы. Насиживают оба пола. Отряд разделяется на два подотряда, представители которых резко отличаются друг от друга.

Подотряд рябки — *Pterocletes* объединяет всего 16 видов (масса 100—500 г), населяющих сухие степи и пустыни Африки и Южной Азии. Клюв маленький, без восковицы. Ноги короткие. Самцы окрашены ярче самок. Гнездятся группами иногда в десятках километров от водоемов; регулярно летают на водопой. Гнездо — ямка в земле. В кладке 3 яйца. Птенцы вылупляются зрячими, покрытыми пестрым пухом. Родители не только кормят бродящих в районе гнезда птенцов, но и приносят им воду. Кормятся зелеными частями растений и семенами, попутно поедают наземных беспозвоночных. Вне периода размножения кочуют большими стаями. В южных районах азиатской части СССР встречается 2 вида садж и 2 вида рябков. В пустынях и полупустынях от низовий Волги до Забайкалья распространена саджа *Amphiptes paradoxus* (см. рис. 36). Широкие пальцы ее коротких ног растут до когтевых фаланг.

К подотряду голубей — *Columbae* относят около 290 видов. Это птицы средней величины, но есть виды размерами с воробья (масса 30 г) и крупные (до 3 кг). Клюв тонкий, удлиненный, с крючком на

конце. У основания клюва есть восковица, прикрывающая ноздри. Гнездятся поодиночке, редко — группами. Гнездо — рыхлая кучка прутиков в развилке ветвей. Некоторые виды гнездятся в дуплах, в расщелинах скал, в промоинах оврагов. В кладке 2 яйца. Птенцы вылупляются слепыми, покрытые редким нитевидным пухом. Родители кормят их «птичьим молочком»: отторгшимися клетками эпителии зоба и выпотом лимфы; подросшим птенцам дают и разбухшие в зобу семена. Птенцы покидают гнездо оперенными в возрасте 3—4 недели. У части видов в теплых районах в году 2—3 кладки. Кормятся на земле разнообразной растительной пищей, животные корма поедают случайно. В умеренных и жарких широтах распространены повсеместно. В СССР встречается 12 видов. Сизый голубь — *Columba livia* — обитатель предгорий. Его полудомашняя форма — сизарь, сейчас живет в населенных пунктах на большей части территории СССР. По лесной зоне на восток до Западной Сибири распространен вяхирь — *Columba palumbus* (см. рис. 37), устраивающий гнездо в развилке ветвей; живущий тоже в лесах клинтух — *C. oenas* гнездится в дуплах. В последние десятилетия быстро расселяется в Европе (в том числе и по западным районам СССР) и Средней Азии кольчатая горлица — *Streptopelia decaocto*.

Рябки и многие виды голубей — объекты спортивной охоты. Несколько видов вымерло в историческое время (нелетающие голуби дронты Маскаренских островов и др.). В конце прошлого века в Северной Америке был полностью истреблен странствующий голубь — *Ectopistes migratorius*, гнездившийся в лесах колониями, насчитывающими сотни тысяч пар (на одном дереве размещалось до 100—200 гнезд).

Отряд попугаеобразные — Psittaciformes

Объединяет 325 видов птиц древесного образа жизни массой от 10 г до 1 кг с характерным обликом попугая (см. рис. 37). Распространены в тропиках, немногие виды проникают в умеренные широты, в СССР не встречаются. Клюв массивный; острый крючок надклювья нависает над коротким подклювьем. У основания клюва есть восковица, на которой расположены ноздри. Ноги сильные, два пальца направлены вперед, два — назад. Хорошо развит мускульный язык. Есть объемистый зоб. Характерны высокие ассоциативные способности, хорошая память и способность к звукоподражанию (у части видов и человеческой речи). У многих видов яркая окраска; у части развиваются хохлы и длинные хвосты. Самцы по окраске похожи на самок. Моногамы. Большинство видов — дуплогнездники. В кладке от 2 до 8 белых яиц. Птенцы вылупляются голыми и слепыми; выкармливаются обоими родителями. Птенцы оставляют гнездо оперенными в возрасте 4—5 недель у мелких и 2—3 месяцев у крупных видов. Держатся стайками. Пища преимущественно растительная: плоды, семена, многие виды поедают пыльцу и пьют нектар. Крупные виды — объекты охоты. Местами могут причинять некоторый ущерб посевам и плантациям. Ряд видов — опылители.

Отряд кукушкообразные — Cuculiformes

Преимущественно древесные птицы массой от 20 г до 1 кг, распространенные почти по всем материкам, кроме высоких широт, но большинство видов живет в тропиках. Клюв удлинённый, слегка изогнутый. Два пальца ноги направлены вперед, два — назад. Окраска более или менее однотонная, самцы похожи на самок. Питаются различными насекомыми и другими животными. Из 130 видов кукушек более половины видов — типичные моногамы; строят примитивное гнездо, оба партнера насиживают кладку из 2—6 яиц и кормят птенцов, покидающих гнездо в возрасте около месяца. У остальных видов в той или иной степени выражен гнездовой паразитизм. У части видов он выражается лишь в том, что они гнезд не строят, а занимают чужие. У некоторых видов часть самок, занимая чужие гнезда, сами высидывают кладку и выкармливают птенцов, а другие подбрасывают яйца в гнезда своего вида или другим птицам.

Наконец, есть и типичные гнездовые паразиты, никогда не насиживающие своих яиц, а подкладывающие их в гнезда других птиц. В СССР встречается 6 видов кукушек, включая широко распространенную обыкновенную кукушку — *Cuculus canorus* (рис. 37); все они типичные гнездовые паразиты. Кукушки полезны истреблением большого числа насекомых — вредителей леса, в том числе и мохнатых гусениц, которых другие птицы поедают неохотно.

Отряд совообразные — Strigiformes

Около 140 видов ночных хищных птиц, населяющих все ландшафты земного шара. Клюв сильный, с большим острым крючком на конце. У основания клюва есть восковица, прикрытая пучками жестких перышек. Ноги сильные, пальцы заканчиваются крепкими, острыми когтями. Крупные глаза направлены более или менее вперед (увеличивается поле бинокулярного зрения). Очень хорошо развит слух. По краю большого наружного слухового прохода есть складка кожи — зачаток наружного уха. Мягкое пушистое оперение и «бархатистые» маховые и рулевые обеспечивают бесшумный полет: птица не слышит приближающегося хищника, а он хорошо ее слышит. Самцы по окраске сходны с самками, но обычно несколько мельче. Питаются разнообразной животной пищей; наши совы (в СССР гнездится 18 видов) питаются преимущественно мышевидными грызунами и крупными насекомыми; падаль не едят. При ловле добычи ориентируются главным образом на слух, меньше на зрение. Многие черты сходства с соколообразными — результат конвергенции, а не филогенетической близости. Моногамы.

Гнездятся в дуплах, расщелинах скал, углублениях между корнями, в норах грызунов. В годы обилия пищи (грызунов) размеры гнезда увеличиваются. Насиживание начинается после откладки первого яйца. Поэтому в гнезде одновременно могут быть и яйца, и разновозрастные птенцы. Насиживает самка, самец носит ей корм. Птенцы вылупляются слепыми, но опушенными. В гнезде остаются



Рис. 37. Птицы лесов (масштаб не выдержан):

А — рябчик; Б — ястреб-перепелятник; В — вяхирь; Г — жако; Д —
 черный дятел, или желна; Е — тукан; Ж — бородатая неясыть; З —
 кукушка обыкновенная; И — большой носорог, или калао; К — сойка;
 Л — поползень; М — пищуха; Н — хохлатая синица; О — киви; П —
 вальдшнеп

1—6 недель до приобретения способности к полету. Полезны истреблением вредных животных. Заслуживают всяческой охраны. Лишь самые крупные наши совы — белая сова — *Nyctea scandiaca* (рис. 36, масса до 2 кг) и филин — *Bubo bubo* (масса до 3 кг) наряду с мышевидными грызунами и крупными насекомыми ловят промысловых животных: зайцев, уток, куропаток; однако и у них в добыче преобладают вредители.

Отряд козодоеобразные — Caprimulgiformes

Около 90 видов (масса от 50 до 700 г) сумеречного или ночного образа жизни, населяющих леса, степи, пустыни. Приурочены к тропикам, в умеренные широты проникают немногие виды. Клюв маленький, но разрез рта большой: челюстной сустав расположен позади глаза. Длинные щетинки в углах клюва увеличивают размеры открытого рта. Буровато-коричневатая покровительственная окраска делает неподвижно сидящих днем птиц мало заметными. Полет бесшумный, маневренный. Пищу — разнообразных насекомых — ловят на лету; немногие виды ловят добычу, медленно ходя по земле или крупным ветвям. Моногамы. В кладке 1—2 яйца, откладываемых без всякой подстилки в ямку на земле; некоторые виды устраивают гнезда в развилках ветвей или гнездятся в дуплах. Птенцов продолжают кормить в некоторое время после подъема на крыло. В горных тропических лесах Южной Америки живет своеобразный козодой гуахаро — *Steeganis caripensis*. Он питается ягодами и семенами, которые склевывает с ветвей на лету. Гнездятся группами (раньше местами десятками пар) в глубоких темных пещерах, откладывая яйца на уступах стен. В этих же пещерах проводят дни. В темноте пещер ориентируются при помощи звуковой локации. В СССР гнездятся 3 вида. Наиболее широко распространен обыкновенный козодой — *Caprimulgus europaeus*, населяющий леса, степи, предгорья и окраины пустынь.

Отряд стрижеобразные — Apodiformes

Отряд стрижеобразные разделяется на два подотряда, резко отличающихся друг от друга.

Подотряд стрижей — Apodi включает около 60 видов мелких птиц (масса 20—100 г) с маленьким клювиком, с длинными и узкими облеивидными крыльями. Разрез рта большой: челюстной сустав позади глаза. Ноги короткие, слабые. Полет стремительный (до 120—170 км/ч), маневренный. Почти все время проводят в воздухе. В умеренные широты проникают немногие виды. Живут в горах и в лесах, в поселениях человека. Кормятся насекомыми, которых ловят в воздухе; пьют на лету. Многие, в том числе и 5 встречающихся в СССР видов, рыхлое гнездо строят в укрытии — дупле, трещине скалы, щелях построек и т. п. Другие виды скрепленные слюной гнезда прикрепляют к ветвям или крупным листьям. Гнездящиеся в пещерах Юго-Восточной Азии мелкие стрижи саланганы — *Collocalia* строят гнезда из загустевшей на воздухе слюны; гнезда имеют вид перга-

ментообразных чашечек, прикрепленных к стенам. Эти гнезда, используемые в местной кухне, представляют объект промысла. Саланганги способны к звуковой локации. При внезапных похолоданиях взрослые особи широко распространенного у нас черного стрижа — *A. arvensis* откочевывают к югу, а птенцы впадают в оцепенение, в котором могут находиться до 5—8 дней, пока вновь не вернутся взрослые.

Подотряд колибри — Trochilii объединяет 320 видов очень мелких птиц (масса от 1,6 г — размер шмеля — до 20 г). Распространены в Северной и Южной Америке. Некоторые виды живут в субтропических высокогорьях Анд, а один вид на Аляске гнездится почти у Полярного круга. Клюв тонкий и длинный, часто изогнутый. Мускулистый язык при сосании нектара сворачивается в трубочку. Окраска самцов очень яркая, с сильным металлическим блеском; самки и молодые птицы окрашены тускло. Полет быстрый. Выклевывая из цветка насекомых или высасывая нектар, колибри длительное время трепещут в воздухе на одном месте. Ночью при снижении температуры впадают в оцепенение (уменьшается пульс, снижается температура тела), что позволяет экономно расходовать энергетические ресурсы. Утром просыпание продолжается 20—30 мин, во время которого восстанавливается высокий уровень обмена. Пары не образуются. Строит маленькое глубокое гнездо с толстыми стенками только самка, она же насиживает кладку (1—2 яйца) и выкармливает птенцов, которые вылетают из гнезда в возрасте 25—35 дней. Для некоторых растений играют роль опылителей. Изменение ландшафтов и неумеренное преследование (добывают для изготовления украшений и сувениров) привело к уменьшению численности и сокращению ареалов многих видов.

Отряд птицы-мыши — Coliiformes

Включает 6 видов мелких длиннохвостых африканских птиц. Как мыши (отсюда и их название), шныряют в зарослях кустарников, раздирая пищу — насекомых, семена, ягоды.

Отряд трогонообразные — Trogoniformes

Населяют тропические леса обоих полушарий. Насчитывают 35 видов. Питаются плодами, семенами, насекомыми.

Отряд ракшеобразные — Coraciiformes

Объединяет около 200 видов, различающихся по величине (масса от 10 г до 4 кг), внешнему виду и экологическим особенностям. Большинство видов живет в тропиках. Окраска яркая, сходная у самцов и самок. Моногамы. Гнездятся укрыто — в дуплах, расщелинах, в вырытых самими птицами норах — иногда группами. Птенцы вылупляются слепыми, голыми или слабо опушенными; в гнезде остаются до подъема на крыло. Разделением отряда на четыре подотряда подчеркивают обособленность входящих сюда групп.

Подотряд зимородковые — Alcedines включает 100 видов (масса от 10 до 500 г). Большинство видов — с характерным обликом зимородка (см. рис. 35): клюв удлинённый, довольно крупная голова, короткий хвост. Обычно приурочены к берегам водоемов. Высматривают добычу, сидя на ветке. Взлетая, ловят подлетающее насекомое или, пикируя, хватают добычу на земле (крупные насекомые, ящерицы, мелкие грызуны) или на поверхности воды (мелкая рыбешка, мелкие насекомые). В СССР широко распространен голубой зимородок — *Alcedo atthis*, добывающий пищу преимущественно в воде.

В подотряде щурок — Meropos 25 видов стройных птиц с удлинёнными средними рулевыми. Кормятся крупными насекомыми, которых ловят в воздухе или на лету склевывают с ветвей и листьев. Для отдыха садятся на ветки; по земле почти не ходят. В южных районах СССР встречается два вида. Более обычна золотистая щурка — *Merops apiaster*; поселившись около пасеки, могут причинить некоторый ущерб, поедая пчел.

Подотряд ракшевые — Coracii объединяет 24 вида (масса 50—300 г), населяющих леса, степи и предгорья тропиков восточного полушария. У нас встречается три вида. В предгорьях и степях, а в более северных широтах в культурном ландшафте и в разреженных лесах живут тонкоклювые, с большим веерообразным охристо-рыжим хохлом утки — *Upupa epops* и напоминающие галок зеленовато-синие сизоворонки — *Coracias garrulus*. В лесах Приморского края встречается бирокорот — *Euristomus orientalis*. Все они питаются преимущественно крупными насекомыми.

Около 45 видов птиц носорогов (**подотряд Bucerotes**) населяют тропические леса Африки и Юго-Восточной Азии. Это коренастые птицы (масса 150 г — 4 кг) с длинным, толстым, слегка изогнутым клювом и большим роговым выростом (рогом) у основания надклювья (см. рис. 37). Несмотря на внешнюю массивность, клюв легкий, так как образующие его кости губчатые, а роговой вырост полый. Окраска чаще черная, иногда с белыми пятнами. Длинный клюв и расширенная шея позволяют тяжелой птице, сидя на прочной ветке, хватать висящие на тонких веточках плоды. Гнездятся в дуплах. Сначала самки яйцекладки птицы замазывают вход в дупло грязью, пометом и древесной трухой, скрепленных слюной так, что остается лишь небольшое отверстие, через которое самец кормит насиживающую самку, а затем и вылупившихся птенцов. Когда птенцы вырастут, самка при помощи самки вскрывает замурованное дупло, и выводок вылетает.

Отряд дятлообразные — Piciformes

Включает почти 400 видов птиц (масса от 6 до 300 г), ведущих преимущественно древесный образ жизни. Корм собирают в кронах и на стволах, реже — на земле. Моногамы. Гнездятся в дуплах — естественных или выдолбленных самими птицами, немногие роют гнездовые норы. Птенцы вылупляются слепыми и голыми. В гнезде остаются, пока полностью не оперятся и не станут способными к полету. Отряд разделяют на два подотряда.

В подотряд примитивные дятлообразные — *Galbulae* включают 170 видов, у которых признаки древесной специализации не столь четки и многообразны, как у настоящих дятлов. Распространены в лесах и кустарниковых зарослях тропической зоны. Якамаровые — *Galbulidae*, пуховковые — *Vucconidae* и бородачковые — *Capitonidae* — мелкие птицы (масса менее 100 г), питаются насекомыми, плодами и семенами. В лесах Африки и Юго-Восточной Азии живут внешне похожие на синиц 12 видов медоуказчиков — *Indicatoridae*. Питаются различными насекомыми. Разыскивают гнезда ос и пчел, поедая личинок, мед и соты. Способны переваривать воск. Все виды — типичные гнездовые паразиты, подкладывающие яйца в гнезда дятлов и бородачковых. В лесах Центральной и Южной Америки живут 40 видов тукановых — *Ramphastidae* (масса 100—300 г). Очень длинный и внешне необычайно мощный клюв (см. рис. 37) легкий (кости губчатые, рог тонок). Едят плоды; ловят насекомых, грабят гнезда мелких птиц.

Подотряд настоящие дятлы — *Pici* объединяет около 200 видов птиц с типичным обликом дятлов (см. рис. 37), распространенных в умеренных и тропических широтах обоих полушарий (нет в Австралии). Клюв прямой, крепкий, долотообразный. Два пальца направлены вперед, два — назад; когти крепкие, сильно изогнутые. Тонкий и длинный язык может выдвигаться на длину клюва; щетинки на его конце позволяют вытаскивать насекомых из узких щелей и ходов. Липкая слюна, покрывающая язык, облегчает схватывание добычи. При передвижении по стволам дятлы цепляются за неровности коры острыми когтями и опираются на жесткий хвост. Разнообразных насекомых собирают на стволах и ветвях, реже — на земле, и выдалбливают из-под коры и из древесины. Грабят гнезда мелких птиц. Едят семена; зимой выдалбливают семена из шишек хвойных деревьев. Ежегодно в начинающем загнивать дереве долбят гнездовое дупло; немногие виды занимают естественные дупла. Виды, проникшие в безлесные ландшафты, долбят гнездовые норы в обрывах и в термитниках.

В СССР гнездится 13 видов только из подотряда настоящих дятлов. Наиболее широко распространен большой пестрый дятел — *Dendrocopos major*. Самый крупный из наших дятлов — черный дятел, или желна, — *Dryocopus martius* (масса около 300 г) населяет высокоствольные леса. В смешанных и лиственных лесах почти повсеместно живет вертишейка — *Jynx torquilla*, отличающаяся от остальных дятлов более слабым клювом, прямо обрезанным хвостом из мягких рулевых. По вертикальным стволам лазить не может.

Отряд воробьинообразные — *Passeriformes*

Громадный отряд, объединяющий около 5000 видов птиц (т. е. примерно 60% всех ныне живущих птиц), распространенных по всем континентам, кроме Антарктики, имеющих различные размеры, разный внешний облик и экологические особенности. Особенно разнообразны воробьиные тропических лесов. Есть животоядные, растительноядные и всеядные виды. Обычно моногамы, но у немногих видов

еть полигамия. Строят гнезда, иногда очень искусно, в ветвях, расщелинах скал, в дуплах, на земле, в норах грызунов и т. д. Птенцы вылупляются слепыми, голыми или слабо опушенными; в гнезде остаются, пока не достигнут размеров взрослых и не оперятся. Большой объем отряда вынуждает выделять в нем 50—70 семейств, группируемых в четыре подотряда.

Подотряд рогоклювы — Eurylaimi включает 14 видов лесных птиц, распространенных в Африке и Юго-Восточной Азии. По ряду особенностей похожи на ракшеобразных, что свидетельствует о филогенетической близости этих отрядов.

Подотряд кричащие воробьиные, или тиранновые — Clamatores (Tyranni) объединяет около 1000 видов, распространенных в тропиках обоих полушарий. Особенно разнообразны и многочисленны в Южной Америке. Нижняя горлань имеет слабо развитую мускулатуру, но, несмотря на это, часть видов прекрасно поет, а некоторые способны и к звукоподражанию.

В подотряде примитивные воробьиные — Menurae — всего 4 вида, встречающихся в немногих районах Австралии. Птицы лиры (р. *Menura*) внешне напоминают фазанов (масса 500—800 г). Живут в лесах с густым подлеском. Быстро бегает, взлетают неохотно. Токуя, самец расправляет хвост так, что он становится похожим на лиру. Полигамы. Строит гнездо, насиживает единственное яйцо и выкармливает птенца только самка.

Подотряд певчие воробьиные — Passeres (Oscines) включает около 4000 видов. Распространены повсеместно. Лишь в Южной Америке по многообразию видов и по численности уступают кричащим воробьиным. Встречающиеся в СССР 33(видов воробьиных относятся только к этому подотряду. Размеры (масса от 4 г до 1,5 кг), внешний облик, повадки весьма разнообразны. В нижней гортани хорошо развиты 5—7 пар голосовых мышц, а нижние кольца трахеи срастаются в костный барабан — резонатор. Ниже упоминается лишь часть семейств этого подотряда.

Около 70 видов семейства жаворонковые — Alaudidae обитают в открытых ландшафтах. Задний палец заканчивается длинным прямым когтем. Кормятся на земле беспозвоночными и семенами. Гнезда на земле. Самцы часто поют в воздухе. **Семейство ласточковые — Hirundinidae** включает около 80 видов прекрасно летающих острокрылых птичек. Клюв маленький, но разрез рта большой (сустав на уровне глаза). По земле ходят мало. Добычу — различных насекомых — ловят в воздухе или на лету склевывают с ветвей, камней и т. п. Практически космополиты. Гнездятся по долинам рек, опушкам лесов, многие виды — синантропы (гнездятся в поселениях человека). Часть видов строит лепные гнезда из комочков грязи, скрепляя их липкой слюной; другие роют норы в обрывах или гнездятся в дуплах, расщелинах и т. п.

В семействе воронсые — Corvidae около 100 довольно крупных видов (масса 50 г — 1,4 кг). Большеклювые, большеголовые, коренастые птицы. Населяют самые разнообразные местообитания. Гнезда на деревьях, в заламах тостриков, в трещинах обрывов, у не-

которых — в дуплах. Многие виды всеядны. В СССР гнездится 15 видов, в том числе ворон — *Corvus corax* (масса около 1,5 кг), ворона — *C. corone*, грач — *C. frugilegus*, сойка — *P. pica*, сойка — *Garrulus glandarius* и др.

В сырых лесах Новой Гвинеи и Австралии встречается около 20 видов беседковых птиц — Ptilonogynchidae, по внешнему виду напоминающих дроздов. Перед началом размножения самец расчищает площадку диаметром 1—3 м и украшает ее камешками, цветами, ягодами; увядшие цветы и ягоды заменяются свежими. У других видов на площадке строятся шалашики из травы, стенки которого тоже украшаются. При появлении самки идут токовые танцы, в которых участвуют оба партнера, и спаривание. Затем поблизости самка в ветвях строит гнездо, откладывает 2 яйца, насиживает и кормит птенцов.

Семейство райские птицы — Paradisaeidae объединяет около 40 видов. Это подвижные птицы, размерами от синицы до галки, населяют густые леса Новой Гвинеи, несколько видов встречается в Австралии. Самцы окрашены ярко и имеют украшающие перья, образующие хохлы, воротнички, пучки на боках или крыльях и т. п. Самки окрашены тускло. Характерен групповой ток: 10—20 самцов, собравшись в кроне дерева, принимают разнообразные позы, меняют положение украшающих перьев, взлетают с криками и вновь садятся и т. п. Самки подлетают к месту тока и происходит спаривание. Пары не образуются. Вся забота о потомстве падает только на самку. Усиленно преследовались (яркие перья использовались для украшений). Поэтому численность сильно уменьшилась, а ряд видов полностью истреблен.

Около 60 видов мелких подвижных лесных птиц составляет семейство синицевые — Paridae; у нас встречается 13 видов (см. рис. 37). Дуплогнездники; лишь ремезы (*Remiz* sp.) из растительных волокон и пуха вьют мешкообразные гнезда с боковым входом, подвешивая их на тонких ветвях. Кладки до 10 и даже до 16 яиц. Насиживает чаще самка, а самец ее кормит, птенцов выкармливают оба. Кормятся различными насекомыми и их кладками, едят ягоды и семена. Легко привлекаются в культурные ландшафты развеской искусственных гнездовий. Очень полезны как истребители разнообразных вредных насекомых.

Поползневые — Sittidae — короткохвостые птицы с сильным прямым клювом — населяют леса и горы Евразии и Северной Америки. Гнездятся в дуплах или трещинах скал; уменьшают вход в укрытие, замазывая его грязью. Легко лазают по стволам и скалам. Питаются беспозвоночными, семенами, ягодами. Полезны истреблением вредных насекомых. Оседлы. У нас широко распространен обыкновенный поползень — *Sitta europaea* (см. рис. 37). К пищуховым — Certhiidae относятся подвижные птички с длинным, тонким, изогнутым книзу клювом, населяющие леса и горы всех континентов, кроме Южной Америки. Легко лазают по стволам и скалам, выбирают из трещин различных беспозвоночных. У нас обычна обыкновенная пищуха — *Certhia familiaris* (см. рис. 37).

Семейство оляпковые — *Cinclidae* включает всего 5 видов коренастых короткохвостых птиц (масса 50—80 г), живущих по берегам быстро текущих речек Европы, Азии, Северной Африки и Америки. Питаются беспозвоночными и их личинками, изредка ловят мелких рыбешек. Корм собирают, бегая по берегам или ныряя (единственные среди воробьиных ныряющие птицы). Опустившаяся на воду птица держит крылья так, что течением ее прибивает ко дну. Ныряет на глубину 1—1,5 м и пробегает по дну, собирая корм, 10—20 м, под водой остается до 15—20 с. Когда птица складывает крылья, ее, как пробку, выбрасывает на поверхность, и она взлетает. Нырять в воду с медленным течением оляпки не могут. В СССР в предгорных и горных районах более обычна обыкновенная оляпка — *C. cinclus*.

Около 60 видов крапивниковых — *Troglodytidae* живет в лесах, кустарниковых и кактусовых зарослях степей и пустынь, по скалистым побережьям Северной и Южной Америки. Это насекомоядные коренастые птички с тонким и острым клювом, слегка изогнутым клювом. Обыкновенный крапивник — *T. troglodytes* живет не только в Северной Америке, но и на большей части территории Евразии (в том числе и в СССР).

Семейство дроздовые — *Turdidae* объединяет около 400 видов птиц разнообразных размеров (масса 10—200 г) и внешнего облика. Заселяют все наземные ландшафты. Питаются беспозвоночными, семенами, ягодами. В СССР встречается около 50 видов. Это различные дрозды р. *Turdus*, соловьи — *Luscinia*, горихвостки — *Phoenicurus*, каменки — *Oenanthe*, чеканы — *Saxicola* и др. Многие виды — прекрасные певцы. Более 400 видов мелких (вес 6—40 г), певческих птиц включает семейство славковых — *Sylviidae*. Большинство видов встречается только в восточном полушарии, заселяя здесь все ландшафты. Многие виды — прекрасные певцы. Питаются различными беспозвоночными, при случае едят ягоды. Разлетистые. В СССР встречается 50 видов: различные славки — *Sylvia*, пеночки — *Phylloscopus*, камышовки — *Acrocephalus* и др.

Около 400 видов мелких (масса 8—30 г) птиц восточного полушария, населяющих леса, кустарниковые заросли и культурные ландшафты, объединяет семейство мухоловковых — *Muscicapidae*. Часть видов строит гнездо в развилке ветвей, другие гнездятся в дуплах, охотно занимают искусственные гнездовья. Перелетные. Обычно птица сидит на ветке, взлетев, ловит близко подлетевшее насекомое и вновь садится; при малочисленности летающих насекомых собирают их на ветках, листьях и на земле. Иногда едят ягоды. В СССР встречается 14 видов.

Семейство трясогузковые — *Motacillidae* объединяет около 50 видов стройных мелких птиц (масса 20—30 г) с характерным обликом конька или трясогузки, населяющих открытые ландшафты или опушки леса. В СССР встречается 15 видов. Почти повсеместно гнездится белая трясогузка — *Motacilla alba*.

Около 70 видов сорокопутовых — *Laniidae* распространены в Африке, Евразии, Северной Америке. Клюв крепкий, заканчивается крючком. Хвост удлиненный. Держатся по опушкам лесов, по

кустарникам в степях, пустынях и горах. Поедают крупных насекомых, ловят ящериц и мышей, грабят гнезда мелких птиц. Крупную добычу накалывают на сучок и потом разрывают клювом; на сучки около гнезда накалывают и избыток добычи. В СССР встречается 11 видов. Широко распространен сорокопуд жулан — *Lanius cristatus*.

Около 100 видов составляет семейство скворцовые — Sturnidae. Заселяют открытые ландшафты и опушки лесов восточного полушария. Широко распространенный по территории СССР обыкновенный скворец — *Sturnus vulgaris* успешно акклиматизирован в Северной Америке и на многих островах. Гнезда в укрытиях — дуплах, под камнями, в щелях построек и т. п. Кормятся на земле, в ветвях деревьев и кустов, поедая различных беспозвоночных, ягоды, семена проростки растений. Полезны уничтожением массовых видов вредных насекомых. Во время кочевок и перелетов местами могут причинять ущерб, расклеывая вишни, виноград и другие плоды. У нас гнездится 6 видов.

В тропиках восточного полушария распространены около 250 видов мелких (масса 6—20 г), ярко окрашенных птиц с длинными тонкими, часто изогнутыми клювами, которых относят к двум семействам — медососовые — Meliphagidae и нектарницы — Nectariniidae. Питаются нектаром и насекомыми, которых выклевают из цветов. Выполняют роль опылителей.

Около 300 видов ткачиковых — Ploceidae широко распространены в восточном полушарии; более разнообразны в тропиках, особенно в Африке. Большинство видов зерноядны, но едят и ягоды и разнообразных беспозвоночных; птенцов выкармливают обычно насекомыми. Часто гнездятся группами и даже колониями. В СССР встречается 11 видов. Наиболее широко распространены воробьи: домовый — *Passer domesticus* (акклиматизирован в Америке) и полевой — *P. montanus*.

Почти 500 видов включают в семейство вьюрковые — Fringillidae. Распространены они широко (нет в Австралии), заселяют самые разнообразные ландшафты — открытые и лесные — от тундры до гор. Обычно самцы окрашены ярче самок. Многие виды — хорошие певцы. Вне периода размножения держатся стайками. Преимущественно семеноядны, но поедают и много беспозвоночных. Кормятся в кронах, на траве и на земле. Птенцов выкармливают насекомыми. В СССР встречается 70 видов. Более других обычны зяблик — *Fringilla coelebs*, клесты — *Loxia* sp., щегол — *C. carduelis*, чиж — *S. spinus*, снегирь — *P. pyrrhula*, разнообразные овсянки р. *Emberiza* (в СССР их гнездится 24 вида) и др.

Особенности организации птиц

Форма тела. Приспособление к полету обусловило относительно однообразные формы тела. Туловище компактное, более или менее округлое. Голова небольшая, шея длинная и подвижная. Передние конечности — крылья — в спокойном состоянии сложены и прижаты к бокам тела. Оперение обеспечивает обтекаемость тела. Видовые

различия в размерах и форме клюва и головы, длине шеи, длине и форме крыльев и хвоста, длине задних конечностей и форме их пальцев обеспечивают при сохранении общего однообразия приспособление к разным типам движения и питания.

Размеры птиц варьируют в небольших пределах; возможность роста ограничивает возрастание размеров. Масса крупных летающих птиц не превышает 14—16 кг (лебеди, грифы, дрофы) при размахе крыльев до 3—4 м (пеликаны, альбатросы). Самые мелкие из птиц — некоторые колибри с максимальной массой 1,6—2 г. Потеря способности к полету часто приводит к увеличению размеров: масса крупных пингвинов достигает 40 кг, казуаров и африканских страусов — 100—150 кг. Некоторые из вымерших бегающих птиц достигали массы 300—400 кг (эпиорнисы, моа).

Кожа и ее производные. Кожа птиц тонкая, сухая, практически лишена кожных желез. Поверхностные слои клеток эпидермального слоя ороговевают. Соединительнотканый слой кожи подразделяется на тонкую, но довольно плотную собственно кожу, в которой проходят кровеносные сосуды, укреплены окончания (очины) контурных перьев и расположены пучки гладких мускульных волокон, меняющих положение перьев, и подкожную клетчатку — рыхлый слой, непосредственно прилегающий к туловищной мускулатуре; в нем откладываются запасы жира. Единственная кожная железа — копчиковая — лежит на хвостовых позвонках. Она вырабатывает жироподобный секрет, выходящий через протоки, когда птицы надавливают на железу когтем. Птицы смазывают этим секретом перья, что способствует сохранению их эластичности и отчасти повышает водоотталкивающие свойства оперения. Жировые выделения копчиковой железы под воздействием солнечного света превращаются в витамин D, который птицы заглатывают при очистке пера. Копчиковая железа хорошо развита у большинства птиц, ведущих как водный, так и наземный образ жизни (гусеобразные, куриные и др.); лишь у немногих наземных и водных птиц она развита слабо (бакланы, цапли) или отсутствует (страусоподобные, дрофы, некоторые попугаи).

Парастанная ороговевающая эпидермального слоя кожи образует роговой покров клюва — рамфотеку. Роговые чешуйки рептильного типа покрывают пальцы, цевку, а иногда и часть голени. Последние кончики пальцев ног покрыты роговыми когтями. У самцов некоторых птиц (например, у фазановых) на цевке образуется костный нарост, покрытый острым роговым чехлом, — шпора. Специфический для птиц перьевой покров — тоже роговые образования эпидермального слоя кожи.

Основной тип пера — контурное перо. Оно состоит из прочного наружного рогового ствола, по бокам которого расположены мягкие наружное и внутреннее опахала (рис. 38). Часть ствола, к которой прикрепляются опахала, называют стержнем; он в поперечнике имеет трапециевидную форму. Нижняя, лишенная опахал часть ствола называется очинком и имеет округлое сечение; основание очина погружено в кожу и укрепляется в перьевой сумке. Каждое опахало образуется отходящими от боковых сторон стержня удлиненными роговыми

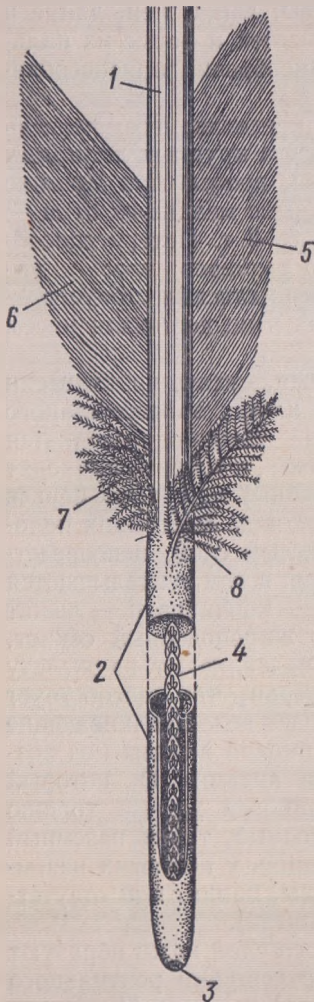


Рис. 38. Контурное перо (общий вид снизу):

1 — ствол (стержень), 2 — очин (на рисунке частично вскрыт), 3 — отверстие очина, 4 — дужка, 5 — наружное опахало, 6 — внутреннее опахало, 7 — пуховая часть опахала, 8 — добавочный стержень

пластинками — бородками первого порядка, от которых в свою очередь отходят многочисленные более тонкие бородки второго порядка (бородочки) с расположенными на них мелкими крючочками. Крючочки, сцепляясь с соседними бородками, образуют упругую пластинку опахала. Если, например при ударе, крючочки разойдутся и опахало «разорвется», птица, кивком поправляя перо, заставит крючочки вновь сцепиться, и структура пера восстановится. Обычно в самой нижней части пера бородки более тонкие и пушистые, без крючков; это пуховая часть опахала, функция которой — удерживать у кожи слой воздуха. У оседлых птиц зимнее перо имеет более развитую пуховую часть, чем летнее. У части птиц (куриные и др.) от брюшной поверхности стержня на уровне нижнего края опахала отходит добавочный стержень (рис. 38, 8), мягкие, ветвящиеся бородки которого тоже не имеют крючочков. Развитие пуховых добавочных стержней увеличивает теплоизолирующие качества пера.

Многообразная окраска птиц обеспечивается как накоплением в клетках пера в период его формирования пигментов, так и микроскопическими особенностями структуры пера. Основные типы пигментов — меланины и липохромы. Накапливающиеся в роговых клетках глыбки и зернышки меланинов обуславливают черную, бурую и серую окраску. Липохромы в виде жировых капель или хлопьев залегают в роговом веществе, обеспечивая красную, желтую и зеленую окраски. Сочетание в одном и том же участке пера разных пигментов усложняет окраску. Белый цвет обусловлен наполненной воздухом бесцветной роговой массой пера. Свойственный перу многих птиц меняющийся по оттенку металлический блеск создается благодаря интерференции света в наружных оболочках роговых клеток.

Пигменты, окрашивающие перо, повышают его механическую прочность. Окраска оперения имеет разнообразное значение: облегчает встречу особей одного вида, предотвращает межвидовые столкновения, часто делает птицу малозаметной в ее обычном местообитании и т. п.

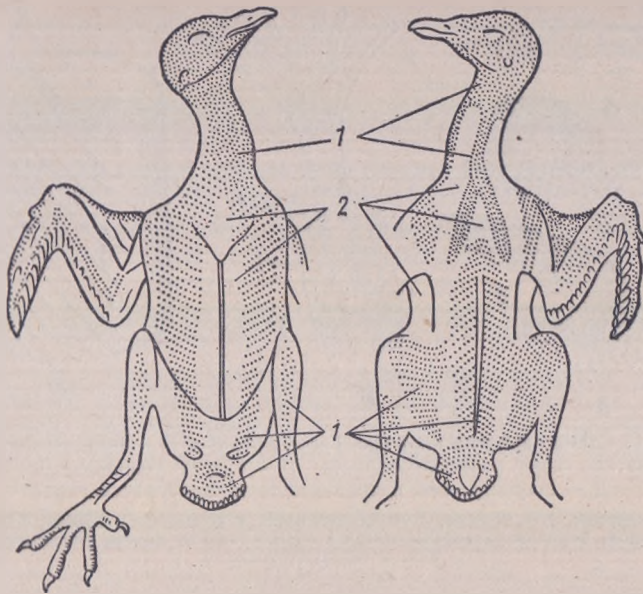


Рис. 39. Расположение птерилий (1) и аптерий (2) на коже голубя

Контурные перья, покрывающие все тело птицы, укреплены в коже на особых полях — птерилиях (рис. 39), разделенных аптериями — участками кожи, на которых перья не растут. Такое расположение шпательобразно налегающих друг на друга перьев позволяет закрыть все тело минимальным числом перьев. Лишь у немногих птиц, преимущественно не летающих (страусоподобные, пингвины), перья равномерно распределены по всей поверхности кожи. Длинные и особо длинные перья образуют плоскость крыла; их называют маховыми. Первостепенные маховые прикрепляются к заднему краю скелета кисти, второстепенные — к задневерхней стороне локтевой кости. Маховые перья расположены так, что наружное опахало покрывает лишь часть более широкого внутреннего опахала соседнего пера. При опускании крыла перья образуют сплошную плоскость, давящую на воздух (рис. 40). При поднимании крыла маховые несколько поворачиваются и между ними образуются щели, через которые проходит воздух. Длинные и прочные перья, образующие плоскость хвоста, называют рулевыми.

Под контурными перьями лежат пуховые перья; у них тонкий стержень, а бороздки не несут крючочков, поэтому не образуется сцеплен-

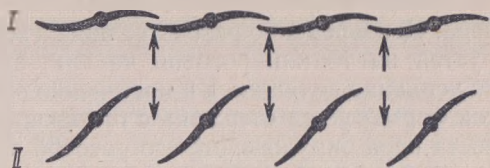


Рис. 40. Схема положения маховых перьев (в поперечном разрезе) и направление сопротивления воздуха (стрелки) при опускании крыла (I) и при его подъеме (II) (по Гессе)

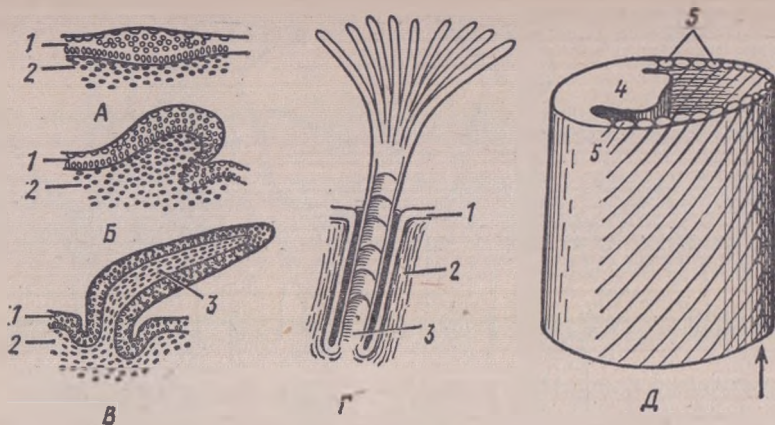


Рис. 41. Схема развития пера (по Гессе). А; Б и В — продольные разрезы зачатков пера разного возраста; Г — разрез развивающегося пера; Д — стереограмма развивающегося контурного пера:

1 — эпидермис, 2 — корium, 3 — сосочек пера, 4 — зачаток стержня, 5 — зачаток бородок, бородки разворачиваются в обе стороны от линии, указанной стрелкой, и образуют опахало

ное опахало. Пух — это пуховое перо, у которого резко укорочен стержень и длинные, сильно опущенные бородки отходят пучком от конца очина. Пух и пуховые перья либо равномерно покрывают все тело (гусеобразные, веслоногие и др.), либо расположены только по аптериям (цапли, совы, многие воробьиные). Пух и пуховые перья обеспечивают теплоизоляцию. У многих птиц по всему телу расположены нитевидные перья с тонким стволом и редкими короткими бородками. Они служат датчиками, сигнализирующими о токах воздуха под перьевым покровом. В углах рта у многих птиц расположены щетинки; это перья с упругим стержнем, утратившие бородки. Они выполняют осязательную функцию, а у части видов, ловящих на лету мелкую добычу (козодои, ласточки, стрижи), увеличивают размеры ротового отверстия.

Развитие пера. В результате разрастания клеток эпидермиса и кутиса на коже образуется бугорок (рис. 41, А, Б; он подобен зачатку чешуи пресмыкающихся), постепенно разрастающийся в виде направленного назад выроста, основание которого углубляется в кожу, образуя влагалище пера. Соединительнотканная часть выроста превращается в пронизанный кровеносными сосудами сосочек растущего пера. Одновременно разрастающийся эпидермальный слой дифференцируется на тонкий роговой чехлик, закрывающий растущее перо, а из усиленно делящихся и постепенно ороговевающих подлежащих клеток формируется стержень с отходящими от него бородками. По мере роста пера окружающий его роговой чехлик постепенно сдвигается, а бородки распрямляются, образуя опахало. Полностью выросшее перо — мертвое образование, удерживаемое плотно прилегающими к очину стенками влагалища и мускульными пучками корнума. Их сокращение позволяет менять положение пера (распушать или, наоборот,

рот, прижимать оперение). Сосочек засыхает; от него в очине пера остается лишь пленчатая душка (см. рис. 38, 4).

Со временем перья изнашиваются и выпцвтают, ухудшаются их механические и теплоизоляционные свойства. Поэтому происходит периодическая смена пера — линька. Полная линька со сменой всех перьев обычно проходит в конце лета, после завершения размножения. Обычно при этом лётные способности птиц заметно не ухудшаются. Однако у некоторых групп (гусеобразные, пастушки, журавли и др.) смена контурных перьев по телу идет постепенно, а маховые и рулевые с их кроющими выпадают одновременно, и птица лишается способности к полету (мелкие утки — примерно на 20 дней, лебеди — почти на 1,5 месяца); линяющие птицы держатся в труднодоступных местах. У части видов в году бывает не одна, а две линьки. Вторая обычно идет ранней весной и захватывает не все оперение: рулевые и маховые не сменяются. Наличие двух линек обеспечивает возможность сезонного изменения окраски и качества оперения. Так, у тетеревиных во время осенней линьки развиваются более длинные покровные перья с сильнее развитой пуховой частью опахала и с длинным, пушистым добавочным стержнем, что существенно повышает теплоизолирующие качества зимнего наряда по сравнению с летним. У оседлых мелких птиц в зимнем наряде бывает больше перьев, чем в летнем, что тоже обеспечивает лучшую теплоизоляцию зимой: например, у чижей в зимнем наряде 2100—2400 перьев, а в летнем — около 1500.

Двигательная система и основные типы движения. Движения птиц многообразны: ходьба, прыжки, бег, лазанье, плавание, ныряние, полет. Они обеспечиваются как изменениями опорно-мышечной системы, так и преобразованиями других систем органов, осуществляющих координацию движений и ориентировку в пространстве, создающих необходимые энергетические резервы. Своеобразная особенность скелета птиц — хорошо выраженная пневматичность костей. Плоские кости имеют губчатое строение, сохраняя большую прочность при небольшой толщине. Трубочатые кости тоже тонкостенны, а полости внутри них заполнены частично воздухом, частично — костным мозгом. Эти особенности обеспечивают повышенную прочность отдельных костей и заметно их облегчают. Нужно, однако, обратить внимание на то, что общая масса скелета составляет 8—18% массы тела птиц — примерно столько же, сколько у млекопитающих, у которых кости толще, а воздушные полости в них отсутствуют. Это объясняется тем, что у птиц облегчение костей позволило резко увеличить их длину (длина скелета ноги, а особенно крыла в несколько раз превышает длину туловища), заметно не повышая общей массы скелета.

Как и у других высших позвоночных, скелет птиц подразделяется на осевой скелет и связанную с ним грудную клетку, череп, скелет конечностей и их поясов (рис. 42).

Осевой скелет — позвоночный столб подразделяется на пять отделов: шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой. Число шейных позвонков изменчиво — от 11 до 23—25 (лебеди). Как и у пресмыкающихся, первый позвонок — атлас, или атлант, — имеет форму костного кольца, а второй — эпистрофей — сочленяется с ним зубо-

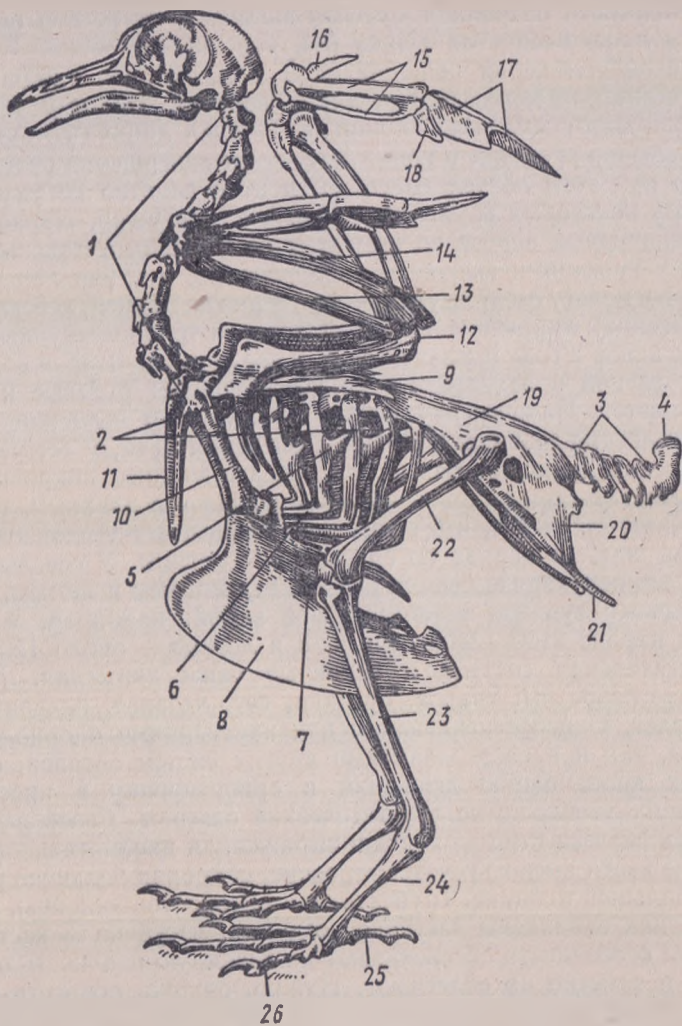


Рис. 42. Скелет голубя:

1 — шейные позвонки, 2 — грудные позвонки, 3 — хвостовые позвонки, 4 — пигостиль, 5 — спинная часть ребра с крючковидным отростком, 6 — брюшная часть ребра, 7 — грудина, 8 — киль грудины, 9 — лопатка, 10 — кораконд, 11 — вилочка, 12 — плечо, 13 — лучевая кость, 14 — локтевая кость, 15 — пястно-запястная кость (пряжка), 16 — первый палец, 17 — второй палец, 18 — третий палец, 19 — подвздошная кость, 20 — седалищная кость, 21 — локтевая кость, 22 — бедро, 23 — голень, 24 — цевка, 25 — первый палец, 26 — четвертый палец

видным отростком; это обеспечивает подвижность головы относительно шеи. Остальные шейные позвонки птиц гетероцельного типа, длинное тело каждого позвонка спереди и сзади имеет седлообразную поверхность (в сагиттальном разрезе позвонки опистоцельны, а во фронталь-

ном — процельны). Сочленение таких позвонков обеспечивает их значительную подвижность относительно друг друга в горизонтальной и вертикальной плоскостях. Прочность соединений позвонков усиливается наличием суставных отростков на основаниях верхних дуг, образующих между собой скользящие суставы. Шейные ребра птиц рудиментарны и срастаются с шейными позвонками, образуя канал, по которому проходят позвоночная артерия и шейный симпатический нерв. Только последние одно-два шейных ребра сочленяются с шейными позвонками подвижно, однако до грудины они не доходят. Особенности шейных позвонков вместе со сложно дифференцированными шейными мышцами позволяют птицам свободно поворачивать голову на 180° , а некоторым (совы, попугаи) и на 270° . Это делает возможным сложные и быстрые движения головой при схватывании подвижной добычи, чистке оперения, постройке гнезда; в полете позволяет, сгибая или разгибая шею, в определенных пределах менять положение центра тяжести, облегчает ориентировку и т. п.

Грудных позвонков у птиц 3—10. Они срастаются друг с другом, образуя спинную кость, и очень тугим суставом соединяются со сложным крестцом. Благодаря этому туловищный отдел осевого скелета становится неподвижным, что важно при полете (колебания туловища не мешают координации летательных движений). К грудным позвонкам подвижно причленяются ребра. Каждое ребро состоит из двух отделов — спинного и брюшного, подвижно сочленяющихся друг с другом и образующих угол, вершиной направленный назад (рис. 42, 5—6). Верхний конец спинного отдела ребра подвижно причленяется к поперечному отростку и телу грудного позвонка, а нижний конец брюшного отдела — к краю грудины. Подвижное сочленение спинного и брюшного отделов ребер между собой и подвижное их соединение с позвоночным столбом и грудиной наряду с развитой реберной мускулатурой обеспечивают изменение объема полости тела. Это один из механизмов интенсификации дыхания. Прочность грудной клетки усиливается крючковидными отростками, укрепленными на спинных отделах и налегающих на последующее ребро. Большая грудина имеет вид тонкой широкой и длинной пластинки, на которой у всех птиц (кроме страусоподобных) расположен высокий киль грудины (*crista sterni*). Большие размеры грудины и ее киль обеспечивают место для прикрепления мощных мышц, двигающих крыло.

Все поясничные, крестцовые (их два) и часть хвостовых позвонков неподвижно срастаются друг с другом в монолитную кость — сложный крестец (*suprasacrum*). Всего в него входят 10—22 позвонка, границы между которыми не видны. Со сложным крестцом неподвижно срастаются кости тазового пояса. Это обеспечивает неподвижность туловищного отдела и создает прочную опору для задних конечностей. Число свободных хвостовых позвонков не превышает 5—9. Последние 4—8 хвостовых позвонков сливаются в уплощенную с боков копчиковую кость *pygostyle* (рис. 42, 4), к которой веером прикрепляются основания рулевых перьев. Укорочение хвостового отдела и образование пингостилия обеспечивает прочную опору хвосту при сохранении его подвижности. Это важно, так как хвост не только выполняет

функцию добавочной несущей плоскости, но участвует и в управлении полетом (как тормоз и руль).

Череп птиц похож на череп рептилий и может быть отнесен к диапсидному типу с редуцированной верхней дугой. Череп тропиказальный (глазницы расположены впереди головного мозга), образован тонкими губчатыми костями, границы между которыми отчетливо видны лишь у молодых птиц. Это, видимо, связано с тем, что соединение при помощи швов невозможно из-за небольшой толщины костей. Поэтому череп относительно легок. Своеобразна по сравнению с пресмыкающимися и его форма: резко увеличен объем мозговой коробки, глазницы большие, челюсти лишены зубов (у современных птиц) и формируют клюв. Смещение большого затылочного отверстия и затылочного мыщелка на дно черепа увеличивает подвижность головы относительно шеи и туловища.

Большое затылочное отверстие окружено четырьмя затылочными костями: основной (*basioscapitale*) (рис. 43, 1), двумя боковыми (*occipitale laterale*) и верхней (*supraoccipitale*). Основная и боковые затылочные кости образуют единственный (как и у пресмыкающихся) затылочный мыщелок, сочленяющийся с первым шейным позвонком. Три ушные кости, окружающие слуховую капсулу, сливаются с прилегающими костями и между собой. В полости среднего уха находится лишь одна слуховая косточка — стремечко. Бока и крышу мозговой коробки образуют парные покровные кости: чешуйчатые (рис. 43; 21), теменные, лобные и боковые клиновидные (*laterosphenoideum*) (рис. 43, 9). Дно черепа образует покровная основная клиновидная кость, которую закрывает покровная основная височная кость (*basitemporale*), и клювовидный отросток парасфеноида (*rostrum parasphenoidei*) (рис. 43, 7, 8). У его переднего конца лежит сошник, по краям которого расположены хоаны.

Верхняя часть клюва — надклювье — образована сильно разросшимися и слившимися предчелюстными костями (рис. 43, 17). Гребень клюва, укрепленный носовыми костями, соединяется с лобными костями и передней стенкой глазницы, образованной разросшейся средней обонятельной костью (*mesethmoideum*). Составляющие лишь заднюю часть надклювья верхнечелюстные кости отростками сливаются с небными костями (рис. 43, 28). К задненаружному краю верхнечелюстной кости прирастает тонкая костная перекладина, состоящая из двух слившихся костей — скуловой и квадратно-скуловой. Это типичная нижняя дуга диапсидного черепа, ограничивающая снизу глазницу и височную яму. Квадратно-скуловая кость сочленяется с квадратной костью, нижний конец которой образует суставную поверхность для сочленения с нижней челюстью, а удлиненный верхний конец суставом прикрепляется к чешуйчатой и переднеушной костям. Небные кости концами налегают на клювовидный отросток парасфеноида и суставом соединяются с парными крыловидными костями, которые в свою очередь суставом связаны с квадратными костями соответствующей стороны.

Такое строение костного неба имеет важное значение для свойственного большинству птиц кинетизма (подвижности) надклювья. При со-

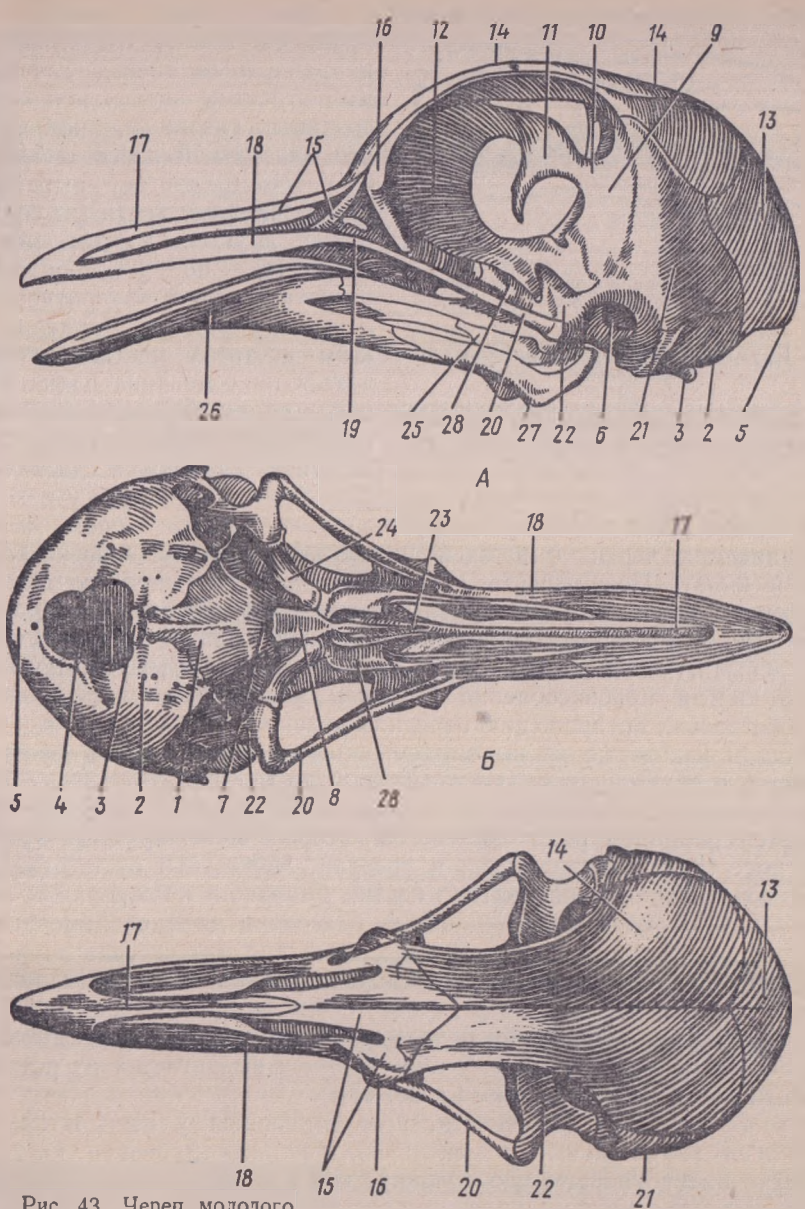


Рис. 43. Череп молодого голубя. А — сбоку; Б — снизу; В — сверху:

- 1 — основная затылочная кость, 2 — боковая затылочная кость, 3 — затылочный мыщелок, 4 — большое затылочное отверстие, 5 — верхняя затылочная кость, 6 — наружный слуховой проход, 7 — основная височная кость, 8 — клювовидный отросток, 9 — боковая клиновидная кость, 10 — глазоклиновидная кость, 11 — межглазничная перегородка, 12 — средняя обонятельная кость, 13 — теменная кость, 14 — лобная кость, 15 — носовая кость, 16 — предлобная кость, 17 — предчелюстная кость, 18 — верхнечелюстная кость, 19 — скуловая кость, 20 — квадратно-скуловая кость, 21 — чешуйчатая кость, 22 — квадратная кость, 23 — сошник, 24 — крыловидная кость, 25 — сочленовая кость, 26 — зубная кость, 27 — угловая кость, 28 — небная кость

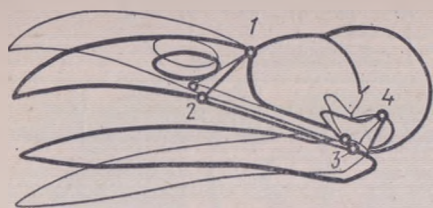


Рис. 44. Схема черепа ворона, иллюстрирующая механизм кинетизма (подвижности) надклювья (по Ф. Я. Дзержинскому). Кружками показаны подвижные сочленения:

1 — гибкая зона надклювья, 2 — соединение надклювья с небным аппаратом, 3 — челюстной сустав, 4 — квадратно-черепной сустав

кращении мышц, соединяющих направленный вперед глазничный отросток квадратной кости со стенкой глазницы, нижний конец квадратной кости смещается вперед и сдвигает как небные и крыловидные кости (их соединение друг с другом может скользить по клювовидному отростку), так и квадратно-скуловые и скуловые. Давление по этим костным мостикам передается на основание надклювья и благодаря перегибу костей в области «переносицы» (рис. 44, 1) вершина надклювья сдвигается

вверх. В зоне перегиба надклювья кости очень тонки, а у некоторых видов (гуси и др.) здесь образуется сустав. При сокращении мышц, соединяющих череп с нижней челюстью, вершина клюва сдвигается книзу. Подвижность костного неба в сочетании со сложными дифференцированными жевательными мышцами обеспечивают разнообразные, тонко дифференцированные движения клюва при схватывании добычи, чистке оперения, постройке гнезд. Вероятно, подвижность шеи и приспособление клюва к многообразным движениям способствовали превращению передних конечностей в крылья, так как замещали некоторые из выполняемых ими второстепенных функций (помощь в захвате пищи, чистка тела и др.).

Нижняя часть клюва — подклювье или нижняя челюсть — образуется слиянием ряда костей, из которых более крупные зубная (см. рис. 43, 26), сочленовная и угловая. Челюстной сустав формируют сочленовная и квадратная кости. Движения надклювья и подклювья очень четко координированы благодаря дифференцированной системе жевательных мышц. Подъязычный аппарат состоит из удлиненного тела, поддерживающего основание языка, и длинных рожек. У некоторых птиц, например дятлов, очень длинные рожки огибают весь череп. При сокращении подъязычной мускулатуры рожки скользят по соединительнотканному ложу и язык выдвигается из ротовой полости почти на длину клюва (рис. 45).

Скелет передней конечности, превратившейся у птиц в крыло, подвергся значительным изменениям. Мощная трубчатая кость — плечо — имеет уплощенную головку, что существенно ограничивает вращательные движения в плечевом суставе, обеспечивая устойчивость крыла в полете. Дистальный конец плеча сочленяется с двумя костями предплечья: более прямой и тонкой лучевой и более мощной локтевой, на задне-верхней стороне которой видны бугорки — места прикрепления очинков второстепенных маховых. Из проксимальных элементов запястья сохраняются лишь две маленькие самостоятельные косточки, которые связками соединяются с костями предплечья. Кости дистального ряда запястья (carpus) и все кости пясти (metacarpus) сли-

ваются в общую пястно-запястную кость (carpometacarpus), или пряжку (см. рис. 42, 15). Резко редуцируется скелет пальцев: хорошо развиты только две фаланги второго пальца (см. рис. 42, 17), продолжающие ось пряжки. От первого и третьего пальца сохраняется лишь по одной короткой фаланге (см. рис. 42, 16, 18). Первостепенные маховые прикрепляются к пряжке и к фалангам второго пальца. К фаланге первого пальца прикрепляется несколько перьев «крылышка».

Преобразование кисти (образование пряжки, редукция пальцев, малая подвижность сустава) обеспечивают прочную опору первостепенным маховым, испытывающим в полете наибольшие нагрузки. Характер поверхностей всех суставов таков, что обеспечивает легкую

подвижность лишь в плоскости крыла; возможность вращательных движений резко ограничена. Это предохраняет выворачивание крыла, позволяет птице без усилий менять площадь крыла в полете и складывать его в покое. Соединяющая кистевой сгиб с плечевым суставом складка кожи — летательная перепонка (patagium) — образует эластичный передний край крыла, сглаживающий локтевой сгиб и предотвращающий образование здесь завихрений воздуха. Характерная для каждого вида форма крыла определяется длиной скелетных элементов и второстепенных и первостепенных маховых.

Приспособления к полету отчетливо выражены и в поясе передних конечностей. Мощные коракоиды расширенными нижними концами прочно соединяются малоподвижными суставами с передним концом грудины (см. рис. 42, 10). Узкие и длинные лопатки срастаются со свободными концами коракоидов, образуя глубокую суставную впадину для головки плеча. Крепость костей плечевого пояса и их прочное соединение с грудиной обеспечивает крыльям опору в полете. Удлинение коракоидов увеличивает площадь прикрепления мышц крыла и выносит вперед, на уровень шейных позвонков, плечевой сустав; это позволяет укладывать крыло сбоку туловища в покое и выгодно аэродинамически, ибо в полете центр тяжести птицы оказывается на линии, соединяющей центры площадей крыльев (обеспечивается устойчивость). Ключицы срастаются в вилочку (furcula) (см. рис. 42, 11), расположенную между свободными концами коракоидов и выполняющую роль амортизатора, смягчающего толчки при взмахах крыла.

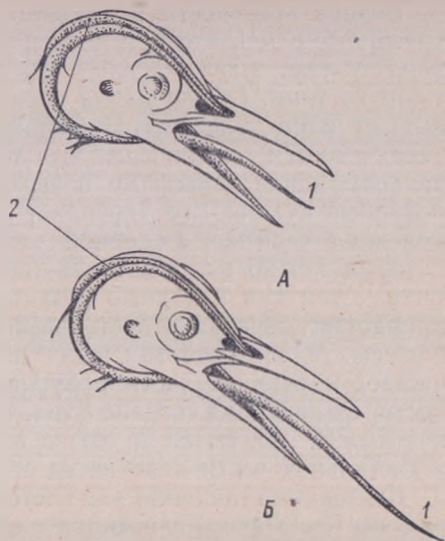


Рис. 45. Подязычный аппарат дятла (по Питерсону, 1973). А — со втянутым языком; Б — с высунутым языком:

1 — язык, 2 — рожки подязычного аппарата

Задние конечности и тазовой пояс испытывают преобразования, связанные с тем, что при движении по суше на них переносится вся тяжесть тела. Скелет задней конечности образован мощными трубчатыми костями. Общая длина ноги даже у «коротконогих» видов превышает длину туловища. Проксимальный конец бедра (см. рис. 42, 22) заканчивается сочленяющейся с тазом округлой головкой, а на дистальном конце рельефные поверхности образуют с костями голени коленный сустав. Его укрепляет лежащая в мускульном сухожилии коленная чашечка. Основным элементом голени — костный комплекс, который можно назвать голено-предплюсна, или тибиотарзус (*tibiotarsus*), так как к хорошо развитой большой берцовой кости (*tibia*) прирастает, образуя ее дистальный конец, верхний ряд косточек предплюсны. Малая берцовая кость (*fibula*) сильно редуцирована и прирастает к верхней части наружной поверхности большой берцовой кости. Ее редукция связана с тем, что у большинства птиц все элементы конечности двигаются в одной плоскости, вращательные движения в дистальной части конечности ограничены.

Дистальный (нижний) ряд косточек предплюсны (*tarsus*) и все кости плюсны (*metatarsus*) сливаются в единую кость — цевку, или плюсно-предплюсну (*tarso-metatarsus*) (см. рис. 42, 24); появляется добавочный рычаг, увеличивающий длину шага. Так как подвижный сустав располагается между двумя рядами элементов предплюсны (между костями, слившимися с большой берцовой костью, и элементами, вошедшими в состав цевки), то его, как и у пресмыкающихся, называют интертарзальным. К дистальному концу цевки прикрепляются фаланги пальцев.

Как и у всех наземных позвоночных, тазовый пояс птиц образован срастающимися тремя парами костей. Широкая и длинная подвздошная кость срастается со сложным крестцом. К ее наружному краю прирастает седалищная кость (см. рис. 42), с которой срастается палочковидная лобковая кость. Все три кости участвуют в образовании вертлужной впадины, в которую входит, образуя тазобедренный сустав, головка бедра. Лобковые и седалищные кости у птиц не срастаются друг с другом по средней линии тела; такой таз называют открытым. Он дает возможность откладывать крупные яйца и, может быть, способствует интенсификации дыхания, не ограничивая подвижности брюшной стенки в тазовой области.

Большая поверхность таза и его прочное соединение с осевым скелетом обеспечивают опору задним конечностям и создают возможности для прикрепления мощных ножных мышц. Длинные крепкие кости конечностей, резкий рельеф их суставных поверхностей наряду с хорошо развитой и дифференцированной ножной мускулатурой обеспечивают интенсивное движение в разнообразных условиях.

Мускулатура птиц дифференцирована сильнее, а ее относительная масса больше, чем у пресмыкающихся. Это связано с большей подвижностью птиц и разнообразием их движений. Компактность тела, обусловленная требованиями аэродинамики, в значительной степени достигается тем, что наиболее мощные мышцы, осуществляющие движения конечностей, расположены на туловище, а их сухожилия идут

к конечностям. Сильное развитие связок укрепляет соединение отдельных элементов скелета. Очень сложна мускулатура шеи, обеспечивающая высокую подвижность головы, что важно и при схватывании добычи, и при ориентировке, и в полете.

Из мышц передней конечности в первую очередь заслуживают упоминания две. Подключичная мышца (*musculus subclavius*) прикрепляется на коракоиде, теле и гребне грудины, а ее сухожилие оканчивается на головке плеча; сокращение этой мышцы поднимает крыло. Над ней лежит, прикрепляясь к грудине и ее килю, к коракоиду и коракоидно-ключичной связке, большая грудная мышца (*m. pectoralis major*), опускающая в полете крыло; ее сухожилие прикрепляется тоже к головке плеча. Обе большие грудные мышцы составляют от 10 до 25% от общей массы птицы и превышают массу подключичных мышц в 3—20 раз. Особенно велики эти мышцы у птиц, летающих стремительным, маневренным полетом. Кроме этого, работой крыла в полете управляют еще несколько десятков более мелких мышц, располагающихся на туловище, плече и предплечье.

Движения задних конечностей осуществляют более 30 мышц. Более крупные из них широкими основаниями прикрепляются к костям таза, мелкие мышцы расположены на бедре и голени. Расположенный на задней поверхности голени глубокий сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum perforans*) образует сухожилие, проходящее по задней стороне интертарзального сустава и цевки, а затем разделяющееся на четыре ветви и заканчивающееся на нижней поверхности концевых фаланг пальцев. Поверхность концевых сухожилий и дно широких соединительнотканых влагалищ, по которым они двигаются, имеют поперечную ребристость. Когда птица садится на ветку и сжимает пальцы, под давлением ее массы сухожилия прижимаются к стенке влагалищ, и их ребрышки сцепляются: пальцы остаются в сжатом состоянии и при расслаблении мускула. Чтобы разошелся этот «автоматический замок», нужно сокращение мышц — разгибателей пальцев. Это дает возможность птицам спать, сидя на ветви, с расслабленной мускулатурой.

Дыхательные движения грудной клетки осуществляются при помощи межреберных и других мышц стенок тела. Несколькими мышцами осуществляется движение хвоста. По сравнению с пресмыкающимися, у птиц лучше развита подкожная мускулатура, позволяющая менять положение перьев на больших участках тела. Мелкие мускульные пучки кориума меняют положение отдельных перьев.

Для птиц характерно накопление в мышцах миоглобина, позволяющего создавать резервный запас кислорода, утилизируемый в период интенсивной работы. Наивысшая концентрация миоглобина отмечена в большой грудной мышце, мускулатуре мускульного желудка и сердца. Концентрация мышечного гемоглобина выше у птиц, летающих активным полетом, у ныряющих птиц и птиц высокогорий. Во всех случаях, однако, концентрация гемоглобина в крови выше, чем в мышцах.

Лазанье и прыжки в ветвях при помощи задних и отчасти передних конечностей и использование крыльев для планирования — та-

ковы, видимо, основные способы движения примитивных древесных птиц. И сейчас большинство видов в той или иной степени связаны с кронами деревьев и кустов. В ветвях птицы обычно передвигаются прыжками, иногда помогая одиночными взмахами крыльев. Обычный для них тип строения лапы — три пальца вперед, один назад — позволяет прочно охватывать ветки. Дальнейшая специализация к древесному образу жизни часто сопровождается изменением строения лапы — два пальца направлены вперед, два назад, что, вероятно, еще более облегчает удерживание на ветвях. Прекрасно лазающие в кронах попугаи используют для хватания и мощный клюв. За счет резкого усиления мускулатуры ног, развития сильных пальцев с острыми когтями многие, особенно мелкие, виды птиц освоили лазанье по вертикальным стволам (поползны, пищухи и др.) и по скалам. Сильные лапы с мощными пальцами и острыми когтями и прочный хвост, служащий добавочной опорой, позволяют дятлам не только лазить по вертикальным стволам, но, удерживаясь на одном месте, долбить кору и древесину.

Многие виды древесных птиц собирают корм и на земле. Мелкие виды при этом, как и в ветвях, прыгают (воробьи и др.), а другие ходят и бегают, попеременно переставляя ноги (белая трясогузка, грач, ворона и др.). Приспособление к наземному образу жизни часто сопровождается укорочением пальцев, особенно направленного назад (иногда он редуцируется), удлинением цевки. Лучшие бегуны среди птиц — потерявшие способность к полету страусоподобные птицы. Трехпалый южноамериканский нанду и двухпалый африканский страус могут бежать со скоростью более 50 км/ч. У обитателей болот и берегов водоемов (цапли, пастушки, кулики и др.) удлинение цевки и голени позволяет бродить по мелководью, не смачивая оперение, а длинные тонкие пальцы не дают проваливаться на вязком грунте. У глухаря, рябчика и других тетеревиных во время осенней линьки по бокам пальцев вырастают роговые шипики, увеличивающие площадь опоры и уменьшающие проваливание в снег, а у белых куропаток на пальцах вырастают длинные перья, превращающие лапу в лыжу — снегоступ. Многие плавающие птицы хорошо ходят по суше (чайки и др.); у некоторых хороших ныряльщиков ноги далеко отнесены назад и по суше они передвигаться почти не могут (гагары, поганки). Мало и плохо ходят некоторые хорошо летающие виды (ласточки, шурки, стрижи).

Плавание и ныряние. Благодаря малой плотности (оперение, воздушные мешки) могут присаживаться на воду и взлетать с нее и наземные птицы, например дрозды. Способность к настоящему плаванию, когда птица находится на воде, кормясь и отдыхая, выработалась у представителей разных отрядов. У хороших пловцов тело несколько сплющено в спинно-брюшном направлении, что придает большую устойчивость на воде, сильно развита пневматичность скелета, оперение более плотное, чем у наземных птиц, обильнее пух. При плавании ноги несколько отнесены назад, а сила гребка увеличивается тем, что пальцы соединены плавательной перепонкой (все четыре — у пеликанообразных и только три, направленные вперед, — у трубно-

носых, гагар, чаек, гусеобразных) или каждый палец окаймляет кожистая оторочка (поганки, лысухи, кулики плавунчики).

Ныряние для птиц затруднено из-за их низкой плотности. Несмотря на это некоторые виды успешно добывают пищу в толще воды. Ныряющих птиц можно разделить на две группы.

К первой относятся виды, ныряющие с пикирования, когда за счет инерции птица погружается в воду на небольшую глубину (на 1—2 длины тела), схватывая в этот момент добычу, а затем выбрасывается, как пробка, наружу. Так ныряют как хорошо плавающие птицы (некоторые пеликанообразные, трубконосые, чайки), так и птицы, не умеющие плавать, например скопа и орлан белохвост из соколообразных, зимородки из ракшеобразных и др. Приспособлений к нырянию у них мало: немного плотнее оперение, высокая скорость пикирования и т. п.

Вторая группа — настоящие ныряющие птицы, ныряя, погружаются на большую глубину (некоторые виды — на несколько десятков метров) и активно двигаются в толще воды, отыскивая и преследуя добычу. У таких видов отчетливее выражены приспособления к нырянию. Уменьшается пневматичность костей. Повышается плотность (до 0,7—0,8); прижимая оперение и произвольно уменьшая объем воздушных мешков в момент ныряния, птицы способны повысить плотность почти до 1,0. Укорочение крыльев улучшает обтекаемость тела в воде, но сопровождается ухудшением полета. Бедренный сустав сдвигается назад. Поэтому на суше тело приобретает более или менее вертикальное положение (бакланы, чистиковые, особенно пингвины), походка делается неуклюжей. Движение в толще воды совершается с помощью гребных движений ног, делающих резкие толчки назад. Чистиковые птицы в толще воды работают полурасправленными крыльями («подводный полет»), а вытянутые назад ноги с расправленными пальцами выполняют лишь роль рулей. У пингвинов при плавании на поверхности воды и при нырянии функцию движителя выполняют преобразованные в ласты крылья, а ноги работают лишь как рули.

Продолжительность ныряния не превышает 2—3 мин, лишь у немногих видов (пингвины) — до 5—7 мин. У ныряющих птиц выше резервы кислорода: больше гемоглобина в крови и в мышцах. В момент погружения уменьшается число сердечных сокращений, а кровью продолжает интенсивно снабжаться лишь головной мозг и некоторые внутренние органы (кишечник, почки). Работающие мышцы используют кислород, связанный мышечным гемоглобином, и переходят на анаэробные процессы (гликолиз), о чем свидетельствует резкое повышение концентрации молочной кислоты после ныряния в мышцах и в крови. В толще воды обычно двигаются со скоростью 1—2 м/с; пингвины способны развивать скорость до 8—10 м/с (до 36 км/ч).

Наиболее специфическая форма движения птиц, определившая основные черты организации этого класса, — полет. Аэродинамика полета птиц сложна и до сих пор известна лишь в общих чертах. Связано это с тем, что в полете меняется положение маховых и площадь крыла, с разной скоростью и под разными углами к горизонту двигаются кистевая и основная части крыла и т. п. Грубо схематично

физическую основу полета можно характеризовать так. Крыло всегда сверху более или менее выпукло, а снизу вогнуто, передний край крыла более толстый (здесь лежит скелет, мышцы и несколько слоев перьев), задний — тонкий и эластичный (образован лишь вершинами маховых). Обтекая верхнюю выпуклую поверхность крыла, встречный поток воздуха ускоряет движение, и над крылом образуется область пониженного давления. Создается подъемная сила, подсасывающая (поднимающая) крыло вверх. Когда в полете птица опускает крыло, одновременно протекают два процесса. Отгибающиеся под давлением воздуха первостепенные маховые концевой части крыла создают пропеллирующий эффект, в результате чего возникает тяговая сила, толкающая крыло (и птицу) вперед. Одновременно воздух обтекает основную часть крыла (область второстепенных маховых) и здесь создается, за счет разности давлений над крылом и под крылом, подъемная сила, преодолевающая силу тяжести птицы. При подъеме крыла вверх маховые несколько поворачиваются, пропуская воздух (см. рис. 40), и поэтому подъем совершается с меньшим усилием. Двигающаяся вверх и назад вершина крыла создает некоторую дополнительную силу тяги, а основная часть крыла по-прежнему создает подъемную силу. Подъемная сила возникает и при обтекании воздухом тела и хвоста летящей птицы.

Такой полет, когда птица ритмично поднимает и опускает крылья, называется машущим. Изменяя площадь крыла и его наклон («угол атаки»), варьируя частоту взмахов, птица изменяет величину тяги и подъемной силы, меняя тем самым скорость и высоту полета. Различия в размерах и форме тела, размерах и форме крыльев и хвоста, в интенсивности и амплитуде взмахов крыла определяют свойственный каждому виду характер полета. Медленный, со спокойными и редкими взмахами крыльев полет цапли отличен от стремительного и маневренного полета ласточек и стрижей и от быстрого, но прямолинейного полета уток. Но все эти птицы летают машущим полетом. Одна из форм машущего полета — трепещущий полет, когда птица, усиленно работая крыльями, на короткое время «повисает» в воздухе на одном месте. Так делают чайки, крачки, мелкие хищники, высматривающие добычу. Сходным образом «повисают» в воздухе около цветка высасывающие нектар колибри; при этом крыло совершает 50—80 взмахов в секунду.

Второй тип полета — парящий; птица с распростертыми практически неподвижными крыльями перемещается, используя энергию потоков воздуха. Различают статическое и динамическое парение. Статическое парение возможно над материками, где устойчивые восходящие токи воздуха возникают на стыках ландшафтов (лес и поле и т. п.) или при обтекании воздухом препятствий — обрывов, горных вершин. Для птиц, использующих устойчивые токи воздуха, характерны большие, широкие, закругленные крылья с расходящимися на концах вершинами первостепенных маховых. Такой полет используют хищные птицы, аисты, пеликаны. Широкими кругами птицы постепенно набирают высоту и затем кружат, высматривая добычу, или, планируя с потерей высоты, перемещаются в нужном направлении.

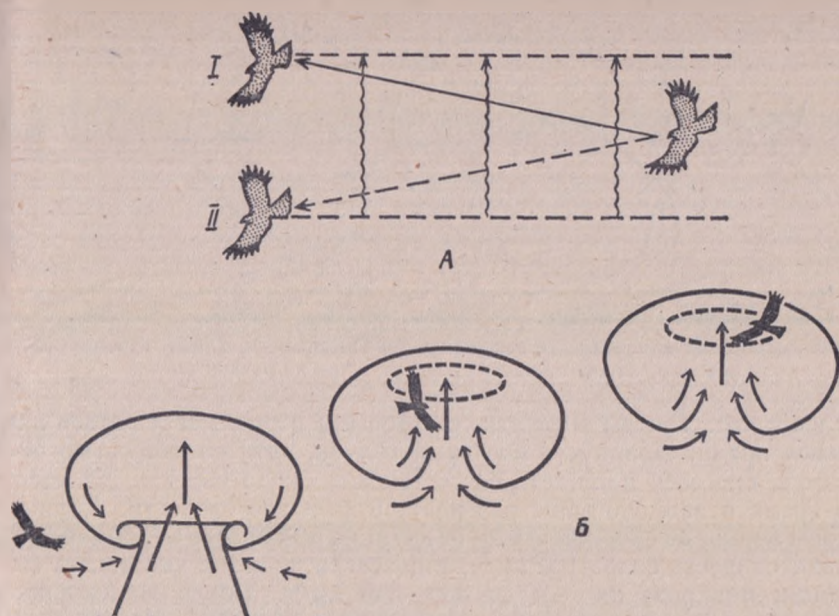


Рис. 46. Схема парения птиц (по Питерсону):

А — статическое парение с подъемом в восходящих потоках нагретого воздуха (I) или планирование при их прекращении (II); Б — подъем птицы в «пузыре» нагретого воздуха

нии (рис. 46). Динамическое парение свойственно морским птицам (альбатросы, буревестники, чайки), имеющим длинные, но узкие, с заостренной вершиной крылья. Используя завихрения воздуха над волнами или разную скорость воздушных потоков, птица по ветру планирует вниз, набирая скорость, и у самой воды, где скорость ветра замедлена трением о воду, поворачивается против ветра и взмывает вверх, где воздух движется быстрее (рис. 47). Так птица может парить часами, высматривая добычу и хватая ее с пикирования. При отсутствии ветра эти птицы парить не могут и, плавая, пережидают безветрие.

Летающие планирующим полетом птицы способны и к машущему полету. К нему они прибегают, чтобы найти восходящий термический поток, подлететь к гнезду, увернуться от опасности и т. п. Однако долго летать машущим полетом они не могут. С другой стороны, птицы, летающие машущим полетом, временами переходят на скольжение или планирование. В общем, каждый вид пользуется характерным для него полетом, но при необходимости способен менять как характер полета, так и его скорость. Лесные мелкие воробьиные птицы летают со скоростью 25—40 км/ч, голуби — 30—60, утки и многие кулики — 65—80 км/ч; ловящие насекомых в воздухе ласточки обычно летают со скоростью 40—60 км/ч, а стрижи — даже до 100—120 км/ч. Самый быстрый летун нашей фауны — живущий в Приморье колючехвостый стриж — *Hirundapus caudatus* — развивает скорость до

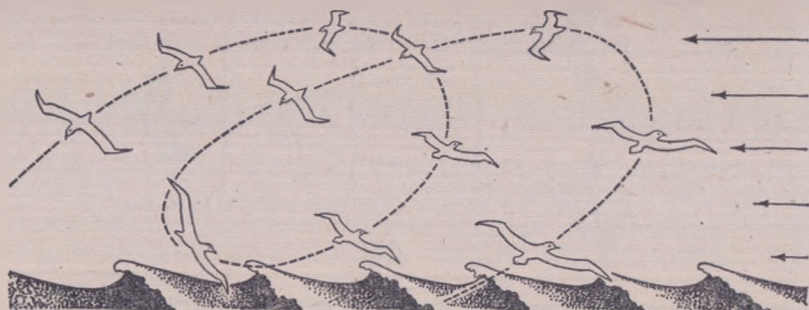


Рис. 47. Схема динамического парения (по Питерману). Длина стрелок показывает относительную скорость ветра на разной высоте

170 км в час. Таковы скорости, с которыми птицы могут летать длительное время. Например, почтовый голубь, летя со скоростью 50—60 км/ч, способен пролететь без остановок около 600 км. На короткое время птицы способны развивать и большие скорости. Крупные соколы летают со скоростью 60—70 км/ч, но при броске за добычей развивают скорость более 100 км/ч, а бросаясь на нее с высоты, за счет инерции пикирования — и до 300—350 км/ч. Такую же скорость, но на очень короткое время — на десятки секунд — способны развивать увертывающиеся от хищника стрижи, голуби, утки.

Лётные возможности и характер полета каждого вида тесно связаны со всеми особенностями его жизни: предпочитаемыми местобитаниями, набором кормов и способами его добывания, приемами избегания опасности, дальностью сезонных перемещений и т. п. Виды, кормящиеся в воде и при опасности прячущиеся в зарослях или ныряющие, обладают быстрым, но не маневренным полетом (утки, ггары и др.). Кормящиеся на земле и при опасности старающиеся сначала затаиться куриные птицы имеют короткие и широкие крылья, позволяющие им с шумом стремительно взлетать под носом ошеломленного хищника и, пролетев небольшое расстояние, скрыться в зарослях; громкое хлопанье крыльев при взлете предупреждает об опасности соседей. Быстрый полет рябков позволяет им гнездиться вдали от водоемов и ежедневно летать на водопой за десятки километров. Разыскивая добычу, орлы, канюки, коршуны часами парят в воздухе над открытыми пространствами. Подстерегающие добычу и преследующие ее в лесу ястребы обладают маневренным полетом, позволяющим преследовать добычу в кронах деревьев. Разыскивающие добычу на земле и в поверхностных слоях воды чайки и крачки чередуют маневренный машущий полет с динамическим парением и кратковременным «зависанием». Часами носятся в воздухе, ловя мелких насекомых, стрижи; они чередуют быстрый машущий полет со скольжением. Эти быстрые и неутомимые летуны пьют на лету, спариваются в воздухе и даже способны ночью спать, медленно, со скоростью 30—40 км/ч, летая кругами на большой высоте.

Органы пищеварения и питание. Теплокровность и высокая подвижность птиц обеспечиваются потреблением значительных количеств

пищи. Но высокая подвижность в свою очередь расширяет возможности добычи корма. Общий спектр кормов, используемых классом птиц в целом, значительно разнообразнее, чем у современных пресмыкающихся. Большинство птиц животоядны. Размер добычи определяется величиной птицы и способами ее охоты. Крупные хищники способны успешно справляться с добычей, даже превышающей их по массе. Многие виды питаются разнообразными беспозвоночными, попутно используя растительные корма, особенно ягоды и семена. Гусеобразные, фламинго, обладающие фильтровальным аппаратом клюва, питаются мелкими планктонными животными и водорослями. Растительноядных видов, питающихся преимущественно вегетативными частями растений, немного (гуси, некоторые куриные и пастушковые и др.); все они используют и животные корма. Много и всеядных видов.

Основной орган захвата пищи — клюв; лишь хищные птицы и совы крупную добычу схватывают лапами, а клювом ее умерщвляют и разрывают. Разнообразие форм клюва у птиц отражает характер их пищевой специализации. Острый крючок на конце (хищники, совы, бакланы и др.) или острые режущие края клюва (цапли, журавли) помогают удерживать крупную подвижную добычу. Тонкий пинцетообразный клюв позволяет вытаскивать мелких беспозвоночных из их убежищ (насекомоядные воробьиные) или из почвы, зондируя ее (кулики, удод). У воробьиных птиц, питающихся преимущественно семенами, клюв крепкий, с режущими краями, позволяющий разгрызать оболочки семян. Мощность клюва, обеспечиваемая его скелетной основой и жевательной мускулатурой, может быть очень большой. Так, дубонос — *C. coccothraustes* массой всего 50—60 г раскусывает косточки вишен.

У большинства птиц конический язык занимает почти все дно ротовой полости; в его основной части развиты ороговевшие шипики, помогающие удерживать добычу. У птиц с фильтровальным аппаратом мясистый язык обеспечивает выталкивание воды и грунта из ротовой полости и помогает проталкивать в глотку отцеженную пищу. Язык зерноядных птиц удерживает семечко на краю клюва при раскусывании. У питающихся цветочным соком птиц (колибри и др.) язык сворачивается в трубку, через которую засасывается нектар. У дятлов сильно выдвигающийся язык (см. рис. 45) несет на конце крючковидные шипики, облегчающие вытаскивание насекомых из их узких и глубоких ходов. У видов, глотающих добычу целиком или большими кусками, язык обычно мал.

Под языком у некоторых птиц есть углубление, которое может сильно растягиваться и служить местом временного хранения пищи (вороновые, вьюрки, пеликаны и др.). В ротовую полость открываются протоки слюнных желез. Слюна, смачивая пищу, облегчает ее заглатывание. У части видов липкая слюна, покрывающая язык, облегчает захват мелкой добычи (дятлы и др.). У многих ласточек и стрижей саланганов липкая, густеющая на воздухе слюна используется и при постройке гнезд. У некоторых птиц в слюне присутствует фермент амилаза, поэтому частичное переваривание углеводов начинается уже с момента заглатывания пищи.

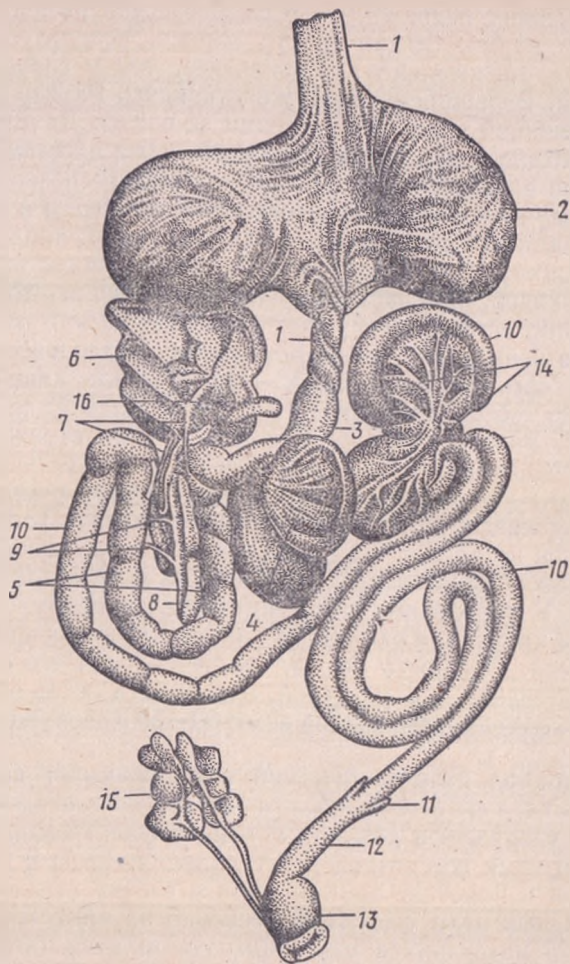


Рис. 48. Пищеварительная система голубя (по Шимкевичу):

1 — пищевод, 2 — зоб, 3 — железистый желудок, 4 — мускульный желудок, 5 — двенадцатиперстная кишка, 6 — печень, 7 — желчные протоки, 8 — поджелудочная железа, 9 — протоки поджелудочной железы, 10 — тонкая кишка, 11 — слепые кишки, 12 — прямая кишка, 13 — клоака, 14 — кишечная брыжейка (изображена лишь ее часть), 15 — почки, 16 — селезенка

Позади языка лежит гортанная щель (ведет в трахею), за которой ротовая полость незаметно переходит в длинную, легко растяжимую трубку — пищевод (рис. 48), лежащий под кожей шеи. У некоторых птиц (куриные, голуби, хищники, попугаи и др.) в нижней части пищевода образуется объемистое расширение — зоб, который служит временным вместилищем пищи (пока ею переполнен желудок). У голубей в период размножения усиленно делящиеся и подвергающиеся

варовому перерождению эпителиальные клетки отторгаются в полость зоба и вместе с выпотом лимфы образуют так называемое молочко (содержит свыше 10% белка и до 12—15% жира), которым взрослые птицы выкармливают птенцов.

Желудок птиц разделяется на два отдела: железистый (proventriculus) и мускульный (ventriculus) желудка. Железистый желудок слабо не отграничен от впадающего в него пищевода и отличается лишь более толстыми стенками и обилием желез, выделяющих пищеварительные ферменты. Мускульный желудок имеет толстые мускульные стенки, а его эпителиальные железы выделяют секрет, образующий прочную рогоподобную выстилку мускульного желудка — кутикулу. У видов, питающихся грубой растительной пищей, стенки мускульного желудка особенно мощны, а на толстой кутикуле образуются бугры. Обильно смоченная пищеварительными ферментами пища перетирается в мускульном желудке благодаря ритмичным сокращениям его стенок (до 30 в 1 с). Перетиранию пищи помогают заглатываемые птицами камешки (гастролиты), которые скапливаются в полости желудка и играют роль жерновов. Их запас регулярно возобновляется. У крупных растительноядных видов в мускульном желудке создается давление до 20—30 кг/см². Таким образом, мускульный желудок птиц выполняет ту же функцию, что и зубы млекопитающих при пережевывании пищи. Мелко перетертая пища поступает в кишку, а неперевариваемые и не измельченные остатки (волосы, перья, кости, хитин) у многих птиц сбиваются в плотный комок — какашку — и через пищевод и ротовую полость выбрасываются наружу, не загромождая кишечник.

От мускульного желудка отходит двенадцатиперстная кишка, свободной петлей охватывающая плотную поджелудочную железу. Двухлопастная печень имеет желчный пузырь (нет у ряда видов, в том числе и у голубей) — резервуар, в котором накапливается желчь. Желчные протоки, как и протоки поджелудочной железы, впадают в двенадцатиперстную кишку, которая незаметно переходит в тонкую кишку. Тонкая кишка образует несколько петель и переходит в короткую прямую кишку, впадающую в клоаку. На границе тонкой и прямой кишок расположены парные выросты — слепые кишки, у большинства птиц имеющие маленькие размеры. У птенцов развит многостенный слепой вырост спинной стороны клоаки — фабрициева цекка, в которой формируются белые кровяные элементы; у взрослых птиц она редуцируется.

Кишечник длиннее у преимущественно растительноядных видов и превышает длину тела в 10 и более раз (у африканского страуса — в 20 раз); у части из них хорошо развиты и слепые кишки, в которых пища подвергается перевариванию под воздействием собственных ферментов и при участии специфической микрофлоры. У насекомоядных видов кишечник относительно короток и превышает длину тела лишь в 4—6 раз. Интенсивность пищеварения у птиц очень высока. Например, у воробьев от заглатывания гусеницы до выведения с пометом непереваренных остатков проходит лишь 15—20 мин, жуков — около 1 ч и зерна — 3—4 ч. Высокая скорость переваривания обеспе-

чивается интенсивным перетиранием пищи в мускульном желудке, высокой активностью пищеварительных ферментов, работающих при постоянной (и высокой) температуре тела, большой поверхностью кишечника (что связано не только с удлинением кишки, но и очень сильным развитием ворсинок ее слизистой оболочки), участием бактериальной флоры.

Высокий уровень обмена веществ, обеспечиваемый интенсивным пищеварением, связан с переработкой большого количества пищи. Большие теплотери у животных с меньшими размерами тела по сравнению с более крупными приводят к тому, что мелкие виды нуждаются в относительно больших количествах пищи. Масса пищи, поедаемой мелкими воробьиными птицами за сутки, составляет 50—80% их массы, у более крупных видов массой 75—100 г (скворцы, дрозды и др.) — 15—40% и т. п. Суточная норма корма зависит и от калорийности пищи, и от температуры среды; похолодание повышает потребность в пище. При обилии пищи птицы потребляют корма больше, чем нужно для покрытия текущих затрат, накапливая энергетические резервы преимущественно в виде жира. Например, ястреб тетеревятник, имеющий массу около 1,5 кг, довольствуется 150—200 г мяса в сутки, но, поймав крупную добычу, может съесть до 800—1000 г. При обилии саранчи розовые скворцы массой 70—80 г могут съесть за сутки до 200 г саранчуков, хотя для поддержания жизни им достаточно 15—20 г. Способность к голоданию зависит от размеров птицы и ее физиологического состояния (наличия энергетических резервов). Мелкие птицы погибают без пищи уже через 15—30 ч, голуби — через 7—9 дней, крупные орлы и совы могут голодать до месяца.

В пределах своей пищевой специализации птицы питаются преимущественно более массовыми и доступными в данный период кормами. С этим связана более или менее отчетливо выраженная у всех видов птиц сезонная смена кормов. Особенно резко она выражена у оседлых видов. Например, большой пестрый дятел летом питается преимущественно открыто живущими насекомыми, осенью добывает их под корой и в древесине, а зимой питается семенами хвойных деревьев, раздвигая шишки. Большая подвижность и высокий уровень высшей нервной деятельности позволяют птицам быстро обнаруживать места концентрации пищи. При массовом появлении какого-то корма им могут питаться и птицы с иным характером питания. Так, при появлении в степи больших кулиг пешей саранчи сюда прилетают кормиться утки, кулики, чайки, цапли, мелкие воробьиные. Способность обнаруживать скопления пищи и концентрироваться на них наряду с интенсивным пищеварением и потреблением больших количеств корма обуславливают большое значение птиц в биоценозах и их роль в ограничении численности многих вредителей (насекомых, мышевидных грызунов).

Органы дыхания и газообмен. Дыхательная система птиц резко отличается от дыхательных систем других наземных позвоночных рядом особенностей, интенсифицирующих дыхание и тем самым обеспечивающих высокий уровень потребления кислорода.

Через парные ноздри воздух засасывается в носовую полость и через хоаны переходит в ротовую полость. Сюда узкой щелью открывается гортань, поддерживаемая тремя гортанными хрящами. В отличие от млекопитающих верхняя гортань птиц не имеет голосовых складок и не служит источником звуков. За гортанью идет трахея — гибкая трубка, просвет которой поддерживают расположенные в ее стенках хрящевые трахейные кольца. В полости тела трахея распадается на два бронха, каждый из которых входит в соответствующее легкое и там ветвится. Нижняя часть трахеи и начальные участки бронхов формируют характерную гольку для птиц нижнюю гортань (syrinx) — голосовой аппарат, детали строения которого сильно варьируют. Источником звуков служат вибрирующие при прохождении воздуха перепонки, расположенные между последними кольцами трахеи и полукольцами бронхов. Специальная мускулатура меняет натяжение голосовых перепонок, изменяя характер издаваемых звуков. Нередко нижние кольца трахеи разрастаются, образуя тонкостенный костный барабан, усиливающий звуки и меняющий их модуляцию. У других видов резонатором может служить удлиненная трахея, образующая петлю, лежащие под кожей в области зоба или даже вдающиеся в киль грудины (журавли и др.).

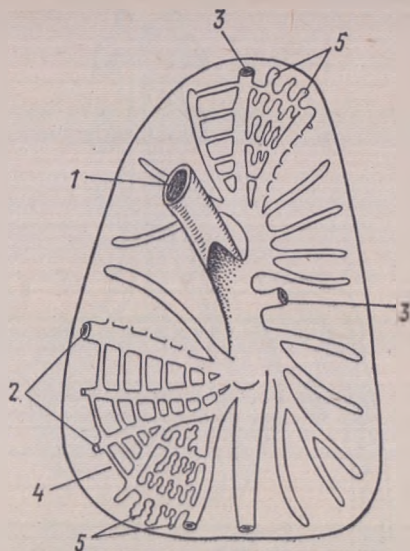


Рис. 49. Схема строения легкого птицы (по Кингсли, с изменен.):

1 — бронх, 2 — вторичные бронхи, 3 — место соединения вторичного бронха с воздушным мешком, 4 — парабронхи, 5 — бронхиолы

Парные легкие относительно невелики по размерам, довольно плотны и мало растяжимы; они прирастают к ребрам по бокам позвоночного столба. Войдя в легкое, бронх распадается на 15—20 вторичных бронхов (рис. 49, 2), большинство которых кончается слепо, а часть сообщается с воздушными мешками. Вторичные бронхи сообщаются друг с другом многочисленными более мелкими парабронхами, от которых отходит множество бронхиол — радиально расположенных ячеистых выростов, густо оплетенных легочными кровеносными капиллярами. Именно здесь идет насыщение крови кислородом. Общая дыхательная поверхность легких птиц значительно превышает дыхательную поверхность легких пресмыкающихся и вполне сопоставима с дыхательной поверхностью легких млекопитающих. С легкими птиц связаны воздушные мешки — прозрачные эластичные тонкостенные выросты слизистой оболочки вторичных бронхов. Объем воздушных мешков примерно в 10 раз превышает объем легких. Один из воздушных мешков — межключичный — непарный, четыре парных — шейные, перед-

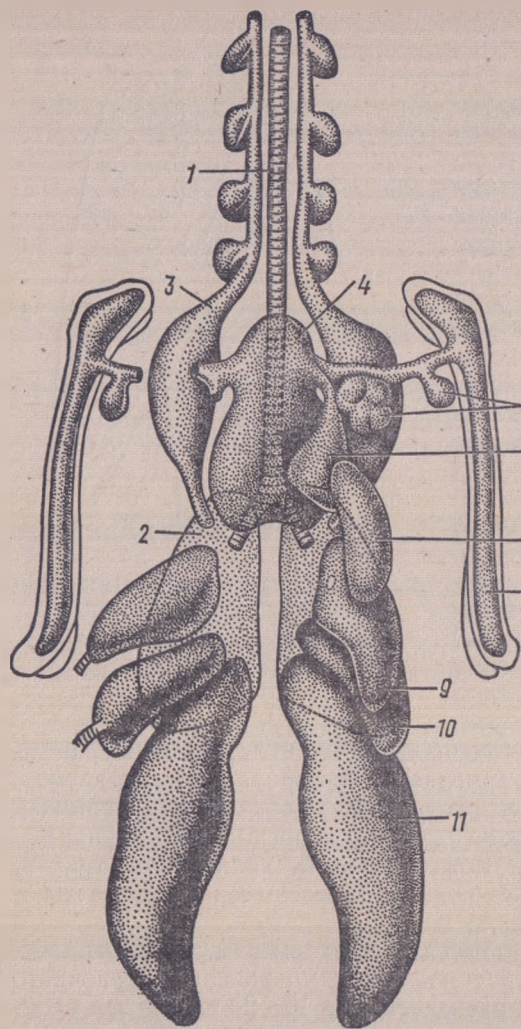


Рис. 50. Схема воздушных мешков птиц; вид с брюшной стороны (по Элленбергеру и Бауму):

1 — трахея, 2 — легкое, 3 — шейный мешок, 4 — межключичный мешок, 5, 6, 7 и 8 — выросты межключичного мешка, 9 — переднегрудной мешок, 10 — заднегрудной мешок, 11 — брюшной воздушный мешок

Таким образом, насыщенный кислородом воздух практически непрерывно, и при вдохе и при выдохе, проходит через легкие, обогащая кровь кислородом (так называемое двойное дыхание). Более полному насыщению крови кислородом способствует и движение крови в легких навстречу току воздуха (принцип противотока). При интенсивном движении, особенно в полете, частота дыхательных движений возра-

не-и заднегрудные, брюшные. Воздушные мешки расположены между внутренними органами, а их отростки проникают под кожу и в полости крупных костей (плечо, бедро и др.) (рис. 50).

Акт дыхания осуществляется благодаря расширению и сужению грудной клетки. При вдохе, когда грудина отодвигается от позвоночного столба, увеличивается объем полости тела и эластичные воздушные мешки расширяются, засасывая воздух. При этом воздух из легких насасывается в передние воздушные мешки, а воздух из внешней среды по трахее, бронхам и их разветвлениям идет в легкие и в задние воздушные мешки — заднегрудные и брюшные (рис. 50, 51). При выдохе грудина смещается к позвоночному столбу, объем полости тела уменьшается и под давлением внутренних органов воздух выдавливается из воздушных мешков. Содержащий много кислорода воздух из задних воздушных мешков нагнетается в легкие, а воздух из передних мешков — межключичного, шейных и переднегрудных, содержащий уже мало кислорода, но много углекислого газа, проталкивается в трахею и выводится наружу.

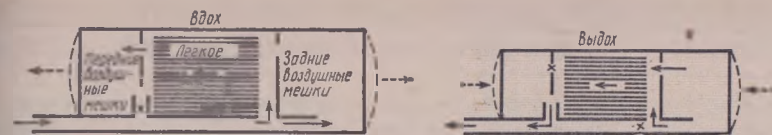


Рис. 51. Схема движения воздуха в дыхательной системе птиц (по Шмидту-Нильсону). Сплошные стрелки показывают направление тока воздуха, пунктирные стрелки — расширение или сужение воздушных мешков; X — место сужения стенок, прекращающее здесь ток воздуха в данной фазе

стает. Так, у утки кряквы в покое совершается 10—16 дыханий в 1 мин, а при взлете 90—120. У мелких птиц дыхание учащено — до 60—100 дыханий в 1 мин в покое.

Помимо интенсификации дыхания воздушные мешки предотвращают перегрев организма при интенсивном движении, так как избыток тепла удаляется постоянно сменяющимся воздухом. Повышение внутрибрюшного давления при выдохе способствует дефекации. Ныряющие птицы, увеличивая давление в воздушных мешках, могут уменьшать объем и тем самым увеличивать плотность, что облегчает погружение в воду.

Кровеносная система и кровообращение. В отличие от пресмыкающихся у птиц полностью разобщены большой и малый круги кровообращения: венозные и артериальные потоки крови нигде не смешиваются, правая (венозная) половина сердца полностью отделена от левой (артериальной). Сердце четырехкамерное, из двух предсердий и двух желудочков. Венозная кровь по крупным венам собирается в правое предсердие (рис. 52) и переходит в правый желудочек. От него отходит легочная артерия, разделяющаяся на правую и левую ветви, по которым венозная кровь попадает в соответствующее легкое. Окислившаяся в легких артериальная кровь по правой и левой легочным венам поступает в левое предсердие. Это малый круг кровообращения.

Большой круг кровообращения начинается левым желудочком, от которого отходит только один сосуд — правая дуга аорты¹. Сразу же после выхода из сердца правая дуга аорты отделяет два сосуда — правую и левую безымянные артерии, а сама, круто повернув над правым бронхом, идет назад вдоль позвоночного столба как спинная аорта. Каждая из безымянных артерий разделяется на идущую в голову общую сонную артерию и мощную подключичную артерию, которая почти сразу же вновь разделяется на идущую в мышцы крыла плечевую артерию и ветвящуюся в мышцах грудины более крупную грудную артерию. Из крупных стволов, отходящих от спинной аорты, нужно упомянуть непарные внутренностную и брыжеечную артерии, снабжающие кровью желудок и кишечник, парные бедренные и седалищные артерии, снабжающие кровью задние конечности, мышцы брюшной стенки и органы тазовой полости.

Венозная система птиц похожа на венозную систему пресмыкающихся, отличаясь лишь частичной редукцией воротной системы почек

¹ Левая дуга аорты у птиц полностью редуцируется.

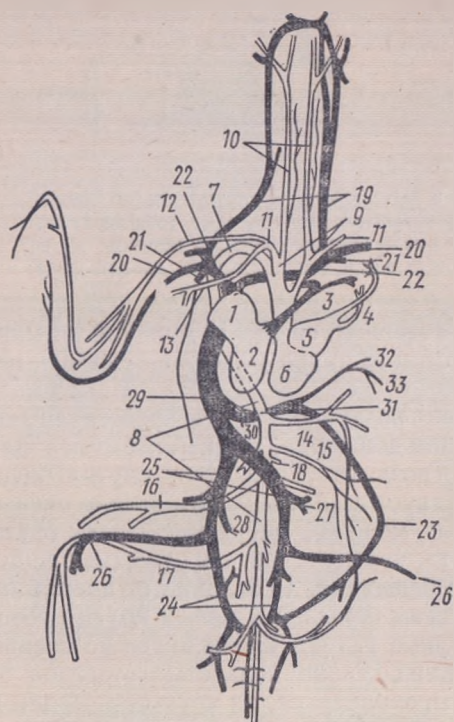


Рис. 52. Схема кровеносной системы птиц:

1 — правое предсердие, 2 — правый желудочек, 3 — легочная артерия, 4 — легочные вены, 5 — левое предсердие, 6 — левый желудочек, 7 — правая дуга аорты, 8 — спинная аорта, 9 — безымянная артерия, 10 — общая сонная артерия, 11 — подключичная артерия, 12 — плечевая артерия, 13 — грудная артерия, 14 — внутренностная артерия, 15 — брыжеечная артерия, 16 — бедренная артерия, 17 — седалищная артерия, 19 — яремная вена, 20 — плечевая вена, 21 — грудная вена, 22 — передняя полая вена, 23 — копчиково-брыжеечная вена, 24 — воротная вена почки, 25 — общая подвздошная вена, 26 — седалищная вена, 27 — бедренная вена, 28 — почечная вена, 29 — задняя полая вена, 30 — печеночная вена, 31 — воротная вена печени, 32 — поджелудочная вена, 33 — брыжеечная вена

вену (рис. 52), которая проходит через печень, принимая в себя печеночные вены, и впадает в правое предсердие. Воротная вена печени образуется слиянием упоминавшейся копчиково-брыжеечной вены с несколькими венами, несущими кровь от желудка и кишечника; в печени она распадается на капилляры, кровь из которых по печеночным венам изливается в заднюю полую вену.

Характерная особенность птиц — относительно большие размеры сердца; у многих масса сердца составляет около 1% от массы тела, а у видов с быстрым маневренным полетом даже до 1,5—2%; у мелких видов относительные размеры сердца больше, чем у крупных. Высока

и редукцией брюшной вены, функционально замещенной копчиково-брыжеечной веной (см. ниже). Из головы венная кровь собирается в парные яремные вены, из крыла — в плечевую вену, из грудных мышц — в грудную вену. Эти три вены, вместе с несколькими более мелкими сосудами, с каждой стороны сливаются в короткие и широкие левую и правую передние полые вены, впадающие в правое предсердие. Несколько мелких вен, собирающих кровь из клоакальной области, сливаются вместе и образуют три вены: непарную копчиково-брыжеечную вену, которая проходит по брыжейке под кишечником и впадает в воротную вену печени, и парные воротные вены почек, каждая из которых входит в соответствующую почку.

В отличие от пресмыкающихся у птиц только часть крови расходится по почечным капиллярам, а остальная кровь движется по крупным сосудам — продолжениям воротных вен почек — общим подвздошным венам, в которые впадают седалищные и бедренные вены. Приняв почечные вены, общие подвздошные вены выходят из почек и сливаются в заднюю полую

интенсивность работы сердца: у птиц средней величины (масса около 0,5 кг) в покое пульс 200—300 ударов в 1 мин, а в полете возрастает до 400—500; у мелких птиц в покое пульс равен 400—600 ударам в 1 мин, увеличиваясь в полете до 1000 и больше. Высоко и кровяное давление; у птиц разных видов оно составляет 120—200 мм рт. ст. (у млекопитающих 70—160 мм, а у пресмыкающихся — только 30—50 мм). Общее количество крови, число эритроцитов и содержание в ней гемоглобина у птиц заметно выше, чем у пресмыкающихся, и вполне сопоставимо с этими показателями у млекопитающих. Кислородная емкость крови у птиц практически такая же, как у млекопитающих, и выше кислородной емкости крови пресмыкающихся в 2—4 раза.

Все особенности кровеносной системы птиц соответствуют высокому уровню их метаболизма. Большой объем сердца и частый пульс создают быструю циркуляцию крови по организму, что наряду с особенностями крови (высокая кислородная емкость и значительная буферность, большое количество сахаров), обеспечивает непрерывное и интенсивное насыщение всех органов и тканей кислородом и питательными веществами и удаление из них продуктов метаболизма.

Органы выделения и водно-солевой обмен. Выделение продуктов распада и регуляция водного обмена осуществляются преимущественно почками. Крупные (до 1—2% от массы тела) метанефрические почки лежат в углублениях тазового пояса. От каждой почки отходит мочеточник (рис. 53), открывающийся в клоаку. Мочевого пузыря у птиц нет.

У птиц, как и у большинства пресмыкающихся, в качестве выделяемого из организма конечного продукта белкового обмена образуется не мочевины, а мочевая кислота, легко выпадающая из раствора кристалликами, образующими белую кашицеобразную массу. Такая консистенция выделяемой мочи, видимо, обусловила редукцию мочевого пузыря у птиц. Размеры почечных клубочков в почках птиц относительно невелики, что снижает интенсивность фильтрации и уменьшает потери воды. Основная масса мочевой кислоты попадает в просвет почечных канальцев не столько путем фильтрации из клубочков, сколько путем секреции специальными железистыми клетками стенок почечных канальцев, оплетенных капиллярами воротной системы почек. Одновременно почечные канальцы (нефроны) выполняют и осморегуляторную функцию. В нефроне птиц появляется отсутствующий у амфибий и у пресмыкающихся U-образно изогнутый средний отдел — петля Генле, густо оплетенная капиллярами и функционирующая как своеобразная «умножительная противоточная система», использующая осмотический градиент — разное содержание солей в тканях почки и в просвете почечных канальцев (см. с. 228, рис. 102). Проницаемость стенок петли Генле создает возможность пассивной реабсорбции воды из первичной мочи в зонах повышенной солёности, а ионы натрия активно реабсорбируются в восходящей части петли и в концевой части канальцев. Этот механизм обеспечивает образование концентрированной мочи. Дополнительно всасывание воды происходит в клоаке. Все это позволяет удалять из организма продукты распада при минимальной потере воды.

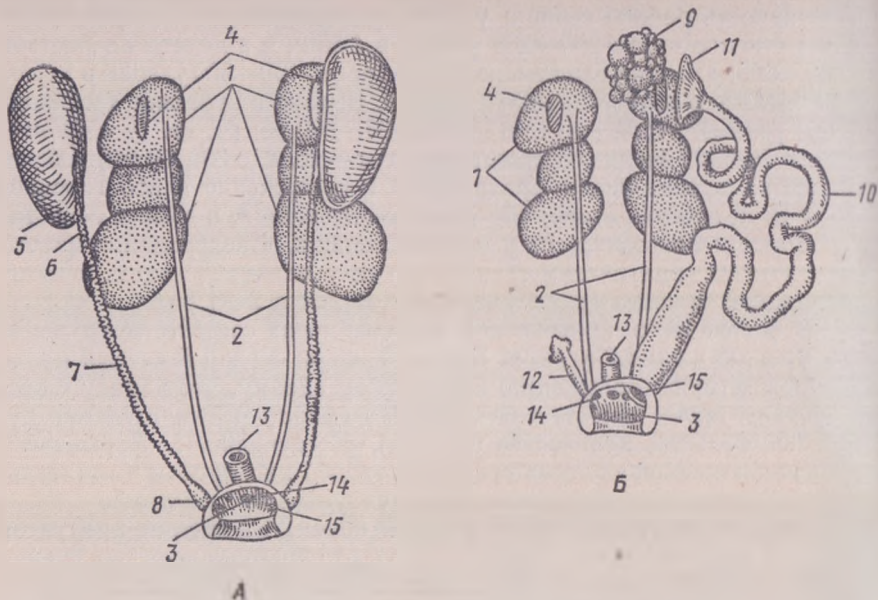


Рис. 53. Мочеполовые органы голубя (схема). А — самец; Б — самка:

1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — полость клоаки, 4 — надпочечник, 5 — семенник, 6 — придаток семенника, 7 — семяпровод, 8 — семенной пузырек, 9 — яичник, 10 — левый яйцевод, 11 — воронка яйцевода, 12 — остаток редуцированного правого яйцевода, 13 — прямая кишка, 14 — мочевое отверстие, 15 — половое отверстие

У большинства птиц есть носовые железы, расположенные на лобных костях над орбитой. Особенно сильно они развиты у морских птиц (трубконосые, веслоногие и др.) и у некоторых пустынных птиц, которые вынуждены пить соленую воду. В секрете носовых желез, капляшками стекающем через ноздри наружу, концентрация поваренной соли в 4—5 раз выше, чем в крови, и примерно вдвое выше, чем в морской воде. Выделение столь концентрированного раствора позволяет птицам пить воду соленых водоемов. Избыток других солей выделяется через почки с мочой.

Половая система и особенности размножения. Птицы, как и пресмыкающиеся, — яйцекладущие животные, но с особенно развитой заботой о потомстве. Среди птиц совершенно нет яйцеживородящих и живородящих видов, что, вероятно, нельзя объяснить только приспособленностью к полету (летучие мыши живородящи).

Парные бобовидные семенники подвешены на брыжейке около переднего края почек. К началу размножения по сравнению с периодом покоя их объем возрастает в 300—1000 раз. К внутреннему краю каждого семенника прилегает придаток семенника (рис. 53) — остаток мезонефрической почки. От каждого придатка семенника начинается тонкий семяпровод (гомологичен вольфову каналу), проходящий по брюшной поверхности почки и впадающий в клоаку, образовав перед этим небольшое расширение — семенной пузырек — резервуар, где

скапливаются зрелые сперматозоиды. Копулятивные органы в виде непарного выворачивающегося участка стенки клоаки есть лишь у немногих птиц — страусов, тинаму, гусеобразных. У остальных птиц оплодотворение происходит при прижатии наружного отверстия клоаки самца к клоаке самки.

У самок развивается только левый яичник (рис. 53); редукция правого яичника (и правого яйцевода), вероятно, определяется тем, что при крупных размерах яиц одновременное их формирование в парных яичниках невозможно. Яичник подвешен на брыжейке около переднего

конца левой почки. Левый яйцевод (мюллеров канал) воронкой открывается в полость тела оюло яичника, а его утолщенный задний (маточный) отдел впадает в львую часть клоаки. У части самок встречается небольшой слепой выост клоаки — остаток редуцированного правого яйцевода. К началу размножения часть фолликулов увеличивается в размерах, так как находящиеся в них ооциты интенсивно накапливают желток. Одновременно происходит удлинение яйцевода и набухание его стенок. Созревшая яйцеклетка через разрыв стенки фолликула выпадает в полость тела и, подхваченная сильно увеличившейся воронкой, попадает в яйцевод. Оплодотворение должно произойти в начальной части яйцевода, примыкающей к воронке. После этого яйцеклетка сокращениями стенок яйцевода перемещается по направлению к клоаке, покрываясь несколькими оболочками — выделениями желез стенок яйцевода. От момента проникновения яйцеклетки в яйцевод до полностью сформированного и готового к откладке яйца у разных птиц проходит 12—48 ч.

В уже отложенном яйце на анимальном полюсе желтка плавает зародышевый диск (рис. 5) — результат дробления оплодотворенного ядра яйцеклетки и окружающего его тонкого слоя протоплазмы. Желток окружен тонкой желтковой оболочкой, сформировавшейся из выделений желез стенок начальной части яйцевода. Далее идет толстая белковая оболочка, состоящая из нескольких слоев — более густых и более жидких. Снаружи белковая оболочка покрыта вдвумя тонкими пергаментобразными подскорлуповыми оболочками, которые на тупом конце яйца расходятся, образуя воздушную камеру. От внутренней подскорлуповой оболочки к желтку идут извитые жгуты плотного белка — халазы; свободно поворачивающийся на скручивающихся халазах желток при любом положении яйца имеет зародышевый диск наверху. Наружная оболочка яйца — плотная известковая скорлупа.

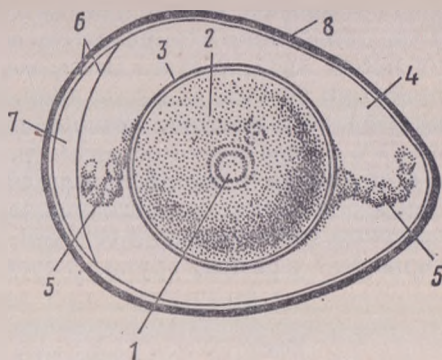


Рис. 54. Строение яйца птицы (схема):

1 — зародышевый диск, 2 — желток, 3 — желтковая оболочка, 4 — белковая оболочка, 5 — халазы, 6 — подскорлуповые оболочки, 7 — воздушная камера, 8 — скорлупа

Соотношение желтка и белка в яйцах разных групп птиц варьирует. Так, у воробьиных птиц желток составляет 10—25%, а белок 70—80% от массы яйца, у гусей массы желтка и белка сходны и составляют примерно по 44% от массы яйца. Желток служит основным запасом питательных веществ, которые идут на формирование тканей зародыша и обеспечивают основные энергетические затраты, а частично — и потребность в воде, белковая оболочка служит в основном источником необходимой для развития зародыша воды и отчасти добавочным резервом энергетических веществ. Химический состав белка и желтка варьирует у разных групп. В среднем в яйце птиц содержится (%):

	<i>В желтке</i>	<i>В белке</i>
Воды	40—56	85—90
Жиров и липоидов	30—40	1—3
Протеинов	15—20	10—15
Углеводов	Следы	0,5—1
Минеральных веществ	1—3	0,5—1,5

Скорлупа на 92—95% состоит из кристаллов углекислого кальция, небольшого количества углекислого магния, фосфорнокислых кальция и магния и 3—5% органических веществ. У мелких птиц масса скорлупы составляет 5—10% от общей массы яйца, у крупных и тяжелых птиц скорлупа толще и может составлять до 15—20% массы яйца. Тончайшие поры, пронизывающие скорлупу, обеспечивают доступ кислорода к развивающемуся зародышу. По мере развития зародыша часть солей из скорлупы переходит в его кровяное русло и используется на формирование скелета. При этом содержание солей внутри яйца возрастает в 4—5 раз, а скорлупа становится более хрупкой, что облегчает выклев птенца. У большинства птиц скорлупа окрашена пигментами, которые выделяются железистыми клетками яйцевода. Окраска может быть однотонной или пятнистой. У части наземно гнездящихся видов (например, у некоторых куликов и др.) скорлупа окрашена под фон субстрата. У многих видов, откладывающих яйца в дупла и норы, скорлупа белая (ракшеобразные, дятлы и др.).

У самых мелких птиц — некоторых колибри, имеющих массу 1,6—1,8 г, масса яйца около 0,2 г, у африканского страуса и крупных пингвинов масса яйца составляет около 1,5% массы самки, а у куликов и мелких воробьиных птиц — до 15—20%. Плодовитость птиц заметно меньше плодовитости пресмыкающихся, что связано с уменьшением эмбриональной и постэмбриональной смертности благодаря разнообразным формам заботы о потомстве. Крупные хищники, пингвины, кайры и мелкие виды колибри кладут одно яйцо. У голубей, стрижей, мелких пингвинов и чистиковых, крупных колибри, журавлей, козодоев в кладке два яйца. Три яйца откладывают рябки и большинство воробьиных откладывают по 5—8 яиц, утки — по 6—14 яиц и т. п. У дневных хищников и сов размеры кладки возрастают при обилии пищи. Самые крупные кладки — до 22 яиц — бывают у серой куропатки и перепела. Большие кладки — до 10—15 яиц — известны для некоторых мелких воробьиных: синиц, крапивников и др.

Размножение каждого вида птиц приурочено к определенному сезону года так, что рост птенцов происходит в наиболее кормный период. В умеренных и северных широтах размножение начинается в конце весны — первой половине лета, в тропиках оно приурочено к периоду дождей или (у некоторых рыбоядных видов), наоборот, к периодам засухи. В умеренных и северных широтах увеличение длины светового дня вызывает секрецию гипофизом гонадотропных гормонов, под воздействием которых в половых железах начинается формирование половых клеток. Окончательное созревание половых клеток и непосредственное начало размножения (оплодотворение и откладка яиц) определяется комплексом факторов: благоприятными температурами, достаточным количеством корма, наличием подходящих мест для гнездования, присутствием полового партнера.

У всех птиц в той или иной степени выражен половой диморфизм. Наиболее отчетливо он проявляется у многих куриных, гусеобразных, воробьиных, когда самцы заметно крупнее самок, более ярко окрашены, иногда имеют более громкий голос и сложную песню. У других птиц он выражен лишь в том, что самцы несколько крупнее самок (у хищных птиц и сов самки крупнее самцов). У большинства видов самец и самка на период размножения образуют пару; у орлов, лебедей, гусей, крупных цапель пары сохраняются несколько лет, иногда до гибели одного из партнеров, у других, например у многих уток, лишь в период откладки яиц. Всех этих птиц называют моногамами. У меньшего числа видов — полигамов — пары не образуются даже на короткое время и спаривание происходит при кратковременных встречах самцов и самок; обычно у них особенно резко выражен половой диморфизм. К полигамам относятся глухарь, тетерева, павлины, кулики турухтаны, колибри и др.

Размножение у всех птиц начинается брачными играми или током. Его проявления необычайно многообразны: это и звучная песня воробьиных птиц, и пляски журавлей, и барабанная дробь дятлов, стучащих клювом по сухому сучку, и громкие крики сов, и тяга вальдшнепа и т. д. У моногамов в брачных играх в той или иной степени принимают участие оба партнера, но самец токует более интенсивно. У многих видов, например у куликов плавунчиков, токует самка; они крупнее самцов и ярче окрашены. У полигамов токует только самец, у некоторых видов собирающиеся группами (тетерева, турухтаны и др.). Токовые явления облегчают встречу самца и самки, способствуют формированию пары (у моногамов), обеспечивают физиологическую подготовку партнеров к спариванию. Отчетливо выраженная видоспецифичность токовых явлений (поз и общего характера поведения, издаваемых звуков) предотвращает межвидовую гибридизацию.

В период тока идет и постройка гнезда. У моногамов его строят оба партнера или только самка, а самец иногда подносит строительный материал. У полигамов гнездо строит только самка. Характер гнезд и их расположение в классе птиц необычайно разнообразны (рис. 55), но у каждого вида в соответствии с его экологическими особенностями гнезда относительно однотипны. Лишь очень немногие птицы гнезд не строят, откладывая яйца прямо на землю (козодои, некоторые



Рис. 55. Гнезда птиц:

А — кладка на земле без гнезда у козодоя и Б — кулика зуйка; В — гнездо на земле рябчика и Г — обыкновенной чайки; Д — яйцо кайры на голый скале; Е — гнездо моевки на скалистом уступе; Ж — императорский пингвин с яйцом на лапах; З — слепленное из грязи гнездо деревенской ласточки; И — вырытая береговыми ласточками гнездовая нора; гнезда на воде: К — большой поганки и Л — черной крачки; гнезда на деревьях: М — горлицы; Н — зяблика; О — славки-портняжки; П — совместное гнездо африканских воробьев; Р — большой пестрый дятел у выдолбленного гнездового дупла

кулики) или на уступы скал (кайры). Устилают лунку на земле подстилкой из растительной ветоши куриные и кулики, чайки, совы и др. После завершения кладки самки уток и гусей, выщипывая у себя на брюшке пух, выстилают им гнездо; при уходе на кормежку закрывают яйца пухом.

В развилке ветвей небрежные гнезда из набросанных сухих веток со скудной травянистой выстилкой устраивают дневные хищники, ансты, цапли, бакланы, вороновые; иногда они сооружают их и в заламах тростника, на скалистых уступах или на земле. Особенно искусно строят гнезда многие воробьиные птицы, помещая их в развилке ветвей или на земле. Плотная чаша гнезда свивается из сухих травинки и тонких веточек, а внутри выстилается мягкими стебельками, мхом, подобранными перьями и шерстью. Некоторые птицы, например зяблики, для маскировки гнезда вплетают в его наружные стенки лишайники и кусочки коры. Певчие дрозды промазывают лоток смоченной слюной трухлявой древесиной, а другие дрозды укрепляют стенки грязью. У некоторых видов гнездо представляет собой плотный шар с толстыми стенками и боковым входом, построенный в развилке ветвей (крапивник, длиннохвостая синица) или подвешенный к тонким веточкам дерева (синица ремез, многие тропические ткачики и др.).

Дятлы долбят дупла, на дно которых без всякой подстилки откладывают яйца. Дятловые и естественные дупла занимают многие птицы, устраивающие на дне гнездо: некоторые утки, голуби, совы, стрижи, различные воробьиные. Самцы птиц носорогов замазывают вход в дупло грязью, оставляя лишь небольшое отверстие, через которое кормят насиживающую самку. Многие ласточки лепят гнездо из комочков грязи, скрепляя их липкой слюной. Стрижи саланганы устраивают гнездо только из быстро густеющей на воздухе слюны. Мелкие трубконосые, тупики и топорики, зимородки, шурки, береговые ласточки и другие птицы роют норы длиной до 1—2 м и даже больше; в конце норы строится гнездо или яйца откладываются прямо на землю. В степях и пустынях каменки, огари и пеганки гнездятся в норах грызунов и промоинах обрывов. Немногие птицы (лысухи, поганки, некоторые крачки) устраивают плавающие гнезда из сухих стеблей и водорослей, размещая их в зарослях надводной растительности.

Гнездо защищает кладку, насиживающую птицу и вылупившихся птенцов от врагов и неблагоприятных погодных условий. Защитные качества гнезда тем выше, чем искуснее оно построено и чем оно недоступнее. Так, в Подмосковных лесах, где бывает много людей и ведется выпас скота, гибнет до 40—50% гнезд, расположенных на земле и низких кустах, до 20—30% гнезд на деревьях и лишь 5—10% гнезд в дуплах. Частое спугивание насиживающих птиц повышает гибель яиц и птенцов, так как облегчает обнаружение гнезд различными хищниками (воронами, сороками, кошками и др.). Гнезда существенно улучшают условия инкубации, ибо колебания температуры в них значительно меньше, чем во внешней среде.

Практически все птицы насиживают яйца, т. е. обогревают их. Не насиживают кладок лишь сорные куры — *Megapodiidae*: необхо-

димое для развития зародыша тепло образуется при гниении растительной веточки объемистого «гнезда» (с. 86). У полигамов насиживают только самки; у моногамов в насиживании принимают участие оба партнера, сменяющие друг друга на гнезде (чайки, многие воробьиные и др.), либо насиживает только самка, а самец ее кормит и охраняет район гнезда (совы и дневные хищники, часть воробьиных). У насиживающих птиц на брюшке выпадают перья и пух и образуется наследное пятно — участок голой кожи с сильно развитыми кровеносными сосудами, которым птица прижимается к яйцам. Наседных пятен бывает 2—3 или одно большое. Теплоизоляционные качества гнезда и наличие наседных пятен обеспечивает хорошее прогревание яиц: температура кладки достигает 36—38° С. Не образуется наседных пятен у гусеобразных, но их отсутствие компенсируется обильной пуховой выстилкой гнезда. Гнездящиеся на льдах Антарктиды императорские пингвины держат свое единственное яйцо на лапах, прикрывая его сверху складкой кожи брюха; при температуре воздуха в—5—10° С температура внутри яйца равна +36—37° С.

Большинство птиц начинает интенсивное насиживание после откладки всех яиц, и поэтому вылупление птенцов проходит более или менее одновременно. У дневных хищников, сов и некоторых других птиц насиживание начинается после откладки первого яйца. Соответственно вылупление птенцов идет постепенно и при больших кладках растягивается на 5—10 дней. Продолжительность инкубационного периода зависит от размеров яйца и птицы, от типа гнезда и интенсивности насиживания. Мелкие воробьиные насиживают 11—14 суток, ворона—17, ворон — 19—21, чирок трескунок — 21—24, кряква — 26, лебеди 35—40 суток и т. д. Наибольшая продолжительность насиживания — около двух месяцев — у крупных пингвинов, альбатросов, грифов.

Развитие. Ко времени откладки яйца уже образуется плавающий на желтке зародышевый диск. Дальнейшее развитие возобновляется лишь после начала насиживания. В центральной части зародышевого диска образуется утолщение — первичная полоска, в которой происходит формирование трех зародышевых листков: эктодермы, мезодермы и энтодермы. Далее идут два параллельных процесса: разрастание краев зародышевого диска, приводящее к образованию зародышевых оболочек и к обрастанию желтка, и развитие зародыша, формирующегося в области первичной полоски.

Уже в первые сутки из энтодермы формируется хорда, а лежащая над ней полоска эктодермы превращается в нервную трубку, на переднем конце которой появляются вздутия — мозговые пузыри. По бокам хорды и нервной трубки мезодерма дифференцируется на сомиты и начинают формироваться целом, кровеносные сосуды и сердце, пищеварительная трубка с пятью парами жаберных щелей в области глотки, которые вскоре зарастают, и т. д. Зародыш обособляется от периферических участков зародышевого диска. Далее образуется клюв, появляются зачатки конечностей. На второй-третий день инкубации, одновременно с формированием кровеносных сосудов в теле зародыша, густая сеть капилляров — сосудистое поле — образуется в периферийных частях зародышевого диска. Они сливаются в желточные вены,

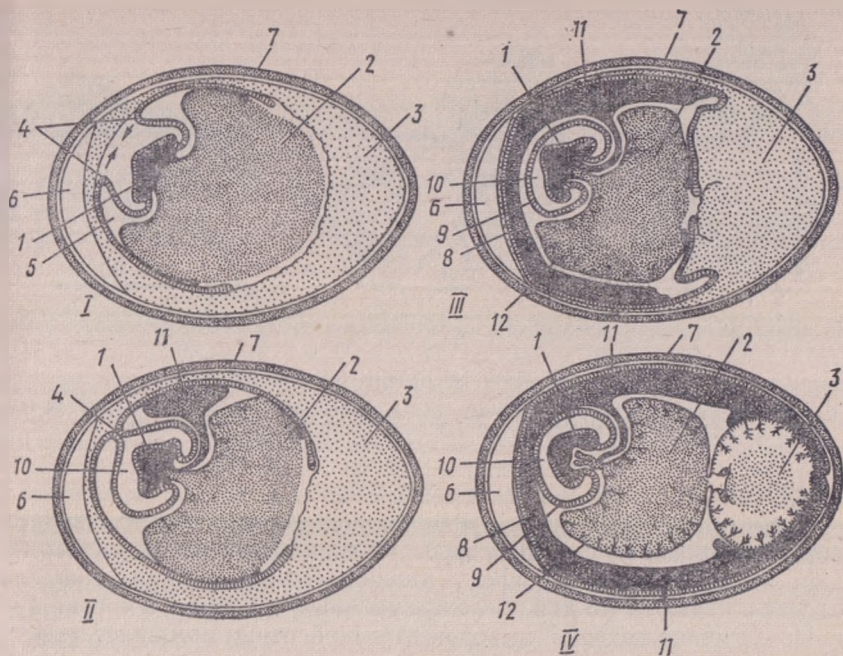


Рис. 56. Продольный разрез куриного яйца на разных стадиях инкубации (I—IV) (по Заварзину):

1 — зародыш (разрез поперек тела), 2 — желток, 3 — белок, 4 — амниотическая складка, 5 — внезародышевая полость, 6 — воздушная камера яйца, 7 — скорлупа, 8 — серозная оболочка, 9 — амнион, 10 — амниотическая полость, 11 — аллантоис, 12 — желточный мешок

впадающие в сердце; по ним питательные вещества желтка поступают в кровяной ток зародыша. Одновременно формируются зародышевые оболочки (рис. 56) — серозная и амниотическая. Как вырост задней кишки зародыша образуется аллантоис, врастающий между амнионом и серозной оболочкой.

К концу инкубационного периода желточный мешок с остатками желтка втягивается в брюшную полость, зародыш прорывает зародышевые оболочки и, высунув клюв в воздушную камеру, начинает дышать легкими; кровоснабжение аллантоиса прекращается. Затем птенец при помощи «яйцевого зуба» — известкового бугорка на конце клюва — надкалывает изнутри скорлупу, постепенно расширяет щель и выползает из скорлупы и зародышевых оболочек. От проклева скорлупы до выхода из яйца у мелких птиц проходит несколько часов, у более крупных — 1—3 суток. При вылуплении взрослая птица сидит на гнезде, обогревая кладку.

По степени физиологической зрелости птенцов в момент вылупления всех птиц можно разделить на две группы: зреловылупляющиеся — маторнатные (выводковые) — и незреловылупляющиеся — имматурнатные (птенцовые). Маторнатные птенцы (рис. 57) опушены и



Рис. 57. Однодневные птенцы (по Формозову):

А — имматуронатный птенец полевого конька; *Б* — птенец орла могильника (промежуточная группа); *В* — матуронатный птенец серой куропатки

зрячи; обсохнув, они могут хорошо бегать, а водные — плавать и даже нырять; вскоре после вылупления они покидают гнездо и кочуют, самостоятельно питаясь. Роль взрослой птицы сводится к защите выводка, периодическому обогреву птенцов (терморегуляция проявляется уже в первые 1—3 дня после вылупления) и помощи в поисках пищи. Подражание водящей выводок взрослой птице позволяет птенцам выработать навыки поиска и схватывания добычи, уклонения от опасности и т. п. К этой группе относятся наземные и водные птицы: страусы, тинаму, гусеобразные, курообразные (за исключением гоацина), журавли, пастушки, дрофы, большинство куликов.

Имматуронатные птенцы выходят из яйца беспомощными, слепыми, голыми или слабо опушенными (рис. 57). В гнезде остаются долго: у воробьиных птиц — 10—12 дней, у трубконосых — до 2 месяцев и более; выкармливаются и обогреваются родителями. В первые дни жизни имматуронатные птенцы на любое раздражение отвечают однозначно требованием корма: открывают клюв и пищат. Лишь позже, когда у них прорезаются глаза и открываются наружные слуховые проходы (на 4—7-й день), их поведение усложняется; они требуют корм лишь при появлении у гнезда взрослых птиц, а при любых других раздражениях затаиваются на дне гнезда. В первую половину гнездовой жизни имматуронатные птенцы пойкилотермны: их температура целиком зависит от температуры среды. Поэтому взрослые птицы интенсивно обогревают птенцов. Если же взрослые птицы надолго оставляют гнездо, то, особенно при холодной погоде, температура тела птенцов снижается, уменьшается число дыханий и пульс и птенцы впадают в состояние анабиоза, не реагируя на раздражения. Когда вернувшаяся взрослая птица нагреет птенцов, уровень обмена веществ и их активность вновь возрастают. Эта особенность обеспечивает возможность быстрого роста птенцов, так как питательные вещества корма не расходуются на терморегуляцию, а идут только на рост тела. При интенсивном кормлении и обогреве за сутки птенцы у многих видов увеличивают массу на 20—50%!

Интенсивность выкармливания птенцов у большинства видов велика. Так, пара больших пестрых дятлов своим 5—6 птенцам за сутки приносит 150—250 порций корма, пара больших синиц принесла своим 14 птенцам до 500 порций корма в день и т. п. В первые дни родители носят птенцам мягкую, легко усваиваемую пищу (синицы в первый-второй день кормят птенцов пауками). Во второй половине гнездовой жизни у птенцов разворачивается оперение и постепенно устанавливается терморегуляция. Они покидают гнездо оперенными, уже достигнув массы и размеров взрослых птиц, активным, хотя еще неуверенным полетом. После вылета родители некоторое время (1—2 недели) продолжают кормить птенцов. В это время, подражая взрослым, птенцы вырабатывают свойственный данному виду стереотип поведения: приемы поиска и схватывания добычи, реакции на опасность и т. п. К имматуронатным относятся голуби, попугаи, стрижеобразные, дятлообразные, воробьиные; из водных птиц типично имматуронатными будут только пеликанообразные (веслоногие).

Довольно много птиц составляют промежуточную группу. Птенцы гагар и поганок вылупляются опушенными и зрячими, способными сразу же хорошо плавать и нырять, но родители их кормят до подъема на крыло. Опушенные и зрячие птенцы большинства чаек быстро покидают гнезда, но родители кормят их и после подъема на крыло. У трубноносых и большинства чистиковых птиц оперенные и зрячие птенцы остаются в гнезде и получают корм от родителей, пока не достигнут размеров взрослых и не приобретут способность к полету. У сов и дневных хищников птенцы вылупляются опушенными и слепыми, но прозревают быстро, иногда в день вылупления; они тоже выкармливаются родителями в гнездах до подъема на крыло. В отряде голепастых (аистообразных) у цапель птенцы вылупляются голыми, уже после вылупления прорезаются глаза и развивается эмбриональный пух, после чего птенцы при опасности могут покинуть гнездо и прятаться поблизости. У аистов птенцы вылупляются зрячими и покрытыми пухом, в гнезде остаются до подъема на крыло. Таким образом, в промежуточной группе представлены все переходы между матуронатным и имматуронатным типами развития.

Вероятно, первичным для птиц был матуронатный тип развития, отличающийся от развития пресмыкающихся лишь тем, что забота взрослых о птенцах резко уменьшала постэмбриональную смертность, а периодические обогревы и помощь в поисках пищи способствовали ускорению роста. Позже возникшая имматуронатность ускорила постэмбриональный рост благодаря интенсивному выкармливанию и позднему приобретению терморегуляции. Поэтому имматуронатные птицы быстрее завершают свое развитие. Например, птенцы вороновых достигают размеров взрослых и приобретают способность к полету в возрасте 20—30 дней, а у сходных с ними по размерам матуронатных птиц — лишь в возрасте 40—60 дней (гусеобразные, пастушковые и др.).

Гнездовой паразитизм. Примерно у 80 преимущественно тропических видов птиц: около 50 видов кукушек — Cuculidae, 12 видов медоуказчиков — Indicatoridae, около 5 видов трупиалов — Icteridae, 10 видов африканских ткачиков — Ploceidae и южноамериканской



Рис. 58. Птенец обыкновенной кукушки, выбрасывающий из гнезда яйцо своих хозяев

ваемых разными самками яиц очень различна. Это позволяет использовать для подкладки гнезда большого числа видов мелких птиц. Обычно «приемные родители» не обращают внимания на подложенное яйцо, особенно если оно по окраске похоже на их яйца, и продолжают насиживать кладку. Вылупившийся из яйца кукушонок при охлаждении, когда взрослых птиц нет на гнезде, не снижает активность, как птенцы всех воробьиных птиц, а, наоборот, энергично двигается по гнезду, стараясь подлезть под птенца или яйцо хозяев и затем, резко приподнимаясь, выбрасывает его из гнезда (рис. 58). Оставшись один в гнезде, кукушонок получает больше корма, быстро растет, оперяется и в возрасте 20 дней покидает гнездо, почти достигнув массы взрослой кукушки (около 100 г); еще около двух недель он неотступно следует за приемными родителями, продолжая выпрашивать у них корм. Другие виды птиц — гнездовых паразитов чаще имеют узкий круг хозяев или подкладывают яйца лишь одному виду. Их птенцы обычно не способны выбрасывать других птенцов и воспитываются вместе с птенцами приемных родителей. Относительно небольшое число видов типичных гнездовых паразитов свидетельствует, что такое своеобразное размножение не дает каких-либо особых преимуществ в борьбе за существование. Начальная фаза гнездового паразитизма — занятие чужих гнезд — встречается у видов из разных отрядов (некоторые хищники, кулики, дятлы и др.).

Продолжительность жизни. Смертность молодых птиц в первый год жизни довольно высока и часто составляет 30—50 и более процентов от числа поднявшихся на крыло. Она определяется недостаточным индивидуальным опытом, не позволяющим молодым столь же успешно, как взрослым, находить корм и избегать опасностей. У взрослых птиц разных видов смертность составляет 5—20—40% в год. Сейчас для многих видов определяющим фактором стала хозяйственная деятельность человека. Многие виды — объекты охоты — резко снизили численность из-за неумеренного преследования. На численности многих видов сказывается и косвенное влияние человека: изменение ландшафтов, загрязнение вод нефтью и промышленными стоками и т. п. Много птиц гибнет при массовом применении гербицидов и инсектицидов.

Большинство мелких и средних по размерам птиц становятся половозрелыми и приступают к размножению на следующее лето жизни,

утки — *Heteronetta atricapilla* — выражен гнездовой паразитизм: они не строят гнезд, подкладывают свои яйца в гнезда других, чаще близких видов птиц, предоставляя им и насиживание яиц, и выкармливание птенцов.

В фауне СССР представителями этой группы птиц будут обыкновенная и глухая кукушки — *Cuculus canorus* и *C. optatus*. Яйца кукушек относительно малы (около 3% массы самки), а окраска отклады-

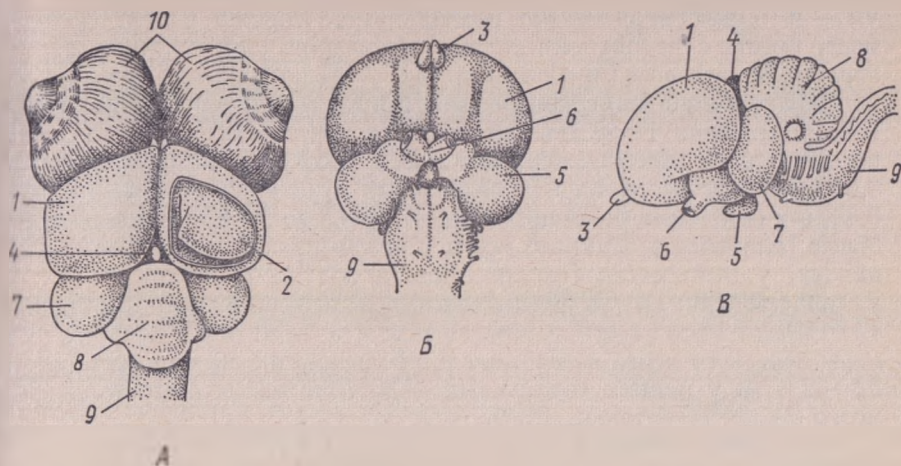


Рис. 59. Головной мозг голубя (по Паркеру):

А — сверху с глазами, вскрыта крышка правого полушария; Б — снизу; В — сбоку:

1 — большие полушария, 2 — полосатое тело правого полушария, 3 — обонятельные доли, 4 — эпифиз, 5 — гипофиз, 6 — хиазма и зрительные нервы, 7 — зрительные доли среднего мозга, 8 — мозжечок, 9 — продолговатый мозг, 10 — глаза

и в возрасте 9—10 месяцев. Крупные вороновые (ворон, серая ворона), мелкие хищники и чайки вступают в размножение в возрасте около двух лет, крупные чайки, орлы, трубконосые — в возрасте 3—4 лет, страусы — 4—5 лет и т. п. Данных о продолжительности жизни птиц в естественных условиях пока мало. Предельная продолжительность жизни даже у мелких воробьиных птиц довольно высока и достигает 10—20 лет, у чаек — 36, у буревестников — 30, а у альбатросов — 40 лет. Но средняя продолжительность жизни обычно много меньше. Так, на Куршской косе (Калининградская обл.) половину гнездящейся популяции зябликов составляют птицы в возрасте около года, а на каждую тысячу гнездящихся птиц приходится только три особи старше 7 лет (Паевский и Виноградова, 1974). В схеме чем больше продолжительность жизни, тем меньше плодовитость и тем позже наступает половая зрелость. Прямая зависимость между размерами тела и продолжительностью жизни у птиц проявляется далеко не всегда: в природе предельная продолжительность жизни крупных лебедей, индико, меньше, чем у более мелких чаек и трубконосых. Это определяется видовыми особенностями экологии, характером воздействия человека и врагов, влиянием погодных условий и многими другими факторами.

Нервная система, органы чувств. В строении головного мозга птиц (рис. 59) и пресмыкающихся много общего. У обоих классов значительную часть хорошо обособленных больших полушарий переднего мозга составляют полосатые тела (*corpora striata*) — разрастания дна переднего мозга. В тонкой крыше больших полушарий есть скопления нервных клеток, обозначаемых как первичная мантия — архипалли-

ум — и гомологи элементов неопаллиума. Хорошо развит средний мозг, вместе с полосатыми телами обеспечивающий сложные формы первой деятельности в обоих классах. Хорошо выражен изгиб мозга.

Однако в строении головного мозга птиц есть и черты более высокой организации. Прежде всего заметно возрастает общая масса головного мозга. У пресмыкающихся масса головного мозга составляет 0,01—0,4% от массы тела, у бескилевых птиц и пингвинов — 0,04—0,09, а у остальных летающих птиц — от 0,2 до 5—8% от массы тела. Масса головного и спинного мозга у пресмыкающихся примерно одинакова, у птиц масса головного мозга больше (у куриных 1,5 : 1, у голубей 2,5 : 1). У пресмыкающихся передний мозг составляет 42—52% от массы всего головного мозга. У птиц относительные размеры переднего мозга возрастают и в большинстве отрядов составляют 52—62%, а у мелких воробьиных — до 70% массы всего головного мозга (М. Ф. Никитенко, 1969).

Обонятельные доли малы и тесно примыкают к большим полушариям. На спинной поверхности промежуточного мозга, прикрытого сверху полушариями, лежит слабо развитый эпифиз, а на дне — позади хиазмы зрительного нерва — крупный гипофиз. Крупные зрительные доли среднего мозга отодвинуты в стороны налегающими на средний мозг полушариями и мозжечком. Крупный мозжечок вплотную примыкает к большим полушариям, прикрывая средний и значительную часть продолговатого мозга. Он имеет сложное складчатое строение. Мозжечок — центр координации движений и равновесия — хорошо развит у всех птиц. Продолговатый мозг плавно переходит в спинной. У птиц 12 пар головных нервов (но одиннадцатая пара еще не четко отграничена от десятой пары). В спинном мозге птиц развиты плечевое и поясничное утолщения, а отходящие от них спинномозговые нервы при выходе из позвонков образуют плечевое и поясничное сплетения, ветви которых иннервируют мускулатуру соответствующих конечностей. Крупный головной мозг с более усложненным строением (особенно гистологическим) и соответствующие ему органы чувств обеспечивают птицам более высокий по сравнению с пресмыкающимися уровень нервной деятельности и более сложные формы поведения.

Зрение — основной рецептор дальней и ближней ориентации птиц. В отличие от других позвоночных среди них нет ни одного вида с редуцированными глазами. Глаза очень велики по относительным и абсолютным размерам: у крупных хищников и сов по объему они равны глазу взрослого человека. Увеличение абсолютных размеров глаз выгодно потому, что позволяет получить большие размеры изображения на сетчатке и тем самым яснее различить его детали. Относительные размеры глаз, отличающиеся у разных видов, связаны с характером пищевой специализации и способами охоты. У преимущественно растительноядных гусей и куриных глаза по массе примерно равны массе головного мозга и составляют 0,4—0,6% от массы тела, у ловящих подвижную добычу и высматривающих ее на больших расстояниях хищных птиц масса глаз в 2—3 раза превышает массу мозга и составляет 0,5—3% от массы тела, у активных в сумерках и ночью сов масса

глаз равна 1—5% массы тела (М. Ф. Никитенко).

У разных видов на 1 мм² сетчатки находится от 50 тыс. до 300 тыс. фоторецепторов — палочек и колбочек, а в области острого зрения — до 500 тыс. — 1 млн. При разном сочетании палочек и колбочек это позволяет либо различать многие детали объекта, либо его контуры при низкой освещенности. Основной анализ зрительных восприятий проводится в зрительных центрах головного мозга; ганглиозные клетки сетчатки реагируют на несколько стимулов: контуры, цветовые пятна, направления перемещений и т. д. У птиц, как и остальных позвоночных, на сетчатке есть участок наиболее острого зрения с углуб-

лением (ямкой) в его центре. У некоторых видов, питающихся преимущественно подвижными объектами, есть две области острого зрения: у дневных хищников, цапель, зимородков, ласточек; у стрижей лишь одна область острого зрения, и поэтому их способы ловли добычи на лету менее разнообразны, чем у ласточек. В колбочках находятся масляные капли — цветные (красные, оранжевые, голубые и др.) или бесцветные. Вероятно, они выполняют роль светофильтров, повышающих контрастность изображения. Очень подвижный зрачок предотвращает излишнюю засветку сетчатки (при быстрых поворотах в полете и т. п.).

Аккомодация (наводка глаза на резкость) осуществляется изменением формы хрусталика и его одновременным перемещением, а также некоторым изменением кривизны роговицы. В области слепого пятна (места вхождения зрительного нерва) расположен гребень — богатое сосудами складчатое образование, вдающееся в стекловидное тело (рис. 60, 13). Основная его функция — снабжение стекловидного тела и внутренних слоев сетчатки кислородом и удаление продуктов метаболизма. Гребень есть и в глазах пресмыкающихся, но у птиц, видимо, в связи с большими размерами глаз, он значительно крупнее и сложнее. Механическая прочность крупных глаз птиц обеспечивается утолщением склеры и появлением в ней костных пластинок. Хорошо развиты подвижные веки, у некоторых птиц несущие ресницы. Развита мигательная перепонка (третье веко),двигающаяся непосредственно по поверхности роговицы, очищая ее.

У большинства птиц глаза расположены по бокам головы. Поле зрения каждого глаза составляет 150—170°, но поле бинокулярного зрения невелико и составляет у многих птиц лишь 20—30°. У сов и

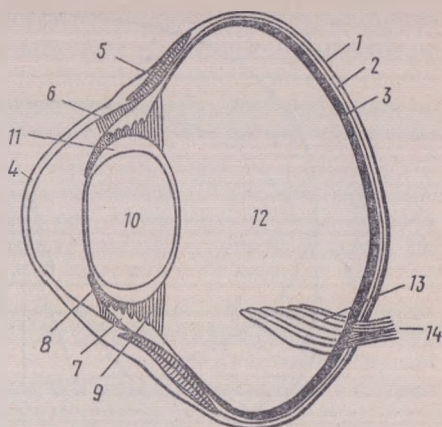


Рис. 60. Схема глаза птицы:

1 — склера, 2 — сосудистая оболочка, 3 — сетчатка, 4 — роговица, 5 — косточка склерального кольца, 6 — связка, 7 — ресничное тело, 8 — радужина, 9 — связка, 10 — хрусталик, 11 — оболочка хрусталика, 12 — стекловидное тело, 13 — гребень, 14 — зрительный нерв

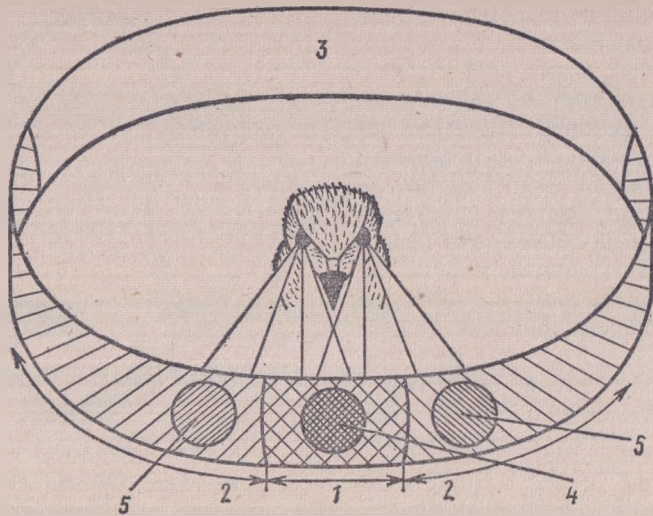


Рис. 61. Поля зрения у ястреба (по Уоллсу):

1 — поле бинокулярного зрения, 2 — поле монокулярного зрения, 3 — область вне поля зрения, 4 — область проекции обоих височных участков острого зрения, 5 — проекция центрального участка острого зрения

некоторых хищных птиц глаза смещаются к клюву и поле бинокулярного зрения возрастает. У некоторых видов с выпуклыми глазами и узкой головой (некоторые кулики, утки и др.) общее поле зрения может быть 360° , при этом узкие ($5-10^\circ$) поля бинокулярного зрения образуются перед клювом (облегчает схватывание добычи) и в области затылка (позволяет оценивать расстояние до приближающегося сзади врага). У птиц с двумя областями острого зрения они обычно расположены так, что одна из них проецируется в область бинокулярного зрения, а другая — в область монокулярного зрения (рис. 61).

Все птицы обладают цветным зрением, распознавая не только основные цвета, но и их оттенки и сочетания. Поэтому в оперении птиц так часто встречаются яркие цветные пятна, выполняющие функцию видовых меток. Острота зрения птиц, видимо, превосходит в несколько раз остроту зрения человека. Например, сокол сапсан видит движущуюся добычу размером с галку на расстоянии около 1 км. Птицы различают не только перемещения предметов и их контуры, но и детали формы и окраски, рисунок и фактуру поверхностей. Поэтому зрительные восприятия используются птицами и для получения разнообразной информации об окружающем мире, и как важное средство при внутривидовом и межвидовом общении.

Орган слуха, подобно органу зрения, служит у птиц важным рецептором ориентации и общения. Анатомически орган слуха сходен с органом слуха пресмыкающихся, особенно крокодилов, но благодаря мелким преобразованиям функционально он не отличается от значительно более сложного и дифференцированного органа слуха млеко-

питающих. Внутреннее ухо птиц отличается от внутреннего уха крокодилов лишь несколько лучшим развитием улитки — удлиненного выроста круглого мешочка — и более сложным внутренним ее строением (увеличением числа чувствующих клеток). Возрастают размеры полости среднего уха, а единственная слуховая косточка — стремечко — имеет усложненную форму, увеличивающую ее подвижность при колебаниях барабанной перепонки, имеющей у птиц куполообразную форму и большие размеры. Барабанная перепонка погружена ниже уровня кожи и к ней ведет канал — наружный слуховой проход, по краю которого у части видов птиц образуется складка кожи — зачаток наружного уха (хорошо развит у сов). Контурные перья, прикрывающие наружный слуховой проход, по структуре отличаются от перьев близлежащих участков головы и служат не только для механической защиты слухового прохода, но и для организации звукового потока (могут приподниматься, выполняя роль рупора у открывшегося слухового прохода, или, наоборот, прижиматься, пропуская лишь звуковые волны ограниченного диапазона и т. п.).

Птиц с плохо развитым слухом, видимо, нет. Большинство видов слышит в большом диапазоне — от 30 до 20 тыс. Гц, т. е. примерно в диапазоне обостренного человеческого слуха; некоторые виды, вероятно, способны воспринимать и ультразвуки до 35—50 кГц, присутствующие и в их голосе. В этом диапазоне орган слуха проявляет особую чувствительность к биологически важным для данного вида звукам (сигналам своего вида, звукам, издаваемым более обычными пищевыми объектами или врагами, и т. п.). Многие птицы с большой точностью (2—3°) способны определять положение источника звука. Особенно высока точность звуковой локализации (около 1°) у сов, которые успешно ловят добычу «на слух», не видя ее. У немногих птиц (гуахаро из козодоеобразных, стрижи саланганы), гнездящихся в глубоких темных пещерах, обнаружена звуковая локация: издавая в слышимом, а не ультразвуковом, как летучие мыши, диапазоне (1,5—7 кГц) отрывистые звуки и улавливая их отражение, птицы в темноте облетают препятствия и находят свое гнездо.

Острый слух и способность к акустическому анализу сочетается у птиц со способностью издавать разнообразные звуки, несущие емкую и биологически важную информацию (звуки общения родителей и птенцов, сигналы тревоги, звуки и позы, регулирующие территориальные отношения, взаимоотношения партнеров и т. д.). Голос и слух обеспечивают возможности звукового общения не только между особями своего вида, но и между разными видами. Так, например, звук тревоги, изданный в лесу сойкой или сорокой, воспринимается как сигнал опасности птицами многих видов. Сходные по внешнему облику близкие виды (например, пеночки) обычно легко различаются по песням и позывам. Поэтому голос играет важную роль изолирующего механизма предотвращающего межвидовые скрещивания. Приобретение устойчивых отличий в позывах и песнях у разных популяций одного вида усиливает изоляцию (разобщение) этих популяций и в конечном счете может привести к их репродуктивной изоляции, т. е. к появлению новых видов. Запись сигналов тревоги или страха и последующее их

воспроизведение позволяет отпугивать птиц от тех мест, где они в данный момент могут причинять ущерб (например, скворцов от вишневых садов и виноградников в период созревания ягод, многих птиц от аэродромов и т. п.).

Основным звукопроизводящим органом птиц служит нижняя гортань (с. 125); трахея резонирует (усиливает) звуки, а верхняя гортань, возможно, их несколько модифицирует. Некоторые птицы способны издавать так называемые инструментальные звуки: щелканье клювом, свист воздуха в маховых (утки, стрепеты и др.) или рулевых (бекасы) перьях в полете, хлопки крыльями (голуби, козодой) и т. п. Дятлы издают громкую барабанную трель, ударяя клювом о сухой сучок. Эти сигналы также несут биологическую информацию и служат для общения.

Обычно считают, что обоняние у птиц развито слабо. При этом основываются на том, что почти у всех птиц обонятельные доли переднего мозга малы. Однако по сравнению с пресмыкающимися у птиц увеличивается поверхность носовой полости благодаря разрастанию носовых раковин и возрастает площадь обонятельного эпителия. Эти факты и данные пока немногочисленных экспериментов позволяют предполагать, что у некоторых птиц (питающиеся падалью хищники, кулики, утки, вероятно, дятлы, некоторые воробьиные и др.) обоняние развито достаточно хорошо и используется при поисках пищи. Так, утки влажный привычный корм обнаруживают по запаху на расстоянии до 1,5 м. У новозеландских киви обоняние служит ведущим рецептором при поисках корма (кстати, глаза у киви относительно очень малы).

Вкусовые почки (скопления чувствующих клеток, оплетенных нервными окончаниями) расположены в слизистой оболочке ротовой полости, на языке и у его основания. Вкус у птиц развит: многие виды распознают сладкое, соленое, горькое. В коже местами многочисленны свободные окончания чувствующих нервов или более сложные органы кожного чувства, представляющие собой скопления чувствующих клеток, оплетенных нервными окончаниями, и опорных клеток. Они обнаружены на оперенных и неоперенных участках кожи, на клюве и в ротовой полости, на задних конечностях. Некоторые из этих образований выполняют функцию термодетекторов (регистрируют изменения температуры тела), другие несут функцию рецепторов осязания (в частности, реагируют и на изменение положения перьев). У видов, добывающих корм в мягком грунте (кулики, гусеобразные, фламинго, удоны и др.), многочисленные осязательные тельца расположены в специальных мельчайших углублениях на клюве и помогают в обнаружении добычи.

Поведение и образ жизни

Общие особенности поведения. Прогрессивное развитие центральной нервной системы и органов чувств, высокий уровень обмена веществ и теплокровность обеспечили птицам по сравнению с пресмыкающимися значительно большую подвижность, расширили восприятие

окружающего мира и усложнили поведение. Отчетливее проявляются элементы активного приспособления среды к своим потребностям — гнездование, запасание пищи, групповые ночевки и т. п.

Основу поведения птиц составляют сложные комплексы наследственно закрепленных врожденных (безусловных) рефлексов, определяющие важнейшие элементы их жизни: встречу полов, гнездование, насиживание и выкармливание молодняка, приемы добычи пищи, миграции и многое другое. В качестве безусловных раздражителей выступают отдельные элементы среды (место для гнезда и подходящий строительный материал при гнездовании, укорочение дня и ухудшение кормовых возможностей при миграциях и т. п.) и другие особи своего вида (их позы, движения и крики, открытый клюв выпрашивающего корм птенца и т. д.). Но поведение каждой птицы существенно обогащается и совершенствуется путем приобретения индивидуального опыта (т. е. выработки условных рефлексов). Подражание поведению родителей или партнерам стаи облегчает выработку временных связей и увеличивает возможности целесообразного поведения при изменениях внешней обстановки — появлении новых кормов, новых источников опасности и т. п. Благодаря этому опыт одной особи становится опытом популяции. Все это увеличивает выживаемость.

У птиц установлено наличие «экстраполяционных рефлексов» — способности предугадывать ближайшее развитие событий (Л. В. Крушинский). Так, при приближении автомобиля многие птицы слетают с дороги на обочину и после этого не реагируют на проезжающую машину; таким образом, птица оценивает, где пройдет машина. Юркнувшую в куст добычу хищник нередко ожидает у противоположной стороны куста. Такое поведение может рассматриваться как проявление элементов рассудочной деятельности, не выраженной у пресмыкающихся. Экстраполяционные рефлексы лучше развиты у видов, питающихся подвижной добычей, — вороновых, хищников и др.

Птицам свойственны аффекты — состояния страха, злости, радости, покоя, которым соответствует и определенное внешнее выражение: позы, положение оперения, издаваемые звуки. Несомненно наличие длительной памяти (попугай узнал свою хозяйку через 19 лет). Способны птицы и к ассоциациям. Например, вороны отличают охотника с ружьем от человека с палкой и т. д.

Популяционная организация птиц значительно сложнее и разнообразнее, чем у пресмыкающихся. Она меняется по сезонам года. Привязанность к определенной территории особенно отчетливо выражена в сезон размножения. Обычно одиночно гнездящиеся птицы занимают определенный участок, непосредственно примыкающий к гнезду (гнездовая территория), на который не допускаются другие особи своего вида. Если корм собирается вдали от гнезда, то площадь охраняемой территории будет невелика. У многих видов, особенно мелких воробьиных птиц, гнездовая территория совпадает с кормовым участком и энергично защищается. Стычки на границе охраняемой территории носят в значительной степени турнирный характер. Практически всегда побеждают хозяева участка (осуществляется право первого, а не более сильного). Благодаря этому популяция более или менее равно-

мерно заселяет пригодную территорию, эффективно используя ее пищевые ресурсы.

Часть птиц, способных добывать корм вдали от гнезда, гнездятся колониями (трубноносые, веслоногие, голенастые, из воробьиных — грачи, скворцы, ласточки и др.). При этом размеры территории, охраняемой от соседних особей, часто равны лишь тому расстоянию, на которое насиживающая птица может вытянуть клюв. Размеры колоний варьируют от немногих десятков пар до десятков тысяч гнездящихся пар (например, у некоторых пингвинов или африканского красноклювого ткачика — *Q. quelea*). Часто образуются смешанные колонии, в которых каждый вид занимает наиболее для него удобные участки. Расположенные по северным морским побережьям так называемые птичьи базары обычно образованы несколькими видами. На широких скалистых уступах плотными группами гнездятся кайры, откладывая свои яйца на скалу без всякого гнезда. На мелких уступах из гниющих водорослей строят объемистые гнезда чайки моевки. В узких расщелинах, чаще в нижней части обрыва гнездятся чистики, а в торфе, покрывающем скалы, роют гнездовые норы тупики. Эти виды составляют основное население птичьих базаров Европейского Севера.

Колониальное гнездование позволяет с предельной эффективностью использовать имеющиеся пищевые ресурсы и пригодные для гнездования участки, а также обеспечивает большую безопасность членов колонии, так как некоторые хищники не осмеливаются приближаться к таким скоплениям, а других активно отгоняют совместными атаками члены колонии. Например, чайки и крачки успешно отгоняют от колонии даже таких хищников, как лиса и песец. По отношению друг к другу члены колонии проявляют пониженную агрессивность, реагируют на тревожные сигналы особей своего и других видов.

После окончания периода размножения лишь немногие взрослые птицы остаются на своих гнездовых участках до следующего периода размножения (вороны, большие пестрые дятлы и др.). Большинство видов сменяет оседлый образ жизни на кочевой. У части видов, которых называют оседлыми, эти кочевки ограничиваются небольшой территорией (перемещения на километры, реже десятки километров), у остальных протяженность кочевков может составлять сотни и тысячи километров (последнюю группу видов называют перелетными). Перемещения позволяют птицам выбирать более кормные участки, использовать лучшие укрытия от непогоды при ночевках.

Вне периода размножения относительно немногие виды держатся поодиночке или парами, большая часть видов, даже одиночно гнездящихся, объединяется в группы или стаи, включающие десятки и сотни особей (утки, грачи, скворцы и многие другие). У части видов семьи (молодые с родителями) сохраняют в стаях известную обособленность (гуси, журавли), у остальных при образовании стай семьи распадаются. В стаях обычно возникает определенная организация, основанная на отношениях доминирования — подчинения, что предотвращает стычки между членами стаи и обеспечивает их согласованное поведение. Иногда образуются смешанные стаи, состоящие из особей нескольких видов. Например, осенью и зимой в наших лесах нередко

можно встретить кочующие смешанные стайки из нескольких видов синиц, которых сопровождают 1—3 поползня, 1—2 больших пестрых дятла. Стайный образ жизни облегчает поиск пищи (одновременно обследуется большая территория) и позволяет легче и быстрее обнаружить опасность.

Годовые циклы. Сезонное изменение условий жизни (погода, корм) в большинстве районов мира определяет годовую ритмику изменения состояния организма (в том числе уровня и характера метаболизма), поведения и популяционной организации птиц. Обуславливающая эту ритмику перестройка гормональной системы совершается по сигналам внешней среды. В умеренных и высоких широтах в качестве такого сигнала первостепенное значение имеет световой режим (изменение длины дня и ночи), в тропиках — чередование сухих и влажных периодов. Важными, но дополнительными сигналами служит общий ход погодных условий, количество и качество доступных кормов. Сроки, продолжительность и характер проявления отдельных фаз годового цикла различны у разных групп птиц и определяются климатическими особенностями заселенных ими районов, характером занимаемых местообитаний и видовыми экологическими особенностями (пищевая специализация и способы добывания корма, продолжительность инкубации и постэмбрионального роста и т. д.). Можно выделить следующие основные периоды годового цикла.

1. Подготовка к размножению. Начало развития половых желез под воздействием увеличивающейся продолжительности дня. Перемещение к местам размножения с мест зимовок, у некоторых — формирование пар уже на зимовках или во время перелета. У части видов — завершение предбрачной линьки, начавшейся на зимовке.

2. Размножение. Занятие гнездовых участков, токовые явления, формирование пар, созревание половых клеток, постройка гнезд, откладка яиц, их насиживание и выкармливание птенцов. Он завершается, когда полностью оперившиеся и приобретшие способность к полету молодые птицы начинают самостоятельную жизнь, часто объединяясь в стаи. В этих стаях могут быть и взрослые и молодые, но связи между птенцами и их родителями обычно обрываются (исключение: гуси, лебеди, журавли и др.).

3. Послегнездовая линька. У птиц после размножения идет полная послегнездовая линька, когда сменяется все оперение. У полигамных видов не участвующие в насиживании самцы начинают линьку вскоре после завершения яйцекладки. Линяющие самцы глухарей и тетеревов поодиночке держатся в глухих участках леса, а самцы (селезни) уток скапливаются на сильно заросших озерах иногда за десятки и сотни километров от мест размножения. Самки начинают линьку позже, когда птенцы уже подрастут; у них период линьки накладывается на конец периода размножения. Так же четко не разграничены во времени конец размножения и начало линьки у моногамных птиц. Взрослые начинают линьку в период завершения кормления птенцов (имматуронатные птицы) или (у матуронатных видов) когда птенцы подрастут и станут более самостоятельными. Завершение линьки у части видов заканчивается лишь на зимовке.

4. Период подготовки к зиме. Широкие кочевки в поисках корма, интенсивное питание. Изменяется характер обмена и происходит усиленное накопление жира. В поисках корма некоторые виды посещают биотопы, в которых в другое время года они не бывают. Утки и гуси кормятся на хлебных полях, журавли поедают оставшуюся картошку. На полях кормятся дрозды, голуби, тетерева и другие лесные птицы.

В этот период немногие виды птиц делают запасы корма. Кедровки — *Nucifraga caryocatactes* выклевают из шишек орешки кедрового ореха и закапывают их в мох, прячут между камнями и корнями иногда на расстоянии нескольких километров от кедровников. Часть запасов потом используется самими птицами, часть поедают мышевидные грызуны и насекомые, часть семян прорастает. Естественное возобновление кедрового ореха идет практически только таким путем. Сойки запасают желуди дуба, орешки бука, на примыкающих к лесу полях собирают и прячут в лесу мелкую картошку. Свои запасы сойки разыскивают и используют в течение всей зимы. За счет прорастания уцелевших запасов желудей и орешков идет естественное возобновление дуба и бука на горячих и вырубках.

Полозни прячут орешки бука, семена клена, вяза, липы в трещинах коры. Воробьиный и мохноногий сычи — *Glaucidium passerinum* и *Aegolius funereus* осенью прячут в дуплах и искусственных гнездовых трупах мышевидных грызунов. В одном дупле иногда бывает до 50—80 трупов. Эти запасы используются зимой, когда выпавший снег затрудняет отлов зверьков. В этих случаях запасами пользуется та же особь, которая их спрятала. Обнаружению запасов, вероятно, помогает память и обоняние. В последние годы было установлено, что кочующие осенью стайки синиц (гаички, москочки, хохлатые синицы), насытившись, продолжают поиски корма и прячут мелкие семена, ягоды можжевельника, куколок насекомых в трещины коры, под наросты лишайника на стволах и ветвях. Эти запасы используются в период зимней бескормицы другими особями этих видов. В отличие от млекопитающих среди птиц нет видов, которые бы полностью удовлетворяли свою потребность в пище зимой только за счет запасов; тем не менее запасание кормов облегчает зимовку.

Этот период годового цикла завершается перемещениями птиц на места зимовок; эти перемещения описываются ниже.

5. Зимовка. Популяции каждого вида размещаются в районах, обеспечивающих их пищей и защитными условиями. Чаще в районе зимовок птицы совершают небольшие кочевки; у части видов (гусеобразные, некоторые воробьиные) отчетливо выражены суточные перемещения с мест кормежки на места отдыха и обратно. Многие морские птицы в этот период широко кочуют по океану, разыскивая скопления корма (трубноносые, чистиковые). Границу между зимовками и следующим периодом годового цикла — подготовкой к размножению — провести трудно: у части видов еще на зимовках начинается предбрачная линька, идет формирование пар (некоторые утки и гуси и др.), начинают проявляться токовые явления; зимовочные кочевки постепенно перерастают в направленную миграцию к местам гнездования.

Практически все пресмыкающиеся и многие млекопитающие на неблагоприятные сезонные изменения условий жизни отвечают однозначно — снижением активности и впадением в анабиоз. Птицам это не свойственно. Однако американские козодои — *Phalaenoptilus nuttallii* впадают в настоящую спячку, продолжаясь 2—2,5 месяца: у забившейся в расщелину птицы (рис. 62) температура тела снижается до 18—19°, замедляются дыхание и пульс. Кратковременное оцепенение при резких падениях температуры воздуха отмечены и у других козодоев, у стрижей и ласточек. Ночное оцепенение характерно для многих видов колибри. За этими немногочисленными исключениями птицы не снижают активности при сезонных неблагоприятных изменениях и переживают их, сменяя местообитание и переходя на доступные, хотя и менее калорийные корма, изменяя поведение (ночевки в снегу тетеревиных птиц и синиц, групповые ночевки в убежищах воробьев, пищух и др.), либо, улетая на большие расстояния, в течение всего года живут при относительно благоприятных погодных и кормовых условиях.



Рис. 62. Находящийся в спячке американский белогорлый козодой — *Phalaenoptilus nuttallii* (по фото Ягера)

По отношению к территории птиц можно разделить на три группы: 1) оседлых — остающихся в одном и том же районе в течение всего года; они могут весь год держаться на своем гнездовом участке или меняют местообитания, но протяженность перемещений обычно не превышает несколько десятков километров; 2) кочующих — совершающих после сезона размножения ненаправленные кочевки протяженностью в сотни километров, но обычно не вылетающих за пределы той природной зоны, в которой они гнездятся; 3) перелетных — улетающих на зимовки за тысячи километров от мест гнездования, в другие природные зоны.

Распределение видов по этим группам затруднено тем, что популяции одного вида из различных частей ареала могут вести себя неодинаково. Так, серые вороны в южных районах европейской части СССР оседлы, в центральных районах кочующие (часть уже размножавшихся особей оседлы), а в северных районах настоящие перелетные птицы. Сказываются на характере подвижности птиц и изменение погодных

и кормовых условий по годам. Дрозды рябинники — перелетные птицы, но в годы урожая рябины и можжевельника в теплые зимы большие стаи всю зиму кочуют в средней полосе, не улетая на обычные зимовки. Чем резче сезонные изменения условий жизни, тем меньше общее число встречающихся здесь видов и тем больше среди них перелетных.

Оседлы или кочуют в небольших пределах куриные, кроме тундровых популяций белой куропатки, отлетающих на зиму в лесную зону, и перелетных перепелов. Во многих районах СССР оседлы дятлы, синицы, многие вороновые, воробьи, но в северных районах они кочующие и даже перелетные. К типично кочующим видам относятся свиристели, клесты, снегири, чечетки, многие совы и др. Большинство же все популяции, примерно 600 видов из 750, встречающихся на территории нашей страны, перелетные.

Относительно небольшое число видов и особей гусеобразных, пеганок, голенастых, хищников, куликов, чаек, воробьиных зимуют в южных районах СССР по берегам Черного моря, в Закавказье, на юге Каспия, в некоторых районах Средней Азии. Подавляющее большинство видов и особей наших птиц зимует за пределами страны на Британских островах и в Южной Европе, в Средиземноморье, во многих районах Африки и Азии. Например, в Южной Африке зимуют многие мелкие птицы из европейской части СССР (пеночки, камышовки, ласточки и др.), пролетающие от мест зимовок до 9—10 тыс. км. Пролетные пути некоторых видов еще длиннее. Гнездящиеся по побережьям Баренцева моря полярные крачки — *Sterna paradisea* зимуют у побережья Австралии, пролетая лишь в одну сторону до 16—18 тыс. км. Почти такой же пролетный путь у гнездящихся в тундрах Сибири бурокрылых ржанок — *Charadrius dominica*, зимующих в Новой Зеландии, и у колючехвостых стрижей — *Hirundapus caudacutus*, из Восточной Сибири отлетающих в Австралию и Тасманию (12—14 тыс. км); часть пути они пролетают над морем.

Во время миграций птицы летят с обычными скоростями, чередуя перелет с остановками для отдыха и кормежки. Осенние миграции обычно совершаются с меньшей скоростью, чем весенние. Мелкие воробьиные птицы при миграциях за сутки перемещаются в среднем на 50—100 км, утки — на 100—500 км и т. п. Таким образом, в среднем за сутки птицы тратят на перелет относительно небольшое время, иногда всего лишь 1—2 ч. Однако некоторые даже мелкие наземные птицы, например американские древесные славки — *Dendroica*, мигрируя над океаном, способны пролетать без остановки 3—4 тыс. км. за 60—70 ч непрерывного полета. Но такие напряженные миграции выявлены лишь у небольшого числа видов.

Высота полета зависит от многих факторов: вида птицы и ее летных возможностей, погоды, скорости воздушных потоков на разной высоте и т. п. Наблюдениями с самолетов и с помощью радаров было установлено, что миграции большинства видов проходят на высоте 450—750 м, отдельные стаи могут пролетать и совсем низко над землей. Значительно реже пролетных журавлей, гусей, куликов, голубей отмечали на высотах до 1,5 км и выше. В горах стаи летящих куликов, гусей, журавлей отмечали даже на высоте 6—9 км над уровнем моря (на 9-м кило-

метре содержание кислорода на 70% меньше, чем на уровне моря). Водные птицы (гагары, поганки, чистиковые) часть пролетного пути проплывают, а коростель проходит пешком. Многие виды птиц, обычно активные только в дневное время, мигрируют ночью, а днем кормятся (многие воробьиные, кулики и др.), другие и в период миграции сохраняют обычную суточную ритмику активности.

У перелетных птиц в период подготовки к миграциям изменяется характер обмена веществ, приводящий при усиленном питании к накоплению значительных жировых запасов. При окислении жиры выделяют почти вдвое больше энергии, чем углеводы и белки. Резервный жир по мере надобности поступает в кровь и доставляется в работающие мышцы. При окислении жиров образуется вода, чем компенсируется потеря влаги при дыхании. Особенно велики запасы жира у видов, вынужденных во время миграции длительное время лететь без остановок. У уже упоминавшихся американских древесных славков перед полетом над морем запасы жира могут составлять до 30—35% их массы. После такого «броска» птицы усиленно кормятся, восстанавливая энергетические резервы, и опять продолжают перелет.

Изменение характера обмена, подготавливающего организм к перелету или к условиям зимовки, обеспечивается сочетанием внутренней годовой ритмики физиологических процессов и сезонных изменений условий жизни, в первую очередь изменением длины светового дня (удлинением — весной и укорочением — в конце лета); вероятно, определенное значение имеет и сезонное изменение кормов. У накопивших энергетические ресурсы птиц под влиянием внешних стимулов (изменение длины дня, погода, недостаток кормов) наступает так называемое «перелетное беспокойство», когда поведение птицы резко меняется и возникает стремление к миграции.

У подавляющего большинства кочующих и перелетных птиц отчетливо выражен гнездовой консерватизм. Он проявляется в том, что размножавшиеся птицы на следующий год возвращаются с зимовки на место предыдущего гнездования и либо занимают старое гнездо, либо поблизости строят новое. Молодые, достигшие половой зрелости птицы возвращаются на свою родину, но чаще поселяются на каком-то расстоянии (сотни метров — десятки километров) от того места, где они вылупились (рис. 63). Менее отчетливо выраженный у молодых птиц гнездовой консерватизм позволяет виду заселять новые, пригодные для него территории и, обеспечивая перемешивание популяции, предотвращает инбридинг (близкородственное скрещивание). Гнездовой же консерватизм взрослых птиц позволяет им гнездиться в хорошо знакомом районе, что облегчает и поиски пищи, и спасение от врагов. Существует и постоянство мест зимовок.

Как птицы ориентируются во время миграций, как выбирают направление перелета, попадая в определенный район на зимовку и возвращаясь за тысячи километров на место гнездования? Несмотря на разнообразные исследования, ответа на этот вопрос пока нет. Очевидно, у перелетных птиц есть врожденный миграционный инстинкт, позволяющий им выбирать нужное общее направление миграции. Однако этот врожденный инстинкт под влиянием условий среды, ви-

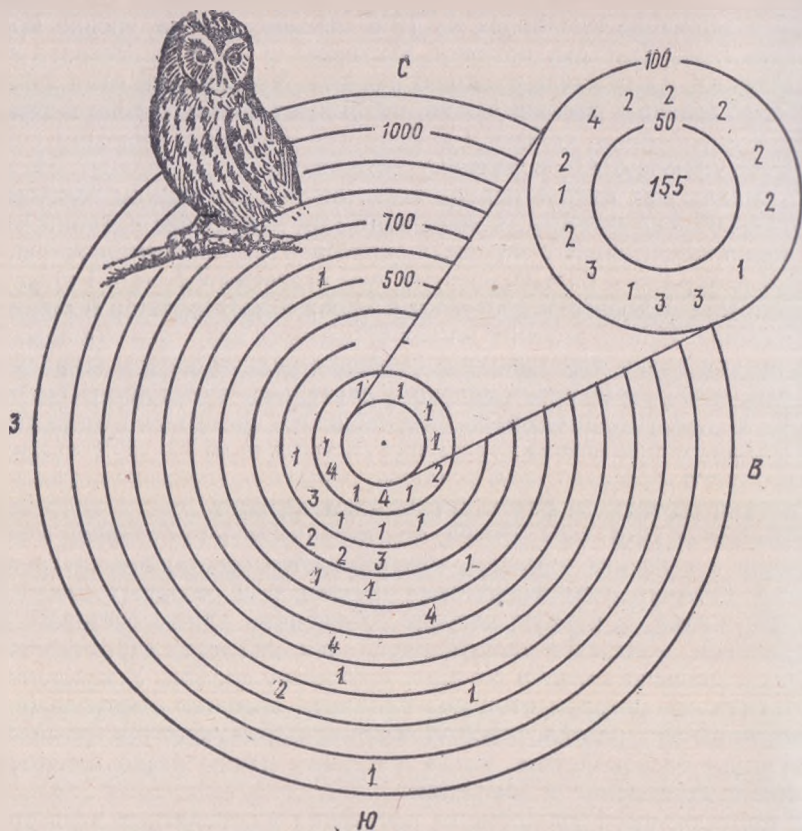


Рис. 63. Расселение молодняка сипух (*Tyto*) по данным кольцевания (по Стюарту).

Цифры на окружности — расстояние от места рождения (в милях). цифры между окружностями — число отловленных окольцованных птиц

димо, может быстро изменяться. Яйца оседлых английских крякв были инкубированы в Финляндии. Выросшие молодые кряквы, как и местные утки, осенью улетели на зимовку, а следующей весной значительная их часть (36 из 66) вернулась в Финляндию в район выпуска и там загнездилась. В Англии ни одна из этих птиц не была обнаружена. Черные казарки перелетные. Их яйца инкубировались в Англии, и молодые птицы осенью вели себя на новом месте как оседлые птицы. Таким образом, объяснить и само стремление к миграции, и ориентировку во время перелета только врожденными рефлексам пока нельзя.

Экспериментальные исследования и полевые наблюдения свидетельствуют, что мигрирующие птицы способны к астронавигации: к выбору нужного направления перелета по положению солнца, луны и звезд. При пасмурной погоде или при изменении картины звездного неба при опытах в планетарии способность к ориентации заметно ухудшалась.

Способность к астронавигации предполагает наличие «биологических часов», позволяющих учитывать изменение положения небесных ориентиров в течение суток. Эксперименты показали, что чувство времени у птиц имеет точность 10—15 мин. Этого достаточно, чтобы выбрать правильное направление полета. Ряд экспериментов и наблюдений позволяет предполагать, что птицам свойственно «компасное чувство» — способность определять правильное направление при перелетах или при завозе далеко от гнезда; оно может проявляться и в пасмурную погоду, когда астронавигация затруднена. Широкое развитие исследований позволяет надеяться, что в ближайшее время будут вскрыты механизмы, определяющие высокие возможности птиц к ориентировке в пространстве и их навигационные способности.

Выбранное правильное общее направление полета корректируется детально, так как птицы при миграциях придерживаются привычных ландшафтов — русел рек, лесных массивов и т. п. При перелетах смешанными по возрасту стаями ориентировку облегчает опыт особей, уже совершавших миграции. Однако у большого числа видов молодые птицы летят не вместе со взрослыми, а самостоятельно, раньше (многие воробьиные, некоторые хищники и др.) или позже (многие кулики, некоторые воробьиные) старых птиц. Вероятно, последующее возвращение на места гнездовой облегчается хорошим знакомством с местностью во время послегнездовых кочевок, которые в разной степени выражены у всех видов.

Видимо, у большинства птиц то или иное отношение к территории складывалось одновременно со становлением вида, так как смены времен года во многих районах земного шара были выражены уже в меловом — третичном периодах — времени становления современных групп. Захватившие обширные площади интенсивные процессы горообразования и усиление контрастности климата, несколько оледенений, формировавшихся во многих районах Северной Америки и Евразии в четвертичный период, вероятно, усилили подвижность птиц во внегнездовое время. После отступания ледников птицы интенсивно заселяли освободившиеся территории. Постепенно формировались современные зимовки и направления пролета к ним. Этот процесс продолжается и в настоящее время. Создание водохранилищ по трассе Каракумского канала сопровождалось возникновением новых зимовок водных птиц. С другой стороны, интенсивное хозяйственное использование многих районов юга Европы привело к нарушению естественных ландшафтов и к резкому снижению числа зимующих там птиц.

Изучению миграций птиц помогло массовое их кольцевание: оставляющим гнездо молодым или отловленным взрослым птицам на ногу одевают легкое металлическое кольцо с номером и условным обозначением учреждения, проводившего меченье. Кольцевание проводят многие научные учреждения. Все сведения об окольцованных животных поступают в Центр кольцевания Академии наук СССР (Москва). Туда же нужно посылать кольца, снятые с добытых птиц. Ежегодно во всем мире кольцуют около 1 млн. птиц, в том числе в СССР — примерно 100 тыс. Массовое кольцевание позволило выяснить для ряда видов степень гнездового консерватизма, направления и скорости

миграций, места зимовок, продолжительность жизни и примерные размеры смертности, постоянство пар и т. п.

Распространение птиц и их роль в биоценозах. Птицы распространены по всему земному шару: они встречаются на всех континентах, включая обширные пустыни и суровые высокогорья, на самых удаленных океанических островах и в центральных районах океана. За тысячи километров от ближайших участков суши. Даже в полярные ночи на разводьях среди льдов Ледовитого океана встречаются, хотя и в небольших количествах, некоторые птицы (белые чайки — *Pagophila eburnea*, кайры, люрики — *Plotus alle* и др.). Столь широкое распространение обеспечивается всем комплексом характерных для птиц особенностей — большой подвижностью (полет), гомойотермностью, высоким уровнем высшей нервной деятельности, многообразием морфофизиологических адаптаций и т. п.

Большинство видов птиц — около 80% — приурочено к тропической зоне; к северу и к югу число встречающихся видов уменьшается. В Палеарктике, составляющей 34% всей площади суши земного шара, встречается 1100 видов птиц, в Африке (около 20% суши) — 1700 видов, а в Южной Америке, территория которой составляет лишь около 12% суши, но лежит преимущественно в зоне тропиков, — 2600 видов. Наиболее разнообразен видовой состав птиц в лесах, наиболее беден — в пустынях и тундрах. Так, в Тиманской тундре (Архангельская обл.) и в Центральных Каракумах гнездится примерно одинаковое число видов птиц — около 60, но за счет пролетных и зимующих птиц число встречающихся в Каракумах видов возрастает до 223. В районах, где хорошо выражена мозаичность ландшафтов (водоемы в лесах или пустынях, стыки леса и лугов и т. п.), встречается большее число видов, чем в однотипных ландшафтах того же географического района.

Каждый вид приспособлен к жизни в одном или нескольких ландшафтных сообществах — биогеоценозах. Эта приспособленность выражается в особенностях движения, наборе используемых кормов и способах их добывания, устойчивости к характеру климата, степени оседлости, общем характере поведения и т. п. По ландшафтным связям можно выделить несколько крупных экологических групп птиц.

Наиболее многочисленна по числу видов группа древесно-кустарниковых птиц, приуроченных к лесам разных типов и кустарниковым зарослям (см. рис. 37). Среди наших птиц этой группы есть животныеядные, всеядные и растительноядные. В тропиках довольно много мелких птиц, пьющих нектар и поедающих тычинки и пыльники, они обеспечивают перекрестное опыление многих растений. Большинство видов кормится на ветвях, реже — на земле. Мухоловки и некоторые другие виды, взлетая с присады, ловят в воздухе близко подлетевших насекомых. Гнезда обычно размещаются в развилках ветвей, у части видов — в дуплах. Наиболее отчетливо древесная специализация проявляется у попугаев, которые ловко лазают в ветвях с помощью задних конечностей и клюва, и у дятлов, свободно передвигающихся по вертикальным стволам, цепляясь лапами и опираясь на жесткий хвост, и долбящих кору и древесину в поисках живущих там

насекомых. Некоторые древесные птицы кормятся больше на земле, иногда вылетая на кормежку на луга и поля (скворцы, дрозды, голуби и др.). Лесные тетеревиные (глухарь, рябчик и др.) гнездятся на земле и в бесснежный период кормятся тоже на земле, а зимой кормятся в кронах, поедая: глухарь — хвою, а рябчик — почки и сережки.

Птицы открытых пространств — лугов, степей, пустынь (см. рис. 36) — гнездятся и кормятся на земле. Эту группу составляют страусы, дрофы, некоторые кулики, рябки, из воробьиных сюда можно отнести жаворонков, коньков, каменок (последние обычно строят гнезда под камнями и в норах грызунов). По пятнам кустарниковых зарослей в эти ландшафты проникают и древесно-кустарниковые птицы.

Болотные птицы населяют заболоченные луга, осоковые и моховые болота, заросли по берегам водоемов. Добычу обычно собирают на земле. Крупные длинноногие и длинношейные виды (журавли, цапли, аисты) легко ходят, перешагивая через кочки и густую траву и схватывая выпугнутую добычу, а мелкие, тоже часто длинноногие виды (мелкие цапли, пастушки, многие кулики), ловко бегают в густой траве, проскальзывая между стеблями. К этой группе близки и многие другие кулики, обычно кормящиеся на отмелях. На кочках и стеблях устраивают гнезда и воробьиные птицы — камышовки, сверчки и др.

Птиц, полностью перешедших к водному образу жизни и потерявших всякие связи с сушей, нет: все водные птицы в той или иной степени сохраняют связи с сушей и воздухом (см. рис. 35). Общими приспособлениями к водному образу жизни будут плотное оперение с хорошо развитым пухом, кожистые оторочки пальцев или плавательные перепонки, соединяющие пальцы задних конечностей, быстрый, но не маневренный полет (пингвины утратили способность к полету) и т. п. Гнезда устраивают по берегам водоемов на земле и скалах, заломках тростника, на деревьях, в норах и расщелинах скал. Гагары, поганки, бакланы, чистиковые и пингвины пищу добывают только в воде, плавая и ныряя. По суше передвигаются мало и неуклюже. Только в воде добывают пищу — рыбу — и пеликаны, но нырять они не могут. Часть гусеобразных кормится только в воде, плавая и ныряя (чернети, крохали и другие нырковые утки), речные утки кормятся на мелководье, погружая в воду голову и переднюю часть туловища, и на суше. Гуси кормятся преимущественно на суше, поедая зеленые побеги и семена. Чайки, крачки, трубконосые и часть веслоногих (олуши, фрегаты, фаэтоны) обладают маневренным полетом и могут находиться в воздухе многие часы. Хорошо плавают. Добычу — разнообразных водных животных — высматривают в полете и схватывают в стремительном пикировании, погружаясь в воду лишь на небольшую глубину. Крачки способны склевывать на лету добычу с надводных растений и с земли, а чайки нередко охотятся на мелководьях и на суше «пешком» (ходят они хорошо).

У птиц, как и у остальных позвоночных, хорошо выражена сезонная динамика численности. Из всех периодов года наиболее равномерное распределение по территории будет в гнездовой период (в наших широтах в конце весны — начале лета). В лесах, кустарни-

ковых лугах общая численность в среднем равна 4—7 птицам на 1 га, а в наиболее благоприятных участках — опушки леса с сильно развитым кустарниковым ярусом и т. п. — может достигать до 50—70 особей всех видов на 1 га, но такая высокая численность встречается редко. Однако у колониальных птиц в районе колоний численность может быть несоизмеримо выше. Так, у красноклювого ткачика — *Q. quelea* в саваннах Африки колонии могут состоять из нескольких сотен тысяч гнезд, причем на 1 га может размещаться до 12 тыс. гнезд, т. е. 24 тыс. взрослых птиц; на территориях между колониями численность этих видов будет несоизмеримо меньше.

На основании экстраполяции учетов птиц в разных ландшафтах определяют примерную численность всех видов птиц Северной Америки в период размножения в 5—6 млрд. После вылета молодых общая численность возрастает примерно до 20 млрд. и, постепенно снижаясь за счет смертности молодых и взрослых, к началу следующего лета достигает первоначального уровня. Полагают, что общая численность птиц всего земного шара составляет примерно 100 млрд. особей. Эти цифры ориентировочны и дают лишь самое общее представление о численности этого класса. В умеренных и северных широтах сезонное изменение численности выражено особенно резко еще и потому, что многие (а в тундрах — почти все) виды на зиму отлетают. Поэтому зимой население птиц в этих районах минимально, весной после прилета половозрелых особей многих видов численность резко возрастает, далее увеличивается в 2—3 раза к концу лета, ко времени появления летнего молодняка, и снижается до минимума к зиме.

Помимо этого, численность птиц меняется и по годам. Годовые изменения численности определяются в первую очередь колебаниями погодных условий (ранняя или поздняя весна, сухое или влажное лето и т. п.) и вызываемых ими изменениями количества и качества доступных кормов, что сказывается на размерах смертности и результатах размножения. Например, при сильных и продолжительных засухах во многих районах Казахстана перестают гнездиться водоплавающие птицы, а при резком снижении численности леммингов в тундрах уменьшают размеры кладки или вообще не приступают к размножению соколы сапсаны и кречеты, полярная сова и некоторые другие виды. Естественно, что на следующий год их численность существенно снизится. Эти многолетние изменения численности птиц изучены еще слабо.

Однако можно сказать, что численность птиц по годам меняется в относительно небольших пределах: в 2—4, реже до 10 раз. Все увеличивающееся прямое и косвенное воздействие человека на фауну приводит к тому, что в более обжитых районах у многих видов наряду с многолетними колебаниями численности происходит ее неуклонное снижение. Так обстоит дело с численностью многих видов гусеобразных, журавлей, аистов, хищных птиц. В то же время немногие виды, нашедшие оптимальные условия жизни в антропогенном ландшафте, постепенно увеличивают численность и заметно расширяют свой ареал. Завезенные в конце прошлого века несколько десятков скворцов и домовых воробьев успешно размножились и расселились сейчас почти по всей Северной Америке, достигнув примерно такой же численности,

как на родине. На юго-западе СССР в последние десятилетия расселяется кольчатая горлица — *Streptopelia decaocto*, из Закарпатья проникшая до ряда пунктов Центрально-Черноземного района и Прибалтики, по некоторым районам Средней Азии расселяется майна — *Acridotheres tristis* и т. п.

Относительно высокая численность птиц, большая подвижность и высокий уровень метаболизма определяют их видную роль в биогеоценозах. Птицы обычно представляют конечные звенья цепей питания. Довольно значительна их роль в распространении семян ряда растений (кедр, дуб, рябина, малина и др.); некоторые птицы выполняют функцию опылителей. Во время кочевок и сезонных миграций птицы посещают биоценозы, разделенные сотнями и тысячами километров, и тем самым участвуют в глобальном биологическом круговороте веществ.

Значение птиц для человека

Значительная роль птиц в жизни биосферы обуславливает и их многообразное, положительное и отрицательное значение для человека.

Истребляя вредных для сельского и лесного хозяйства животных (насекомых, мышевидных грызунов) и семена сорных растений, птицы могут быть важным регулятором их численности. Разумное использование птиц (в первую очередь путем создания достаточной численности) может значительно снизить необходимость использования ядохимикатов, недопустимость широкого применения которых становится все более очевидной. Сейчас выяснено, что только сложные лесные насаждения с богатым птичьим населением устойчивы к вредителям, тогда как в одновидовых, лиственных кустарникового яруса лесах (например, сосновых) вспышки массовой численности разнообразных вредителей — насекомых очень часты и существенно сказываются на качестве древо-стоя. Как истребители вредных насекомых в лесах особенно полезны все виды синиц, пищуха, поползень, мухоловки, славки, пеночки, иволги, козодои, кукушки, дятлы, в лугах и на полях — жаворонки, скворцы, ласточки, трясогузки, мелкие соколки (пустельги, кобчик), грачи, местами чайки, серые куропатки, перепела и многие другие птицы. Мышевидных грызунов интенсивно истребляют не только хищные птицы и совы, но и различные вороновые птицы, чайки, айсты и др. Полезность птиц в большой степени связана с их способностью быстро находить скопления пищи — места массового размножения вредителей — и концентрироваться там. При обилии пищи птицы могут переходить на несвойственные им корма. Это позволяет птицам во многих случаях успешно подавлять возникшие очаги массового размножения вредителей.

Повышению численности полезных птиц способствует создание благоприятных условий для их гнездования (куртины кустов в парках и садах, уменьшение беспокойства в период гнездования, уничтожение одичавших кошек и т. п.), для оседлых птиц — подкормка зимой. Развеской искусственных гнездовий можно увеличить числен-

ность птиц — дуплогнездников (синицы, мухоловки, скворцы и др.) в 10—25 раз.

Многие птицы (гусеобразные, куриные, некоторые кулики и др.) служат объектами спортивной или (сейчас лишь в немногих районах) промысловой охоты. Рациональное ведение охотничьего хозяйства, особенно в сочетании с дичеразведением, позволяет получать с обширных территорий добавочную продукцию в виде значительного количества вкусного мяса. В некоторых районах Средней Азии до сих пор сохранилась охота с ловчими птицами — соколами, ястребами, беркутами. Опытные охотники с хорошими беркутами добывают за промысловый сезон до 50—60 лисиц, много зайцев, а иногда и волков. Спортивная охота с ловчими птицами сейчас получает довольно широкое распространение (например, в Венгрии).

Следует отметить и большое эстетическое значение птиц. Благодаря своей подвижности, ловкости и грациозности, звонким выкрикам и мелодичным песням они украшают и оживляют леса и парки, луга и берега водоемов. И с этой стороны птицы заслуживают всемерной охраны.

Местами немногие виды птиц могут приносить и определенный ущерб. Полезные истреблением разнообразных насекомых скворцы во время послегнездовых кочевок могут причинять ущерб, расклеывая созревшие вишни и виноград. Уничтожая почвенных насекомых, грачи одновременно выклевают посеянные семена и выдергивают проростки, особенно кукурузы. В южных районах кое-где серьезный ущерб урожаю зерновых, особенно просу, и винограду наносят многочисленные воробьи — домовый — *Passer domesticus* и черногрудый — *P. hispaniolensis*. Во многих случаях этот ущерб можно резко сократить, отпугивая птиц (в частности, хороший эффект дает трансляция заранее записанных криков бедствия или сигналов тревоги) или соответственным образом размещая культуры (посевы проса в нескольких километрах от населенных пунктов практически не повреждаются воробьями). В некоторых случаях приходится принимать меры по ограничению численности отдельных видов. Из хищных птиц реальный урон охотничьему хозяйству может причинять лишь местами камышовый лунь — *Circus aeruginosus* (и серая ворона).

С появлением реактивных скоростных самолетов участились случаи столкновения их с птицами, иногда приводящие к серьезным авариям. Этот ущерб предотвращается отпугиванием птиц из районов аэродромов и выбором трасс полетов в обход мест сезонных концентраций птиц.

Наряду с дикими млекопитающими птицы обеспечивают существование природных очагов ряда опасных заболеваний человека и домашних животных либо как хранители и распространители возбудителя, либо как прокормители и распространители переносчиков этих возбудителей (комаров, блох, клещей). Совершая дальние перелеты, птицы способствуют перемещению возбудителей даже между континентами. Сейчас установлена роль птиц в циркуляции ряда вирусных заболеваний: орнитозов (в том числе и так называемой попугайной болезни — пситтакоза), гриппа, энцефалитов и некоторых других.

Домашние птицы. Развивающееся быстрыми темпами птицеводство все более и более принимает черты промышленного производства. На птицефабриках продуктивное поголовье содержится в клетках; кормление, сбор яиц, поддержание определенной температуры и освещенности механизировано и автоматизировано. В работающие в автоматическом режиме инкубаторы одновременно закладываются десятки тысяч яиц. Высокая продуктивность обеспечивается и непрерывно проводимой селекционной работой. Одомашнивание птиц было осуществлено в далекой древности. Предком всех пород домашних кур были банкивские, или кустарниковые, курицы — *Gallus sp.*, три вида которых и сейчас живут в диком состоянии в лесах Индии и Юго-Восточной Азии. Дикие куры имеют массу 0,7—1 кг, самка откладывает 5—8 яиц. Одомашнены они были в Индии за несколько тысячелетий до нашей эры, а в Европе появились за 1—2 тысячелетия до нашей эры. Путем селекции сейчас выведено около 100 пород домашних кур, некоторые из них достигают массы 5—7 кг, другие отличаются очень высокой яйценоскостью: хорошие несушки дают в год 320—350 яиц. Созданы и чисто декоративные породы: так, у петухов японских парковых кур длина хвоста достигает 5—6 м.

Живущая в разреженных лесах юга Северной Америки дикая индейка — *Meleagris gallopavo* была одомашнена мексиканскими индейцами, вероятно, еще до нашей эры. Современные породы отличаются разнообразной расцветкой, большой массой (индюки достигают 12—15 кг), интенсивным ростом молодняка. Разнообразные породы домашних гусей — результат одомашнивания и последующей длительной селекции широко распространенного в Евразии серого гуся — *Anser anser* и встречающегося в немногих районах Восточной Азии гуся сухоноса — *A. cygnoides*. Разнообразные породы домашних уток — потомки широко распространенной в северном полушарии кряквы — *Anas platyrhynchos* (масса 0,8—1,5 кг); некоторые породы отличаются крупными размерами (селезни руанских уток имеют массу 4—5 кг), другие — повышенной яйценоскостью (до 200—220 яиц в год).

Широко распространенный в Евразии и в Северной Африке сизый голубь — *Columba livia*, видимо, был одомашнен одновременно в Индии и в Египте примерно за 5 тыс. лет до нашей эры. Сейчас выведено более 200 пород, которые можно объединить в три группы: декоративных, почтовых и мясных. Декоративные голуби отличаются своеобразной окраской и формой тела, наличием украшающих перьев. К ним относят дутышей, павлиньих, чубатых, или яковинцев, турманов и многих других. Мясные породы (книг, римские и др.) отличаются крупными размерами (масса до 1—1,3 кг, вместо 0,3—0,4 кг у дикого голубя). Почтовые голуби отличаются быстрым полетом и хорошей способностью к ориентировке. Тренированные птицы возвращаются на свою голубятню с расстояния 300—400 км (некоторые даже до 1000 км) со скоростью 60—70 км/ч. Голубиная связь использовалась с давних времен (записка прикреплялась к ноге или среднему рулевому) вплоть до недавнего времени. Лишь развитие радиосвязи полностью заменило голубиную почту, но в отдельных, специальных случаях почтовые голуби используются и сейчас.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ИЛИ ЗВЕРИ, — MAMMALIA, SEU THERIA

Характеристика класса

Млекопитающие — теплокровные (гомойотермные) амниоты; тело покрыто волосатым покровом; живородящи; детенышей выкармливают молоком. Имеют крупный головной мозг; его передний отдел (полушария) имеет «новую кору» — неопаллиум — из серого мозгового вещества; она обеспечивает высокий уровень нервной деятельности и сложное приспособительное поведение. Хорошо развиты органы обоняния, зрения, слуха. Имеется наружное ухо; в полости среднего уха три косточки: молоточек, наковальня и стремя. Летучие мыши, дельфины и некоторые другие млекопитающие, ориентируясь, используют ультразвуковую эхолокацию. Кожа с многочисленными сальными и потовыми железами, часть которых превращена в млечные и пахучие железы. Череп синансидный, сочленяется с позвоночником двумя мышечками; гетеродонтные зубы сидят в альвеолах; нижняя челюсть только из зубной кости. Дышат легкими, имеющими альвеолярную структуру. Полость тела поделена диафрагмой на грудной и брюшной отделы. Кишечная трубка усложняется, иногда образуется многокамерный желудок, увеличивается слепая кишка. У растительноядных зверей развивается симбиотическое пищеварение. Сердце четырехкамерное, два круга кровообращения, сохраняется только левая дуга аорты; эритроциты безъядерные. Почки метанефрические. Распространены повсеместно; заселяют все среды, включая почву (грунт), водоемы и приземные слои атмосферы. Очень влиятельные члены почти всех биоценозов. Имеют важное значение для человека: сельскохозяйственные животные, промысловые виды, хранители болезней человека и домашних животных, вредители сельского и лесного хозяйства и др.

Происхождение и эволюция млекопитающих

Млекопитающие произошли от появившихся еще в верхнем карбоне тероморфных (звероподобных) рептилий, которые обладали рядом примитивных признаков: амфицельными позвонками, подвижными шейными и поясничными ребрами, малыми размерами головного мозга. В то же время их зубы сидели в альвеолах и начали дифференцироваться на резцы, клыки и коренные. У многих звероподобных рептилий имелось вторичное костное небо, а затылочный мышцелок был двухтрехраздельным; у них образовывалось двойное сочленение нижней челюсти с черепом: через сочленовную и квадратную и через зубную и чешуйчатую кости. В связи с этим зубная кость в нижней челюсти увеличивалась, а квадратная и сочленовная, наоборот, уменьшались; при этом последняя не прирастала к нижней челюсти¹. Тероморфные

¹ У млекопитающих сочленовная и квадратная кости, видоизменившись, вошли в состав костного аппарата среднего уха.

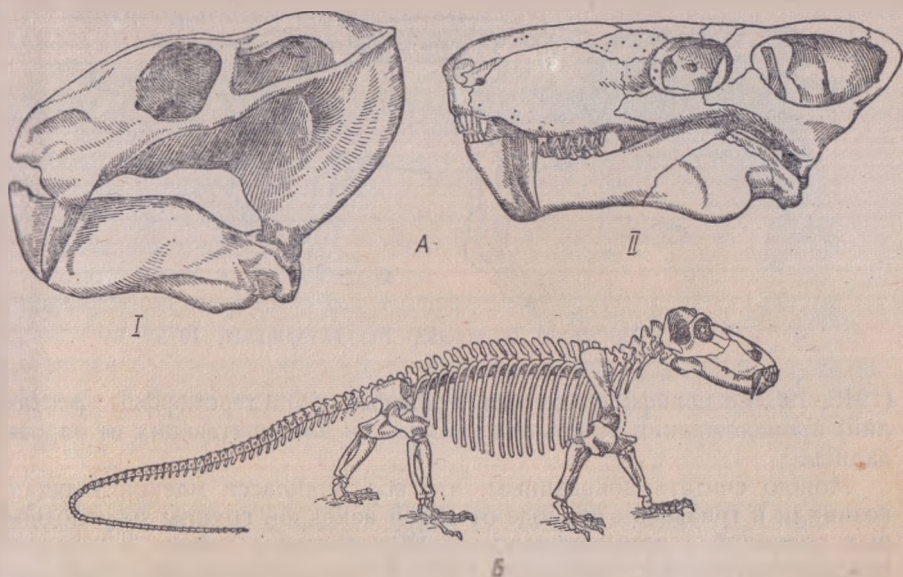


Рис. 64. Верхнепермские и триасовые звероподобные пресмыкающиеся. А — наземные хищники: *Dicyonodon trautscholdi* (I), *Sauroclonus progressus* (II); Б — водный хищник *Titanophoneus potens*

рептилии мало отличались от своих предков — обитавших во влажных биотопах котилозавров (с. 9) — и сохраняли многие черты организации амфибий. Этим можно объяснить наличие у млекопитающих кожи с многочисленными железами и других особенностей.

Длительное время в течение пермского и большей части триасового периодов тероморфные рептилии, образовав ряд групп растительноядных, хищных и всеядных видов (рис. 64), процветали в биоценозах суши и вымерли лишь в юрском периоде, не выдержав конкуренции с появившимися к тому времени прогрессивными архозаврами (см. выше происхождение рептилий). Относительно мелкие тероморфы, видимо, были оттеснены конкурентами и врагами в менее благоприятные биотопы (болота, заросли и т. п.). Жизнь в таких условиях требовала развития органов чувств и усложнения поведения, усиления общения особей. В этих группах некрупных и менее специализированных зверозубых (териодонтных) рептилий началась новая линия развития. Важно заметить, что в разных группах тероморфных рептилий независимо друг от друга (конвергентно) развивались признаки и структуры, позднее ставшие характерными для класса млекопитающих: образование в носовой полости верхней обонятельной раковины, обеспечивавшей обогрев и увлажнение вдыхаемого воздуха; появление трехбугорчатых зубов; увеличение больших полушарий переднего мозга, образование мягких губ, открывавшее возможность сосания молока детенышами; возникновение дополнительного сочленения нижней челюсти с черепом, сопровождавшееся редукцией квадратной и сочленованной костей, и т. д. Однако предположения Г. Симпсона

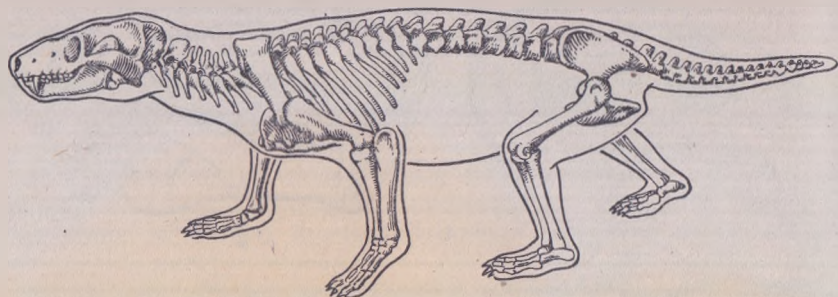


Рис. 65. Цинодонт *Trirachodon* (из Татарина, 1975)

(1945, 1969) о полифилетическом (от разных групп тероморфных рептилий) происхождении отдельных подклассов млекопитающих не оправдались.

Можно считать доказанным, что оба подкласса млекопитающих возникли в триасовом периоде от одной исходной группы звероподобных рептилий с примитивными трехбугорчатыми зубами — хищных цинодонт (рис. 65; Татарин, 1975). К этому времени они приобрели вторичное небо, укрепившее челюстной аппарат, дифференцированную зубную систему и телосложение, напоминавшее млекопитающих (в частности, постановку парных конечностей под туловищем). Видимо, они обладали диафрагмой, разделяющей полость тела, и другими признаками млекопитающих. Известное древнейшее млекопитающее — эритротерий — было небольшим, меньше крысы. Остаются неясными пути и время дальнейшего становления и эволюции двух подклассов млекопитающих.

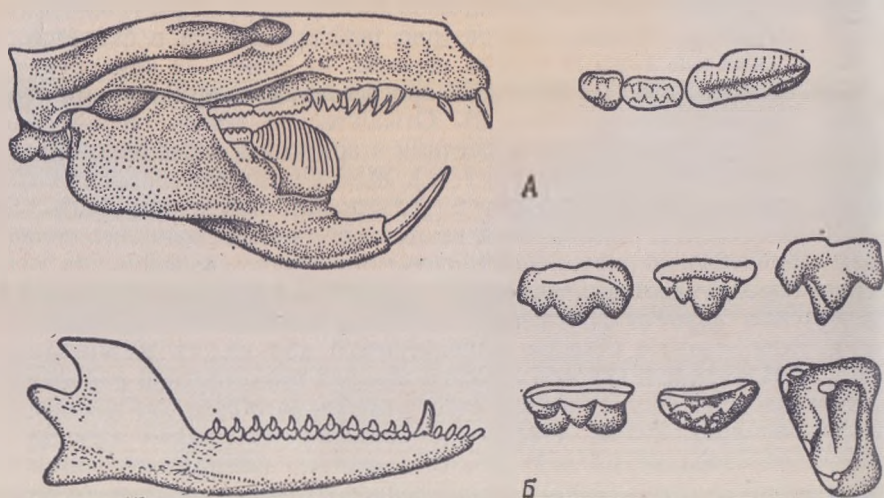


Рис. 66. Юрские млекопитающие. А — череп и зубы *Ptilodus*, Б — нижняя челюсть и зубы *Amphitherium* (трехбугорчатые)

Верхнетриасовые млекопитающие уже делятся на две ветви (подкласса), в каждой из которых возникло двойное сочленение челюстей и неодинаково шло формирование зубной системы и становление «окклюзии» — тесного смыкания зубов верхней челюсти с нижней, увеличивающее возможность механической обработки пищи. Первая ветвь — подкласс первозвери — Prototheria известна из отложений триасового периода остатками мелких зверьков с трехвершинными коренными зубами — Triconodontia (рис. 66). От них произошли многобугорчатые — Multituberculata (вымерли в конце мелового периода) и однопроходные — Monotremata, представленные в настоящее время утконосом и ехиднами. Вторая ветвь — настоящие звери — Theria — дала начало подавляющему большинству современных млекопитающих (инфраклассы — сумчатые — Metatheria и плацентарные — Eutheria).

Для становления нового класса — млекопитающие — потребовалось много времени. Медленно шло и развитие головного мозга.

У тероморфных рептилий наиболее развитым отделом головного мозга был мозжечок. По этому признаку цинодонтов (как и всех звероподобных рептилий) следует называть «метэнцефалическими животными». На пути к млекопитающим шло последовательное увеличение переднего мозга. Этим млекопитающие резко отличаются от тероморфных рептилий, заслужив название телэнцефалической группы.

На протяжении двух третей своей геологической истории млекопитающие оставались мелкими, внешне напоминавшими крыс существами (рис. 67) и не играли заметной роли в природе. Их быстрый прогресс в кайнозое, очевидно, был связан не только с последовательным накоплением многих приспособлений, приведших к становлению теплокровности и повышению энергетического уровня (энергии жизнедеятельности, по А. Н. Северцову), живорождению и выкармливанию детенышей молоком, но особенно — с развитием органов чувств, центральной нервной системы (коры больших полушарий) и гормональной системы. В совокупности это привело не только к совершенствованию организма как целостной системы, но и обеспечило усложнение поведения. Следствием было развитие связей индивидов и образование сложных динамических группировок. Подобная «социализация» отно-



Рис. 67. Melanodon — один из древних (юра) представителей млекопитающих (реконструкция, по Каррингтону)

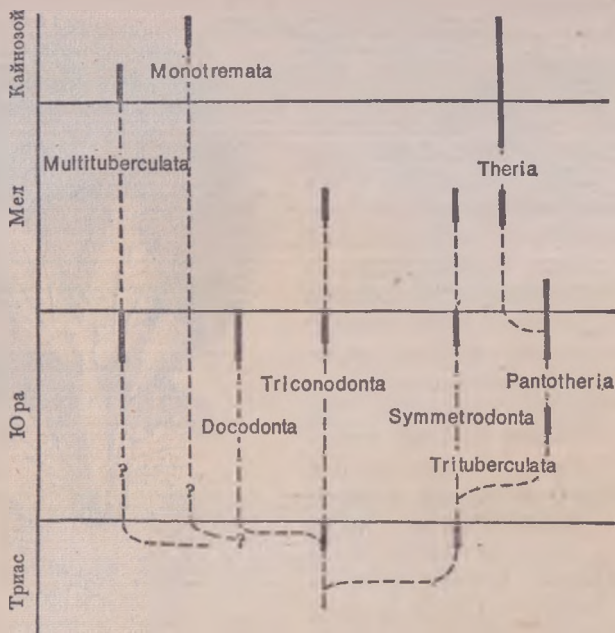


Рис. 68. Родственные отношения мезозойских млекопитающих. Пунктиром обозначено отсутствие палеонтологических данных (по Паррингтону, 1971)

шений в популяциях млекопитающих (как и у птиц) создала новые возможности в борьбе за существование и положение в биоценозах.

Альпийский цикл горообразования в конце мезозойской и в начале кайнозойской эры изменил лик Земли; поднялись высокие хребты, климат стал континентальнее, возросли его сезонные контрасты, на значительной части поверхности Земли похолодало. В этих условиях складывалась современная флора с господством покрытосеменных, особенно двудольных растений, а флора саговников и голосеменных беднела. Все это поставило крупных и малоплодовитых растительноядных и хищных рептилий в трудное положение, тогда как более мелкие теплокровные птицы и млекопитающие легче приспосабливались к переменам. Перейдя на питание мелкими животными и высококалорийными плодами, семенами и вегетативными частями покрытосеменных растений, они интенсивно размножались, успешно конкурируя с рептилиями. Результатом было вымирание рептилий, о котором говорилось выше; оно завершило мезозойскую эру, а широкая адаптивная радиация млекопитающих и птиц открыла кайнозойскую эру.

В юрском периоде сформировалось 6 отрядов млекопитающих (рис. 68), а в палеоцене (60 млн. лет назад) существовало уже не менее 16 отрядов, 9 из которых — Monotremata, Marsupialia, Insectivora, Dermoptera, Primates, Edentata, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora — сохранились до настоящего времени. Первые сумчатые найдены в верх-

немеловых отложениях Северной Америки и нижнетретичных слоев Америки и Евразии; отдельные виды живут в Америке и в наше время. Сохранение разнообразных сумчатых в Австралии объясняется тем, что она отделилась от других материков еще до расселения плацентарных. Возникшие, видимо, не позднее сумчатых, плацентарные млекопитающие в первое время развивались медленно. Но их основное преимущество — рождение более сформированных детенышей, снизившее детскую смертность, позволило почти повсеместно вытеснить сумчатых. В наше время они составляют ядро фауны млекопитающих и представлены большим разнообразием жизненных форм, занявших практически все ландшафты Земли.

Разнообразные адаптации млекопитающих способствовали освоению не только суши, но также пресных и морских водоемов, грунта, воздуха. Они обеспечили необычайно широкое по сравнению с другими позвоночными использование пищевых ресурсов — спектр питания млекопитающих разнообразнее состава кормов других наземных и водных позвоночных, что увеличивает значение млекопитающих в биосфере и их роль в жизни различных биоценозов.

Система класса млекопитающих и обзор современных групп

Класс млекопитающие, или звери, — *Mammalia, seu Theria*

Подкласс I. Первозвери — *Prototheria*

Инфракласс Атерии — *Atheria*

Отряд Однопроходные — *Monotremata*

+ Инфракласс Аллотерии — *Allotheria*

(3—4 вымерших отряда: *Triconodontia, Multituberculata, Pantotheria*)

Подкласс II. Звери — *Theria*

Инфракласс Низшие звери, или Сумчатые, — *Metatheria*.

Отряд Сумчатые — *Marsupialia*

Инфракласс Высшие звери, или Плацентарные, — *Eutheria, seu Placentalia*

Отряд Насекомоядные — *Insectivora*

Отряд Шерстокрылы — *Dermoptera*

Отряд Рукокрылые — *Chiroptera*

Отряд Приматы — *Primates*

Отряд Неполнозубые — *Edentata*

Отряд Ящеры — *Pholidota*

Отряд Зайцеобразные — *Lagomorpha*

Отряд Грызуны — *Rodentia*

Отряд Китообразные — *Cetacea*

Отряд Хищные — *Carnivora*

Отряд Ластоногие — *Pinnipedia*

Отряд Трубказубые — *Tubulidentata*

Отряд Даманы — *Hyacoidea*

Отряд Хоботные — *Proboscidea*

Отряд Сиреновые — *Sirenia*

Отряд Непарнокопытные — *Perissodactyla*

Отряд Парнокопытные — *Artiodactyla*

и 6—10 вымерших отрядов: *Tillodontia, Dinocerata, Condylarthra* и др.

Класс млекопитающие делится на два подкласса и включает 19 современных и 12—14 вымерших отрядов. Выделяется 257 семейств (139 вымерших) и около 3000 родов (примерно 3/4 вымерли); описано

около 6000 видов, из них 3700—4000 ныне живущих. В современной фауне видов млекопитающих примерно в 2 раза меньше, чем птиц (8600). В то же время очевидна более значительная роль млекопитающих (помимо человека) в жизни биосферы. Это может быть объяснено тем, что экологические ниши у видов млекопитающих в среднем шире, чем у птиц. Соответственно их биомасса (суммарная масса всех особей в данном биоценозе) обычно выше такого показателя для птиц.

Родственные отношения между отрядами плацентарных млекопитающих выяснены недостаточно. Несомненно, близок к предковым формам отряд насекомоядных (остатки из мелового периода); он сохранился до наших дней и, кроме того, дал начало шерстокрылым, рукокрылым, приматам, неполнозубым, ящерам, а также, возможно, грызунам и зайцеобразным. Вероятно, к древним насекомоядным были близки и предки хищных (от них обособились ластоногие; рис. 69). Китообразные, возможно, обособились еще в мелу.

ПОДКЛАСС ПЕРВОЗВЕРИ, ИЛИ КЛОАЧНЫЕ, — PROTOTHERIA

Наиболее примитивные из ныне живущих млекопитающих. Распространены в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее. Откладывают яйца, высиживая их (утконос) или донашивая в выводковой сумке — кожном мешке на брюхе (ехидны); детенышей выкармливают молоком. В плечевом поясе есть коракоид и нагрудник (характерны для рептилий). Есть клоака. Как и у рептилий, в головном мозге нет мозолистого тела — комиссуры между полушариями. Млечные железы имеют трубчатое строение. Сосков нет и протоки млечных желез открываются на «железистых» полях кожи. У самок функционирует только левый яичник. Яйцо длительное время после оплодотворения (16—27 суток) находится в половых путях и откладывается с уже развившимся зародышком. Поэтому период насиживания или донашивания короток (около 10 дней). Температура тела ниже, чем у других млекопитающих: в среднем около 32°C; она колеблется в пределах 25—36°C. Ископаемые остатки однопроходных известны только из Австралии (плейстоцен). Более ранняя история их неизвестна.

Один отряд однопроходные — *Monotremata*. В отряде два семейства.

Семейство ехидны — *Tachyglossidae* — тело покрыто иглами до 6 см длиной, морда вытянутая, заостренная, имеет клюв, одетый роговым чехлом. Длина тела до 40 см. Ноги вооружены сильными когтями. Питаются мелкими животными. Перед яйцекладкой у самки на брюхе образуется кожистая сумка, куда и помещаются отложенные 1—2 яйца; вылупившийся детеныш длиной в 1,5—2 см остается в сумке, пока не достигнет 8 см. 3 вида: два — в Австралии и один — на Новой Гвинее.

Семейство утконосы — *Ornithorhynchidae* включает один вид *Ornithorhynchus anatinus*, живущий в Австралии и Тасмании. Это полуводное животное, тело которого покрыто густой шерстью, почти не намокающей в воде. Морда кончается широким клювом,

одетым роговым чехлом с многочисленными роговыми пластиночками на внутренней поверхности. Между пальцами развиты плавательные перепонки. Кормятся утконосы, подобно уткам, процеживая взмученную воду. 1—3 яйца откладывают в специально вырытой норе, где и выводятся молодые. Самка на время насиживания (до 10 дней) забивает вход в гнездовую камеру земляной пробкой.

ПОДКЛАСС ЗВЕРИ — THERIA

ИНФРАКЛАСС СУМЧАТЫЕ — METATHERIA

Включает примерно 250 видов, относимых к 9 семействам одного отряда сумчатые — *Marsupialia*. Разнообразны по размерам тела — от 4 см (сумчатая мышь) до 1,6 м (большой серый кенгуру) и по экологической специализации. Температура тела в среднем выше, чем у однопроходных (около 36°C), и менее изменчива. Рождают недоразвитых зародышей¹), донашивая их в сумке. На внутренней стороне сумки расположены соски, в которые открываются протоки млечных желез. Продолжительность беременности невелика: у американского опоссума 8—14 дней, у гигантского кенгуру 30—40 дней. Родившиеся детеныши по вылизанной матерью в шерсти брюха дорожке (рис. 70) самостоятельно пробираются в сумку, где присасываются к соску. Последний при этом разбухает на конце, заполняя ротовую полость новорожденного. Горлань детеныша приподнимается, прижимаясь к хоанам; при этом дыхательные и пищеварительные пути разобщаются, чем обеспечивается беспрепятственное дыхание одновременно с питанием. Вбрызгивание молока в рот обеспечивается сокращением мышц, окружающих молочную железу. Длительность лактационного периода от 60 у мелких до 200—250 дней у крупных видов. В скелете характерно присутствие сумчатых костей, причленяющихся к лобковым (есть и у самок и у самцов); коракоид сливается с лопаткой. Зубы изменчивы по числу и строению, что связано с характером питания. Влагалище и матка двойные; соответственно у многих сумчатых пенис двураздельный.

Наиболее древние сумчатые найдены в верхних меловых отложениях Северной Америки. В Европе существовали с эоцена до миоцена. Родина сумчатых, вероятно, — северное полушарие, и в Австралию они, видимо, проникли из Азии. Сейчас опоссумы распространены по Северной и Южной Америке, крысовидные опоссумы — в Южной Америке, сумчатые муравьеды и кроты — только в Австралии, вомбаты — в Австралии и Тасмании, хищные сумчатые, бандикуты, кускусы и кенгуру — в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее. В Австралии, где не было плацентарных млекопитающих, сумчатые образовали ряд экологических типов — наземных, роющих, древесных, хищных, растительноядных и всеядных, — удивительно напоминающих аналогичные формы плацентарных млекопитающих. Подобная конвергентная эволюция обусловлена, с одной стороны, сходством общего плана

¹ У гигантского кенгуру, масса которого 60—70 кг, масса новорожденного всего 80 г.

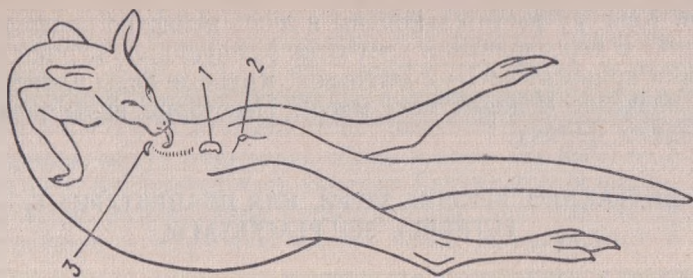


Рис. 70. Самка кенгуру, вылизывающая «дорожку» на пути движения новорожденного (1) из полового отверстия (2) к сумке (3)

строения обоих инфраклассов, а с другой — структурой сообществ, всегда состоящих из автотрофов продуцентов (растений), потребителей первичной продукции (животных-фитофагов) и потребителей вторичной продукции (хищников-зоофагов).

Семейство опоссумы — *Didelphidae* представлено зверьками с длиной тела в 7—50 см; насчитывает 84 вида. Всеядны, с преобладанием насекомоядности. Активны преимущественно ночью и в сумерках; ведут наземный или древесный образ жизни. Самки рожают от 4 до 20 детенышей.

Семейство хищные сумчатые — *Dasyuridae* включает очень мелких зверьков (сумчатые мыши — *Antechinus* с длиной тела 4—10 см) и довольно крупных (сумчатый волк — *Thylacinus*, длина тела 100—110 см). Плотоядные или насекомоядные виды. Сумчатый муравьед (сем. *Murgesobiidae*) питается муравьями и термитами и ведет в отличие от хищных дневной образ жизни. Сумчатый крот (сем. *Notoryctidae*) по внешнему виду, образу жизни и питанию напоминает нашего крота. Семейство бандикуты, или сумчатые барсуки, — *Peramelidae* включает 19 видов подвижных некрупных животных, населяющих долины рек и опушки лесов; питание смешанное. Семейство крысовидные опоссумы — *Caenolestidae* по виду напоминает крыс или землероек; питаются различными беспозвоночными; лесные обитатели. Семейство кускусы — *Phalangeridae* включает 43 вида, очень разнообразных по внешнему облику; напоминают мышей, крыс, белок, куниц и лисиц; длина тела 6—80 см. Большинство видов растительноядны, некоторые всеядны или насекомояды. В это семейство входят и своеобразные сумчатые медведи, или коала, — *Phascolarctos cinereus*. Сурков напоминают вомбаты (2 вида, семейство *Phascologyidae*) — обитатели степей, саванн и лесов, роющие длинные норы; питаются травой, корнями и корой деревьев. Самка рождает только одного детеныша.

Семейство кенгуру — *Macropodidae* насчитывает 51 вид и представлено более крупными животными. Длина их тела колеблется в пределах 25—160 см, хвоста 15—105 см, масса от 1,4 до 90 кг. Ведут наземный образ жизни, лишь один вид — древесный обитатель. Передвигаются прыжками на задних конечностях со скоростью до

50 км/ч. Кенгуру растительноядны и лишь немногие поедают мелких животных. В переваривании клетчатки важную роль играют симбионты. Самки приносят по 1—2 детеныша. Крупные виды имеют хозяйственное значение (ценный мех, мясо). Некоторые виды разводят на специальных фермах.

ИНФРАКЛАСС ВЫСШИЕ ЗВЕРИ, ИЛИ ПЛАЦЕНТАРНЫЕ, — EUTHERIA, SEU PLACENTALIA

Включает подавляющее большинство современных млекопитающих. Распространены по всему земному шару на суше, в морях и в океанах. Отличаются развитием коры полушарий переднего мозга, связанных комиссурой (мозолистым телом); всегда есть плацента; влагалище непарное; нет выводковых сумок и сумчатых костей; детеныши при рождении более или менее развиты и могут сами сосать молоко. Плацентарные объединяют 17 отрядов.

Отряд насекомоядные — Insectivora

Животные мелких и средних размеров (длина тела 3,5—44 см). Отличаются примитивностью строения. Волосяной покров короткий, мягкий или тело покрыто колючками (ежи). Череп удлиннен; слуховые барабаны неразвиты. Зубы со слабо выраженной гетеродонтичностью. Конечности стопоходящие. В головном мозге сильно развиты обонятельные доли, полушария почти без извилин. Большинство активны ночью, часть — круглые сутки. Приносят обычно 6—14 детенышей; полигамы. Крот и в прошлом выхухоль — промысловые виды; землеройки и ежи истребляют многих вредных животных. Распространены повсеместно, кроме Австралии, Антарктики и большей части Южной Америки. В отряде 7 семейств (примерно 370 видов). Предки известны из позднемиоценовых отложений.

Семейство ежевые — Eginaceidae состоит из 15 видов (длина тела 10—44 см). Морда вытянута и заострена; спинная сторона тела покрыта колючками, а у гимнуровых ежей — жесткими волосами, способны свертываться в клубок. Обитатели лесов и культурных ландшафтов, степей и пустынь. Всеядны, но предпочитают животные корма. Населяют Африку и Евразию (на север до границы леса). У нас в лесной и степной зонах обычен обыкновенный еж — *Erinaceus europaeus* и в полупустынях и пустынях — ушастый еж — *Hemichinus auritus*.

Семейство кроты — Talpidae включает около 20 видов с длиной тела 5—21 см. Пальцы с длинными когтями; морда удлинненная, глаза маленькие (у некоторых под кожей), наружные ушные раковины малы или отсутствуют. Волосяной покров у кротов и выхухоли густой с ценными меховыми качествами. Населяют разные ландшафты; большинство видов живет и питается в норах; немногие виды охотятся на поверхности, некоторые хорошо плавают. В Евразии распространены на север до 63° с. ш. и к югу до Средиземного моря и Юго-Восточной Азии; в Северной Америке — от южной Канады до Мексики.

Семейство тенреки — Tenrecidae включает 31 вид. Населяют Мадагаскар и Коморские острова, где образуют ряд форм, внешне напоминающих ежей, землероек, ондатр (грызунов) и даже выдр. Видимо, древняя группа; известны с конца мела. Семейство Златокротов (Chrysochloridae) населяет Южную Африку; как и наши кроты, ведут подземный образ жизни. Шелезуб — *Solenodon paradoxus* (сем. Solenodontidae) живет на Гаити, другой вид — *S. cubanus* — на Кубе. Эти крупные насекомоядные животные почти истреблены (включены в «Красную книгу» особо нуждающихся в охране животных).

Семейство землеройки — Soricidae — небольшие шерстки (тело 3,5—18 см); включает около 270 видов. Распространены повсеместно, кроме полярных областей, Австралии и Южной Америки. Населяют различные ландшафты, включая тундры и пустыни, поднимаются в горы до 4 тыс. м над уровнем моря. Питаются мелкими животными, иногда семенами. Активны круглосуточно, чередуя краткие периоды сна и кормления. У землероек отмечено удивительное явление — уменьшение зимой размеров тела (в том числе и черепа), видимо, являющееся приспособлением к ограниченному запасам пищи и трудности ее добывания¹. В лесных биоценозах умеренных зон землеройки играют заметную роль благодаря своей многочисленности и высокому уровню метаболизма. К этому семейству относятся самые мелкие из современных млекопитающих — крошечная бурозубка — *Sorex minutissimus* и др. с предельным весом в 2—3 г. Семейство ирригаторы — Macroscelidae распространено в Африке (14 видов). Внешне напоминают тушканчиков; задние конечности заметно длиннее передних. При ходьбе используют обе пары, а при беге — только задние конечности. Питаются насекомыми, особенно термитами, семенами и плодами.

Отряд шерстокрылы, или кагуаны, — Dermoptera

Размеры довольно крупные (длина тела 36—43 см, масса до 2 кг); всего два вида. Кожная перепонка натянута между передними и задними конечностями, начинаясь от шеи, позади ушей по бокам тела и заканчиваясь у кончика хвоста. На голых подошвах лап существуют плоские площадки, образующие присасывательные диски. Резцы уплощены, крайние имеют вид гребешков. Грудина с небольшим килем. Живут в тропических лесах Юго-Восточной Азии. Способны планировать на расстоянии до 60 м; по земле двигаются медленно. Питаются листвой деревьев и плодами.

Отряд рукокрылые — Chiroptera

Объединяет около 850 видов приспособившихся к полету млекопитающих средней и мелкой величины (длина тела 3—40 см). Кожная летательная перепонка натянута между вторым—пятым пальцами

¹ Явление сезонных колебаний размеров тела описано польским зоологом А. Денелем и позднее названо «феноменом Денеля».

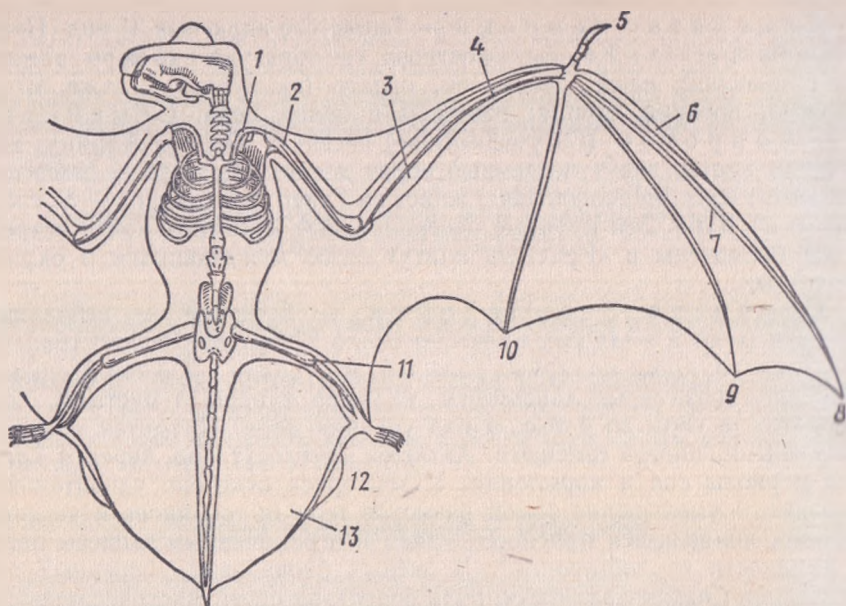


Рис. 71. Схема скелета летучей мыши:

1 — ключица, 2 — плечевая кость, 3 — лучевая кость, 4 — локтевая кость, 5 — первый палец, 6 — второй палец, 7 — третий палец, 8 — концевая фаланга третьего пальца, 9 и 10 — четвертый и пятый пальцы, 11 — бедро, 12 — шпора, 13 — тазобедренная перепонка

передних конечностей, предплечьем, плечом, боками тела, задними конечностями и хвостом (рис. 71). Короткий первый палец передних конечностей с когтем. Худшие летуны — крыланы и примитивные кожаны; их крылья широкие, с почти округленными концами, а плечевой сустав одинарный. У остальных видов возникает вторая суставная поверхность, на которую опирается особый вырост плечевой кости. У лучших летунов — бульдоговых летучих мышей — крылья длинные, серпообразные изогнутые. Мускулатура крыла летучих мышей расположена иначе, чем у птиц (рис. 72). Теплоотдача с относительно большой поверхности крыльев сокращается тем, что ее температура из-за слабого кровоснабжения примерно на 7—9 °С ниже температуры тела (Слоним, 1962). Голова с широкой ротовой щелью, маленькими глазами и крупными, иногда сложно устроенными ушными раковинами с кожным выростом (козелком) у основания слухового прохода. Волосы густой, одноярусной; кожная перепонка покрыта редкими волосками. Локтевая и часто малая берцовая кость рудиментарны; лучевая кость удлинена и искривлена, длиннее плечевой; хорошо развита ключица; плечевой пояс более мощен, нежели пояс задних конечностей. Грудина имеет небольшой киль. В связи с питанием животными или мягкими плодами пищеварительный тракт длиннее в 1,5—4 раза превышает длину тела, желудок простой, слепая кишка часто отсутствует.

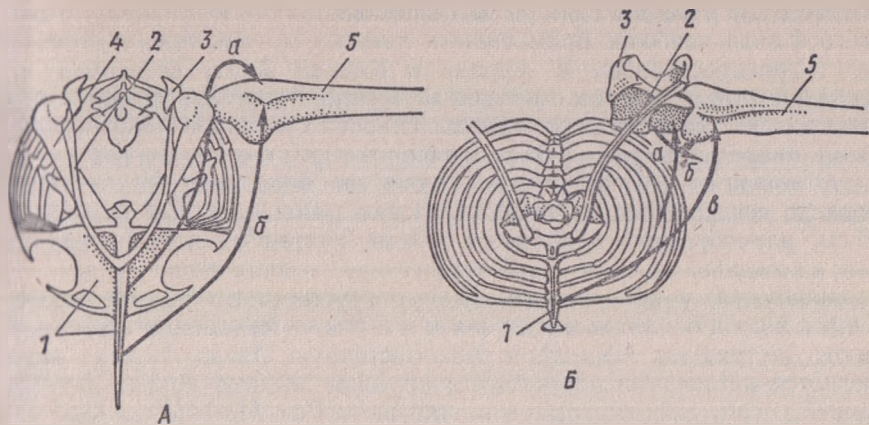


Рис. 72. Грудная клетка и часть передней конечности птицы (А) и летучей мыши (Б) (вид спереди) с основными мышцами (показаны стрелками), обеспечивающими взмах крыла (по Вофан, 1970):

1 — грудина, 2 — ключица, 3 — лопатка, 4 — кораконд, 5 — плечевая кость.

У птиц крыло поднимает подключная мышца (а), опускает — большая грудная (б); обе мышцы прикреплены к грудине. У летучих мышей крыло поднимают несколько мелких мышц, а опускают три мускула; из них только грудной мускул (в) прикрепляется к грудине

Активны в сумерках и ночью. Из органов чувств особенно развит слух и осязание. Характерна способность к эхолокации добычи и препятствий; осуществляется в диапазоне от 10 до 200 кГц. Рукокрылые ведут одиночный или групповой образ жизни. В умеренных широтах совершают сезонные миграции. На зимовках и дневках некоторые виды местами образуют скопления из десятков и кое-где сотен особей (в Бахарденской пещере в Туркмении летом днюют десятки тысяч длиннокрылов, остроухих ночниц и подковоносов). Распространены в обоих полушариях; отсутствуют лишь на удаленных мелких островах и в высоких широтах. Более многочисленны в тропиках. Ископаемые остатки известны из отложений раннего эоцена США.

Подотряд крыланы — Megachiroptera имеет одно семейство крыланы — Pteropidae (146 видов). Это относительно крупные животные: длина тела до 40 см, размах крыльев до 170 см. Череп с удлинненным лицевым отделом, зубы приспособлены к питанию плодами; кишечник в 4 раза длиннее тела. На отдыхе образуют скопления до 10 тыс. особей. Совершают перелеты на места кормежек, пролетая за ночь 90—100 км. Самка приносит 1—2 детенышей. Распространены от Африки до Австралии. На островах Океании — единственные млекопитающие (кроме завезенных человеком).

Подотряд летучие мыши — Microchiroptera — мелкие животные (длина тела 3—14 см). Отличаются укороченным лицевым отделом черепа. Питаются преимущественно насекомыми, немногие рыбой, некоторые сосут кровь крупных животных или нектар цветов. Подотряд объединяет 700 видов, распределяемых по 16 семействам. Се-

мейство ланцетоносы (мышехвостов) — *Rhinopomatidae* — всего 4 вида наиболее примитивных летучих мышей; имеют длинный хвост; распространены в Африке и Южной Азии, насекомояды. Семейство мешкокрылы — *Emballonuridae* населяет тропические и субтропические области Старого Света; питаются насекомыми и изредка плодами. В семействе рыбадные летучие мыши — *Noctilionidae* — всего два вида, живущих от Мексики до севера Южной Америки. Ловят небольших рыб длиной до 10 см, ракообразных и больших жуков, хватая их когтями задних лап; с помощью ультразвука лоцируют с расстояния около 2 м добычу, появившуюся у поверхности. Живут группами до 50—80 особей. Семейство ложные вампиры — *Megadermatidae* населяют Австралию, Африку и Юго-Восточную Азию. Мелкие виды питаются летающими насекомыми, крупные поедают других летучих мышей, птиц, мелких грызунов, лягушек. Род *Macroderma* (Австралия) — самые крупные современные летучие мыши (длина тела 14 см).

Семейство подковоносы — *Rhinolophidae* отличается строением носа. Морда имеет листовидные кожные выросты, лишённые волос и образующие «подкову», огибающую поздрию с боков и спереди. Это сложное образование, видимо, придает острую направленность ультразвукам, испускаемым этими мышами через поздрию; отраженное ультразвуковое эхо воспринимается, как и у всех летучих мышей, крупными и тоже сложно устроенными ушами. Распространены в умеренных и тропических районах восточного полушария, у нас встречаются на юге европейской части СССР и Средней Азии. В семействе около 60 видов. Питаются насекомыми. Семейство американские листоносы — *Phyllostomatidae* населяют тропики и субтропики Америки; питаются насекомыми, нектаром и пыльцой цветков (мелкие виды), мелкими ящерицами, птицами, грызунами, летучими мышами (крупные виды).

Семейство вампиры — *Desmodontidae* — высоко специализированные летучие мыши, питающиеся только кровью теплокровных животных. Они безболезненно для жертвы скусывают острым зубами небольшой кусочек кожи, а затем насасывают кровь языком, образуя вместе с нижней губой трубку. В слюне содержится антикоагулянт, препятствующий свертыванию крови; поэтому попадание в ранку слюны вызывает длительное, до 8 ч, кровотечение. Насасывание крови продолжается около получаса. При высокой численности вампиры приносят большой вред скотоводству, истощая животных и передавая им инфекцию бешенства и чумы рогатого скота; нападают и на спящих людей. Всего 3 вида в тропиках и субтропиках Америки.

Семейство обыкновенные летучие мыши — *Vespertilionidae* — объединяет мелких животных с длиной тела 3—10 см. Большинство видов насекомояды, есть питающиеся рыбой. Добычу ловят на лету, но могут собирать со стволов и с земли. Часть видов мигрирует на юг, другие впадают в спячку. Обычно спариваются в сентябре — октябре, но яйца оплодотворяются только весной спермой, сохранившей с осени жизнеспособность в половых путях самки. Распространены по всем материкам, исключая Антарктиду; не выходят

и тундры. В семействе около 300 видов; к нему относится большинство видов нашей фауны.

Семейство **бульдоговые** — *Molossidae* отличается специализированным летательным аппаратом: хорошо развито двойное сокращение плечевой кости с лопаткой, а крыло узкое, серповидное. Мускулистый хвост и костные шпоры на задних конечностях образуют эффективный тормозной аппарат, работающий при посадке. Полет быстрый и легкий, достигающий 60 и более км/ч. Населяют Южную Европу, Азию и Африку, Америку; около 100 видов.

Помимо существенного значения рукокрылых в сообществах различных зон, а подчас и немалого практического интереса для человека (истребление вредных насекомых, распространение некоторых заболеваний, особенно бешенства) большое внимание привлекли эволюционные механизмы этих животных. Их интенсивное изучение в США (Гриффин, Новак) и в нашей стране (Э. Айрапетьянц, Г. Симкин, А. Константинов и др.) приобрело не только биологический интерес, но позволило сформулировать представления о путях эволюции эволюционных механизмов; примитивная локация с использованием относительно низких частот сменяется более сложными системами и появлением частотно-модулированных сигналов, значительно увеличивающих возможность нахождения и опознавания целей. Совершенствование эволюционных систем дошло до такой степени, что можно говорить в своеобразном «видении» ушами, ибо многие летучие мыши получают представление не только о положении лоцируемого предмета в пространстве, но и его величине, форме и даже фактуре поверхности.

Отряд приматы — *Primates*

Включает около 190 видов. Отличается разнообразием величины и формы тела при сохранении многих примитивных черт строения. В связи с древесным образом жизни большинства видов конечности приматов пятипалые, стопоходящие. Первый палец противопоставлен остальным, обеспечивая хватательную функцию конечности. Длина тела колеблется от 10 (мелкие полуобезьяны) до 180 см у гориллы. Волосяной покров из разных категорий волос, густой и мягкий (особенно у полуобезьян). В черепе крупный мозговой отдел с глазницами, направленными вперед (стереоскопическое зрение). Есть зубы всех категорий; их форма связана с характером пищи (преимущественно растительной). Желудок простой, имеется слепая кишка. Отличаются большими размерами головного мозга, сложным поведением. Приматы — один из древних отрядов плацентарных млекопитающих; предки — верхнемеловые насекомоядные. В настоящее время распространены в субтропической и тропической областях Азии, Африки и Америки, на островах Зондского архипелага и Филиппинах.

Подотряд низшие приматы, или полуобезьяны, — *Prosimii* — около 90 видов мелких и средней величины зверьков. Пальцы у большинства видов имеют когти и реже ногти. Семейство **тупайи** — *Tupaiaidae* по многим признакам сходно с насекомоядными. Это лесные обитатели, проводящие большую часть времени на деревьях; питаются

мелкими животными и плодами. Распространены в Юго-Восточной Азии и на островах Зондского архипелага. Семейство лемуры — *Lemuridae* — зверьки мелкой и средней величины (длина тела 12—46 см). Голова с укороченной лицевой частью и крупной мозговой коробкой. Ведут древесный образ жизни. Питаются растениями, добавляя к рациону и мелких животных. Некоторые мелкие виды в засушливый сезон впадают в спячку. Населяют Мадагаскар и Коморские острова. На Мадагаскаре живут и более крупные лемуры — индрии (с е м. *Indridae*) и руконожка (с е м. *Daubentonidae*), почти истребленные к настоящему времени (занесены в Красную книгу). Семейство лори — *Lorisidae* распространено в Африке к югу от Сахары, в Юго-Восточной Азии, на островах Зондского архипелага и Филиппинах; населяют тропические леса (в горах — до 2000 м), местами проникают в саванны. Держатся на деревьях; питаются преимущественно животной пищей, но едят плоды и вегетативные части растений. Еще более древесные виды — долгопяты (с е м. *Tarsiidae*) с конечностями, великолепно приспособленными к жизни на деревьях.

Подотряд высшие приматы, или обезьяны, — *Anthropoidea* объединяет более 100 видов. Все его представители имеют относительно крупные полушария переднего мозга, часто с многочисленными бороздами и извилинами. Активны обычно днем. Семейство цепкохвостые обезьяны — *Капуцины* — *Cebidae* включает живущих в Южной Америке так называемых «широконосых обезьян» (длина тела 24—90 см). Имеют длинный хвост, у некоторых цепкий. Живут на деревьях, способны к дальним прыжкам и бегу по деревьям. Питаются плодами, листьями, едят мелких животных, яйца птиц. Образуют группы иногда из нескольких десятков животных, отличающихся высоко организованным поведением. Семейство игрунок — *Callithricidae* — самые мелкие обезьяны (масса 70—1000 г), населяют Южную Америку, ведут древесный образ жизни.

Семейство мартышки, или низшие узконосые обезьяны, — *Sercopithecidae* объединяет обезьян, населяющих Африку и Южную Азию. Животные средних и крупных размеров (длина тела 32—110 см), населяют различные ландшафты — джунгли, мангровые заросли, каменистые склоны и др. (в горы проникают до 4000 м н. у. м.). Ведут наземный (павианы) или древесно-наземный (остальные группы) образ жизни. Растительноядны и всеядны. Образуют крупные (иногда до нескольких сотен особей) стада с хорошо выраженной упорядоченностью отношений. Последняя поκειται на сложной структуре стад, имеющих несколько вожаков-доминантов, которым подчинены семейные группы самок с молодыми, также связанные отношениями иерархического соподчинения. Обезьяны — один из важнейших лабораторных животных: они были запущены в космических ракетах, па них проводятся разнообразные бактериологические, физиологические и противозидемические исследования. Многие виды до сих пор добывают из-за мяса и меха.

Семейство высшие узконосые, или человекообразные, обезьяны — *Pongidae* — немногочисленная группа ближайших родичей человека. Передние конечности длиннее

мдних, голова округлая. Отличаются сложностью строения коры головного мозга. «Лицо» слабо покрыто волосами, ладони кистей и подошвы ног голые; обитатели тропических лесов. Гориллы и шимпанзе (Африка) ведут наземно-древесный образ жизни, гиббоны (Юго-Восточная Азия, Индонезия) и орангутаны (о. Суматра и Калимантан) почти постоянно держатся на деревьях. Неумеренное преследование со стороны человека привело к резкому падению численности; все виды включены в Красную книгу.

Зоологически в подотряд высшие обезьяны включается и человек, относимый к семейству люди — *Hominidae*, в настоящее время включающего один вид — человека разумного — *Homo sapiens*. В прошлом ему предшествовали несколько видов древних людей: австралопитеки — *Australopithecus*, питекантропы — *Pithecanthropos*, синантропы — *Sinanthropos*, неандертальцы — *Homo neanderthalensis*. Становление разумного человека было связано с развитием труда, расширившего его влияние на окружающую природу. Появление коллективной трудовой деятельности привело к становлению социальных отношений и общественного (социального) строя. Ареной возникновения человека, как показывают последние археологические находки, видимо, была Африка.

Отряд неполнозубые — *Edentata*

Немногочисленные, в разных направлениях специализированные животные, обитающие в Южной, Центральной и на юге Северной Америки. Место происхождения, видимо, Северная Америка; известны с ранне-третичного времени. В третичный период были многочисленны и разнообразной группой (гигантские мегатерии, мегалоники размерами с быка, крупные глиптодоны с мощным панцирем и др.). Сохранились лишь относительно мелкие животные (длина тела 12—120 см). Характерно недоразвитие зубной системы: зубы отсутствуют или лишены эмали, обладают постоянным ростом и почти недифференцированы. Семейство муравьеды — *Mirmecophagidae* отличается удлинённой головой с вытянутой лицевой частью; ротовая щель узкая, длинный липкий язык служит для ловли термитов и муравьев; зубов нет. 3 вида; живут в лесах и саваннах. Длинные и острые когти передних лап используются при разрушении стенок термитников.

В семействе ленивцы — *Bradypodidae* череп укорочен и лицевой части, орбиты глаз сближены; зубы только предкоренные и коренные, растущие всю жизнь. Желудок сложный. Температура тела непостоянна (колеблется в пределах 24—34 °C). Живут в лесах. Растительоядные (пища — молодые листья, побеги и почки деревьев). Малоподвижны, большую часть времени проводят, подвесившись спиной вниз на ветвях. 5 видов. Семейство броненосцы — *Dasypodidae*. Имеют наружный панцирь из покрытых роговым слоем костных пластин, соединенных подвижно и опоясывающих тело и хвост сверху и по бокам. При опасности скрываются в норах, зарываются в землю или свертываются в шар. Брюхо и конечности покрыты

редкими волосами. Передние лапы вооружены мощными когтями. Живут на открытых местах, реже в лесах; много роют; питаются мелкими животными, падалью, поедают растения. 20 видов.

Отряд ящеры — Pholidota

Имеет одно семейство Manidae с 7 видами. Тело сверху покрыто роговыми чешуями; конечности вооружены сильными когтями. Обитают в лесах, кустарниковых зарослях, саваннах; наземные и древесные; активны ночью. При опасности скрываются в убежище или сворачиваются. Распространены в Африке (к югу от Сахары) и в Юго-Восточной Азии. Питаются термитами и муравьями, вылавливая их длинным подвижным языком. Видимо, всегда были малочисленны.

Отряд зайцеобразные — Lagomorpha

Зайцеобразных ранее объединяли с грызунами; позднее выяснился конвергентный характер этого сходства; родство с другими отрядами не установлено. От грызунов зайцеобразные отличаются строением костного неба, имеющего вид узкого поперечного мостика между верхними зубными рядами, и наличием верхних двоязубных резцов (двупарнорезцовые, или Duplicidentata). Волосной покров разнообразен, от густого пушистого до относительно редкого щетинистого. Растительноядны; питаются преимущественно богатыми клетчаткой вегетативными частями растений. В отряде 2 семейства, всего около 60 видов.

Семейство пищухи, или сеноставки, — Ochotonidae объединяет мелких короткоухих и коротколапых зверьков, распространенных в горных областях и подгорных равнинах Азии, Юго-Восточной Европы и Северо-Западной Америки; северные пищухи — *Ochotona alpina* доходят до полярного круга. Живут в норах и каменистых осыпях. Как и у всех зверей, образующих колониальные поселения, развита звуковая сигнализация. Заготавливают запасы подсушиваемых растений (сена), которые прячут под камни или собирают в стожки. Семейство зайцы — Leporidae отличается удлиненными задними ногами и длинными ушами. Запасов пищи не делают. Известны резкие периодические изменения численности. Зайцы — *Lepus* не устраивают постоянных убежищ, тогда как кролики — *Oryctolagus* живут в норах. Зайцы рожают зрячих, опушенных детенышей, и беременность у них длится около 50 суток; детеныши кроликов рождаются голыми, слепыми и беспомощными (беременность около 30 суток).

Отряд грызуны — Rodentia

Самая многочисленная группа современных млекопитающих, включающая примерно 1700—2000 видов, объединяемых в 32—34 семейства. Встречаются во всех частях света и населяют разнообразные ландшафты. Преимущественно мелкой и средней величины. Растительноядны. У пары мощных постоянно растущих верхних и нижних резцов наружная поверхность образована твердой эмалью, а остальная часть

более рыхлым дентином (разность в скорости стирания этих частей зуба обеспечивает постоянную остроту его режущего края); клыков нет, и на их месте имеется промежуток — диастема. Поверхность предкоренных и коренных зубов (обычно 3—5 в верхней челюсти и 3—4 в нижней) — со слегка выступающими гребнями эмали или бугорчатая — приспособлена к перетиранию грубой растительной пищи. Пищеварительный тракт длинный; обычно имеется большая слепая кишка. Мелкие виды грызунов отличаются необычайной скороспелостью (половое созревание в одно-двухмесячном возрасте) и высокой плодовитостью (роды с промежутком в 1,5—2 месяца).

Велико значение грызунов для человека. Бобры, сурки, белки, ондатра, шиншиллы и другие — ценные пушные звери. Среди мышей и полевок, песчанок и сусликов много вредителей сельскохозяйственных культур, хранителей и переносчиков опасных болезней человека и домашних животных (чумы, туляремии, энцефалитов, лейшманиоза, пентоспирозов и др.). Грызуны — одни из наиболее влиятельных членов биоценозов Арктики (лемминги), тайги (белки, полевки), широколиственных лесов (полевки, мыши, сони и многие другие), степей, саванн и пустынь (сурки, песчанки, хомяки, суслики, тушканчики и др.). Их деятельность играет важную роль в почвообразовании и формировании растительного покрова.

Наиболее древние остатки грызунов найдены в палеоценовых отложениях Северной Америки. В третичное время широко расселялись, дав большое разнообразие типов организации. По устройству жевательного аппарата (строение челюстей и жевательной мускулатуры) грызунов принято делить на 3 группы, которым, однако, не придается таксономического значения (рис. 73). Первая — анатомически более примитивные «белкоподобные» грызуны — *Sciuroomorpha*; вторая — «мышеподобные» — *Muomorpha*, третья — «дикообразоподобные» грызуны — *Hystriomorpha*.

Из белкоподобных грызунов с е м е й с т в о г о ф е р о в — *Geomys*idae живет в Северной Америке и Мексике; ведут подземный образ жизни. С е м е й с т в о м е ш о т ч а т ы е к р ы с ы — *Heteromyidae* отличается относительно большой длиной задних ног, по форме тела напоминая песчанок или тушканчиков восточного полушария; населяют пустынные и полупустынные ландшафты юго-запада Северной и Центральной Америки. Сходный внешний облик имеет кафрский долгоног — *Pedetes caffer* (единственный представитель с е м. д о л г о н о г о в — *Pedetidae*); внешне похож на тушканчика величиной с мышь. С е м е й с т в о б о б р о в ы е — *Castoridae* включает лишь два вида: обыкновенного — *Castor fiber* и американского — *C. canadensis* бобров; живут в поймах рек в лесной зоне; на мелких реках сооружают плотины, роют норы в берегах или устраивают из хвороста прочные «хатки». На дне водоема делают запасы древесных ветвей, корой которых питаются зимой. Почти истребленные к началу века, бобры в СССР взяты под охрану; их численность восстанавливается и местами достигла естественного предела, что позволило начать ограниченный промысел этого ценного пушного зверя. Проведены удачные опыты разведения бобров на фермах.

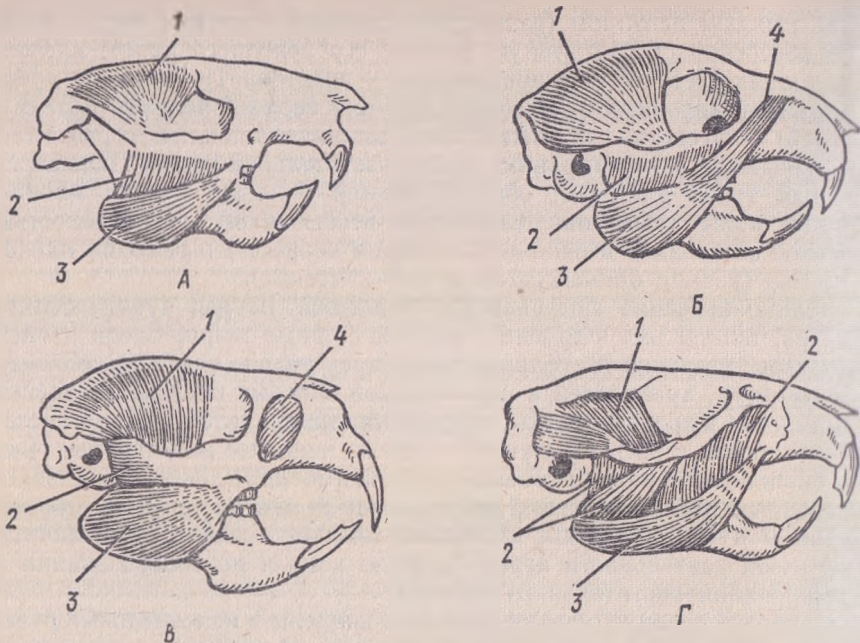


Рис. 73. Типы расположения жевательной мускулатуры у грызунов. А — примитивный эоценовый грызун — *Ischryotomus*; Б — белка (*Sciuromorpha*); В — дикобраз (*Hystricomorpha*); Г — хлопковая крыса (*Myomorpha*):

1 — *musculus temporalis*, 2 — *m. masseter lateralis*, 3 — *m. masseter superficialis*, 4 — *m. masseter medialis*

Семейство белчиц — *Sciuridae* распространено по всем материкам, кроме Австралии и Антарктиды; включает около 260 видов. Белчицы делятся на две экологические группы — наземных (сурки, суслики) и древесных (белки); промежуточное положение занимает бурундуки. Сурки — *Marmota* — обитатели лугов и степей обоих полушарий, преимущественно горные виды. Живут в норах; питаются вегетативными частями травянистых растений. Впадают в спячку. Образуют крупные поселения, в которых соседи связаны постоянной звуковой сигнализацией, предупреждающей об опасности. Сурки — объект пушного промысла; в то же время они оказываются носителями чумы и других болезней, опасных для человека. Суслики (*Citellus*, *Synomys*, *Callospermophilus* и др.) распространены шире, заселяя и пустыни. Образуют тесные поселения; вредят посевам и хранят возбудителей ряда опасных болезней.

Бурундуки (*Tamias*, *Eutamias*) связаны с древесно-кустарниковой растительностью и ведут наземно-древесный образ жизни. Наконец, белки — специализированные древесные обитатели с преимущественно одиночным (семейным) образом жизни; особенно разнообразны в лесах Южной Азии (пальмовые белки — *Funandulus*, *Callosciurus* и др.); некоторые достигают длины тела 50 см и массы 3 кг (*Ratufa*).

Обыкновенная белка — *Sciurus vulgaris* населяет тайгу, смешанные и широколиственные леса Евразии; один из важнейших видов пушных зверей; акклиматизирована в лесах Крыма и Кавказа, где ранее отсутствовала. Африканские земляные белки — *Xerus* по образу жизни скорее напоминают сусликов (живут в норах); в нашей фауне к ним близок тонкопалый суслик — *Spemophilopsis leptodactylus*, распространенный в песчаных пустынях Казахстана, Средней Азии и Северного Ирана.

Семейство летяги — Pteromyidae — древесные грызуны с кожистой перепонкой по бокам тела между передними и задними конечностями; она позволяет планировать с дерева на дерево на расстоянии 15—50 м. В нашей фауне один вид — обыкновенная летяга — *Pteromys volans*. Самая крупная летяга — тагуан — *Petaurista petaurista* (длина тела 60 см, масса 1,5 кг) живет в горных лесах Юго-Восточной Азии. Летяги питаются древесными листьями, почками, плодами и семенами, а при случае — и мелкими животными. Африканское семейство шипохвосты — Anomaluridae — древесные грызуны с хвостом, нижняя поверхность которого покрыта острыми щитками, помогающими удерживаться за гладких стволах деревьев. Передвигаясь по ним, зверьки опираются на хвост и, последовательно распрямляя и сгибая тело, подтягиваются на лапах.

Среди мышеподобных грызунов семейство сонь — Gliridae представлено мелкими, преимущественно древесными грызунами с ночным образом жизни. Живут в лесах и садах Северной Африки, Южной Европы и Средней Азии (до Алтая). Соня полчок — *G. glis* местами вредит садовым культурам. Колочие сони (сем. Platanthomyidae) живут в Южной Индии, а единственный вид пустынных сонь (сем. Seleviniidae) — *Selevinia betpakdalensis* обнаружен в пустынях Восточного Казахстана; питается в основном насекомыми (саранчовыми):

Семейство тушканчики — Dipodidae распространены в степях и пустынях Африки и Азии. Характерны сильно развитые задние и слабые передние конечности, длинный хвост — балансир. Мелкие и средней величины зимоспящие зверьки (длина тела 5—30 см), питаются семенами, побегами растений и в большом количестве поедают мелких беспозвоночных. Семейство мышевки — Zapusidae — близкие родственники тушканчиков; обликом напоминают мышей; преимущественно насекомоядны. Распространены в Европе и Азии к югу от полярного круга и в Северной Америке.

Семейство мышиные — Muridae разнообразно по размерам и облику. Включает примерно 460 видов. Некоторые виды (домовые мыши и крысы) расселились с человеком по всей земле. Видовой состав особенно богат и специфичен в Юго-Восточной Азии, Африке и Австралии. Наиболее крупные филиппинские крысы (*Phloeomys*) достигают массы более 1 кг. Пластичность организации обеспечила широкое расселение и занятие видного положения в биоценозах; многочисленны в поселениях человека. Давно проникли в Австралию, образовав несколько эндемичных, т. е. только там встречающихся родов.

Семейство хомякообразные — Cricetidae еще более многочисленно: включает около 570 видов. Их, как и мышинных, можно считать почти убиквистами (повсеместно обитающими), хотя хомякообразные в отличие от мышей и крыс отсутствуют на многих океанических островах, в Австралии и Малайе. Населяют все биотопы суши, от арктических тундр до тропических лесов. Образ жизни разнообразен. Южноамериканские хомяки (*Ichthyomys*, *Laptomys*, *Anatomys*) питаются рыбой и другими водными животными. Подсемейство песчанок — Gerbillinae населяет пустынные и полупустынные ландшафты Евразии и Африки; эти роющие грызуны в биоценозах играют важную роль, часто занимая места фоновых видов. В пустынях нашей страны особенно велико значение большой песчанки — вредителя саксаула и хранителя опасных болезней человека. Подсемейство полевок — Microtinae распространено в северном полушарии и представлено рядом массовых видов: лемминги в тундре, виды рода рыжих полевок — *Clethrionomys* в лесу, роды серых полевок — *Microtus* и пеструшек — *Lagurus* в лесостепи и степи, водяная крыса — *Arvicola* и ондатра — *Ondatra* в поймах рек и болотах. Семейство слепыши — Spalacidae — роющие грызуны, почти не выходящие на поверхность и питающиеся подземными частями растений; распространены в Средиземноморье и Юго-Западной Азии.

В группе дикобразоподобные центральное место занимает семейство дикобразы — Hystricidae — крупные наземные или наземно-древесные грызуны. Тело по бокам, спине и хвосту покрыто длинными иглами, на остальных частях — жесткой шерстью. Питаются побегами и листьями кустарников, травами и подземными частями растений. Живут в норах или пещерах. Населяют Средиземноморье, Азию и Африку. В южных районах СССР один вид — дикобраз *Hystrix hirsutirostris*. В северной Америке и на севере Южной Америки живут древесные дикобразы — Erethizontidae. Их тело покрыто короткими иглами; ведут преимущественно древесный образ жизни.

Семейство морские свинки — Caviidae населяет Южную Америку; большинство видов — мелкие животные, ведущие порочный образ жизни. Семейство водосвинки — Hydrochoeridae включает только два вида. Капибара — *Hydrochoerus capibara* — самый крупный среди современных грызунов (длина тела 1,5 м, масса 50—60 кг). Селится по берегам рек Южной Америки; превосходно плавает и ныряет, питается водными растениями. Семейство агутти — Dasyproctidae — крупные звери (длина тела 60—75 см) живут в лесах Мексики и Центральной и Южной Америки. Семейство шиншиллы — Chinchillidae обитает в пампасах и в горных районах Южной Америки, поднимаясь до высоты 3—6 тыс. м над уровнем моря; отличаются мехом высокого качества. Семейство нутриевые — Capromyidae обитает по водоемам Кубы, Ямайки, Гаити и Южной Америки. Нутрия — *Myocastor coypus* акклиматизирована в южных районах СССР; разводится на фермах и в полувольности. Дает хороший мех. Уничтожая водную растительность, изменяет характер водоемов, иногда портит гидротехнические соору-

жения и вредит посевам. В горных районах и сухих низменностях Южной Америки обитают похожие на крыс виды семейства *Uromyces*; они живут в сложно устроенных норах с большой системой надземных дорожек — туннелей. В Африке подземный образ жизни ведет семейство землекопы — *Bathyergidae*.

Отряд китообразные — Cetacea

Включает около 80 ныне живущих видов. Приспособились к существованию только в воде: на сушу не выходят и, попав на мелководье, сняться с мели не могут. Форма тела торпедообразная, иногда с непропорционально большой головой; шейного перехвата нет. Передние конечности превратились в ласты, а задние — редуцированы. Кожа голая, лишена волос, очень эластична, с толстым слоем подкожного жира. Мускулистая хвостовая часть тела очень подвижна и имеет кожный плавник с горизонтальными лопастями. У части видов имеется и спинной плавник. Все плавники в связи с наполнением комплексных сосудов — артерий, окруженных пучками вен (рис. 74), меняют упругость в зависимости от скорости движения. Грудные плавники (ласты) расположены горизонтально и служат стабилизаторами и рулями глубины и поворота; они играют и роль терморегуляторов, отдающих избыток тепла при перегреве тела во время быстрого движения. Скелет приобрел некоторые особенности, сближающие его со скелетом рыб. Позвоночник слабо дифференцирован: очень короткий шейный отдел состоит из семи плоских позвонков; грудной отдел с 10—17 парами ребер (только 2—8 пар сочленяются с грудиной); пояснично-крестцовый и хвостовой отделы почти не дифференцированы. От задних конечностей сохранились лишь рудименты тазового пояса — две не связанные с осевым скелетом косточки. В черепе удлинены челюсти.

Ноздри смещены на верхнюю поверхность головы. Воздухоносные пути образуют особые воздушные мешки, играющие роль в генерации звуков от низкочастотных (слышны человеческим ухом) до 200 кГц. Легкие упруги и эластичны; за одно дыхание обновляется 80—90% находящегося в них воздуха (у человека только 15%). Альвеолы лег-

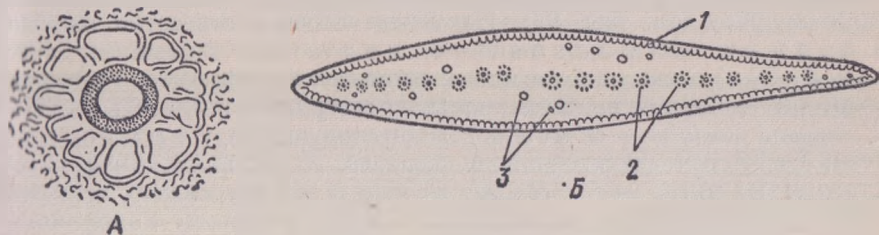


Рис. 74. Комплексы кровеносных сосудов в плавнике дельфина (поперечный разрез) (по Першину и др.). А — комплекс сосудов (крупно) — вены окружают артерию; Б — спинной плавник:

1 — кожа, 2 — комплексы сосудов, 3 — одиночные вены

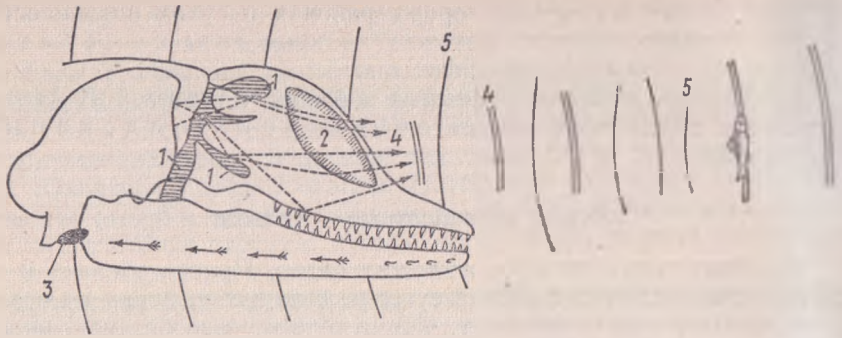


Рис. 75. Схема эхолокации дельфина (по Норрису, 1964):

1 — носовой канал и воздушные мешки, 2 — жировая подушка (акустическая линза), 3 — барабанная кость и внутреннее ухо, 4 — излучаемые звуковые волны, 5 — отраженные (от рыбы) звуковые волны. Генерированные в воздушных мешках и носовом канале звуковые волны отражаются от костей черепа, проходят через жировую линзу (показаны пунктирными стрелками); отраженные от цели (рыбы) звуковые волны (эхо) проходят к внутреннему уху через нижнюю челюсть (сплошные стрелки)

ких запираются мускулами-сфинктерами, удерживающими воздух при погружении. Высокое содержание гемоглобина в крови и миоглобина в мышцах позволяет китам подолгу быть под водой (кашалоты и бутылконосы — до 1,5 ч). Питаются, «отцеживая» мелких планктонных животных (усатые киты) или захватывая крупную добычу коническими зубами (зубатые киты). Желудок синих китов способен вмещать до 1,5 т мелких рачков. Приносят обычно одного детеныша раз в два года, рожают в воде. Часть видов совершает регулярные миграции на большие расстояния. Ориентация во время миграций, согласование поведения в стае и при поиске пищи осуществляются с помощью сложной системы звуковой эхолокации; подобно летучим мышам, китообразные наделены своеобразным звуковым «видением», т. е. способны различать форму, размеры и характер поверхности лоцируемого предмета, определять расстояние до него (рис. 75).

Подотряд усатые киты — *Mystacoceti* включает самых крупных животных в мире. Питаются планктонными организмами, захватывая их своей огромной пастью и отцеживая с помощью цедильного аппарата — решетки из вертикально поставленных треугольных пластинок (китового уса) с размочаленной кромкой (бахромой), прилегающей друг к другу (см. рис. 94). Наружные носовые отверстия парные. Гладкие, или настоящие, киты (сем. *Balaenidae*; длина тела 5—22 м) очень малочисленны; промысел их запрещен. Гренландский кит — *Balaena mysticetus* населяет северные моря, южный кит — *Eubalaena glacialis* — обитатель Южного полушария. Серые киты (сем. *Eschrichtiidae*) живут в прибрежных водах. Охотско-корейское стадо серых китов — *Eschrichtius gibbosus* почти истреблено, калифорнийско-чукотское еще сохранилось; зимуют у берегов Калифорнии, пагуливаются летом в Чукотском и Восточно-Сибирском морях. Полосатки (сем. *Balaenopteridae*) размножаются в теплых морях (зимой), пагуливаются летом в холодных морях. Синий кит — *Balaenoptera musculus*, добытый в 1926 г. (самка) имел длину 33 м, а массу

более 150 т. Горбатые киты — *Megaptera nodosa* распространены от Арктики до Антарктиды.

Подотряд зубатые киты — Odontoceti. Челюсти вооружены коническими однородными зубами. Добычу захватывают зубами и одновременно всасывают ртом. Аппарат эхолокации высоко развит, с ним связана характерная асимметрия черепа. Дыхательное отверстие одно (дыхало). Семейство речные дельфины — *Platanistidae* — древнейшее в отряде; прежде жили в море; в реки, видимо, вытеснены конкурентами. Семейство кашалоты — *Physeteridae* отличается крупной жировой подушкой на голове, содержащей спермацет. Нижняя челюсть узкая, и поэтому ротовая щель оказывается внизу головы. Самый крупный вид зубатых китов — кашалот — *Physeter catodon*, достигает 20 м длины. Самки с молодыми держатся группами в теплой зоне всех океанов, самцы летом мигрируют к арктическим и антарктическим морям. Один из основных промысловых видов. Семейство клюворылы — *Ziphiidae* — киты средней величины; бутылконосы, клюворылы и плавуну местами служат объектами промысла.

Семейство дельфины — *Delphinidae* — 50 видов мелких зубатых китов (1—10 м длиной). Живут стадами (группами); распространены в умеренных и теплых широтах, немногие заходят в холодные воды. Характерна звуковая эхолокация на ультравысоких частотах. Отличаются сложной нервной деятельностью и «социальными» инстинктами. Легко поддаются дрессировке. Самые крупные дельфины — касатки — *Orcinus orca* живут во всех океанах; нападают даже на сравнительно больших китов, ластоногих и других животных, основная ниша — рыба и головоногие моллюски. Многие дельфины служат объектом промысла. В полярных морях живет крупный дельфин белуха — *Delphinapterus leucas* и более редкий нарвал — *Monodon monocerus*, самцы которого вооружены длинным бивнем.

Отряд хищные — Carnivora

Преимущественно плотоядные животные, многие используют дополнительно растительные корма. Наиболее «животнойны» кошки; широко используют растительные корма куницы и особенно медведи. Величина и форма тела очень изменчивы (длина тела от 14 см до 3 м; масса от 100 г до 1 т). Резцы малы, клыки всегда хорошо развиты, коренные зубы бугорчатые, часто с режущими краями; последний предкоренной верхней челюсти и первый коренной нижней выделяются большими размерами и режущим краем — эти так называемые хищные зубы особенного развития достигают у наиболее плотоядных видов. Хорошо развит волосной покров, у северных форм отличающийся густотой и пышностью. В отряде около 240 видов; распространены повсеместно.

Семейство собачьи — *Canidae* — средней величины животные с пальцеходящими конечностями, приспособленными к бегу (имеют невтяжные когти). Охотятся чаще преследованием, с чем связано развитие органов обоняния (длинная вытянутая морда). Отли-

чаются сложной популяционной организацией — часто образуют крупные семьи и стаи. Сложная нервная деятельность способствовала одомашниванию волка: высокая изменчивость и искусственный отбор обеспечили выведение множества пород собак. Среди диких собачьих лисица и песец — важные пушные виды. Их одомашненные формы с особенно ценным мехом (серебристые лисы, голубые песцы) разводятся на фермах. Волк — *Canis lupus* — в прежнее время крупнейший вредитель животноводства, в большой степени утерял это значение его численность повсеместно, кроме тундр, резко сокращена. Широко расселилась в европейской части СССР акклиматизированная здесь енотовидная собака — *Nyctereutes procyonoides*, естественный ареал которой в СССР ограничен Уссурийским краем.

Семейство еноты — Procyonidae отличается средними размерами, стопходящими конечностями и длинным, иногда цепким хвостом. Хищные зубы развиты слабо. Американский енот полоскун — *Procyon lotor* акклиматизирован в Закавказье и Фергане; на зиму впадает в спячку; отличается ценным мехом; питается смешанной пищей, которую обычно перед едой полощет в воде. Семейство медведи — Ursidae — крупные, стопходящие звери. Распространены преимущественно в северном полушарии. Белый медведь — *Thalassarctos maritimus*, питающийся тюленями, активен круглый год, в берлоги на островах Ледовитого океана залегают только самки на время родов. Бурый медведь — *Ursus arctos* населяет лесную полосу СССР и горы Кавказа и Средней Азии; питается смешанной, с преобладанием растительной пищей. На зиму залегают в берлоге, где самка родит 2—3 детеныша; последние отличаются малой величиной (около 500 г). Относительно мелкий черный медведь — *Selenarctos tibetanus* живет в Юго-Восточной Азии (у нас в Уссурийском крае). Ведет полудревесный образ жизни.

Семейство куньи — Mustelidae включает 65—70 видов мелких, реже средних размеров (масса 100 г — 40 кг). Распространены по всем континентам (один вид живет в море — калан — *Enhydra lutris*); в Австралии акклиматизированы. Семейство включает ценные пушные виды: соболь — *Martes zibellina*, куницы — *Martes martes*, *M. foina*, горностай — *Mustela erminea*, выдра — *L. lutra*, калан и др. Ряд куньих — истребители вредных грызунов (ласки, хорьки, перевязка и др.). Среди крупных куньих надо упомянуть росомаху — *G. gulo*, обитающую в тайге и лесотундре Евразии и Северной Америки, и барсуков — *Meles*. Последние питаются разнообразными животными и растительными кормами, роют сложные норы; широко распространены в Евразии. Для Северной и Центральной Америки характерны скунсы, или вонючки, — ценные пушные звери (р. *Mephitis*, *Spilogale*).

Семейство кошки — Felidae включает 36 видов средней и крупной величины (масса 1,5—275 кг) — наиболее плотоядных представителей отряда. Охотятся, подкарауливая добычу и стремительно бросаясь на нее, редко преследуют. Этому соответствуют круглая голова с коротким носом и большими глазами, пальцеходящие конечности, вооруженные острыми втягивающимися когтями. Наземные звери, но многие хорошо лазают по деревьям. Распространены по

всем континентам, кроме Австралии. Мелкие кошки населяют смешанные равнинные и горные леса Европы (*Felis silvestris*), степи и пустыни Азии и Африки (*F. lybica*, *F. margarita*). В тростниковых и кустарниковых зарослях Азии живет камышовый кот — *F. chaus*. Из крупных кошек тигр — *Panthera tigris* в СССР встречается на юге Дальнего Востока, леопард — *P. pardus* — на Кавказе, в Туркмении и на Дальнем Востоке (вне СССР — в Южной Азии и Африке), ирис — *U. uncia* — в горах Средней и Центральной Азии. Лев — *P. leo* еще в историческое время жил в Малой Азии, Закавказье и в Южной Европе; сейчас в небольшом количестве сохранился в Гирских лесах Индии и в Центральной Африке. Рысь — *L. lynx* — единственная кошка, населяющая зону тайги; благодаря широкой ступне может передвигаться даже при глубоком снеге. Гепард — *Acinonyx jubatus*, живущий в равнинных пустынях и саваннах Африки и Азии, резко отличается от других кошек, по облику приближаясь к собакам. Он длинноног, когти невтяжные; охотится, преследуя и загоняя добычу.

Семейство гиен — *Hyaenidae* распространено в Африке и Южной Азии; питаются почти исключительно падалью, но иногда нападают на довольно крупных животных (больших и увечных). Семейство виверр — *Viverridae* — наиболее примитивные представители хищных млекопитающих — распространено в Южной Европе, Южной Азии и Африке; насчитывает около 75 видов разнообразных животных мелкой и средней величины (*Genetta*, *Viverra*, мунго — *Eupleres*, мангусты — *Herpestes*, *Bdeogale* и др.). В нашей фауне отсутствуют.

Отряд ластоногие — *Pinnipedia*

Включает около 30 видов. Близки к хищным. Ластоногие проводят большую часть времени в воде, выходя на берег или на лед для отдыха, спаривания, рождения детенышей и во время линьки. Крупнее наземных хищников (масса тела 40—3600 кг), что связывается с обитанием в холодной воде. Шерстный покров из жестких волос (у молодых с подпушью). Под кожей толстый слой жира; его величина больше у обитателей холодных морей. Тело удлинненное, обтекаемое. Конечности превращены в веслообразные ласты, выступающие за пределы туловища с половины предплечья (передняя) и трети голени (задние конечности). Толстая кожистая перепонка расположена между пальцами. Основным движителем служат ласты задних конечностей, передние используются как стабилизаторы и рули. На суше легче передвигаются ушастые тюлени, использующие обе пары ласт; настоящие тюлени на твердом субстрате более беспомощны (см. рис. 89). В воде обладают положительной плавучестью, так как плотность их тела с толстым слоем подкожного жира близка к плотности воды. Различия между зубами разных категорий уменьшены; зубы преимущественно конические.

Легкие более крупные, чем у наземных хищников: у ладожского тюленя они составляют 2,8% от массы тела, у песцов — 1,8 и у лисицы — лишь 1,1%. Больше у ластоногих и крови — 10—15% от массы тела,

тогда как у собаки 6—8%. У ластоногих по сравнению с наземными хищниками больше миоглобина в мышцах, обеспечивающего резерв кислорода при нырянии. Максимальная длительность пребывания под водой большинства видов около 15 мин, но у немногих заметно больше. Установлена способность к эхолокации в водной среде на частотах 3—13 кГц. Хорошо развито обоняние. Рожают детенышей на берегу (неофилы: ушастые тюлени) или на плавающих и прибрежных льдах (пагофилы: моржи, нерпы и др.). У последних запасы жира в теле перед размножением особенно велики. В молоке очень высок процент жира — до 43% и белков — до 12% (у гренландского тюленя).

Семейство ушастые тюлени — Otariidae имеют рудиментарные ушные раковины; их задние лапы сгибаются в пяточном сочленении и вместе с передними служат опорой при передвижении по суше. Распространены преимущественно в умеренных поясах обоих полушарий: в Северном — только в Тихом океане; в Южном — более широко. Морские котики — *Callorhinus ursinus* — важный промысловый вид, дающий ценных мех. Образуют летом в период размножения крупные лежбища на берегу со сложной организацией стада. Окончив размножение и линьку, мигрируют на юг. Наше стадо котиков имеет лежбища на Командорских островах и о-ве Тюленьем, американское — на Прибыловых островах. Менее многочисленны сивучи — *Eumetopias jubatus* и морские львы — *Zalophus* и *Otaria*.

Семейство настоящие тюлени — Phocidae не имеют наружных ушных раковин, задние лапы не сгибаются и не подворачиваются вперед, волосяной покров без подпушки. Распространены в морях обоих полушарий. Для линьки, спаривания и рождения детенышей чаще выходят на лед, образуя многочисленные залежки. Важные промысловые виды — гренландский тюлень — *Pagophoca groenlandica*, морской заяц — *Erignathus barbatus*. Нерпа — *Phoca hispida* распространена в северной части Атлантического, Тихого и в Ледовитом океанах; есть также в Ладожском озере, Байкале и Каспийском море. Семейство моржи — Odobaenidae имеет один вид — *Odobeaenus rosmarus*, распространенный кругополярно у берегов материков и островов Ледовитого океана. Численность многих видов ластоногих заметно сокращена неумеренным истреблением.

Отряд трубкозубые — Tubulidentata

Включает один вид — африканского трубкозуба — *Orycteropus afer*. Зубы — только коренные — имеют вид сросшихся дентиновых трубочек, не покрытых эмалью. Трубкозубые произошли, видимо, от примитивных копытных (кондилартр), но по внешнему облику, обусловленному питанием муравьями и термитами, напоминают неполнозубых (конвергентное сходство).

Отряд даманы, или жиряки, — Hyracoidea

Включает 10 видов некрупных зверей, похожих на бесхвостых сурков; длина тела 30—60 см. На передних лапах 4 пальца с уплощен-

ными, напоминающими копыта когтями; на задних лапах по 3 пальца. Видимо, близки к хоботным. Растительоядны; живут в Африке и на Аравийском полуострове.

Отряд хоботные — Proboscidea

Наиболее крупные наземные звери (высота в плечах 3—4 м; масса 4—5 т); были многочисленны и широко распространены в третичном периоде. Хобот — сильно удлинённый мускулистый нос, сросшийся с верхней губой и поддерживаемый в основании хрящом; используется как хватательный орган, одновременно может ощупывать и обнюхивать предметы. Конечности пятипалые, с небольшими копытцами и плоской ступней; на подошве под кожей имеется желеобразная пружинящая подстилка, обеспечивающая бесшумный шаг и движение по вязкому грунту. Кожа толстая, у современных видов голая. Бивни — разросшиеся и далеко выдающиеся из ротовой полости верхние парные резцы — растут в течение всей жизни. С каждой стороны челюсти имеется всего по одному функционирующему коренному зубу; при снашивании заменяется следующими. Половозрелости достигают в 10—16 лет, живут до 50—80 лет. Самка после 18—22 месяцев беременности рождает одного детеныша массой около 100 кг. У индийского слона — *Elephas maximus* бивни есть только у самцов; легко приручается, но в неволе, как правило, не размножается. Африканский слон — *Loxodonta africanus* более крупен; бивни имеют и самки; трудно приручается. Вымерший мамонт — *Elephas primigenius* обладал густым шерстным покровом; обитал в приледниковых районах.

Отряд сирены — Sirenia

Водные звери; близки к древним копытным. Форма тела напоминает китообразных, но шея выражена хорошо. Передние конечности в виде ласт, на которых сохранились рудиментарные копытца. Задних конечностей нет. Хвостовой отдел заканчивается горизонтальным плавником. Коренные зубы с плоской жевательной поверхностью, как у копытных; желудок состоит из нескольких отделов. Питаются подводной растительностью, держатся стадами, пасясь на подводных «лугах». Семейство ламантины — *Manatidae* — 3 вида — живет у побережья Западной Африки и востока Южной Америки (у Антильских островов). В семействе дюгоны — *Halicornidae* один вид, распространенный в прибрежной полосе Индийского океана. В 1741 г. зоологом Стеллером обнаружена у Командорских островов стеллерова корова — *Rhytina stelleri*. Истреблена охотниками: последний экземпляр убит в 1768 г.

Отряд непарнокопытные — Perissodactyla

Крупные животные с наиболее развитым третьим пальцем (у части видов сохраняется только он один). Степень редукции остальных пальцев соответствует скорости бега (максимальна у однопалых). Концевые

фаланги пальцев покрыты роговыми копытами. В плечевом поясе нет ключиц. Желудок простой. Предками непарнокопытных были примитивные копытные — *Condylarthra*. Уже в эоцене непарнокопытные стали многочисленными (описаны около 500 видов), но в миоцене их число резко сократилось. До настоящего времени сохранились три семейства всего с 16 видами.

Семейство тапиры — *Tapiridae* — наиболее примитивные непарнокопытные. Передние конечности четырехпалые, задние трехпалые. Один вид — ченрачный тапир — *Tapirus indicus* — живет в Юго-Восточной Азии и четыре вида — в Южной Америке. Населяют болотистые леса и берега водоемов. Хорошо плавают и даже ныряют, питаются прибрежной и водной растительностью. **Семейство носороги** — *Rhinocerotidae* — крупные тяжелого склада звери (длина тела 2—4 м, масса 1—3,5 т). Конечности трехпалые; толстая кожа почти лишена волос. На носовых и лобных костях сидят один-два рога, развивающиеся из ороговевающего эпидермиса. Клыки редуцированы. Населяют саванны, тропические леса; питаются кустарниковой и травянистой растительностью; распространены в Африке и Юго-Восточной Азии. Прежде носороги жили также в Евразии, встречались вместе с мамонтами: шерстистый носорог — *Rh. tichorhinus* известен из отложений ледникового периода; видимо, жил и позднее.

Семейство лошади — *Equidae* имеют на передних и задних конечностях по одному пальцу; от второго и четвертого пальцев сохранились рудименты в виде «грифельных косточек». Способны к быстрому бегу. Зебры — *Hippotigris* распространены в африканских саваннах, ослы — *Equus asinus* еще есть в пустынях Северной Африки. Дикие лошади — *Equus przewalskii* сейчас сохранились в небольшом количестве в Монголии. Последняя дикая европейская лошадь — тарпан (подвид лошади Пржевальского) убита в низовьях Днепра в 70-х годах прошлого века; в историческое время они жили в степях и лесостепях Европы. Кулан — *Equus hemionus* — примитивная (по особенностям строения) лошадь сохранилась в небольшом числе в Южной Туркмении, Иране, Афганистане, Монголии, Северо-Западной Китае.

Отряд парнокопытные — *Artiodactyla*

Крупные и средней величины животные с высокими (кроме подотряда нежвачные) ногами, способные к быстрому бегу. Конечности четырехпалые: третий и четвертый пальцы крупные (длинные) и служат опорой. Второй и пятый пальцы значительно меньше. Ключиц нет. Концевые фаланги пальцев одеты роговыми копытами. Желудок у большинства видов из нескольких отделов. Растительоядные. Преимущественно стадные животные, образующие иногда скопления (стада) в тысячи голов. Ведут кочевой образ жизни; многие виды совершают регулярные сезонные миграции. Обычно полигамы. В отряде около 170 видов, населяющих все материки (в Австралию завезены человеком).

Подотряд нежвачные — *Nonruminantia* немногочислен (12 видов), включает животных с массивным туловищем и короткими ногами.

Конечности четырехпалые, второй и пятый пальцы относительно длинные и при ходьбе касаются земли; желудок довольно простой — из 1—3 отделов. Объединяет семейства: свинье — *Suidae*, пекари — *Tajasuidae* и бегемоты — *Hippopotamidae*. Все виды растительноядны, хотя свиньи нередко поедают и мелких животных. Свиньи встречаются в Евразии и Африке; пекари населяют Южную и Центральную Америку, бегемоты — тропическую Африку. Кабан — *Sus scrofa* — родоначальник многочисленных пород домашних свиней.

Подотряд жвачные — Ruminantia включает около 160 видов копытных разной величины. Они более длинноноги; пальцев 2 или 4 (второй и пятый пальцы малы и земли не касаются). В верхней челюсти нет ни резцов, ни клыков (клыки сохраняются у оленьков и кабарги); желудок сложный, обычно из 4 отделов. Проглоченная пища вторично отрыгивается (жвачка) и подвергается пережевыванию. Большинство имеет рога — выросты лобной кости, у части видов одетые роговым чехлом. Коренные зубы имеют своеобразное лунчатое строение, способствующее перетиранью грубых, богатых клетчаткой кормов. Подотряд включает 6 семейств. Процветающая группа.

Семейство оленьки — Tragulidae — древние и наиболее примитивные жвачные; известны с верхнего эоцена. Второй и пятый пальцы относительно длинные; самцы имеют выступающие из рта клыки. Животные величиной с зайца. Распространены в Африке и Юго-Восточной Азии. Близко к оленькам семейство кабарги — *Moschidae* с одним видом *Moschus moschiferus*, обитающим в горных системах Алтая, Саян, Восточной Сибири и Дальнего Востока, Кореи, Монголии и Китая. Длина тела до 90 см, высота 65 см, масса 10—17 кг. Задние ноги на треть длиннее передних. Рогов нет, у самцов в верхней челюсти крупные, выступающие наружу клыки.

Семейство олени — Cervidae — стройные животные с ветвистыми костными (без рогового чехла) рогами, образующимися на выростах лобных костей; ежегодно сменяются. Обычно рога есть только у самцов; лишь у северных оленей ими вооружены и самки (водяные олени — *Hydropotes* лишены рогов). Имеют предглазничные пахучие железы, которыми самцы метят занятую территорию. Около 30 видов. Распространены широко; в Австралии акклиматизировано несколько видов; нет в Африке; в фауне СССР 6 видов. Северный олень — *Rangifer tarandus* заселяет тундровую и таежную зоны Евразии и Северной Америки; прежде проникал дальше к югу. Давно одомашнен; развитие оленеводства сократило численность диких оленей. Благородный олень — *Cervus elaphus* живет во многих районах Евразии; ценный объект охотничьего хозяйства. Разводится в полувольных условиях для получения пантов — неокостеневших рогов, содержащих ценные лекарственные вещества (препарат пантокрин). С той же целью используют дальневосточных пятнистых оленей — *C. nippon*. Широко распространен и более мелкий олень — косуля — *Capreolus capreolus*. Лоси — *A. alces* живут в лесной полосе Евразии и Северной Америки; при высокой численности выходят в лесостепь, раньше проникали на Кавказ. Мощное животное, приспособленное к передвижению по глубокому снегу и болотам.

Семейство жирафы — Giraffidae обитает только в Африке, включает два вида: *Giraffa camelopardalis* населяет саванны Центральной и Восточной Африки; окапи — *Ocapia johnstoni* — сравнительно коротконогий и короткошей вид. Питаются листьями и побегами древесных растений. У жирафы, поднимающей голову на высоту до 7 м над поверхностью земли, резкие колебания кровяного давления при быстрых движениях головы предотвращаются системой клапанов в большой шейной вене.

Семейство полорогие — Bovidae особенно разнообразно (включает около 100 видов). Отличается строением рогов, образованных постоянными костными выростами лобных костей, одетыми роговыми чехлами. У большинства рогагы как самцы, так и самки. Отсутствуют в Австралии и Южной Америке (исключая домашних или акклиматизированных видов). В нашей фауне 15 видов. Почти все имеют или имели важное хозяйственное значение. Несколько видов одомашнены и дали начало многочисленным и разнообразным породам домашнего скота. Группа антилоп широко представлена в Африке. Джайраны — *Gazella subgutturosa* живут в степях и пустынях Восточного Закавказья, Казахстана и Средней Азии. Сайгаки — *Saiga tatarica* сейчас вновь стали обычны в степях Казахстана и Северного Прикаспия; они занимают промежуточное положение между антилопами и козлами. В горах Кавказа и Карпат живет серна — *R. rupicapra*. Дикие козлы и бараны — Caprinae населяют горы. Козлы (кавказский — *Capra caucasica*, сибирский — *C. sibirica*) занимают преимущественно сильно расчлененные скалистые ландшафты; бараны (муфлоны — *Ovis orientalis* и *O. musimon*, архар — *O. ammon*) встречаются и на более пологих склонах.

Быки — Bovinae распространены в Евразии, Африке и Северной Америке. Это азиатский — *B. bubalus* и африканский — *Syncerus cafer* буйволы, бантенг — *Bos banteng* и др. В Центральной Азии живет як — *Poephagus gruniens*. В заповедниках в прериях Северной Америки сохранился бизон — *B. bison*, а в Европе — зубр — *B. bonasus*. Предком многочисленных пород крупного рогатого скота был истребленный в XVII в. первобытный бык, или тур, — *Bos primigenius*.

Подотряд мозолоногие — Tylopoda весьма своеобразен, предлагалось выделить его в отдельный отряд. Конечности имеют два пальца, лишенных копыт и заканчивающихся слегка искривленными роговыми образованиями типа когтей. Опираются на подстилающую пальцы эластичную мозоловидную подушку. Бедро с покрывающей его мускулатурой отделено от туловища кожной складкой. Появились в Северной Америке в эоцене, а затем расселились в Южную Америку, Евразию и Северную Африку. В подотряде одно семейство верблюды — Camelidae. Дикий двугорбый верблюд — *Camelus bactrianus* в числе нескольких сотен голов сохранился лишь в Монголии, давно одомашнен. Одногогорбый верблюд известен только как домашнее животное. В Южной Америке в горах распространены безгорбые верблюды — ламы: гуанако — *Lama guanicoe* и викунья — *L. vicugna*. Одомашнены.

Форма тела. Очень разнообразны по размерам и внешнему облику. Самое мелкое животное из современных млекопитающих — белозубка малютка — *Suncus etruscus* (из насекомоядных) массой 1,2—1,7 г и длиной тела 3,8—4,5 см. Самое крупное животное из наземных млекопитающих — африканский слон, достигающий высоты 3,5 м и массой до 4—5 т, а из водных — синий кит, отдельные особи которого достигают длины 33 м и массы свыше 150 т (т. е. масса 30—35 слонов). Тело млекопитающих, как и других амниот, разделяется на голову, шею и туловище, парные конечности и хвост. Форма и соотношение этих частей варьирует у разных видов, отражая приспособления к среде обитания и преобладающему характеру движений, связанных с поисками и добычей пищи, защитой от врагов и другими формами жизнедеятельности. Представители разных отрядов, живущие в сходных условиях и выработавшие близкий образ жизни, могут обладать и сходной формой тела (конвергентное сходство; рис. 76). Такие группы видов называют «жизненными формами» или экологическими типами.

Так, у полуводных млекопитающих (утконос, выхухоль, бобр, нутрия, выдра) развивается густой противостоящий намоканию мех, укорачивается шея, развиваются плавательные перепонки между пальцами, более или менее уплощается хвост. У ластоногих, сирен и особенно у китообразных формируется обтекаемое тело, конечности превращаются в ласты; развивающийся у сирен и китообразных кожистый хвостовой плавник придает им совсем рыбообразный вид. У многих непарнокопытных и парнокопытных, совершающих значительные перемещения и имеющих одинаковых врагов — крупных подвижных хищников, сходный облик: высокие стройные ноги, плотное туловище, длинная подвижная шея. Похожи по форме тела зайцеобразные и грызуны. Приспособление к быстрому бегу прыжками на задних конечностях (рикошетирующий бег) в открытых местообитаниях привело к выработке сходной формы тела — слабым передним и мощным задним конечностям, длинному хвосту — балансиру — у кенгуру (сумчатые), африканских прыгунчиков (насекомоядные) и различных грызунов — тушканчиков, песчанок, африканских долгоногов, североамериканских землекообразных — *Dipodomys* и др. У роющих видов тело приобретает бальковидную форму, конечности и хвост укорачиваются (суслики, сурки, полевки и др.). При переходе к подземному образу жизни при бальковатом туловище усиливаются передние конечности, участвующие в рытье (сумчатые и обыкновенные кроты и др.).

У древесных лазающих видов короткие, но сильные, снабженные острыми когтями конечности, удлиненный опушенный хвост, увеличивающий поверхность при прыжках (белки, куницы и др.). Длинные хватательные конечности приматов обеспечивают лазанье и прыжки в кронах. У опосумов, части обезьян, древесных муравьедов, ящеров и дикобразов используется для хватания и хвост. У сумчатых летучих белок, летяг, шерстокрыла кожистая складка по бокам тела позволяет совершать длинные планирующие прыжки.



Рис. 76. Форма тела и характер передвижения у некоторых млекопитающих:

- Бег: А — малый суслик; Б — заяц-русак; В — джейран
- Лазанье по деревьям: Г — кукус (сумчатые); Д — белка;
- Е — паукообразная обезьяна; Ж — трехпалый ленивец
- Прыжки в кронах: З — белка; И — летяга; К — сумчатая летяга; Л — шерстокрыл
- М — гиббон
- Полет рукокрылых: Н — нетопырь карлик; О — широкоухий складчатогуб
- Плавание: П — выхухоль; Р — самка калана с детенышем; С — обыкновенный тюлень; Т — сивуч; У — белуха
- Подземные млекопитающие: Ф — крот; Х — слепыш; Ц — цокор; Ч — африканский голый землекоп

Характерно, что среди сумчатых встречаются жизненные формы, сходные со многими плацентарными млекопитающими.

Покровы. Относительно толстая кожа, как у всех позвоночных, состоит из двух слоев; она богата разнообразными кожными железами и несет роговые образования (волосы, когти и т. д.). Эпидермис многослойный. В его основании расположен ростковый, или мальпигиев, слой из эпителиальных клеток, которые, интенсивно размножаясь, дают начало вышележащим слоям. Последовательно сдвигаясь вверх, эпидермальные клетки уплощаются и постепенно ороговевают: лишаются ядер, заполняются зернышками кератогиалина. Эти мертвые ороговавшие клетки, образующие поверхность кожи, постепенно слущиваются (перхоть). Интенсивность деления ростковых клеток уравновешена с интенсивностью слущивания отмерших и регулируется гормонально. Окраска кожи обусловлена пигментами, которые в виде зернышек меланина распределяются в клетках росткового слоя, в межклеточных промежутках и в специальных пигментных клетках (меланоциты, меланофоры).

Эпидермальный слой достигает наибольшей толщины на местах, испытывающих постоянное трение при хождении и лазании; нередко здесь образуются мозоли (подошвы лап, седалищные мозоли некоторых обезьян, мозоли на коленях верблюдов и т. п.). Нижняя поверхность эпидермиса имеет углубления, в которые входят сосочки кориума. Это обеспечивает прочность соединения обоих слоев кожи и увеличивает поверхность их соприкосновения, что важно, ибо эпидермис лишен кровеносных сосудов (рис. 77) и получает питательные вещества и кислород только путем диффузии из кровеносных сосудов кориума.

Собственно кожа — кориум — обычно толще эпидермального слоя. Она образована волокнистой соединительной тканью, коллагеновые и эластиновые волокна которой образуют сложные переплетения. Кориум пронизывают кровеносные сосуды (рис. 77), образующие сплетения и капиллярные сети у волосяных луковиц и в пограничном с эпидермисом слое. В кориуме ветвятся окончания чувствующих нервов; они особенно обильны в сосочках кориума, внедряющихся в эпидермис, и у волосяных луковиц; воспринимают температурные, тактильные и болевые раздражения. В толще кориума разбросаны пигментные клетки.

Нижний, самый глубокий слой кориума образован рыхлой соединительной тканью, в которой образуются жировые отложения. Этот слой называют подкожной жировой клетчаткой. Особенно толстый слой подкожной жировой клетчатки у китообразных (у некоторых китов его толщина достигает 30—40 см) и у ластоногих: подкожный жир выполняет у них термоизоляционную функцию (защита от охлаждения в холодной воде). Отложения жира в подкожной клетчатке у наземных зверей используются как энергетический резерв. Особенно велики отложения жира у зверей, впадающих в спячку (сурки, суслики, барсуки, медведи и др.); максимальных размеров они достигают осенью. Чаще подкожная жировая клетчатка развита более или менее равномерно по всему телу (слабее на голове и конечностях), однако

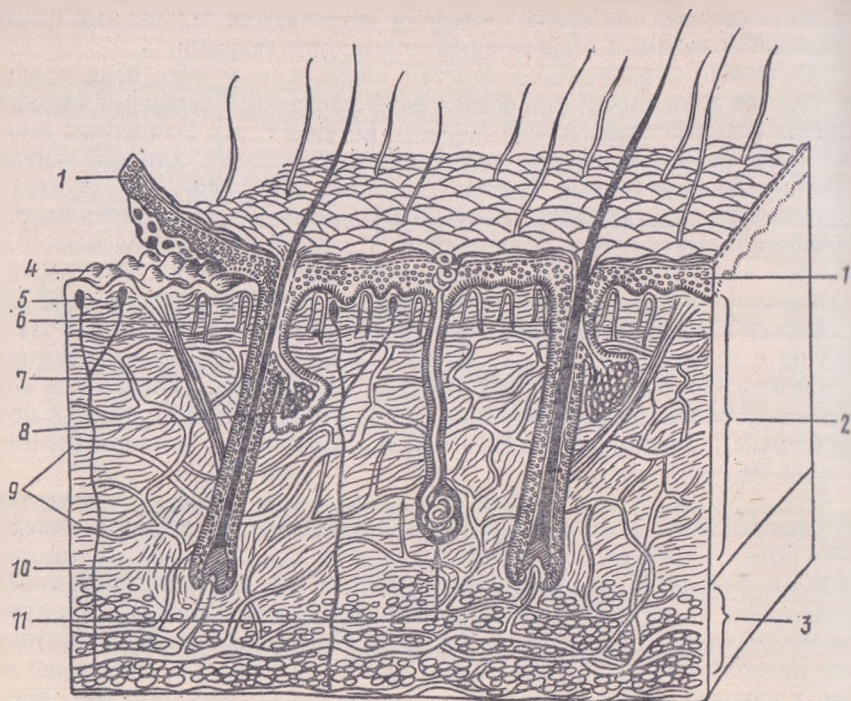


Рис. 77. Строение кожи млекопитающих (по Ромеру, 1970):

1 — эпидермис, 2 — кориум (дерма или кутис), 3 — подкожная жировая клетчатка, 4 — дермальные сосочки, 5 — нервные окончания, 6 — капилляры, 7 — мускул,двигающий волос, 8 — сальная железа, 9 — кровеносные сосуды, 10 — корень волоса, 11 — потовая железа

у верблюдов она лежит в основе горбов на спине, а у курдючных овец — на хвосте.

Роговые образования. Помимо утолщений рогового слоя эпидермиса (мозолей) у млекопитающих образуются особые роговые образования: волосы, когти, ногти, копыта, рога, чешуи.

Волосаяй покров — характерная особенность млекопитающих. У большинства зверей он развит на всех участках тела (отсутствует на губах, у некоторых видов — на подошвах) и выполняет термоизолирующую функцию, служит рецептором осязания, защищает кожу от повреждений и некоторых паразитов, улучшает аэро- и гидродинамические свойства тела, обеспечивает видоспецифичность окраски. Лишь у немногих млекопитающих (китообразные, слоны, носороги, бегемоты) волосаяй покров на теле практически нет; во время утробного развития зародыши этих животных на некоторое время покрываются зачатками волос, что указывает на вторичный характер их утери во взрослом состоянии.

Волосы млекопитающих развиваются из эпидермального зачатка, по мере роста погружающегося в кориум (рис. 78). Наружные слои эпидермального зачатка дают начало волосаяй сумке и сальным

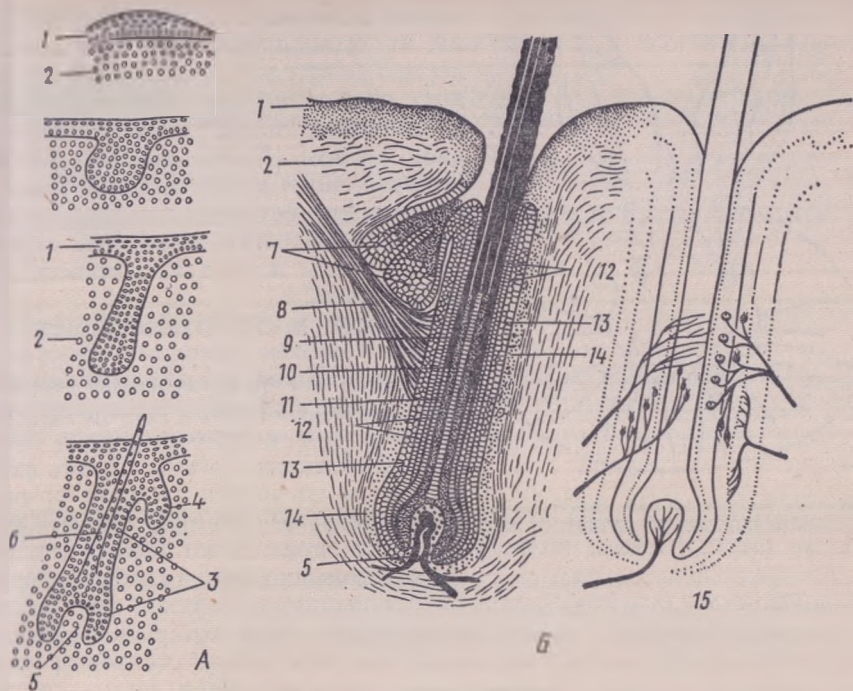


Рис. 78. Развитие (А) и строение (Б) волоса (по Гессе и Портману):

1 — эпидермис, 2 — кориум (дерма), 3 — зачаток влагалища волоса, 4 — зачаток сальной железы, 5 — дермальный сосочек, 6 — зачаток волоса, 7 — сальная железа, 8 — мускул, 9 — сердцевина волоса, 10 — корковый слой, 11 — кожица волоса, 12 — волосяное влагалище, 13 — волосяной мешок, 14 — его соединительнотканная оболочка, 15 — иннервация волоса

железам; из внутренних слоев зачатка образуется собственно волос. Его рост происходит за счет размножения базальных клеток, лежащих в основании волоса — его луковицы. Последовательно оттесняемые вверх, клетки волоса ороговевают; весь волос, кроме его базального отдела, представляет мертвое образование. Сформировавшийся волос состоит из ствола, выступающего над поверхностью кожи, и лежащего в ней корня. В стволе волоса его сердцевина имеет пористое строение и состоит из сплюснутых ороговевших клеток с прослойками воздуха. Особенно большое количество воздуха содержится в волосах обитателей районов с холодными зимами; это увеличивает теплоизолирующие свойства их волосяного покрова. Рыхлую сердцевину окружает плотный корковый слой, состоящий из ороговевших клеток, вытянутых по продольной оси волоса. Этот слой обеспечивает прочность и упругость волоса и в нем содержатся пигменты. Снаружи корковый слой одет кожицей из плоских и прозрачных роговых клеток, налегающих друг на друга подобно черепице. Корень волоса внизу расширен в луковицу, состоящую из живых клеток. Сосочек кориума с кровеносными сосудами вдается в луковицу снизу, обеспечивая питание ее клеток. Корень

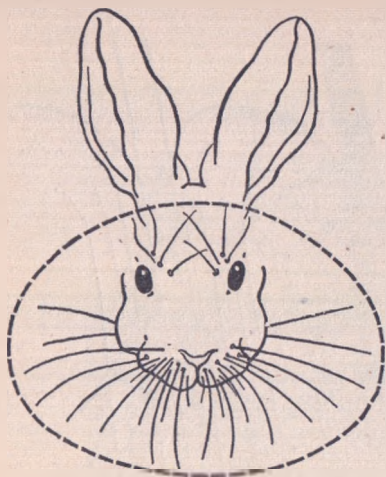


Рис. 79. «Осязательная зона» кролика — расположение вибрисс на морде (из С. Наумова, 1974)

волоса находится в волосяной сумке, представляющей впячивание эпидермального слоя. Ближайший к волосу слой сумки называют волосяным влагалищем, а наружный — волосяным мешком. К его нижней части прикрепляется пучок гладких мышц, сокращение которых изменяет угол наклона волоса. В волосяной сумке расположены и окончания чувствующих нервов.

Волосы млекопитающих неоднородны. Особенно крупные, резко выдающиеся над общим меховым покровом, обычно единичные волосы-щетинки называют вибриссами (рис. 79). Они служат органами осязания, расположены на частях тела, которыми животное чаще соприкасается с окружающими предметами (конец морды, брюхо, конечности), и снабжены в

волосяной сумке многими нервными окончаниями. Верхний ярус мехового покрова образован остевыми волосами, среди которых у некоторых зверей выделяются возвышающиеся над общим покровом «направляющие» волосы. Нижней ярус меха образован нитевидными, часто спирально завитыми тонкими пуховыми волосами, играющими особенно важную роль в теплоизоляции тела. У немногих млекопитающих мех состоит из одной категории волос — летний мех оленей и кабанов из одной ости, мех землероев (крот, слепыш) из одного пуха. Щетина (свиньи) и иглы (ехидны, ежи, дикобразы) — видоизменения остевых волос.

Волосы обычно расположены на теле в определенном порядке. Как правило, они наклонены в определенном направлении, что обеспечивает оттекание тела потоками воздуха и воды. Господствующее направление ворса — от головы к хвосту. Характер ворса меняется в тех местах, где кожа часто подвергается образованию складок и растяжению. Ворс тесно связан с образом жизни и характером движения. Так, у ленивцев, постоянно висящих на деревьях вниз спиной, волосы уложены в направлении от брюха к спине, что можно связать как с силой тяжести, так и с «причесывающим» влиянием дождей. У подземных обитателей (кроты, слепыши, слепушонки), нередко передвигающихся как передним, так и задним ходом, короткие волосы стоят торчком. Сходный меховой покров имеют обитатели густых травянистых зарослей и подстилки (землеройки).

Снашивающийся меховой покров нуждается в смене, происходящей путем линьки. В тропиках она идет постепенно по мере снашивания волос (у обезьян может продолжаться в течение всего года). Сходное явление в умеренных широтах наблюдается у норных обитателей, быстро «стирающих» некоторые части мехового покрова; на этих учас-

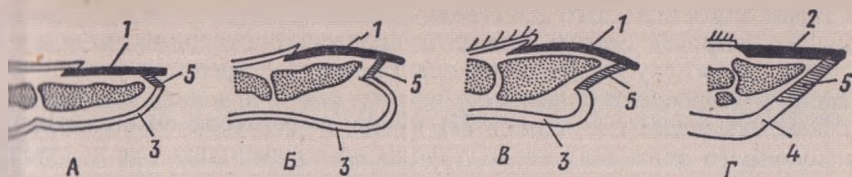


Рис. 80. Продольные разрезы через ноготь обезьяны (А) и человека (Б), коготь собаки (В) и копыто лошади (Г) (по Боасу):

1 — ногтевая или когтевая пластинка, 2 — роговая стенка копыта, 3 — подушечка пальца, 4 — стрелка, 5 — подошвенная пластинка

тках и происходит частичная линька. Полная смена покровов у большинства видов в умеренных широтах обычно имеет место дважды в год, осенью и весной; она сопровождается изменением структуры меха, а нередко и его окраски. При смене летнего наряда на зимний увеличивается плотность волосяного покрова. Например, у белки на 1 см^2 крестца летом в среднем 4200 волос (пух длиной в 9,4 мм, ость 17,4 мм), а зимой — 8100 (длиной в 16,8 и 25,9 мм; по Б. Кузнецову, 1941). Поэтому теплоизоляционное качество зимнего волосяного покрова по сравнению с летним резко повышается.

Концевые фаланги пальцев большинства млекопитающих защищены роговыми когтями — производными эпидермиса (рис. 80). У древесных форм они остры и сильно изогнуты, у роющих — удлинены и уплощены. У всех кошачьих (кроме гепарда) когти втяжные: коготь вместе с концевой фалангой особыми сухожилиями притягивается к дорзальной поверхности предпоследней фаланги и поэтому не тупится при ходьбе. У многих приматов когти преобразовались в ногти, прикрывающие концы пальцев только сверху; снизу развита мягкая подушечка, что повышает осязательные способности пальцев. Усложнение когтей привело к образованию копыт — толстых роговых образований, почти целиком охватывающих концевую фалангу. Особенно хорошо копыта развиты у быстро бегающих видов (лошади, антилопы, козлы и др.).

За счет мощного разрастания ороговевающего эпителия образуются массивные рога у носорогов и рога полорогих — полые роговые чехлы, одевающие костные стержни, срастающиеся с лобными костями. Рога оленей — костные образования, производные кориума; они ежегодно сбрасываются. У многих млекопитающих на хвосте и на конечностях развиваются роговые чешуи, сходные с чешуями пресмыкающихся (умчатые, насекомоядные, грызуны). У ящеров крупные, черепицеобразно налегающие друг на друга, ромбические роговые чешуи покрывают все тело. У броненосцев (неполнозубые) панцирь образован костными щитками (производные кориума), сверху покрытых роговыми пластинками — производными эпидермиса.

Кожные железы образуются из эпидермальных зачатков, погружившихся в толщу кориума. Различают несколько типов желез. Сальные железы (см. рис. 77, 78) имеют гроздевидное строение, а их протоки открываются в волосяные сумки. Стенки желез образованы много-

слоистым эпителием. Его клетки испытывают жировое перерождение, образуя жирный секрет, который смазывает поверхность кожи и волосы, способствуя сохранению эластичности, и препятствует проникновению микробов и грибов.

Потовые железы (см. рис. 77) имеют вид трубок со стенками из однослойного эпителия; конец трубки часто свертывается в клубок. Протоки потовых желез открываются на поверхности кожи или в верхней части волосяной сумки. Эпителиальные клетки этих желез секретуют пот. Пот на 97—99% состоит из воды, в которой растворены мочевины и креатин, летучие жирные кислоты и соли (они есть и в моче). Таким образом, с потом выделяются продукты распада, но основная функция потовых желез терморегуляционная: выделяющийся при перегреве пот испаряется, охлаждая тело. Потоотделение регулируется тепловыми центрами головного и спинного мозга. Потовые железы обильны у приматов и копытных, относительно слабо развиты у собак, кошек, зайцеобразных и грызунов, отсутствуют у китообразных, ленивцев, ящеров. У видов со слабым развитием потовых желез терморегуляция осуществляется иначе. Так, у собак при перегреве теплоотдача усиливается путем учащения поверхностного дыхания («полнозное») и испарения слюны с высунутого языка и слизистой ротовой полости.

Пахучие железы представляют собой видоизмененные потовые или, реже, сальные железы, а иногда объединение тех и других. Выделяют пахучий секрет. Такими железами являются анальные железы многих хищников, особенно куньих, мускусные железы кабарги, бобра, выхухоли и ондатры, предглазничные железы многих парнокопытных (олени, антилопы, овцы), копытные железы козлов и т. д. Пахучий секрет этих желез служит прежде всего для меченья территории и для видовой опознавания. Реже сильный вонючий секрет анальных желез используется для самозащиты (американские скунсы, или вонючки, — *Mephitis*, отчасти некоторые хорьки и др.). Совокупность запахов секретов пахучих, сальных и потовых желез позволяет животным отличать особей своего и других видов, облегчает встречу самок и самок. Индивидуально специфический состав микрофлоры, обитающей на поверхности кожи и разлагающей жирные кислоты секретов желез, определяет запах индивида. Это позволяет членам группы (семьи) различать «своего» и «чужого». Широкое использование запаховых меток коррелирует со свойственной большинству млекопитающих высокой чувствительностью органа обоняния.

Млечные железы — видоизмененные потовые железы — развиваются у самок всех млекопитающих. У однопроходных млечные железы сохраняют трубчатое строение и расположены группами — железистыми полями — у утконосов на брюхе, у ехидн — в выводковой сумке. Сосков нет и протоки желез открываются в волосяные сумки; детеныши слизывают выступившие капельки молока с волос. У остальных млекопитающих млечные железы имеют более сложное, гроздевидное строение; протоки молочных желез открываются на сосках. У части видов соски двумя рядами расположены от передних конечностей до паха (насекомоядные, хищники, грызуны), у других сохраняется только

грудная пара сосков (приматы, сирены, слоны, летучие мыши) или только соски в паху. У большинства копытных млечные железы правой и левой сторон сливаются в расположенное в паху вымя, имеющее два или четыре соска. Число сосков варьирует у разных видов млекопитающих от 2 до 12 пар и примерно соответствует числу рождаемых детенышей.

Таким образом, кожный покров млекопитающих выполняет многие функции. Секреты кожных желез, тонкой пленкой покрывающие кожу, поддерживают ее эластичность, предохраняют от намакания и проникновения инфекции; пахучесть секретов играет важную роль во внутривидовых отношениях. Роговой слой эпидермиса защищает кожу от механических повреждений, уменьшает потери воды. Волосяной покров и жировая подкожная клетчатка уменьшают теплоотдачу, способствуя поддержанию постоянной температуры тела. Помимо этого, запасы жира в подкожной клетчатке служат энергетическим резервом. Деятельность потовых желез определяет участие кожи в водно-солевом обмене и в терморегуляции. Пигменты волос и кожи обеспечивают видоспецифическую окраску животных.

У водных млекопитающих кожа и волосяной покров повышают гидродинамические качества их тела. У лишенных волосяного покрова китообразных очень толстая кожа с гладким и упругим эпидермальным слоем и мощным кориумом, сосочки которого особенно глубоко вдаются в эпидермис. Промежутки между сложно переплетающимися эластичными и коллагеновыми волокнами кориума заполнены жиром. Такая конструкция кожи обеспечивает ее высокую упругость: прогибаясь под давлением, кожа гасит турбулентные завихрения, нарушающие плавное (ламинарное) обтекание водой тела животного. Этому же способствуют рефлекторные волны сокращений подкожной мускулатуры, пробегающие по телу дельфина при ускорении движения. У одетых густым мехом водных млекопитающих (выхухоль, бобры, выдры, норки и др.) мощная подпушь из извитых волос. Возвышающиеся над подпушью остевые и направляющие волосы имеют «копьевидную» форму (рис. 81); в воде их верхняя часть отклоняется в противоположную движению сторону и ложится на пружинящий слой пуховых волос. Поэтому волосяной покров этих животных образует пружинящую (демпфирующую) систему, аналогичную упругой коже китообразных.

Скелетно-мышечная система. Скелет млекопитающих отличается разнообразием строения, что соответствует большому разнообразию используемых ими способов движения.

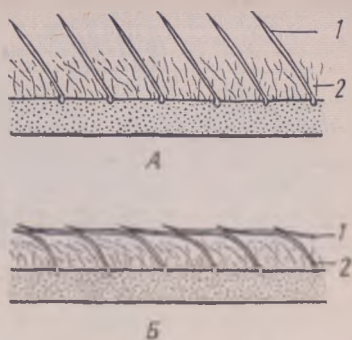


Рис. 81. Положение волос у водных, покрытых мехом млекопитающих (схема). А — на суше; Б — при плавании и нырянии:

1 — остевые и направляющие волосы, 2 — пуховые волосы

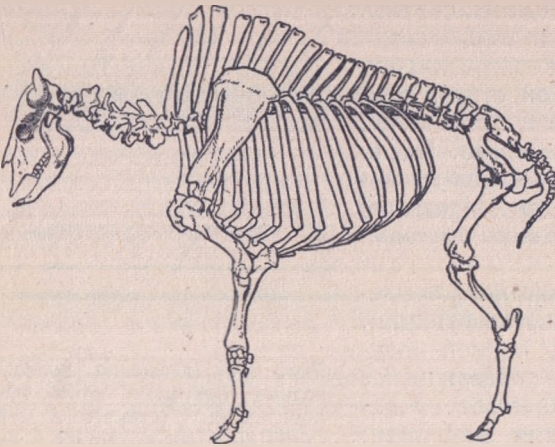


Рис. 82. Скелет бизона (по Л. Астанину)

Позвоночник состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов. Его характерная особенность — платицельная (с плоскими поверхностями) форма позвонков, между которыми расположены хрящевые межпозвоночные диски. Хорошо выражены верхние дуги. В шейном отделе имеется семь позвонков, от длины которых зависит и длина шеи; только у ламантина и ленивца — *Choloepus hoffmani* их 6, а у ленивца — *Bradypus* 8—10. Шейные

позвонки очень длинны у жирафа и очень коротки у китообразных, не имеющих шейного перехвата. К позвонкам грудного отдела прилегают ребра, образующие грудную клетку. Замыкающая ее грудина плоская и только у летучих мышей и роющих видов с мощными передними конечностями (например, кротов) имеет небольшой гребень (киль), служащий местом прикрепления грудных мышц. В грудном отделе 9—24 (чаще 12—15) позвонков, последние 2—5 грудных позвонков несут «ложные ребра», не достигающие до грудины. В поясничном отделе от 2 до 9 позвонков; с их крупными поперечными отростками сливаются рудиментарные ребра. Крестцовый отдел образован 4—10 сросшимися позвонками, из которых только два первых истинно крестцовые, а остальные — хвостовые. Число свободных хвостовых позвонков колеблется от 3 (у гиббона) до 49 у длиннохвостого ящера.

Различна степень подвижности отдельных позвонков. У мелких бегающих и лазающих зверьков она велика по всей длине позвоночника, поэтому их тело может изгибаться в разных направлениях и даже свертываться в клубок. Менее подвижны позвонки грудного и поясничного отделов у крупных, быстро двигающихся животных. У млекопитающих, передвигающихся на задних ногах (кенгуру, тупаканчики, прыгунчики), наиболее крупные позвонки находятся в основании хвоста и крестца, а далее вперед их величина последовательно убывает. У копытных, наоборот, позвонки и особенно их остистые отростки крупнее в передней части грудного отдела, где к ним прикрепляется мощная мускулатура шеи и отчасти передних конечностей (рис. 82).

Череп млекопитающих синапсидного типа. Он обладает скуловой дугой, образованной костями: верхнечелюстная — скуловая — челющчатая. От рептилий череп млекопитающих отличается заметно

большим объемом мозговой коробки, уменьшением числа костей (за счет их редукции и срастания) и причленением к позвоночнику двумя мышцами (рис. 83). Нижняя челюсть образована лишь одной парной костью — зубной, непосредственно причленяющейся к скуловому отростку чешуйчатой кости. Суставная часть нижней челюсти рептилий, уменьшаясь в величине, превращается в одну из косточек среднего уха млекопитающих — молоточек (*malleus*). Другая часть аппарата среднего уха млекопитающих образована квадратной костью, превращающейся в наковальню (*incus*); третья слуховая косточка — стремечко (*stapes*) образовалась из верхнего отдела гионидной дуги — гиомандибуляре — уже у земноводных и сохраняется у всех наземных позвоночных (рис. 84).

В черепной коробке четыре затылочные кости сливаются в общую затылочную кость (*occipitale*), окружающую большое затылочное отверстие и образующую два затылочных мышцелка для сочленения с позвоночным столбом. Ушные кости срастаются в парную (правую и левую)

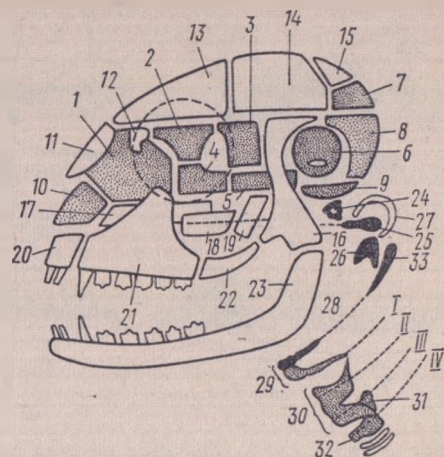


Рис. 83. Схема черепа млекопитающих (по Веберу; темные — замещающие кости, светлые — покровные кости):

1 — решетчатая, 2 — глазнично-клиновидная, 3 — крыло-клиновидная, 4 — передняя клиновидная, 5 — основная клиновидная, 6 — каменистая, 7 — верхняя затылочная, 8 — боковая затылочная, 9 — основная затылочная, 10 — остаток хрящевого черепа (носовая перегородка), 11 — носовая, 12 — слезная, 13 — лобная, 14 — теменная, 15 — межтеменная, 16 — чешуйчатая, 17 — сошник, 18 — небная, 19 — крыловидная, 20 — межчелюстная, 21 — верхнечелюстная, 22 — скуловая, 23 — зубная, 24 — стремечко, 25 — наковальня, 26 — молоточек, 27 — барабанная кость, 28—29 — остатки гиониды и жаберных дуг образуют подъязычную кость и хрящи гортани, 30 — щитовидный хрящ, 31 — черпаловидный, 32 — перстеновидный хрящ, 33 — шиловидный отросток — остаток гиониды, прирастающий к височной кости, I—IV — висцеральные дуги

каменистую кость (*petrosum*, рис. 83, 6). Дно черепа образуют непарные основная клиновидная (*basisphenoidium*) и переднеклиновидная (*praesphenoidium*), а впереди них в обонятельной области развивается непарная решетчатая кость (*ethmoidium*). Межглазничную перегородку и передненижнюю часть мозговой коробки образуют парные основные кости: глазоклиновидные (*orbisphenoidium*) и крылоклиновидные (*alisphenoidium*).

Крышу черепа образуют парные покровные кости: носовые, слезные, лобные, теменные и непарная межтеменная. Значительную часть боковой стенки мозговой коробки образуют парные покровные чешуйчатые кости¹, от каждой из которых отходит мощный скуловой отросток, соединяющийся со скуловой костью, прирастающей в свою очередь к верхнечелюстной кости. Образовавшаяся таким об-

¹ Обычно чешуйчатая, каменистая и барабанная кости сливаются в височную кость (*temporale*).

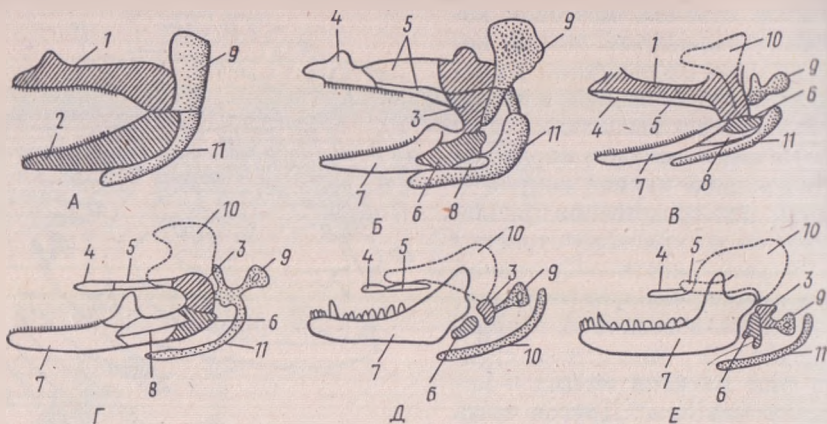


Рис. 84. Преобразование двух висцеральных дуг (III и IV) в ряду позвоночных: А — акула; Б — костистая рыба; В — амфибия; Г — пресмыкающееся; Д — териодонт; Е — млекопитающее (по Шмальгаузену):

1 — небо-квадратный хрящ, 2 — меккелов хрящ, 3 — квадратная кость (у млекопитающих — наковальня), 4 — небная, 5 — крыловидные кости, 6 — сочленовая кость — молоточек млекопитающих, 7 — зубная кость, 8 — угловая кость, 9 — гномандибулярный хрящ — слуховая косточка (стремечко) наземных позвоночных, 10 — чешуйчатая кость, 11 — гиоид

разом скуловая дуга ограничивает глазницу снизу. Дно черепа укрепляют парные покровные кости: небные и крыловидные — и непарный маленький сошник. Межчелюстные кости у многих видов сливаются с верхнечелюстными. Область среднего уха прикрыта специфической для млекопитающих барабанной костью (*tympanicum*), видимо, образовавшейся из угловой кости нижней челюсти предков.

Для всех млекопитающих характерно образование твердого костного неба, отделяющего носовой проход от ротовой полости; его образуют небные кости и небные отростки межчелюстных и верхнечелюстных костей. Благодаря костному небу и продолжающему его мягкому небу — соединительнотканной перепонке — отверстия хоан сдвигаются к гортани, что дает возможность дышать, когда ротовая полость заполнена пережевываемой пищей. В отличие от птиц швы между костями млекопитающих сохраняются всю жизнь. Зубы гетеродонтны (с. 215) и сидят в альвеолах.

Плечевой пояс упрощен и связан с осевым скелетом только мышцами и связками. Хорошо развита большая лопатка, на наружной стороне имеющая гребень (увеличение поверхности для прикрепления мышц). Коракоид уменьшен и прирастает к лопатке в виде коракоидного отростка (остается как самостоятельная кость только у однопроходных). Ключица есть лишь у тех млекопитающих, у которых передние конечности сохранили возможность движений в разных плоскостях (кроты, летучие мыши, приматы, кошки, медведи и др.), а у остальных она исчезает (собачьи, копытные и др.), так как у них передние конечности двигаются лишь в плоскости, параллельной плоскости тела. Тазовый пояс состоит из двух безымянных костей, образованных слиянием подвздошных, лобковых и седалищных ко-

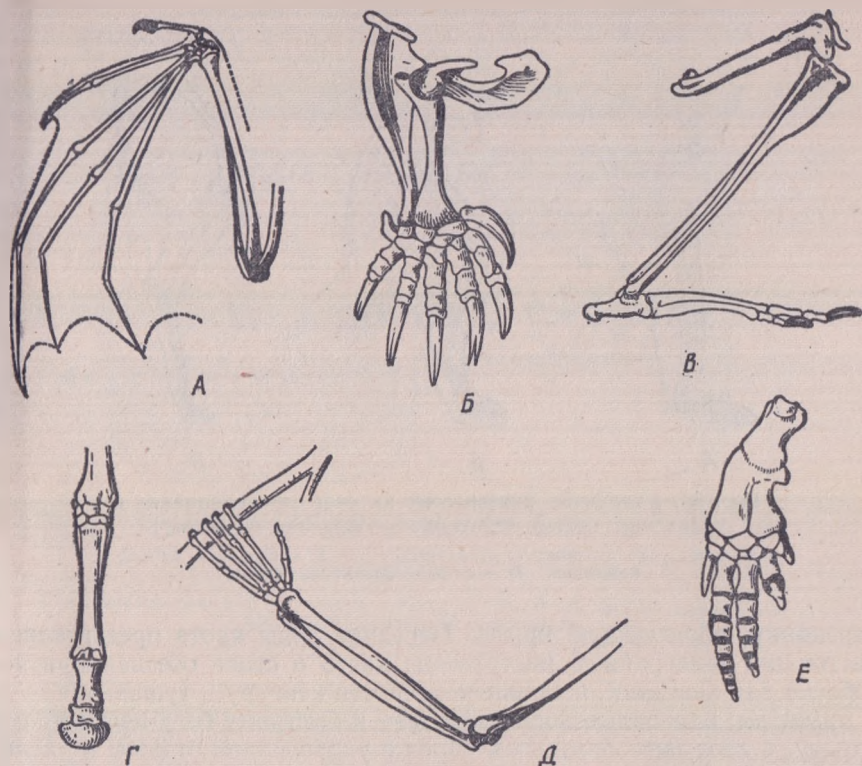


Рис. 85. Скелеты конечностей разных млекопитающих (из Л. Астанина):

А — крыло плодоядной летучей мыши (*Pteropus*); Б — лапа крота; В — задняя нога кенгуру; Г — нога лошади; Д — рука orangутана; Е — ласт дельфина

стей. Таз закрытый: лобковые и седалищные кости левой и правой сторон срастаются друг с другом по средней линии (т. е. образуют симфиз). Соединение таза с осевым скелетом упрочено благодаря образованию крестца — слиянию крестцовых и части хвостовых позвонков.

Скелет парных конечностей сохраняет типичные для наземных позвоночных черты исходной пятипалой конечности. В отличие от пресмыкающихся и подобно земноводным у млекопитающих в передней конечности подвижный сустав расположен между костями предплечья и проксимальным рядом костей запястья, а в задней — между голенью и проксимальным рядом костей стопы (голеностопный). Исходный тип строения конечностей в разных отрядах млекопитающих при приспособлении к различному типу движения претерпел существенные изменения: меняется относительная длина отделов конечностей, изменяется конфигурация и толщина костей, уменьшается число пальцев и т. п. (рис. 85). У летучих мышей необычайно удлинённые фаланги второго—пятого пальцев поддерживают натянутую между ними



Рис. 86. Удлинение конечностей за счет приподнимания и удлинения костей стопы (они зачернены, по Брэмю):

А — обезьяна (павиан) — стопохождение; Б — собака — пальцехождение; В — лама — фалангохождение

перепонку, образующую крыло. Передние лапы крота представляют настоящий землеройный инструмент; кисть и стопа обезьян приспособлена для хватания, а задние конечности кенгуру и тушканчиков — к прыжкам; однопалые ноги лошади — к быстрому бегу по плотному грунту, а ласт китообразных и сирен с укорочением отделов и увеличением числа фаланг напоминает плавник кистеперой рыбы. Удлинение конечностей, обеспечивающее ускорение движений животного, обычно достигается удлинением костей стопы и кисти (рис. 86). Переход от стопохождения к пальцехождению, а у копытных — к фалангохождению, ускоряет передвижение.

У млекопитающих продолжается совершенствование гистологической структуры кости. Трубочатые кости конечностей, несущие наибольшую нагрузку в своей основной части (диафизе), обладают отчетливо выраженным плотным слоистым (зонарным) строением. Их стенки построены из остеонов — вложенных одна в другую трубочек, состоящих из костных пластинок, скрепленных плотными пучками коллагеновых фибрилл. Между ними располагаются костные клетки, а во внутренней полости такого остеона, в гаверсовом канале, проходят нерв и кровеносный сосуд, снабжающий клетки кости пищей и кислородом (рис. 87). Промежутки между остеонами заполнены вставочными костными пластинками. Кость такой структуры отличается относительно невысоким весом и большой прочностью. С поверхности она одета надкостницей (периостом) — плотной волокнистой соединительнотканной оболочкой, в которой проходят сосуды и нервы, проникающие затем в гаверсовы каналы. Внутренняя полость трубочатой кости занята костным мозгом — органом кроветворения. Верхние и нижние концы трубочатой кости — эпифизы — построены из

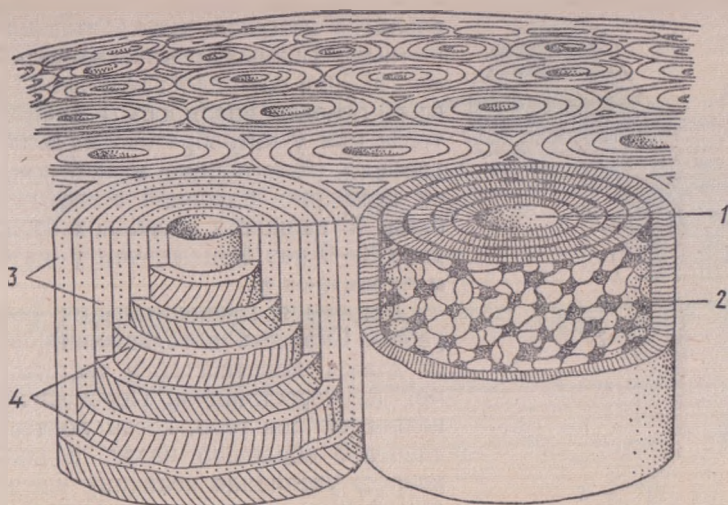


Рис. 87. Схема строения плотного вещества кости. Два остеона: слева — костные пластины и фибриллы; справа — костные клетки (по Гессе):

1 — гаверсов канал, 2 — полости, в которых находятся костные клетки, 3 — костные пластинки, 4 — фибриллы

губчатой кости, состоящей из сложной системы балочек и пластинок, располагающихся по линиям наибольшего сжатия и растяжения (рис. 88). Прочность кости зависит от степени ее минерализации — доли кальциевых солей, пропитывающих костную ткань. Она наиболее высока в костях, выдерживающих максимальную механическую нагрузку. Степень минерализации отличает разных животных: у китообразных из-за относительной невесомости тела в воде скелет содержит значительно меньше минеральных солей, чем скелет наземных млекопитающих.

Мускулатура млекопитающих высокодифференцирована и существенно отличается в разных отрядах и семействах в зависимости от способов передвижения. Высокого развития и дифференцировки достигает жевательная мускулатура, связанная с захватом и механической обработкой пищи. Сложная подкожная мускулатура участвует не только в терморегуляции (изменение положения волосяного покрова, свертывание тела в клубок), но и в общении животных: она управляет движением осзательных волос (вибрисс) и обеспечивает мимику, играющую важную роль в передаче информации, особенно у хищников и приматов. Куполообразная диафрагма — мускульная стенка — разделяет грудную и брюшную полости; ее возникновение позволило резко интенсифицировать вентиляцию легких. Во многих мышцах млекопитающих содержится миоглобин, обеспечивающий резерв кислорода. Его количество максимально в сердечной и напряженно работающей скелетных мышцах. Наибольшее содержание миоглобина у водных млекопитающих, что позволяет им долго оставаться под

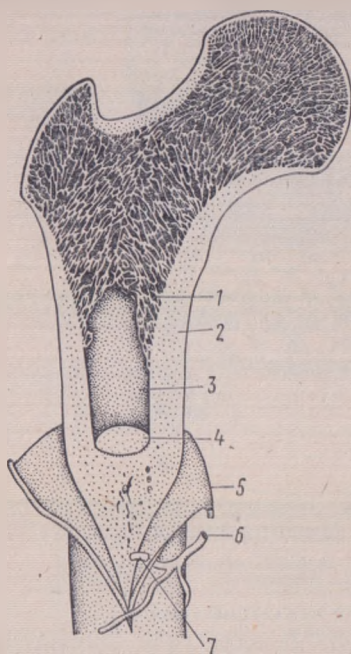


Рис. 88. Схема строения трубчатой кости (по Л. Астанипу):

1 — губчатое вещество, 2 — компактное вещество, 3 — костно-мозговая полость, 4 — костный мозг, 5 — надкостница, 6 — кровеносный сосуд, 7 — отверстие, через которое сосуд проникает в кость

ная перестановка конечностей по диагонали или попарно левой и правой стороны (иноходь). Двуногое хождение встречается среди приматов; у тушканчиков и кенгуру оно принимает характер рикошетирующего галопа на одних задних ногах. Древесные формы лазают и прыгают. При плавании у водных млекопитающих (выхухоль, выдра, ондатра и др.) интенсивно работают задние конечности и отчасти хвост. У китообразных при плавании интенсивно изгибается тело, а толчок производит хвостовой плавник; грудные плавники выполняют роль стабилизаторов. Сходно плавание и ластоногих, но толчок осуществляют задние лапы. Ушастые тюлени на суше передвигаются относительно легко, опираясь на передние и задние лапы, а настоящие тюлени — с большим трудом (рис. 89). Наконец, летучие мыши летают машущим полетом.

Скорости передвижения очень различны. Землеройки, полевки развивают скорость до 4—7 км/ч, слон и кролик — до 40, плывущий котик — до 27 км/ч и т. д. Некоторые антилопы способны двигаться со скоростью до 80 км/ч; такую же скорость, но на коротком отрезке способен развить и лев. Самым быстрым млекопитающим считают гепарда, в броске на добычу развивающего скорость до 105—115 км/ч.

водой. У наземных млекопитающих (копытных, хищных, грызунов) количество гемоглобина составляет не более 15—25% всего гемоглобина (кровь + ткани тела), тогда как у китообразных на долю гемоглобина (гемоглобина мышц) приходится примерно половина всего гемоглобина. У кашалота в мышцах гемоглобина в 8—9 раз больше, чем у наземных млекопитающих.

Движения млекопитающих разнообразны. Скорость передвижения зависит от длины конечностей и частоты (ритма) их перестановки. Перемещение конечностей под тело, когда локтевое сочленение обращено назад, а коленное вперед, увеличило величину шага и эффективность работы мышц, так как резко уменьшило затраты усилий на поддержание тела над грунтом. Переход от стопохождения к опоре на концы пальцев не только удлиняло конечности, но и увеличивало силу толчка. Для ускорения движения важно сохранение гибкости позвоночника (рис. 89).

Из многих способов передвижения распространены: галоп, при котором задние ноги заносятся при прыжке вперед передних (копытные, зайцеобразные, многие грызуны и др.); шаг и рысь — убыстренная

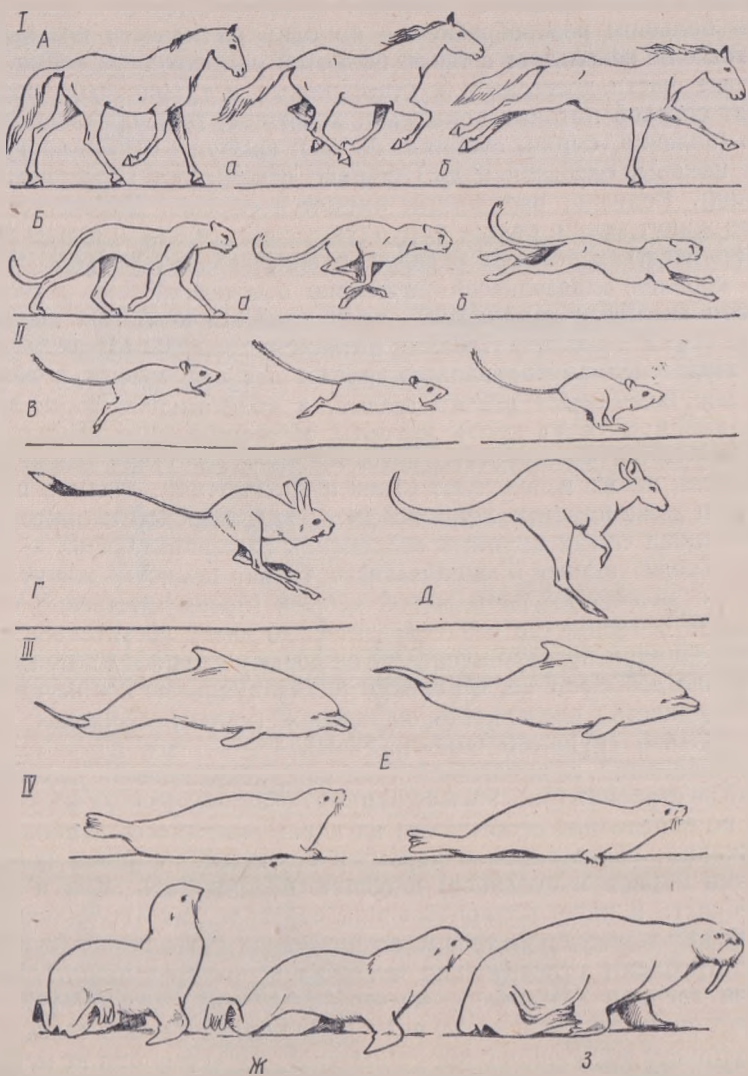


Рис. 89. Особенности локомоции млекопитающих:

- I* — типичные формы движения: *a* — шаг, *б* — две фазы галопа. *A* — лошади;
Б — гепард;
II — рикошетирующий бег обитателей открытых равнин: *В* — полуденная песчанка; *Г* — тушканчик; *Д* — большой серый кенгуру;
III — фазы плавания дельфина афалины;
IV — движение по суше ластоногих: *Е* — обыкновенный тюлень; *Ж* — морской котик; *З* — морж

Летучие мыши в полете перемещаются со скоростью 25—30 км/ч, а лучшие летуны — бульоговые мыши — до 60 км/ч.

Органы пищеварения и питание. Питание млекопитающих отличается большим разнообразием — ни один из классов позвоночных животных не использует с такой полнотой растительные корма. Вегетативные части древесных, кустарниковых и травянистых растений служат основой питания копытных, хоботных, зайцеобразных и грызунов (полевки, сурки, суслики, бобры); грызуны (особенно тушканчики, цокоры, слепыши и др.) широко используют подземные части растений. Водными растениями питаются сирены. За счет семян и плодов живут мыши, белки, бурундуки, сонны; семена и плоды в больших количествах поедают медведи, олени, кабаны, кунцы. Численность соболей определяется не только обеспеченностью животными кормами (мелкими грызунами), но и урожаем кедровых орешков и других семян и плодов. Плодами питаются крыланы (*Megachiroptera*). Отдельные специализированные группы летучих мышей и немногие сумчатые используют нектар цветов, а южноамериканские летучие мыши-вампиры сосут кровь крупных млекопитающих. Беспозвоночными питаются большинство насекомоядных, летучие мыши (кроме крыланов); их же используют мыши и тушканчики, суслики и белки, мелкие и даже крупные хищники (медведи). Морской планктон — основная пища самых крупных современных млекопитающих — усатых китов. Среди хищных млекопитающих только немногие живут исключительно за счет крупной живой добычи (преимущественно кошки), тогда как большинство разнообразяет свою диету растительными кормами. Хищники нередко нападают на добычу крупнее их по величине и успешно добывают ее, используя индивидуальные преимущества — силу, ловкость, внезапность нападения (куны, леопарды и др.), либо охотясь группами (волки, львы).

Эволюционно сложившаяся пищевая специализация сказалась не только на строении (рис. 90) и функциях организма разных млекопитающих, но определила особенности их поведения, способ использования территории, образование и характер группировок (стада копытных, колонии сурков и сусликов) и общую подвижность. Как и у птиц, потребность в пище млекопитающих связана с их теплокровностью. Но так как температура тела млекопитающих ниже температуры птиц, они потребляют относительно меньшие количества пищи. Наиболее мелкие зверьки (например, землеройка крошка массой 1,5—2,5 г) съедают за сутки пищи весом в 2—4 раза больше массы тела, перемежая периоды кормления с коротким сном; без корма они не могут прожить более 5—8 ч. Более крупные животные потребляют относительно меньше пищи, кормясь в определенное время суток и имея более или менее продолжительный ночной или дневной отдых. Ритмы суточной активности млекопитающих в значительной степени определяются пищевой специализацией (рис. 91).

Добывание, сбор и механическая обработка пищи осуществляются с помощью ротового аппарата — губ, языка, челюстей и зубов. Участие в захвате пищи могут принимать конечности, а у хоботных — хобот. Форма черепа и соотношение его основных частей — челюстей, носо-

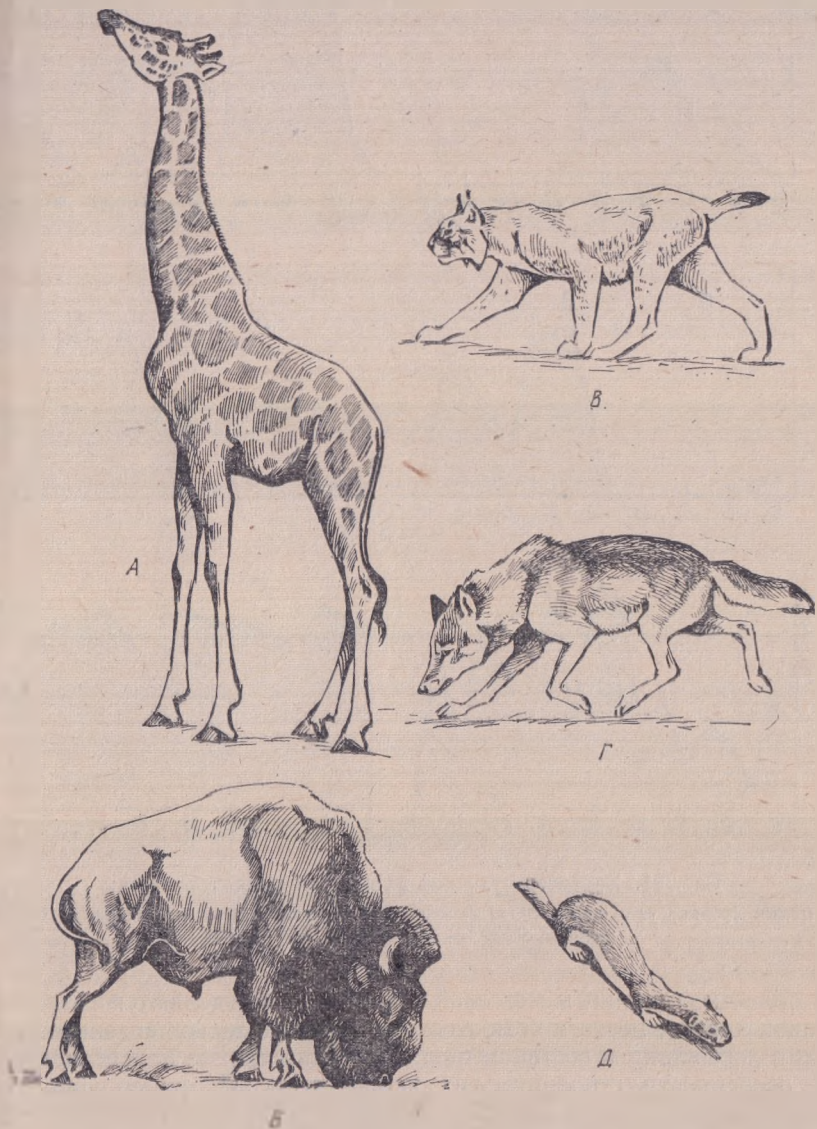


Рис. 90. Различия во внешнем облике млекопитающих, связанные с характером питания:

Парнокопытные: А — жираф (питание листвою деревьев); Б — бизон (питание травянистой растительностью).

Хищные: В — рысь (подкарауливает и скрадывает добычу); Г — волк (добычу выслеживает и преследует); Д — ласка (ловит мелких грызунов в их норах)

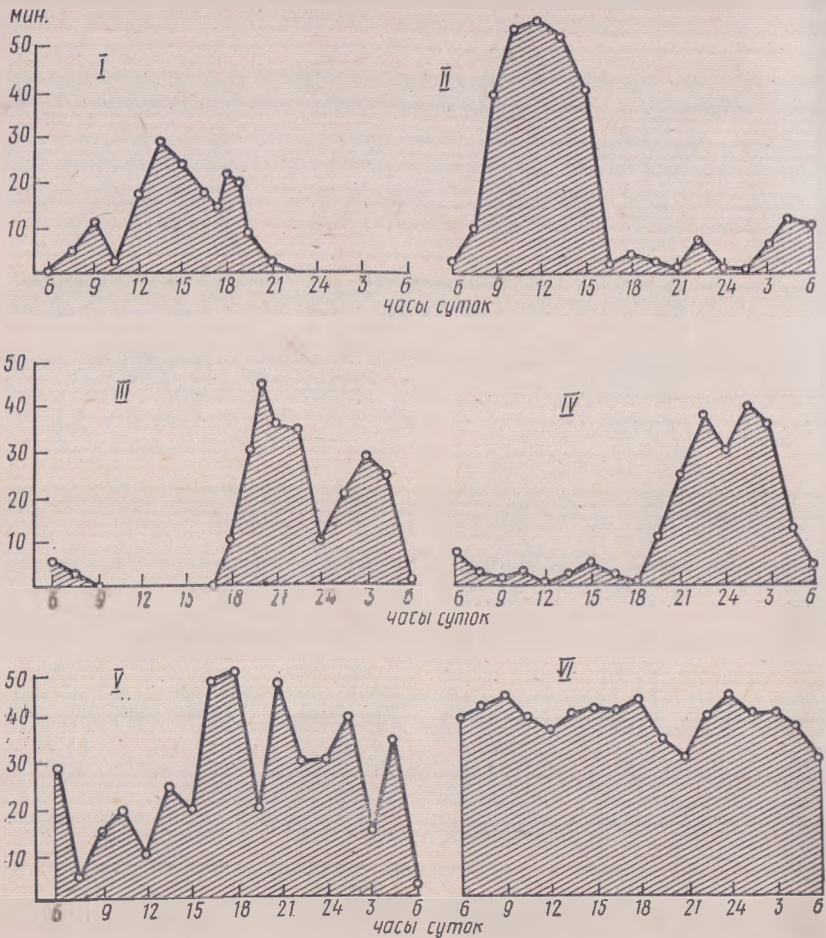


Рис. 91. Характер суточной активности млекопитающих:

I — малый суслик; II — лисица; III — желтогорлая мышь; IV — черный хорь; V — па-
шенная полевка; VI — малая землеройка

вой области, глазниц и мозговой полости — определяются развитием органов чувств, мозга и челюстного аппарата и тесно связаны со способами добывания и составом пищи. Нередки тонкие приспособительные особенности строения этих частей тела. Например, различия в строении губ у двух видов носорогов — у питающегося преимущественно травянистой растительностью белого носорога расширенная морда с широкими губами, а у поедающего главным образом ветки деревьев и кустарников черного носорога морда приостренная, а на верхней губе развивается пальцевидный хватательный придаток (рис. 92). Узкая морда, длинный, вооруженный кисточкой на конце язык у питающейся нектаром летучей мыши (рис. 93) или вытянутая

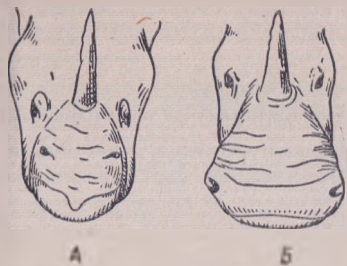


Рис. 92. Форма губ у черного (А) и белого (Б) носорогов (по Беккеру)



Рис. 93. Узкая морда и длинный с щеточкой язык питающейся нектаром летучей мыши *Glossophaga* (из Астанина)

морда и длинный клейкий язык муравьедов, ящеров, трубкозубов — примеры подобных адаптаций.

Пищеварительный тракт млекопитающих отличается большей по сравнению с пресмыкающимися и птицами длиной и дифференцировкой его отделов и разнообразием пищеварительных желез. Именно это обеспечивает высокоэффективное использование различной пищи. Ему способствует и максимальное среди позвоночных животных развитие так называемого симбиотического пищеварения: использование обитающих в кишечной трубке бактерий, грибов и простейших для переваривания растительных кормов, богатых клетчаткой, которая не может быть расщеплена и гидролизована своими ферментами. Эти симбионты служат и добавочной пищей хозяину (см. ниже).

Ротовая полость начинается преддверием рта — полостью между имеющимися только у млекопитающих мясистыми губами, щеками и челюстями. У хомяков, бурундуков и обезьян это преддверие образует защечные мешки, куда собирается пища, переносимая в убежище. Губы обычно снабжены осязательными клетками. Мясистых губ нет у однопроходных и китообразных.

Челюсти современных млекопитающих снабжены зубами различной формы и назначения. Они разделяются на резцы (*incisivi*), клыки (*canini*), предкоренные (*praemolares*) и коренные (*molares*). Резцы, клыки и предкоренные имеют две генерации (молочные сменяются на постоянные), коренные — только одну. У ластоногих и зубатых китов зубы не дифференцированы. Гетеродонтность млекопитающих — важное приспособление, совершенствующее питание и пищеварение.

Разные отряды отличаются составом и строением зубов. Исходным, видимо, был сплошной ряд из сравнительно слабо дифференцированных зубов. В известной мере он сохранился у насекомоядных, летучих мышей и частично приматов и хищников. Однако в каждой группе он претерпел адаптивные изменения. У мелких насекомоядных (землероек), отличающихся вытянутой узкой мордой, зубные ряды с их вытянутыми вперед резцами образовали своеобразный «пинцет», которым удобно захватывать и удерживать мелкую добычу (насекомых, червей и др.), а бугорчатыми с острыми вершинами коренными зубами дробить их хитиновый покров. Зубной ряд хищников испытал боль-

шую дифференцировку, приобретая острые резцы, большие клыки и коренные с режущими краями. Клыки как средство захвата и умерщвления добычи достигали наибольшего развития у вымершего саблезубого тигра.

У питающихся преимущественно мягкими плодами обезьян зубной ряд дифференцирован слабее: клыки не велики, а коренные имеют бугорчатые или плоские жевательные поверхности. У копытных и грызунов резцы приобрели острые режущие края. У грызунов число резцов сокращается (по два в верхней и нижней челюсти), клыки исчезают, а коренные приобретают бугорчатую или плоскую жевательную поверхность с перегородками (валиками) из эмали; такая поверхность способна измельчать самые грубые части растений. У грызунов резцы, а у части видов и коренные способны расти в течение всей жизни. У слонов сохраняется лишь пара резцов в верхней челюсти (бивни) и по одному большому настоящему коренному в верхней и нижней челюстях; общее число зубов равно всего 6. У других млекопитающих их больше: у сумчатого опоссума — 50, у волка — 42, кошек — 30, мышей — 16 и т. д. Эти отличия выражают «зубными формулами», в которых показано число зубов в половине верхней и нижней челюстей. Типы зубов обозначаются начальными буквами их латинского названия. Зубная формула выглядит так:

$$\text{кабан } I \frac{3}{3}, C \frac{1}{1}, PM \frac{4}{4}, M \frac{3}{3} = 44 \text{ зуба;}$$

$$\text{заяц } I \frac{2}{1}, C \frac{0}{0}, PM \frac{3}{2}, M \frac{3}{1} = 28 \text{ зубов.}$$

У усатых китов зубы закладываются у эмбрионов, но позднее исчезают. Одновременно по бокам ротовой полости, вдоль наружных краев верхних челюстей, образуются эпидермальные валики, впоследствии разрастающиеся, ороговевающие и расчленяющиеся на ряд треугольных пластин, основания которых погружены в ткани десны, а внутренние края «размочалены»; число их у разных видов колеблется от 160 до 500. Эти пластины, называемые «китовым усом», несут «барому» из переплетающихся роговых волокон и служат для отцеживания планктонных животных. Оно производится путем смыкания челюстей и подъема языка, вытесняющего воду из ротовой полости (рис. 94).

Роговые валики на небе грызунов и копытных участвуют в перетирании растительной пищи. Лежащий на дне ротовой полости мясистый язык участвует в пережевывании и проглатывании пищи, а у копытных и в сборе пищи. У кошек язык снабжен роговыми сосочками и напоминает рапиру, позволяя сдирать мясо с костей жертвы. Длинный, червеобразный и клейкий язык муравьедов служит орудием добывания муравьев и термитов из их гнезд. Слизистые выделения трех пар крупных и нескольких мелких слюнных желез, открывающихся в ротовую полость, образуют слюну, в которой содержатся ферменты, расщепляющие крахмал уже во время пережевывания пищи. В слюне растительноядных животных их больше, чем у плотоядных.

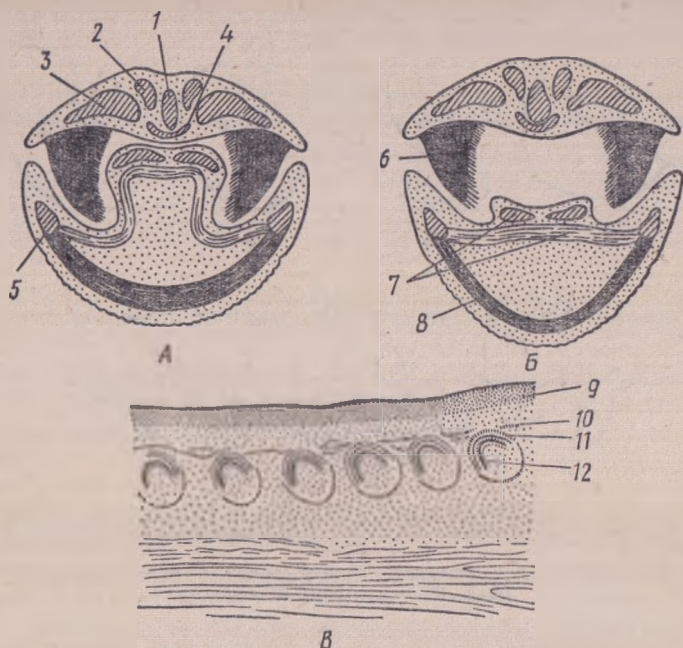


Рис. 94. Поперечный разрез ротовой полости усатого кита лосатика (по Астанину).

А — рот закрыт, язык прижат к небу — идет фильтрация; Б — в ротовую полость поступает вода; В — срез через нижнюю челюсть эмбриона усатого кита, видна закладка позднее рассасывающихся зубов:

1 — носовая перегородка, 2 — предчелюстная кость, 3 — верхнечелюстная кость, 4 — сошник, 5 — нижняя челюсть, 6 — «усы» (роговые пластинки), 7 — мускулатура языка, 8 — сжиматель шеи, 9 — эпидермис, 10 — остатки зубной пластинки, 11 — клетки, образующие эмаль, 12 — клетки, образующие дентин

ных. В слизистой ротовой полости и языка расположены вкусовые сосочки.

Обработанная и обильно смоченная слюной пища из ротовой полости через глотку и пищевод попадает в желудок. Пищевод большинства млекопитающих представляет тонкостенную трубку, снабженную гладкой мускулатурой. Лишь у жвачных копытных он имеет поперечнополосатые мышцы; с их помощью пища («жвачка») из желудка вновь произвольно отрыгивается в ротовую полость для добавочного пережевывания.

Желудок обособлен от пищевода и кишечника и хорошо развит у всех млекопитающих. Его размеры, форма и строение меняются в разных отрядах (рис. 95). У однопроходных желудок имеет форму простого мешка и лишен пищеварительных желез. Однокамерный желудок хищников, приматов и насекомых по форме напоминает реторту; эпителий его стенок имеет многочисленные пищеварительные железы. У питающихся грубыми растительными кормами жвачных сложный

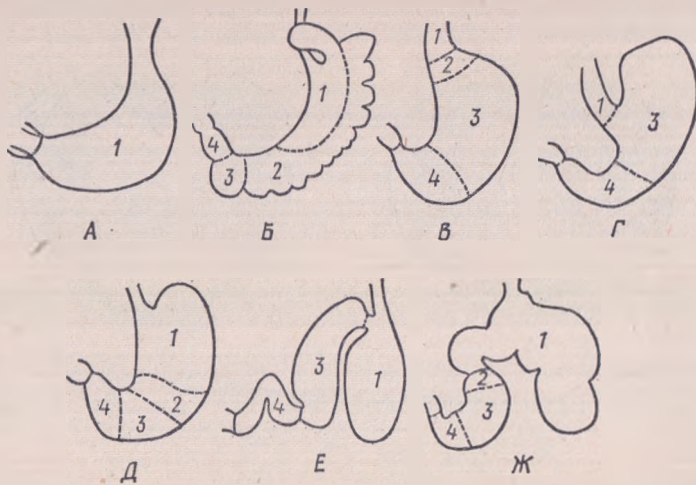


Рис. 95. Схема строения желудков млекопитающих (по Голлей).

А — ехидна; Б — кенгуру; В — человек; Г — заяц; Д — даман; Е — дельфин; Ж — бык:

1 — многослойный эпителий пищевода, 2 — однослойный эпителий с кардиальными железами, 3 — то же, с фундальными железами, 4 — то же, с пилорическими железами

желудок состоит из рубца, сетки, книжки и сычуга (рис. 96): первые три отдела (рубец, сетка и книжка) образуют так называемый преджелудок и выстланы многослойным эпителием; преджелудок лишен пищеварительных желез и в нем происходит лишь бактериальное брожение с участием населяющих его симбионтов, которые могут существовать только в нейтральной или слабощелочной среде. Разложение растительной пищи симбионтами проходит в рубце, где скапливается лишь слегка пережеванная пища; брожение усиливается после повторного пережевывания жвачки и смачивания ее слюной, имеющей слегка щелочную реакцию. В сетке и книжке продолжается брожение и механическое перетирание пищевых частиц. Обработка желудочным соком происходит только в сычуге, и его кислой среде.

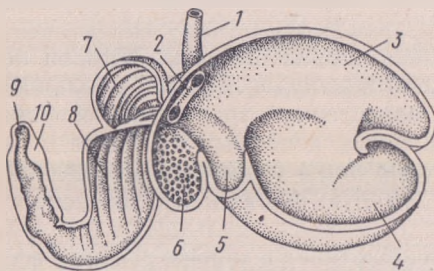


Рис. 96. Желудок жвачного млекопитающего — овцы (из Портмана):

1 — пищевод, 2 — пищеводный жолоб, 3 — дорзальный мешок рубца, 4 — вентральный мешок рубца, 5 — преддверие рубца, 6 — сетка, 7 — книжка, 8 — сычуг, 9 — пилорус, 10 — поперечный замыкательный валик

У ленивцев желудок служит преимущественно местом накопления пищи; он достигает 20—30% массы тела и всегда набит пищей, медленно поступающей в кишечник и продвигающейся по нему с малой скоростью

(иногда до недели). Сложный желудок китообразных, зубы которых не могут размельчать пищу, обеспечивает ее механическую обработку при перистальтических движениях стенок. У муравьедов измельчение пищи происходит в пилорической части желудка, которая имеет твердую кутикулярную выстилку и снабжена сильно развитой мускулатурой. Желудочный сок китообразных и муравьедов отличается активностью и разлагает (гидролизует) даже такие стойкие вещества, как хитин, другими животными обычно неперевариваемый.

Пищеварительные железы желудка неодинаковые. В ближнем к пищеводу отделе встречаются ветвистые «кардиальные» железы; в его среднем отделе преобладают важнейшие для пищеварения слабо ветвистые «фундальные» железы, а в прилегающем к кишечнику пилорическом — «пилорические железы» (рис. 95). Желудочный сок, выделяемый железами, содержит соляную кислоту (до 0,4—0,5%) и ферменты — пепсин (разлагает белки), липазу (разлагает жиры) и некоторые другие.

Кишечник млекопитающих подразделяется на тонкую¹, толстую и прямую кишки; на границе тонкого и толстого отдела отходит большая слепая кишка, уменьшающаяся в размерах либо совсем исчезающая у неплодных плотоядных животных. Как и в желудке, стенки кишечника состоят из трех слоев: внутреннего слизистого с пищеварительными железами, мускульного с продольно и поперечно расположенными гладкими мышечными волокнами и наружной серозной оболочки. Железы стенок тонкой кишки выделяют разнообразные пищеварительные ферменты; здесь же происходит переваривание и всасывание основных пищевых веществ. В толстый отдел кишечника поступает пищевая кашка, содержащая преимущественно трудно перевариваемые частицы. Там и особенно в слепой кишке развиваются бродильные процессы с участием бактерий, грибков и простейших, аналогично протекающим в сложном желудке жвачных. В прямой кишке идет обратное всасывание воды и формирование каловых масс.

Для животных, питающихся растительными кормами, возникает проблема получения незаменимых аминокислот, содержащихся только в животных белках. Белчьи (белки, суслики и др.) решают эту проблему, энергично поедая мелких животных. Хомякообразные (хомяки, полевки), желудок которых лишен пищеварительных желез и выстлан кутикулой, как бы в защиту от повреждений его стенок «рубными» кормами, в действительности используют его в качестве «бродильного чана», где размножаются разлагающие клетчатку простейшие; попадая с пищевым комком в кишечник, они перевариваются и доставляют хозяину необходимые белки. В еще больших масштабах аналогичные процессы осуществляются в сложных желудках копытных, которых можно назвать даже «протистоедами», так как они используют инфузорий и других простейших, размножающихся в рубце, сетке и книжке. Зайцеобразные в качестве бродильных чанов имеют только слепую и толстую кишки; но живущие там симбионты не могут

¹ Ее начальная часть называется двенадцатиперстной кишкой.

быть переварены из-за отсутствия в этих отделах нужных ферментов (пепсина) и необходимой кислой среды. В этой связи у них возникло удивительное явление «копрофагии» (поедание каловых масс), так как только таким путем могут быть переварены животные — симбионты кишечника. При этом поедаются, как правило, экскременты, наиболее богатые животными белками, откладываемые на местах дневки.

Длина кишечника и отношения его отделов у разных млекопитающих соответствуют составу их пищи. У летучих мышей кишечник длиннее тела в 1,5—4 раза, у насекомоядных — в 2,5—4,5 раза, у волка — в 6,5 раз, у грызунов (песчанок, морских свинок) — в 5—12, у лошади — в 12, а у овцы — в 29 раз длиннее тела. Питание богатыми клетчаткой кормами всегда сопровождается не только общим удлинением кишечника, но и увеличением относительных размеров толстых и особенно слепой кишки (табл. 3).

Таблица 3. Соотношение разных отделов кишечника
(по Девис и Голлей, 1963)

Группы млекопитающих	Доля в общей длине кишечника, %		
	тонких кишок	толстых кишок	слепых кишок
Клетчаткоеды			
Грызуны			
Полевки: <i>Clethrionomys</i> , <i>Microtus</i> . . .	45—58	24—31	13—18
<i>Ondatra</i>	23*	25	52
Морские свинки — <i>Cavia</i>	56	36	8
Зайцеобразные			
Заяц — <i>Sylvilagus</i>	45	18	37
Всеядные			
Грызуны			
«Мыши»: <i>Rattus</i> , <i>Apodemus</i>	84—66	10—25	3—10
Хомяки — <i>Oryzomys</i>	82	15	3
Плотоядные			
Хищные			
Рысь — <i>Lynx</i>	86	12	2

Пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа — участвуют не только в переваривании, вырабатывая активные ферменты, но и в общих обменных и выделительных процессах, а также в их гормональной регуляции. Протоки печени (желчный проток) и поджелудочной железы впадают в начальную часть тонкой кишки. Относительная величина печени уменьшается при возрастании размеров тела. Так, печень землеройки массой 18—20 г составляет 5—6% массы тела, а у кита — всего 1%. Поджелудочная железа увеличивает свои размеры и секреторную активность при увеличении доли растительных кормов.

Ряд специфических приспособлений обеспечивает существование млекопитающих при сезонных изменениях доступных кормов. Часть

и их приспособлений — общая с другими животными. К ним надо отнести накопление запасов резервных веществ (жира в подкожной клетчатке и полости тела, гликогена в печени) в благоприятные сезоны (нажировка) и их расходование в неблагоприятные периоды. У некоторых млекопитающих масса жировых запасов к концу нажировки может достигать 40% массы тела. У многих видов отчетливо выражена сезонная смена кормов. Так, лоси, зайцы и многие другие травоядные, летом питающиеся зелеными частями растений, зимой поедают сухую траву, побеги, кору деревьев и кустарников.

Для ряда млекопитающих характерно запасание пищи, сравнимое с запасами общественных насекомых. Инстинкт запасания развит даже у части насекомыхядных. — группы в общем примитивной. Землеройки собирают небольшие запасы беспозвоночных на участке своего обитания. Запасы дождевых червей (до 1000 шт.) находили в норах крота; выхухоль затаскивает в норы водных моллюсков. Хищники прячут остатки несъеденной добычи на деревьях, зарывают в снег или землю, затаскивают в норы и гнезда. Запасание широко распространено среди грызунов и пищух (зайцеобразные). Кочующие белки даже во время миграций развешивают на деревьях грибы. Мыши, хомяки, песчанки собирают запасы вегетативных частей растений (побегов, листьев, корней, клубней), плодов и семян. Запасы размещаются в специальных камерах нор (песчанки, хомяки) или прикрываются почвой, внешне напоминая муравьиные курганчики (курганчиковая мышь), запихиваются под камни или собираются в виде стожков (пищухи). Запасание развито среди зверей, населяющих области с резкими сезонными сменами условий; оно реже встречается в тропиках и субтропиках.

Альтернативой запасанию пищи, позволяющему сохранить активность, служит впадение на неблагоприятный период в оцепенение (спячку), используемое многими млекопитающими. Она связана либо с недостатком, либо с недоступностью кормов; обычно приурочивается к зиме или времени летней засухи; не встречается в тропических лесах с устойчивыми запасами пищи и в тундре, где продолжительность неблагоприятного периода слишком велика. Следует заметить, что при особо неблагоприятных условиях — в сильные морозы и метели — по нескольку суток не покидают убежища, отсыпаясь в гнездах, кунных, белки и некоторые другие виды.

Спячка подготавливается и сопровождается перестройкой многих физиолого-биохимических процессов, которая проходит под воздействием и контролем нейрогуморальной системы, отражающей эндогенную ритмику и реагирующей на сезонные изменения условий жизни, в первую очередь — на ухудшение возможностей добывания пищи. Такой механизм обеспечивает предварительную подготовку организма и позволяет приспособлять ее к конкретным условиям данного года. Изменение поведения и характера обмена веществ обеспечивают накопление перед спячкой значительных запасов жира в подкожной клетчатке и полости тела, аскорбиновой кислоты (витамин С) в тканях, гликогена и витамина Е в печени. Животные разыскивают или строят убежища, в которых они будут проводить спячку: в пещерах — ле-

тучие мыши, в дуплах — сони и некоторые медведи, в берлогах — медведи, в норах — различные грызуны и т. п.

Различают несколько типов спячки.

1. Зимний сон свойствен медведям, барсукам, енотам, енотовидной собаке. У спящих зверей несколько уменьшается интенсивность дыхания и кровообращения, температура тела снижается всего на 2—7° С, а общий уровень метаболизма — на 50—70% (Слоним, 1961). Потроженные звери легко и быстро просыпаются; прерывается сон и при длительных оттепелях. Самки медведей во время зимнего сна рожают. Продолжительность зимнего сна определяется погодными условиями и доступностью пищи. Так, бурые медведи лежат в берлогах в средней полосе с ноября по апрель, а на Кавказе — лишь в декабре—феврале (в некоторых районах в теплые беспрепятственные зимы вообще не спят).

2. Настоящая спячка, прерываемая при повышении температуры. Животные впадают в оцепенение, сопровождающееся значительным уменьшением интенсивности дыхания и кровообращения, снижением температуры тела и потерей реагирования на многие раздражители (звуки, прикосновения и т. п.). Медленно просыпаются лишь при длительных оттепелях и даже пробуют кормиться: летучие мыши ловят в пещерах оживших насекомых, хомяки и бурундуки используют собранные запасы корма.

3. Настоящая непрерываемая спячка характеризуется еще более глубоким оцепенением, при котором интенсивность дыхания и кровообращения уменьшается в 10—20 раз, обмен веществ снижается в 20—40 раз, а температура тела опускается до 5—1° С (Калабухов, 1956; Слоним, 1961). Самые резкие внешние раздражители (звуки, боль и т. п.) и кратковременные повышения температуры не вызывают просыпания. За период спячки масса тела снижается на 30—40%, причем в первую очередь расходуются запасы жира. Такая спячка характерна для ежей, части летучих мышей и многих грызунов (сурки, суслики, тушканчики, сони). При высыхании растительности суслики впадают в оцепенение еще летом; летняя спячка продолжается в зимнюю, и зверек становится активным лишь следующей весной, проведен в оцепенении 6—8 месяцев (например, желтый суслик — *Citellus fulvus* в пустынях Средней Азии).

Органы дыхания и газообмен. В газообмене млекопитающих основная роль принадлежит легким, но в нем участвует слизистая поверхность дыхательных путей и частично кожа; через последнюю поступает всего 1% потребляемого кислорода. Носовая полость разделяется на преддверие, дыхательный и обонятельный отделы. Функция преддверия — улавливание относительно крупных частиц (пыли), проникающих с воздухом. Преддверие более развито у обитателей степных и пустынных районов, где запыленность воздуха особенно велика. Мелкие пылевые частицы улавливаются в дыхательном отделе носовой полости, выстланном слизистой оболочкой с мерцательным эпителием, снабженным обильными кровеносными капиллярами; здесь происходит не только дальнейшая очистка воздуха от механических примесей, но и его обеззараживание с помощью слизи, содержащей активные бактерицидные вещества; одновременно воздух, проходя между склад-

ками носовой раковины, увлажняется и согревается протекающей по капиллярам кровью и отдаст ей часть кислорода. Обонятельный отдел представляет расширение с вдающимися в него выростами боковых стенок — образуется лабиринт полостей, выстланных обонятельным эпителием.

Пройдя через хоаны в глотку, воздух попадает в гортань. В основании гортани лежит кольцеобразный перстневидный хрящ, характерный для всех наземных позвоночных. Переднюю и боковые стенки гортани образует имеющийся только у млекопитающих щитовидный хрящ. Черпаловидные хрящи расположены по бокам спинной стороны гортани. К переднему краю щитовидного хряща примыкает тонкий надгортанник (рис. 97), прикрывающий вход в гортань при прохождении пищи через глотку. Голосовые связки — парные складки слизистой оболочки, расположенные между щитовидным и черпаловидными хрящами. Голоса большинства млекопитающих ограничены преимущественно низкочастотным диапазоном, что, однако, не уменьшает возможность передачи емкой и сложной информации.

К гортани прилегают трахея, которую поддерживают хрящевые кольца. Трахея разделяется на два бронха, отличающихся от нее лишь меньшим диаметром; достигнув легких, они делятся на все более мелкие трубочки, образуя бронхиальное древо (рис. 98). Самые мелкие трубочки — бронхиоли — открываются в расширения, выстланные дыхательным эпителием, — пузырьки-альвеолы размером 25—400 мкм, в стенках которых ветвятся многочисленные капилляры. Такая структура легких увеличивает их дыхательную поверхность, которая в 50—100 раз превышает поверхность тела. Относительная величина поверхности, через которую в легких происходит газообмен, больше у животных с высокой активностью и подвижностью:

К гортани прилегают трахея, которую поддерживают хрящевые кольца. Трахея разделяется на два бронха, отличающихся от нее лишь меньшим диаметром; достигнув легких, они делятся на все более мелкие трубочки, образуя бронхиальное древо (рис. 98). Самые мелкие трубочки — бронхиоли — открываются в расширения, выстланные дыхательным эпителием, — пузырьки-альвеолы размером 25—400 мкм, в стенках которых ветвятся многочисленные капилляры. Такая структура легких увеличивает их дыхательную поверхность, которая в 50—100 раз превышает поверхность тела. Относительная величина поверхности, через которую в легких происходит газообмен, больше у животных с высокой активностью и подвижностью:

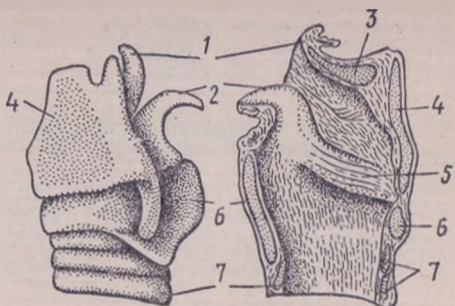


Рис. 97. Гортань коровы (слева — вид сбоку, справа — сагиттальный разрез; по Астанину):

1 — надгортанник, 2 — черпаловидный хрящ, 3 — хрящ надгортанника, 4 — щитовидный хрящ, 5 — голосовые связки, 6 — перстневидный хрящ, 7 — хрящевые кольца трахеи

	Число альвеол в легких	Дыхательная поверхность (см ² на 1 г массы тела)
Хищные млекопитающие	100—500 млн.	28,0
Ленивцы	2 млн.	6,2

Относительное увеличение легких наблюдается у высокогорных и водных млекопитающих. У китов существует кольцеобразная мускулатура, запирающая входы в альвеолы и позволяющая задерживать в них воздух даже на больших глубинах.

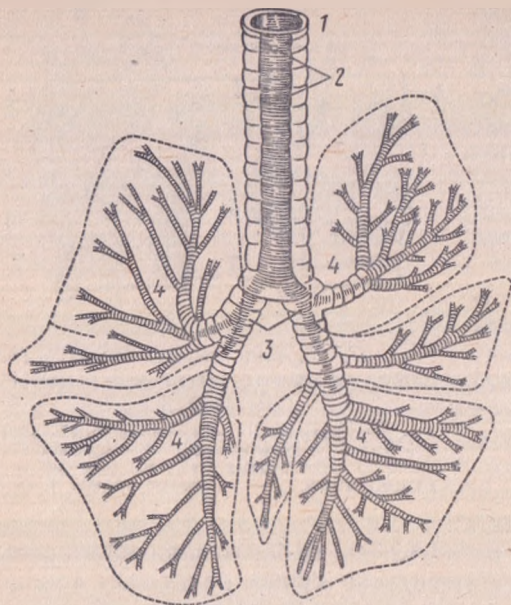


Рис. 98. Бронхиальное дерево бурого медведя (по Жеденову):

1 — трахея, 2 — ее мембранная часть, 3 — главные бронхи, 4 — ветвление бронхов

Механизм дыхания млекопитающих двойной. При так называемом реберном дыхании с помощью межреберной мускулатуры изменяется объем грудной клетки; при диафрагмальном — тот же объем меняется при опускании и поднятии мускульной грудобрюшной преграды — диафрагмы. В разном сочетании оба механизма функционируют у всех млекопитающих; у хищников преобладает первый механизм, у копытных — второй. Число дыханий у мелких животных с более высоким уровнем метаболизма выше по сравнению с крупными: у лошади оно равно 8—16, у крысы 100—150, у мыши 200 в минуту. При движении частота дыхания возрастает. Дыхание участвует в терморегуляции. Частое,

но неглубокое дыхание хищников (полипное) увеличивает испарение с поверхности верхних дыхательных путей, способствуя отдаче тепла. Учащение глубокого дыхания, усиливая газообмен в легких, увеличивает теплопродукцию организма при низких температурах.

Кровеносная система и кровообращение. У млекопитающих, как и у птиц, большой и малый круги кровообращения полностью разобщены. От левого желудочка четырехкамерного сердца отходит одна левая дуга аорты. У большинства видов от нее отделяется короткая безымянная артерия, разделяющаяся на правую подключичную и сонные (правую и левую) артерии; левая подключичная артерия отходит самостоятельно. Спинная аорта — продолжение левой дуги — ответвляет сосуды к мускулатуре и внутренним органам (рис. 99).

Лишь у немногих млекопитающих в равной степени развиты обе передние полые вены; у большинства видов правая передняя полая вена принимает в себя безымянную вену, образованную слившимися яремной и левой подключичной венами. Несимметричны и рудиментарные задние кардинальные вены нижних позвоночных — так называемые непарные (позвоночные) вены, характерные только для млекопитающих. У большинства видов левая непарная вена (*v. hemiazygos*) соединяется с правой непарной веной (*v. azygos*), впадающей в правую переднюю полую вену. Характерно отсутствие воротной системы почек, что связано с особенностями выделительных процессов.

Снабженные клапанами лимфатические сосуды открываются в венозные сосуды вблизи сердца. Они начинаются лимфатическими капиллярами, собирающими межтканевую жидкость (лимфу). В лимфатической системе млекопитающих отсутствуют лимфатические сердца (пульсирующие участки сосудов)¹, но имеются лимфатические узлы (железы), функция которых — очистка лимфы от болезнетворных микроорганизмов с помощью фагоцитирующих клеток — лимфоцитов (рис. 100). По химическому составу лимфа сходна с плазмой крови, но беднее белками. В лимфатических сосудах, контактирующих с пищеварительным трактом, лимфа обогащена жирами, молекулы которых не могут проникнуть через плотные стенки капилляров кровеносных сосудов, но легко проходят через более проницаемые стенки лимфатических сосудов. Форменными элементами лимфы служат разные типы лимфоцитов (белых кровяных телец).

Кроветворные органы специализированы. Костный мозг продуцирует эритроциты, гранулоциты и тромбоциты; селезенка и лимфатические железы — лимфоциты; ретикуло-эндотелиальная система — моноциты.

Вещества агглютинины, лизины, преципитины и антитоксины нейтрализуют или уничтожают вредные вещества, попавшие в кровь. Они обладают высокой степенью специфичности. Мелкие эритроциты млекопитающих не имеют ядер, что увеличивает эффективность переноса ими кислорода, так как на собственное дыхание они тратят кислорода в 9—13 раз меньше эритроцитов птиц и в 17—19 раз меньше эритроцитов амфибий. Количество крови у млекопитающих близко к показателям птиц. Относительный размер сердца больше у более подвижных и у мелких животных. У крупных видов масса сердца

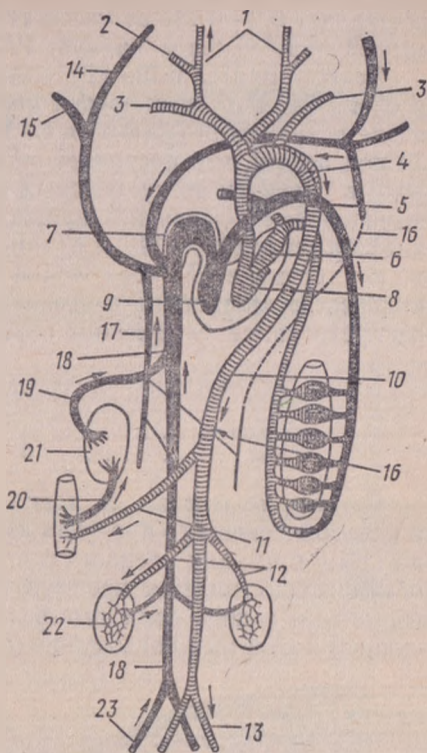


Рис. 99. Схема кровеносной системы млекопитающих:

1 и 2 — наружная и внутренняя сонные артерии, 3 — подключичная артерия, 4 — левая дуга аорты, 5 — легочная артерия, 6 — левое предсердие, 7 — правое предсердие, 8 — левый желудочек, 9 — правый желудочек, 10 — спинная аорта, 11 — внутренняя 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

¹ Имеются у амфибий и рептилий,

составляет 0,2—0,7% от массы тела, у мелких — до 1—1,5; у летучих мышей — 1,3% (Стрельников, 1965, и др.).

Частота пульса в минуту у мыши равна 600, у собаки 140, у быка и слона 24. У водных зверей число сокращений сердца уменьшается после погружения (у тюленя со 180 в надводном положении до 60—30 под водой), что позволяет экономнее использовать запасы кислорода в легких и воздухоносных полостях. Одновременно облегчается выравнивание давления крови, которое при быстром погружении китообразных (100—140 м в/мин) сильно меняется в короткие промежутки времени. У всех водных млекопитающих резко увеличено количество миоглобина в мышцах. Запасы кислорода в их организме распределяются следующим образом (в %):

	Легкие	Кровь	Мышцы	Другие органы
Человек	31	41	13	12
Кит	9	41	41	9

Органы выделения и водно-солевой обмен. У млекопитающих в качестве основного продукта азотистого обмена выводится мочевина; по этому признаку млекопитающие ближе к амфибиям. Водно-солевой обмен осуществляется преимущественно через почки и регулируется гормонами задней доли гипофиза, влияющими на диурез (моченускувание) и обратное поглощение (реабсорбцию) воды из первичной мочи (фильтрата) в почечных канальцах. В водно-солевом обмене у млекопитающих участвуют и кожа с ее потовыми железами, и кишечная трубка.

Почки млекопитающих, как остальных амниот, метанефрические, снабжены собственными выводящими каналами — мочеточниками, впадающими в мочевой пузырь. Проток последнего открывается у самцов в совокупительный орган, а у самок — в преддверие влагалища. У клоачных (яйцекладущих) млекопитающих мочеточники впадают в клоаку. Почки представляют бобовидные тела, лежащие по бокам позвоночника. На продольном разрезе почки можно видеть, что она состоит из двух слоев. В наружном (корковом) слое расположен фильтрующий аппарат — гломерулы, состоящие из клубочка кровеносного сосуда и окружающей его боу-

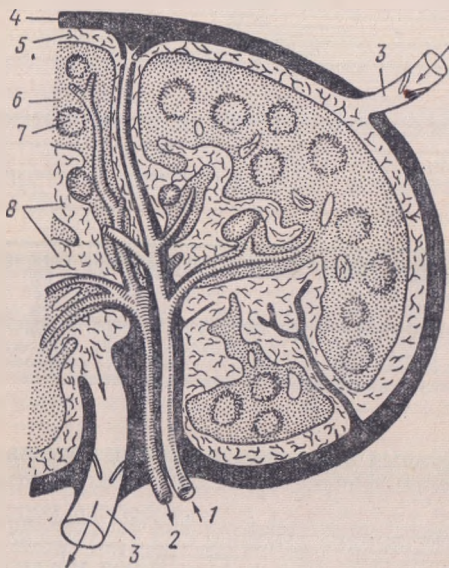


Рис. 100. Схема лимфатического узла (по Портманну):

1 — артерия, 2 — вена, 3 — лимфатический сосуд (с клапанами), 4 — соединительнотканная оболочка, 5 — краевой лимфатический синус, 6 — корковый слой, 7 — вторичный узелок, 8 — мозговой слой

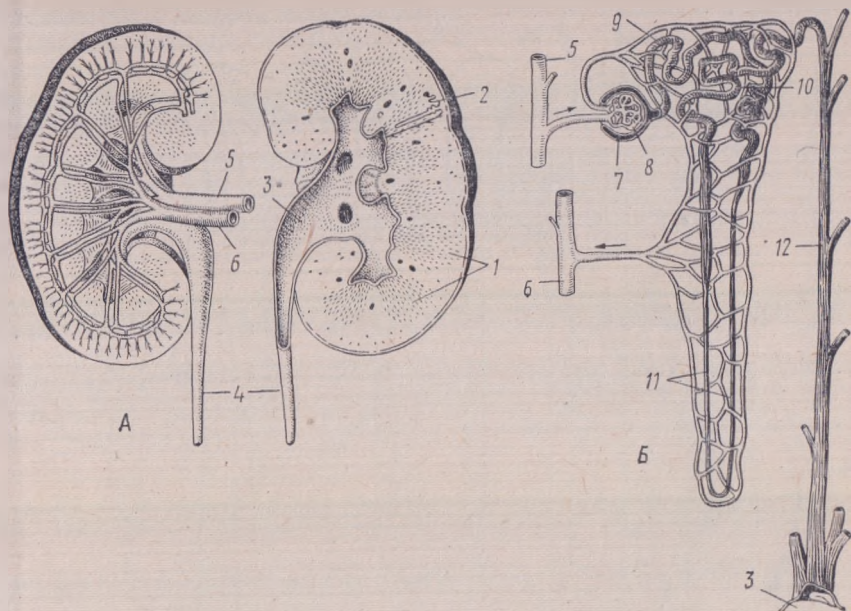


Рис. 101. Почка млекопитающих (по Смиут). А — разрез через почку человека; Б — схема циркуляции крови в почке:

1 — почечные пирамиды, 2 — положение нефрона, 3 — почечная лоханка, 4 — мочеточник, 5 — почечная артерия, 6 — почечная вена, 7 — боуменова капсула, 8 — сосудистый клубочек, 9 — проксимальный и 10 — дистальный извитые отделы почечного канальца, 11 — петля Генле, 12 — собирательный каналец

новой капсулы, от которой начинается выводящий канал, подразделяемый на четыре отдела: проксимальный извитой, петлю Генле, дистальный извитой и собирательную трубочку. Все вместе взятое называется нефроном (рис. 101). Собирательные трубочки общие для группы нефронов: так образуются хорошо заметные на разрезе пирамиды или дольки почек. Отверстия собирательных трубочек открываются в почечные лоханки, от которых начинаются мочеточники.

Фильтрат в боуменовой капсуле представляет лишенную белков плазму крови, еще содержащую большое количество полезных для организма веществ (сахара, витамины, аминокислоты, соли, вода). Их извлечение идет двумя путями — диффузией через стенки разных отделов канальцев нефронов, подчиняющейся обычным физическим законам (разность концентрации в канальцах и в окружающей ткани почки) и путем активной реабсорбции с участием ферментов, связанных с мембранами клеток стенок канальцев. В проксимальном извитом отделе идет активная реабсорбция сахара, витаминов, аминокислот, хлоридов и частично ионов натрия. Извлечение воды и ионов натрия происходит в петле Генле, сильно развитой у млекопитающих (рис. 102). Те части, по которым идут противоположно направленные потоки первичной мочи, окружены тканями, в межклеточных жидкостях которых осмотическое давление максимальное у вершины петли (моз-

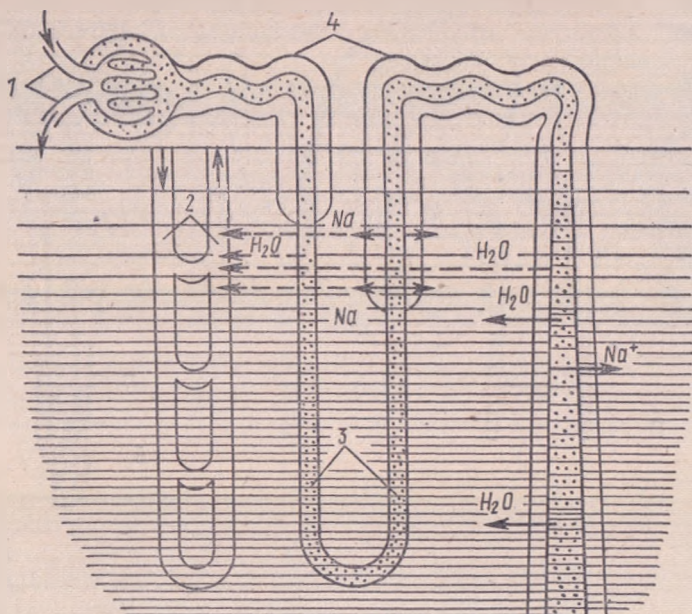


Рис. 102. Противоточная система в петле Генле (по Гинецинскому):

1 — приносящий и выносящий сосуды клубочка, 2 — кровеносные сосуды ткани почки, 3 — петля Генле, 4 — извитые отделы почечного канальца. Штриховкой показана концентрация ионов Na в тканевой жидкости почки, точками — то же, в первичной моче (фильтрате клубочка). Стрелки сплошные — активная реабсорбция Na^+ , пунктирные — пассивная реабсорбция. Вода (стрелки H_2O) пассивно переходит в межтканевую жидкость почки

говой слой почки) и минимальное в корковом слое. В первом происходит изъятие воды, диффундирующей в интерстиций ткани почки, а оттуда в кровеносные сосуды, чем повышается концентрация мочи. Извлечение ионов натрия происходит в этом же отделе при участии ферментных систем (активная реабсорбция). Величина реабсорбции воды и других веществ очень велика. Так, человек за сутки фильтрует через почечные клубочки примерно 180 л (первичная моча), а выводит из организма за то же время всего 1—2 л (конечная моча). В водном балансе некоторую роль играет и прямая кишка, стенки которой всасывают воду из каловых масс (особенно характерно для полупустынных и пустынных животных).

Обеспеченные водой обитатели увлажненных биотопов имеют щедрый водный обмен. Обитатели полупустынных биотопов большую часть воды получают, поедая сочные части суккулентных растений. Их кожно-легочные потери воды минимальны. Так, при температуре 20°C они достигают у относительно влаголюбивого вида — гребенчатой песчанки 170 см^3 , а у сухолюбивой большой песчанки — только 50 см^3 на 1 кг массы за 1 ч. Настоящие пустынные млекопитаю-

щие способны поедать почти сухие корма и практически не пить в течение всей жизни, удовлетворяя свои потребности лишь за счет образующейся в организме метаболической воды. Верблюды в кормные и влажные сезоны запасают жир, расходуемый в малокормное и сухое время — при этом образуется некоторое количество воды; наконец, во время отдыха и сна они снижают температуру тела, что также сокращает расход воды (Шмидт-Нильсен, 1957).

Половые органы и размножение. Млекопитающие отличаются высокой степенью заботы о потомстве на всех этапах его развития. Им свойственно внутритрубное развитие, в течение которого зародыш растет за счет веществ тела матери, получаемых через особый орган — плаценту. Лишь однопроходные млекопитающие откладывают крупные, богатые желтком яйца.

У всех млекопитающих после рождения молодого животного «вещественная» связь с матерью не прекращается, так как детеныш питается молоком. Однако и после завершения молочного кормления связи между родителями и потомством, как правило, какое-то время сохраняются. Это обеспечивает возможность обучения молодняка — передачи накопленного родителями индивидуального опыта потомству. Такая связь поколений, позволяющая накапливать и суммировать популяционно-видовой опыт, получила название «сигнальной наследственности», или «сигнальной передачи информации». Она получает широкое развитие у птиц и особенно характерна для млекопитающих. Качественно иной уровень это явление приобретает у обладающего разумом и второй сигнальной системой человека, основой деятельности которого служат производственно-общественные отношения.

Половые органы млекопитающих более сложны, чем у других амниот (рис. 103). Семенники парные, расположены в задней части брюшной полости (клоачные, некоторые насекомоядные, неполнозубые, хоботные, китообразные, сирены, носороги) или переместились в мошонку — кожистый вырост, сообщающийся с полостью тела паховым каналом (сумчатые, хищники, копытные, приматы). К семеннику при-

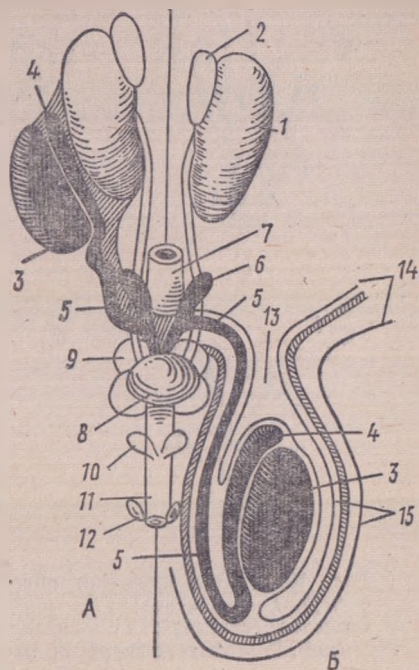


Рис. 103. Мужские половые органы млекопитающих (схема; по Портманну). А — семенники расположены в брюшной полости; Б — семенники в мошонке:

1 — почка, 2 — надпочечник, 3 — семенник, 4 — придаток семенника, 5 — семяпровод, 6 — семенной пузырек, 7 — прямая кишка, 8 — мочевой пузырь, 9 — предстательная железа, 10 — куперовы железы, 11 — половой член, 12 — препуциальные железы, 13 — паховый канал, 14 — стенка живота, 15 — стенка мошонки

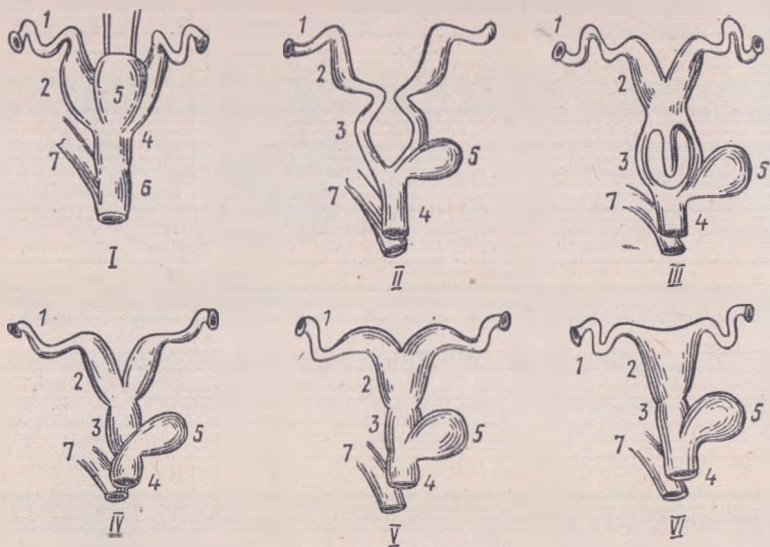


Рис. 104. Схема эволюции яйцеводов у млекопитающих (по Холодковскому). I — клоачное; II — нижнее сумчатое (опоссум); III — высшее сумчатое (кенгуру); IV — плацентарное млекопитающее с двойной маткой; V — то же, с двурогой маткой; VI — то же, с простой маткой:

I — фаллопиева труба, 2 — матка, 3 — влагалище, 4 — мочеполовой синус, 5 — мочевой пузырь, 6 — клоака, 7 — прямая кишка

легают вытянутое по его оси тело — придаток семенника (epididymis) — скопление выводящих протоков семенника (остаток переднего отдела мезонефрической почки). От придатка отходит вольфов канал — семяпровод, впадающий у корня полового члена в его мочеполовой канал. Перед впадением в этот канал семяпроводы образуют дольчатые расширения — семенные пузырьки (vesicula seminalis), секрет которых участвует в образовании спермы. У грызунов их секрет выделяется вслед за выбрасыванием семени в половые пути самки и, застывая, закупоривает их после совокупления.

У основания полового члена лежит предстательная железа (prostata), секрет которой образует жидкую среду спермы¹. Половой член (penis) имеет пещеристые тела, окружающие мочеполовой канал; наполнение их полостей кровью обеспечивает упругость совокупительного органа. У некоторых млекопитающих (хищных, ластоногих, грызунов и др.) его прочность увеличивается специальной костью (os penis). С половым членом связаны также куперовы и препуциальные железы. Первые участвуют в образовании жидкой части спермы (эякулята), а вторые выделяют пахучий секрет, способствующий встрече особей противоположного пола и созданию состояния полового возбуждения партнеров.

¹ Сперма — взвесь сперматозоидов в жидком секрете семенных пузырьков, предстательных и куперовых желез.

Парные яичники самок всегда лежат в полости тела и прикреплены к спишной стенке брюшной полости брыжейками. Размер яичников заметно меньше, чем у остальных позвоночных. Парные яйцеводы, гомологичные мюллеровым каналам, открываются в полость тела около яичников воронками, выстланными мерцательным эпителием. Верхний тонкий и извитой отдел яйцевода называют фаллопиевой трубой (рис. 104), а нижний — расширенный, с мускульными стенками — маткой. У клоачных матки открываются в мочеполовой синус клоаки; у остальных млекопитающих клоака исчезает. У сумчатых нижние части яйцеводов преобразуются в парные влагалища, иногда срастающиеся концами и открывающиеся в преддверие влагалища (мочеполовой синус). У плацентарных млекопитающих нижние участки яйцеводов сливаются в непарное влагалище (vagina). Если каждая матка открывается во влагалище самостоятельным отверстием, ее называют двойной (многие грызуны, слоны и др.); при двураздельной матке правая и левая матка срастаются концами и открываются во влагалище общим отверстием (грызуны, некоторые хищники, свиньи), а при двурогой — срастаются примерно наполовину своей длины (насекомоядные, хищные, копытные, китобразные). У части рукокрылых и приматов правая и левая матки сливаются в единую простую матку, в которую открываются правая и левая фаллопиевы трубы (рис. 104).

Влагалище переходит в короткий расширенный мочеполовой синус (преддверие влагалища), в который открывается и проток мочевого пузыря. В стенке преддверия влагалища расположен имеющий пещеристые тела небольшой вырост — клитор, гомологичный совокупительному органу самцов. Преддверие влагалища открывается наружу щелевидным мочеполовым отверстием, окруженным складками кожи — половыми губами. Расположенные здесь кожные железы выделяют пахучий секрет.

Яйцевые клетки — овоциты — образуются в яичниках из зачаткового эпителия; они растут и превращаются в овоциты; каждый овоцит окружается фолликулярными клетками, образуя первичный фолликул. Ко времени размножения овоцит начинает расти, накапливая желток, а его оболочка разрастается и между ней и яйцеклеткой овоцитом образуется заполненное жидкостью пространство. Фолликул превращается в графов пузырек, выдающийся на поверхности яичника (рис. 105). Затем оболочка пузырька лопается и яйцеклетка выпадает в полость тела (происходит овуляция), откуда переходит в фаллопиеву трубу, где и оплодотворяется. Образовавшийся на поверхности яичника рубец заполняется кровяным сгустком, вскоре прорастающим лютеиновыми клетками, содержащими желтый пигмент и наделенными гормональными функциями. Так в яичнике образуется желтое тело, выделяющее гормон прогестерон. При оплодотворении яйцеклетки и наступлении беременности желтое тело развивается, а прогестерон стимулирует имплантацию зародыша в стенку матки, одновременно задерживая образование новых графовых пузырьков и овуляцию до окончания беременности.

Оболочки развивающегося зародыша сумчатых млекопитающих лишь прилегают к стенке матки, вызывая частичный гистолит ее по-

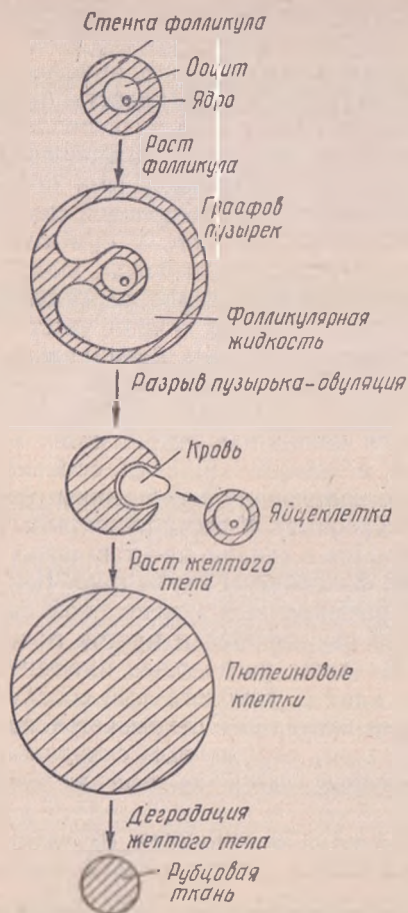


Рис. 105. Схема развития граафова пузырька и образование желтого тела

Степень связанности зародышевой и материнской плацент неодинакова и по этому признаку различают отпадающую и неотпадающую плаценты. В первом случае связь настолько глубока, что при родах часть стенки матки отрывается и выводится наружу в составе последа.

Детеныши у одних видов млекопитающих рождаются беспомощными, а у других — способны к активным действиям. Новорожденные сумчатые особенно мелки, недоразвиты и донашиваются в специальных сумках. Поэтому у сумчатых продолжительность беременности велика: опоссум — 12 дней, гигантский кенгуру — 38—40 дней. Чем больше размеры животного, тем, обычно, продолжительнее период беременности. Зависит он и от экологии вида. Насекомоядные рожают недоразвитых детенышей после 13—19 дней беременности; в то же

верхностных слоев. У части видов образуется зачаток зародышевой части плаценты путем сращения наружной стенки аллантона с серозой, но без образования ворсинок, проникающих в толщу стенок матки. Питание зародыша обеспечивается за счет желтка яйца и секреторных выделений клеток стенок матки. У плацентарных млекопитающих возникает настоящая плацента: срастающиеся участки серозы и наружной стенки аллантона образуют хорион (зародышевая часть плаценты), выросты (ворсинки) которого внедряются в стенку матки, в этом месте разрыхляющаяся и образующую материнскую часть плаценты. При этом усиливается гистолит тканей матки, и кровеносные сосуды зародыша приходят в более тесное соприкосновение с сосудами материнского организма. Это улучшает питание зародыша за счет веществ крови матери (гемотрофное питание). Образование плаценты называется имплантацией зародыша. Плацента может иметь разное строение: ее называют диффузной, когда ворсинки размещены равномерно по всему хориону, или дольчатой, когда они собраны в отдельные группы, или дискондальной, когда ворсинки сосредоточены в одном месте, образуя диск, и т. д.

время у летучих мышей рождаются более самостоятельные детеныши, беременность продолжается 54—73 дня; у животных, приносящих детенышей в норах с теплыми гнездами, беременность непродолжительна (домовая мышь — 18 дней, серая полевка — 16—23, ондатра — 25—26 дней); больше она у крупных порников — сурков (30—40 дней) и у белок, гнездящихся на деревьях (35—40 дней). У зверей, не имеющих хорошо устроенных убежищ, беременность продолжительнее: у нутрии около 130, леопарда 120, бурого медведя 200 дней. Наиболее продолжительная беременность животных, детеныши которых сразу же после рождения следуют за матерью: у копытных 150 (свиньи) — 290 (быки) дней; у двурогого носорога 530—550, у слонов более 600 дней; велика она у ластоногих (морж 200 дней) и китообразных (270—365 дней).

Иногда беременность удлиняется латентным периодом, когда начавший развиваться зародыш на некоторое время приостанавливает развитие. Такая диапауза позволяет приурочить роды к благоприятному периоду. Она установлена для так называемых диэстральных видов, т. е. имеющих два периода половой активности. Так, у барсука первая течка происходит в июле—августе, а вторая — в октябре. Оплодотворенные в июле яйца находятся в покое до глубокой осени, а оплодотворенные в октябре развиваются без диапаузы; детеныши рождаются весной. У горностая оплодотворенные во время весенней течки самки приносят выводки через два месяца, а покрытые в августе—сентябре — только через 8—9 месяцев. У косули оплодотворенные в первую течку (июль—август) яйца развиваются замедленно до декабря, а оплодотворенные при осенней течке (ноябрь—декабрь) в развитии задержки не имеют. У куниц и соболя настоящая течка приходится на середину — конец лета, а вторая (ложная) течка в начале весны связана с имплантацией диапаузировавших яиц (роды весной).

Скорость постнатального (после рождения) развития млекопитающих на первых стадиях связана с составом молока, которым кормит детенышей мать. Молоко млекопитающих содержит все необходимые для развития детеныша вещества: белки, жиры, углеводы, витамины и соли. Скорость развития тем выше, чем больше в молоке белков и жиров (табл. 4).

Таблица 4. Зависимость скорости развития детенышей от состава молока (разные источники)

Показатели	Лошадь	Свинья	Собака	Кролик	Тюлень
Число дней, требуемое на удвоение массы тела	60	18	8	6	5
Содержание протеннов, г/л	25	37	97	104	119
Содержание жира, г/л	20	46	93	105	428

Размножение млекопитающих ритмично, т. е. упорядочено во времени. Его возможности определяются длительностью половых циклов.

Последние начинаются после полового созревания животных, сроки которого широко варьируют. Наиболее плодовитые мелкие животные — полевки — созревают в возрасте 1,5—2 месяцев, мыши 2—3 месяцев, ондатра в 5 месяцев, зайцы — около года. Более крупные звери начинают размножаться позже: волки, куницы, лисы и соболи — на втором году жизни, тигры, медведи, многие тюлени и китообразные — на 3—4-м году, олени — на 2—4-м году жизни, носороги и слоны в 10—15 лет. Половая зрелость крупных обезьян наступает к 10—12 годам.

Частота размножения и его периодичность связаны с величиной смертности и продолжительностью жизни. Высокая плодовитость — важное приспособление мелких млекопитающих, неустойчивых физиологически и имеющих многочисленных и хорошо вооруженных врагов; она компенсирует высокую гибель. Многие грызуны потенциально способны размножаться в течение круглого года даже в суровых условиях Арктики. Так, зимнее размножение существует у норвежского лемминга и многократно регистрировалось у обского лемминга. Оно отмечалось у мышей и полевок, песчанок и хомячков в лесной, степной и пустынной зонах. Крысы и домовые мыши в жилище человека также способны размножаться в течение всего года. Большая амплитуда колебаний плодовитости и смертности объясняет крайнюю изменчивую численность таких зверьков, заслуженно названных «млекопитающими-эфемерами». Остальные виды, как правило, размножаются в определенное время года. Продолжительность репродуктивного цикла зависит от длительности беременности. Роды всегда приурочиваются к благоприятному для выкармливания молодых времени, как правило, к весне. В период размножения овуляция и течка у самок повторяется циклически до оплодотворения. Такие половые эстральные циклы обычно состоят из четырех фаз: предтечки (prooestrus), течки (oestrus), послетечкового времени (metaoestrus) и периода покоя (disoestrus). Эстральный цикл у мелких грызунов занимает около 6 дней, у собак 9—14, у копытных (коз, овец, коров) 17—24 дня.

Готовность к размножению и приуроченность времени спаривания к определенному периоду обеспечивается сложным регуляторным механизмом, действующим по сигналам внешней среды. В умеренных и высоких широтах таким сигналом служит изменение длины светового дня. Для видов с весенней течкой сигнальное значение имеет увеличение длины дня (многие звери), для спаривающихся осенью копытных — ее сокращение, а для волков — короткий зимний день. Изменение светового режима воздействует на нейрогипофиз, стимулирующий выделение гонадотропных гормонов передней долей гипофиза, влияющих на гонады. В низких широтах значение сигнального фактора могут принимать другие периодические явления природы, предшествующие приближению благоприятного для размножения времени (в пустынях и саваннах — осадки, в тропических лесах — созревание основных кормовых растений или их плодов и т. п.). Даже в тропических лесах с их устойчиво теплым и влажным климатом размножение млекопитающих обычно сезонно, хотя у разных видов может приходиться на разные периоды года.

Общая плодовитость млекопитающих, благодаря высокому уровню и разнообразным формам заботы о потомстве, невелика. У мелких грызунов, отличающихся высокой смертностью, выводок может достигать 12 молодых (обычно 5—6), а размножение продолжаться круглый год (до 6 пометов за год); зайцы и белки приносят 2—3 помета в год из 3—8 (до 12) молодых каждый; волки, лисы, кошки, соболи, куницы, горностаи размножаются раз в год и имеют выводки по 3—6 молодых (у песцов иногда даже до 18). Раз в году рожают полорогие и олени, тюлени и дельфины, принося одного-двух детенышей. Наконец, слоны, усатые киты, тигры и другие крупные кошки размножаются раз в два-три года, принося обычно одного-двух детенышей. Плодовитость меняется не только в зависимости от внешних условий (обеспеченности пищей, погоды), но и от плотности (численности) популяции: при ее возрастании увеличивается доля яловых (неразмножающихся) самок и уменьшается величина выводков. Продолжительность жизни у слонов равна 70—80 годам, у крупных кошек и китов 30—40, у собачьих 10—15, у белчьих 8—10, у мелких грызунов 1—3 года.

Хищники и грызуны образуют в период размножения пары или сложные семьи (парцеллы грызунов, прайды львов); такие группы из нескольких самцов и самок с молодыми лучше обеспечивают воспитание молодняка; часто они сохраняются и после периода размножения. У стадных копытных, ластиногих, китообразных в период спаривания образуются временные «гаремы» из нескольких самок с самцом-доминантом во главе. После спаривания самки с молодыми иногда образуют отдельные группировки. Раздельно держатся вне периода размножения самцы и самки летучих мышей.

Эндокринная система млекопитающих принципиально сходна с гормональными системами остальных позвоночных животных. Отличия заключаются не столько в составе или числе гормонов, сколько в усилении их активности и специализации. Особенно это касается гормонов, участвующих в осуществлении полового цикла, беременности и лактации (у самок — эстрогены, пролактины, у самцов — андрогены). Тесная взаимосвязь гормональной деятельности эндокринных желез друг с другом и с центральной нервной системой обеспечивает согласованное протекание всех жизненных процессов организма (в том числе интенсивности и характера метаболизма, их «подстройку» к меняющимся условиям внешней среды). Как и у птиц, развитие вторичных половых признаков у млекопитающих определяется не только половыми отличиями в характере генотипа, но и гормонами половых желез.

Нервная система и нервная деятельность. Головной мозг млекопитающих, сохраняя общие позвоночным животным черты, отличается принципиальными особенностями, заставляющими выделять его в особый «кортикальный» тип.

В головном мозге млекопитающих наибольшей величины и сложности достигает передний мозг, в котором большая часть мозгового вещества сосредоточена в коре полушарий, тогда как полосатые тела относительно невелики. Крыша (кора) переднего мозга формируется путем разрастания нервного вещества стенок боковых желудочков. Образующийся таким образом мозговой свод носит название вто-

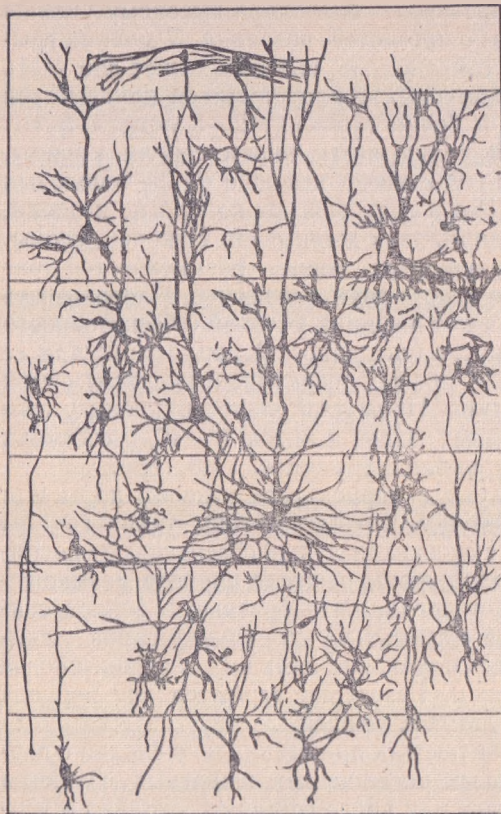


Рис. 106. Послойное расположение нервных клеток в коре полушарий переднего мозга млекопитающих (по А. Заварзину)

ричного свода или неопаллиума (неопаллиума); его зачатки появляются у амфибий и более заметны у рептилий и птиц. Он состоит из первых клеток и безмякотных волокон (серое вещество мозга). Оба полушария связаны между собой комиссурой из белых (миэлинизированных) волокон, называемой мозолистым телом. Тела нейронов в коре полушарий расположены послойно, образуя своеобразные «экранные структуры» (рис. 106). Такая организация мозга позволяет пространственно отображать внешний мир на основе информации, поступающей от органов чувств. Экранные структуры характерны для важнейших мозговых центров млекопитающих, тогда как у других позвоночных они встречаются реже, преимущественно в зрительных центрах. Новая кора больших полушарий служит центром высшей нервной деятельности, координи-

рующим работу других отделов мозга (рис. 107). Лобные доли осуществляют управление поведением животных, в том числе акустическим; у человека они связаны с речью, т. е. второй сигнальной системой.

Кора почти всех млекопитающих образует большее или меньшее количество борозд, увеличивающих ее поверхность. В простейших случаях имеется одна силвиева борозда, отделяющая лобную долю от височной; затем появляется роландова борозда, разделяющая лобную и затылочную доли, и др. У приматов и зубатых китов число борозд особенно велико. Неопаллиум млекопитающих в большей степени, чем комплекс коры среднего и переднего мозга птиц, обеспечивает высшую нервную деятельность, накапливая следы единичных возбуждений и их сочетаний, т. е. обогащая так называемую оперативную память. Это открывает возможность на ее основе выбирать при новой ситуации оптимальные решения. Чаще они представляют новые комбинации уже известных элементов. Возникновение у млекопитающих высших ассоциативных центров — новой коры — не во-

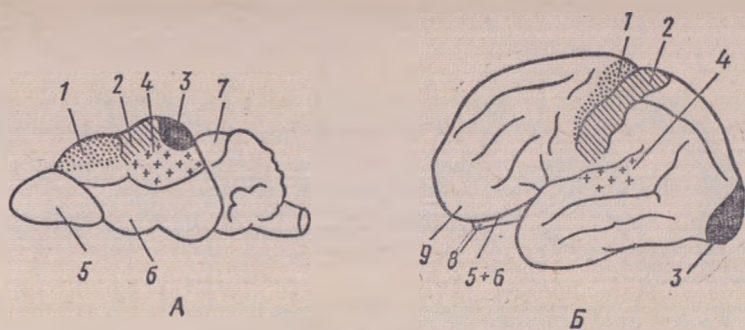


Рис. 107. Функциональные центры коры головного мозга землеройки (А) и человека (Б) (из Ромера):

1 — двигательный центр, 2 — центр кожно-мышечной чувствительности, 3 — зрительный центр, 4 — слуховой центр, 5 — обонятельная луковица, 6 — обонятельные доли, 7 — крыша среднего мозга, 8 — мозжечок, 9 — лобная доля

к ликвидации центров, управляющих инстинктивными актами, но лишь подчинило их высшему контролю.

Другие части переднего мозга имеют относительно меньшие размеры, но также сохраняют свое значение. Обонятельные доли расположены в передней части внизу (обонятельные луковицы и передние базальные ядра). Полосатые тела млекопитающих выполняют функцию регуляции инстинктивных реакций под контролем коры полушарий.

Промежуточный мозг невелик и сверху прикрыт полушариями переднего мозга. В нем расположены третий желудочек и зрительные бугры, через которые проходит зрительный тракт и где происходит первичная обработка зрительной информации. В крыше расположен небольшой эпифиз (секреторный орган). В дне промежуточного мозга (гипоталамус) расположены вегетативные центры, участвующие в регуляции процессов метаболизма и терморегуляции. Там же находится воронка, тесно соединенная с эндокринной железой — гипофизом. Последний участвует в сезонной перестройке метаболизма и регуляции периодических явлений (линьки, спячки, размножения, миграции). Секретирование им соответствующих гормонов происходит под воздействием веществ, выделяемых нейросекреторными клетками гипоталамуса и поступающим в гипофиз по кровеносным сосудам, связывающим его с гипоталамусом.

Средний мозг мал; его крыша поперечными бороздами поделена на «четверохолмие», в котором передние бугры образуют слабо выраженную зрительную кору, задние служат слуховыми центрами, подчиненными контролю переднего мозга (рис. 108). Мозжечок крупен и состоит из срединного червячка и прилегающих к нему парных полушарий с боковыми придатками. Как и у других позвоночных, с мозжечком связано поддержание мышечного тонуса, позы, равновесия и соразмерности движений частей тела. Тесные связи мозжечка с ко-

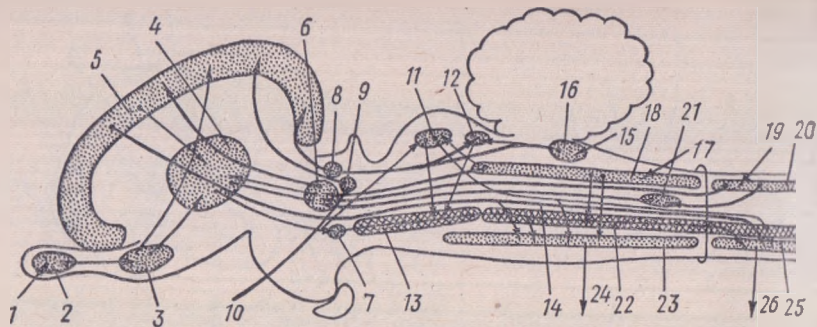


Рис. 108. Схема связей отделов головного мозга млекопитающих (по Ромеру, упрощено):

1 — обонятельный нерв, 2 — обонятельная луковица, 3 и 4 — базальные ганглии, 5 — паллиум, 6 — дорзальная часть зрительного бугра, 7 — его вентральная часть, медиальное (8) и латеральное (9) коленчатое тело, 10 — зрительный нерв, 11 — передние (зрительные) и 12 — задние (слуховые) холмики крыши среднего мозга, 13 — ретикулярная формация среднего мозга, 14 — двигательный пирамидальный тракт, 15 — слуховой нерв, 16 — обонятельный центр продолговатого мозга, 17 — чувствующие нервы кожи и мышц головы, 18 — чувствующие (дорзальные) рога спинного мозга, 19 — чувствующие нервы кожи и мышц тела, 20 — чувствующие (дорзальные) рога спинного мозга, 21 — чувствующие ядра продолговатого мозга, 22 — ретикулярная формация продолговатого и спинного мозга, 23 — двигательные ядра продолговатого и спинного мозга, 24 — двигательные нервы к мышцам головы, 25 — двигательные (вентральные) рога спинного мозга, 26 — двигательные нервы (к мышцам тела)

рой полушарий свидетельствуют о существовании высшего контроля и здесь.

Продолговатый мозг дает начало большинству головных нервов (V — XII). В нем расположены центры дыхания, работы сердца, пищеварения и т. п. По бокам полости четвертого желудочка обособляются пучки нервных волокон, идущие к мозжечку и образующие его «задние ножки». Нервные тракты связывают продолговатый мозг со спинным мозгом.

Как и у других позвоночных, относительные размеры головного мозга увеличиваются при уменьшении размеров тела и возрастании напряженности терморегуляции (Стрельников). Так, у крупных насекомоядных, масса головного мозга составляет около 0,6% массы тела, а у мелких — до 1,2, у крупных китообразных — около 0,3, а у мелких — до 1,7% и т. д. Масса мозга приматов составляет 0,6—1,9% от массы тела, а у человека — около 3%. У всех млекопитающих масса переднего мозга превышает массу остальных отделов головного мозга: в разных группах она составляет 52—72% общей массы мозга головного; у приматов этот показатель возрастает до 76—80%, а у человека — до 86% (Никитенко, 1969).

Соотношение масс головного и спинного мозга максимально у человека (45 : 1), высоко у приматов и китообразных (10—15 : 1) и ниже у хищников, насекомоядных (3—5 : 1) и копытных (2,5 : 1). У рептилий оно всегда меньше единицы, а у птиц составляет 1 : 2 — 5 : 1. Спинной мозг с помощью проводящих путей (белое вещество) связан с двигательным центром коры полушарий, осуществляющим высший контроль над двигательными актами и управление сложными движениями. Спинные столбы белого вещества состоят из восходящих и нисходящих путей.

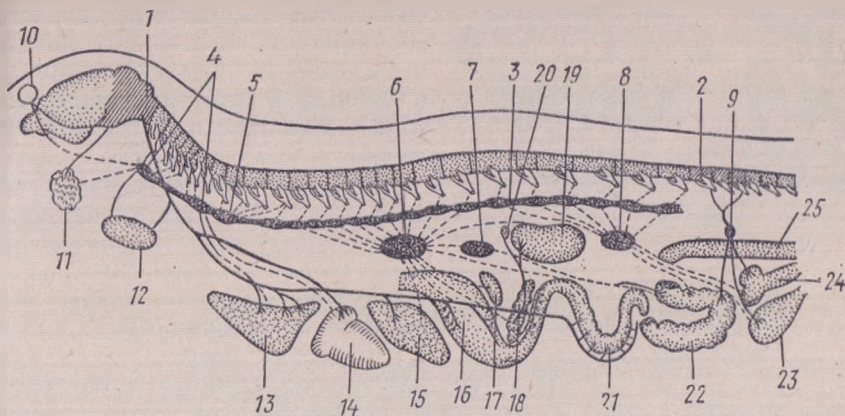


Рис. 109. Схема вегетативной нервной системы млекопитающих (по Астаину, 1958):

1 — парасимпатические центры в среднем и продолговатом мозге, 2 — то же, в крестцовом отделе спинного мозга, 3 — симпатический ствол, 4 — шейные узлы, 5 — звездчатый узел, 6 — чревной узел, 7 — передний и 8 — задний брыжеечные узлы, 9 — тазовый узел, 10 — глаз, 11 — слюнные железы, 12 — щитовидная железа, 13 — легкие, 14 — сердце, 15 — печень, 16 — желудок, 17 — селезенка, 18 — поджелудочная железа, 19 — почка, 20 — надпочечник, 21 — тонкая и 22 — толстая кишки, 23 — мочевой пузырь, 24 — матка, 25 — прямая кишка. Сплошные линии — иннервация парасимпатической системы, пунктир — иннервация симпатической системы

ловному мозгу волокон, несущих импульсы от органов чувств и энтеро-рецепторов (афферентная информация), тогда как в брюшных столбах преобладают волокна, несущие импульсы от мозга к мышцам и другим исполнительным органам (эфферентная информация). Короткие проводящие пути связывают соседние сегменты. Контроль высших центров головного мозга над работой спинного мозга достигает у млекопитающих наибольшего уровня.

Млекопитающие имеют 12 пар головных нервов; развивается XI пара — добавочные нервы (n. accessorius). Помимо иннервации основных органов чувств (обоняния, зрения, слуха) и мышечной системы головные нервы участвуют в образовании вегетативной нервной системы, контролирующей так называемые вегетативные процессы, не подчиняющиеся волевому (произвольному) контролю. Парасимпатическая нервная система образована черепными нервами продолговатого мозга и спинномозговыми нервами крестцового отдела. Симпатическая состоит из нервных узлов спинномозговых нервов шейного, грудного и поясничного отделов позвоночника (рис. 109). Основные системы органов снабжены окончаниями обеих систем. Параллельная иннервация объясняется противоположно направленным воздействием. Если импульсы одной из них оказывают возбуждающее влияние на функции органа, то импульсы другой системы обычно тормозят их. Антагонистическое влияние, совершенствуя регуляцию, значительно расширяет способность выносить угнетающие или чрезмерно возбуждающие внешние влияния (стресс), увеличивая шансы выживания организма в широком диапазоне условий.

Органы чувств по-разному развиты в отдельных отрядах млекопитающих. На первое место должно быть поставлено зрение для

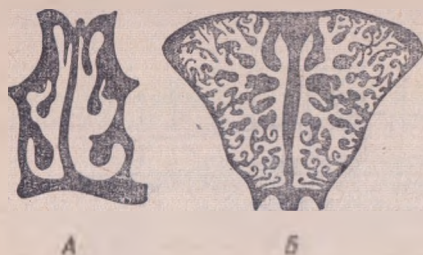


Рис. 110. Поперечный разрез задней части носовой полости млекопитающих. А — микросматик (человек); Б — макросматик (косуля)

видов. У разных отрядов и отдельных видов млекопитающих тонкость обоняния неодинакова. Сумчатые, насекомоядные, грызуны, неполнозубые, большинство хищников и копытных — так называемые макросматики, отличаются высоко развитым обонянием; оно используется при ориентации в пространстве, поисках пищи, в межвидовых и внутривидовых связях. Большинство приматов и ряд других млекопитающих обладают менее чутким обонянием (микросматики).

Органы обоняния располагаются в верхне-задней части носовой полости, где возникает сложная система раковин, покрытая слизистой оболочкой из обонятельного эпителия с рецепторными клетками, снабженными волосками. Аксоны этих клеток объединяются в группы, образуя волокна, входящие в обонятельные луковицы. Последние через цепь нейронов соединяются с центрами головного мозга. Сложность строения обонятельных раковин соответствует остроте обоняния (рис. 110).

У китообразных наличие обоняния и вкуса отрицалось и их называли аносматиками. Недавние исследования показали, что дельфины имеют пахучие железы, открывающиеся близ анального отверстия; животные способны определять по следам их секрета направление прошедшего стада; они воспринимают запах крови как сигнал опасности. В ротовой полости усатых китов имеются парные углубления на конце верхней челюсти, гомологичные яacobсонову органу других позвоночных. У корня языка зубатых китов расположены продолговатые ямки, напоминающие вкусовые сосочки других млекопитающих. Видимо, с их помощью киты распознают запахи и ориентируются, различая течения с разным химизмом. Мозг китообразных хотя и отличается редукцией обонятельных долей, но сохраняет в коре полушарий структуры, связанные с анализом химических сигналов.

Слух в жизни млекопитающих играет важную роль. Этому отвечает и сложное устройство голосового органа, производящего разнообразные звуки, часто образующие сложные сочетания, организованные во времени. По широте звукового диапазона млекопитающие превосходят птиц, широко используя как сверхзвуковые (выше 20 кГц), так и низкие частоты. Слух и звуковая сигнализация обслуживают важнейшие жизненные явления — поиски пищи, распознавание опас-

обитателей открытых пространств, обоняние и слух — для ночных и сумеречных животных, живущих в лесных и кустарниковых биотопах, порнников и обитателей водоемов.

Обоняние млекопитающих эффективнее, чем у других наземных позвоночных. Большая разрешающая способность хеморецептора позволяет различать отдельные специфические вещества (запахи) или их сочетания, характерные для вида, группы особей и даже инди-

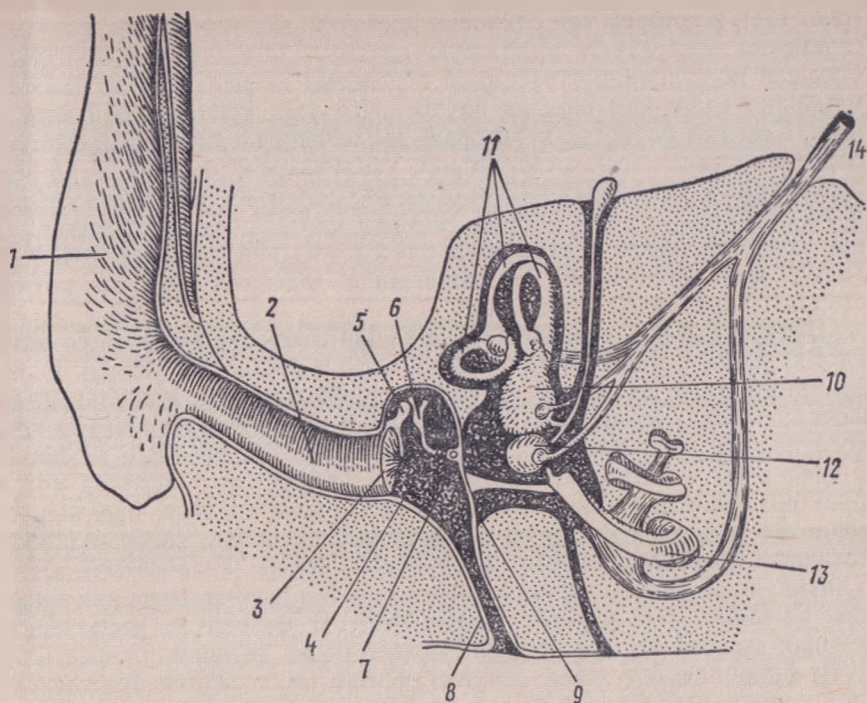


Рис. 111. Схема органа слуха млекопитающего (по Шмальгаузену):

1 — наружное ухо, 2 — наружный слуховой проход, 3 — барабанная перепонка, 4 — полость среднего уха, 5 — молоточек, 6 — наковальня, 7 — стремечко, 8 — евстахиева труба, 9 — круглое окно, 10 — овалный мешочек, 11 — полукружные каналы, 12 — круглый мешочек, 13 — улитка, 14 — слуховой нерв

ности, опознавание особей своего и чужих видов, различие индивидов в группе (стаде или стае), отношения родителей и детенышей и многое другое. Особенности слуха отличают разные отряды. Так, для эхолокации летучие мыши используют преимущественно сверхзвуковые частоты в пределах 40—80 кГц (ультразвуки), но издают и низкочастотные звуки до 12 Гц (неслышимые нашим ухом инфразвуки). Еще шире диапазон, используемый зубатыми китами, — от нескольких герц до двухсот килогерц. Усатые киты издают звуки низкой частоты (1—2 кГц) большой силы и продолжительности. Способностью к эхолокации наделены насекомоядные (землеройки) и некоторые грызуны, ведущие норный образ жизни. Различные диапазоны используются одним видом для различных целей — эхолокация и поиск добычи на высоких и сверхвысоких частотах, общение с особями своего вида — на относительно низких.

Орган слуха млекопитающих состоит из трех отделов: наружного, среднего и внутреннего уха. Наружное ухо (ушная раковина) и наружный слуховой проход представляют звуковую антенну-фильтр, способную отбирать и усиливать биологически важные для вида звуки, ослабляя посторонние шумы. Ту же роль выполняет среднее ухо

(рис. 111), в котором три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко — образуют рычажную систему, передающую колебания большей по величине барабанной перепонки на меньшую по площади мембрану овального окошка внутреннего уха, усиливая эти колебания. Костный барабан, в который заключена полость среднего уха, образует ряд камер — резонаторов, усиливающих биологически важные звуки. У некоторых видов, особенно норников, они иногда заполнены губчатой костной массой, гасящей паразитические шумы. Среднее ухо евстахиевой трубой соединяется с задней частью ротовой полости, что обеспечивает выравнивание давления воздуха по обе стороны барабанной перепонки.

Внутреннее ухо расположено в толще височной кости (в ее каменной части) и состоит из вестибулярного и слухового отделов. Вестибулярный отдел включает три полукружных канала и овальный мешочек; он служит органом равновесия и восприятия пространственного положения тела. Слуховой отдел образован круглым мешочком и связанной с ним улиткой, в которой расположен кортиева орган; функции последнего заключаются в первичном анализе, преимущественно частотном, и кодировании звуковых сигналов, которые в обработанном виде передаются в слуховой центр (анализатор) мозга. Улитка — спирально изогнутая перепончатая трубка, лежащая в костном футляре, — заполнена эндолимфой. В ее центре расположена идущая по всей длине базальная мембрана, на которой поперек натянуты фибриллы (слуховые струны). К ним прикасаются чувствительные клетки кортиева органа, воспринимающие колебания слуховых струн, настроенных на разную частоту. Импульсы, воспринятые чувствующими клетками, передаются нейронам, аксоны которых образуют слуховой нерв. Такой механизм обеспечивает тонкий анализ частотного спектра и временной организации звукового сигнала, принятого наружным ухом и переданного усиленным через среднее внутреннему уху.

Звуки млекопитающих в большей части производятся колебаниями голосовых связок верхней гортани. Ультразвуковые сигналы летучих мышей генерируются аппаратом рта или носа. У китообразных в образовании звуков участвуют гортань в целом, края черпаловидных хрящей, воздушные мешки носового прохода и наружное дыхание. Помимо голоса некоторые млекопитающие используют механические звуки: кланание и скрежетание зубами (хищники, некоторые грызуны и копытные, приматы), стук рогами, удары ногами о грунт (многие норные обитатели, копытные), шум от трения игл (дикобраз) и т. д.

Зрение служит третьим основным чувством млекопитающих. Для некоторых зверей, ведущих преимущественно дневной образ жизни и населяющих открытые биотопы, большая часть воспринимаемой информации поступает через зрительный канал. Значение зрения уменьшается у обитателей лесов, зарослей или травянистого покрова. У норников глаза иногда перестают функционировать, зарастая кожей (некоторые кроты, слепыши), или регистрируют лишь изменения освещенности (слепушонки, прометеева полевка). У китообразных глаза используются лишь для ближней ориентации. Глаза млекопитающих

расположены либо по бокам головы, обеспечивая почти круговой обзор, при котором бинокулярное зрение ограничено небольшим сектором, либо фронтально. В последнем случае общий обзор сокращается, но поле бинокулярного зрения увеличивается. Первый тип преобладает у копытных и грызунов, постоянно ожидающих нападения врагов; второй характерен для обезьян, ведущих древесный образ жизни, которым необходимо точно определять расстояния при прыжках с ветки на ветку, и для части хищников, особенно кошачьих, которые, нападая из засады, должны точно фиксировать расстояние до жертвы. Относительная величина глаз возрастает у животных с более острым зрением и у зверей с ночной активностью.

Глаз млекопитающих одет наружной оболочкой (склерой) из волокнистой ткани. В передней части склера переходит в прозрачную роговицу. Под склерой лежит сосудистая оболочка с кровеносными сосудами, питающими глаз. Между склерой и сосудистой оболочкой у некоторых зверей имеется слой клеток с кристалликами, образующий отражающее световые лучи зеркальце (tapetum), обуславливающее «свечение» глаза отраженным светом (хищники, копытные). Утолщаясь, сосудистая оболочка спереди переходит в радужину и ресничное тело (мышцы), при помощи которой происходит аккомодация глаза изменением формы хрусталика. Радужина играет роль диафрагмы, регулируя освещенность сетчатки изменением величины зрачка. Хрусталик линзообразной формы относительно мал у дневных млекопитающих и резко увеличивается у ведущих ночной образ жизни.

К внутренней стороне сосудистой оболочки прилегает сетчатка из наружного пигментного и внутреннего светочувствительного слоев. Колбочки не содержат жировых капель. Отличия между видами сводятся к вариациям в соотношении палочек и колбочек, колебаниях общего числа рецепторных клеток и их количестве на одно волокно зрительного нерва. У норных животных число рецепторных клеток и волокон нерва минимально (по Никитенко, 1969): у слепыша во всей сетчатке 800 тыс. рецепторов и 1900 волокон в зрительном нерве (соотношение 420 : 1). У ночных видов и обитателей зарослей оно выше: у ужа 6,7 млн. рецепторов на 8400 волокон (760 : 1), у желтогорлой мыши 19,6 млн. и 28 800 (680 : 1). Еще больше это число у обитателей открытых ландшафтов: так, у зайца-русака 192,6 млн. рецепторов и 167 400 волокон (115 : 1). У макаки-резуса (приматы) 124,4 млн. рецепторов на 1,2 млн. волокон (105 : 1), а у кожана (летучие мыши) лишь 8,9 млн. рецепторов на 6900 волокон (1130 : 1). Количество рецепторных клеток, в среднем приходящихся на одно нервное волокно зрительного нерва, наименьшее у приматов; это позволяет выявлять в рассматриваемом объекте больше деталей.

Многие млекопитающие обладают способностью различать цвета, но, видимо, слабее, чем птицы. С этим связана в среднем менее разнообразная расцветка млекопитающих. В то же время млекопитающие распознают особенности формы предметов или их частей, а также движения, позу и мимику. Это обеспечено не усложнением строения сетчатки, а зрительным анализатором в головном мозге, который у млекопитающих сложнее, чем у других позвоночных. Основную роль

играет зрительный центр коры полушарий переднего мозга, тогда как значение зрительной коры среднего мозга (передних холмов четверохолмия) уменьшается. Перенос основной обработки зрительной информации в полушарный центр переднего мозга открыло возможности не только для визуальной ориентации в пространстве, но и для усложнения и обогащения зрительных связей между особями. Возникли и широко используются млекопитающими «языки формы, поз, жестов и мимики». Они служат упорядочению отношений в популяциях и образованию группировок с согласованным поведением сочленов (см. ниже). Окраска и форма тела животных под действием естественного отбора приобретали маскирующее значение (криптическая окраска) или служили демонстрацией при угрожающем поведении.

Кожная чувствительность млекопитающих обеспечивается рецепторами тепла и холода (термочувствительность), давления и прикосновения (осязание). На участках тела, чаще приходящих в соприкосновение с окружающими предметами, млекопитающие имеют особые длинные и жесткие волосы — вибриссы. Их корни связаны с окончаниями нервов. Особенного развития вибриссы обычно достигают на морде (см. рис. 79).

Поведение и образ жизни

Общие особенности поведения. Высокоорганизованная нервная система и разрешающие способности органов чувств обеспечивают сложное отражение внешнего мира в мозге и соответственно гибкое поведение большинства млекопитающих. В его основе лежат механизмы, общие всем животным: «биологические часы», управляющие циркадными ритмами, совокупность простых безусловных рефлексов и их сложных сочетаний — инстинктов — и, наконец, способность к тонкому анализу и восприятию внешних воздействий, сопровождающемуся образованием условных рефлексов (временных связей) и накоплением индивидуального опыта. Это невозможно без существования наследственной, генетически закрепленной памяти (основы безусловных рефлексов и инстинктов) и текущей памяти в виде временных связей. То и другое в совокупности составляет «оперативную память». На ее основе оценивается ситуация по принятой органами чувств информации о состоянии среды и организма и выбирается оптимальный вариант действия.

Млекопитающие выделяются среди других животных богатством оперативной памяти и соответственно — сложным поведением. Его приспособительный характер усиливается так называемым импринтингом, или запечатлением, — стойким, обычно пожизненным воздействием первых «впечатлений», воспринятых в детском возрасте, на все последующее поведение. Импринтинг — это достройка и приспособление функциональных систем организма соответственно конкретным условиям избранного места обитания. Поэтому нервная деятельность млекопитающих отличается высокой степенью подвижности, богатством и сложностью связей с окружающей средой и в то же время

тонким приспособлением к местным условиям. Образуя группы индивидов, млекопитающие эффективно используют ресурсы среды и уменьшают неблагоприятные воздействия, коллективно создавая запасы пищи, устраивая норы и другие убежища с благоприятным микроклиматом, объединяя усилия в защите от врагов и при поисках пищи. Такие зародыши «социальных» элементов в популяциях млекопитающих представлены богаче и разнообразнее по сравнению с пресмыкающимися и даже с птицами.

Врожденная, или инстинктивная, деятельность млекопитающих сложнее и подвижнее, чем у других позвоночных. Возникает и широко используется способность предвидеть ход многих повторяющихся событий и принимать соответствующие решения (экстраполяционные рефлексы). Она, видимо, отсутствует у низших позвоночных, свойственна разным группам птиц и значительно богаче и четче выражена у млекопитающих (Л. В. Крушинский).

Популяционная организация и образ жизни. Усложнение внутривидовых связей сопровождается образованием временных или стойких группировок особей на основе общения и согласованного поведения. Так возникает «этологическая» структура популяций. Она соответствует образу жизни и способу размножения вида. Живущие в норах или пользующиеся постоянными убежищами млекопитающие обычно ведут одиночный или семейный образ жизни, занимая определенные участки, защищаемые от вторжения чужаков (многие грызуны, насекомоядные, хищники). Преимущества такого «землепользования» заключаются в ослаблении конкуренции из-за пищи и убежищ и в относительно равномерном использовании территории. Крупные подвижные животные, особенно копытные, образуют кочующие стада или стаи. Кочевки уменьшают опасность истощения пастбищ, а объединение в группы увеличивает защиту против хищников. У китообразных и ластоногих объединение в стада увеличивает возможности обнаружения скоплений корма.

Промежуточное положение между одиночным и стадным образом жизни занимают колониальные поселения грызунов (сурков, сусликов и др.) или зайцеобразных (пищух). Они существуют в местах с достаточным количеством корма и обеспечивают лучшие возможности для обнаружения приближающихся хищников, особенно птиц. При тесном сожительстве и постоянном общении соседей эти животные в пределах поселения имеют свои индивидуальные или семейные участки. Привлеченные благоприятными условиями (пища, убежища), в таких колониях часто поселяются и другие виды, ведущие одиночный образ жизни (рис. 112).

В стадах животных с номадным (кочевым) образом жизни и в поселениях видов, ведущих одиночный или семейный образ жизни, образуются группы особей, поддерживающих более частые контакты и нередко действующих совместно. Такие «парцеллярные группировки», «большие семьи», или кланы, эффективнее обеспечивают размножение, одновременно упорядочивая потребление кормов, облегчая создание убежищ, укрытий и троп на местах обитания. Контакты и частое взаимодействие животных в таких группировках на более

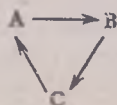


Рис. 112. Схема колонии большой песчанки:

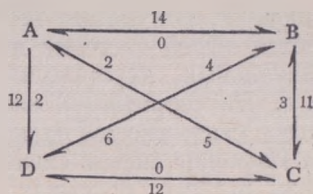
А — большая песчанка; Б — полуденная песчанка; В — тушканчик-емуранчик; Г — заяц-толай; Д — лисица; Е — хорек перевязка; Ж — ящурка; З — степная черепаха; И — орангомийник; К — щитомордик; Л — степная агама; М — зеленая жаба

широкой основе обеспечивает воспитание молодняка и обогащение его опытом предшествовавших поколений.

Структура популяций возникает в ходе общения животных, отражая их видовые и индивидуальные особенности. Основной образованности популяционной структуры служит «ранжирование» особей, приобретающих разное положение в группе: «доминанты», «субдоминанты» и «подчиняющиеся». Система «рангов» в популяции обычно сложна и всегда подвижна. У млекопитающих, особенно стадных, она приобретает особую сложность. Встречаются «круговые» системы соподчинения и существуют параллельные, не совпадающие системы соподчинения, обслуживающие разные стороны жизни группы (рис. 113). Приобретение особью положения в группе обычно связано с ее наследственными особенностями, состоянием и опытом. Доминант теряет ранг в результате ошибки, болезни или появления более сильного соперника. Такая подвижность системы рангов обеспечивает высокие способности группы приспосабливаться к меняющимся условиям существования. Ранжирование обычно сопровождается стычками между претендентами, особенно острыми у стадных животных, в период спаривания образующих гаремы. Эмоционально напряженные бои самцов в это время могли бы часто кончаться гибелью соперников, если бы в ходе естественного отбора орудия нападения не приобрели «турнирного», относительно безопасного характера (рис. 114) или не возникли защитные приспособления, подобные «калкану» кабанов — мощной, упругой соединительнотканной жировой подушки на плечах, защищающей от клыков соперника.



* Кольцевое доминирование



Сложное доминирование

Рис. 113. Системы «ранжирования» (соподчинения) в разных популяционных группировках (по Смес).

Буквами обозначены отдельные особи, цифрами — число случаев доминирования

В некоторых группах намечается разделение обязанностей. Так, в стаях (прайдах) львов самцы преимущественно заняты охраной охотничьей территории от вторжения чужаков (членов соседних прайдов), а самки добывают пищу и заботятся о молодняке. В стаях (больших семьях) волков при нападении на крупную добычу одни гонят ее, тогда как другие стремятся перерезать ей путь или нападают из засады.



Рис. 114. Борющиеся самцы европейской косули. Рога — турнирное, а не боевое оружие (по С. Северцову)

Сложная внутрипопуляционная структура изменяет характер действия естественного отбора: наравне с индивидуальным происходит и отбор групп с лучшей организацией. Расчлененная на парцеллярные группировки, популяция не теряет своей целостности, которая обеспечивается общей системой внутрипопуляционных связей (химических, визуальных, акустических), устройством общих нор, троп, гнезд и т. п. На территории, занятой популяцией, возникает «сигнальное поле», связывающее парцеллы в единую популяцию (Н. Наумов, 1975). Изучение систем сигнализации и сигнальных полей имеет практический интерес, открывая возможности управления размещением, численностью и поведением полезных и вредных диких животных с помощью технического воспроизведения сигналов или их систем. Существует обмен особями и между популяциями; он осуществляется при расселении молодняка. При созревании меняется состояние молодых животных (повышается уровень и изменчивость их метаболизма, растет нервная возбудимость). В это время они покидают знакомую территорию в поисках партнера и новых мест обитания. Как показало мечение, расселяющийся молодняк совершает обычно ненаправленные передвижения, в десятки и сотни раз превышающие нормальную подвижность взрослых.

Биологические (годовые) циклы неодинаковы у млекопитающих с разным образом жизни. Время рождения молодых всегда приходится на наиболее благоприятный для их роста и развития период, в большинстве случаев на весну — начало лета. Время спаривания обуславливается длительностью беременности (иногда увеличивающейся паузой, см. выше) и может приходиться на разные сезоны года: весной (у грызунов и насекомоядных), зимой (у собачьих), осенью (у копытных), летом (у куниц) или сразу после родов (ластоногие). У плодовых млекопитающих, приносящих несколько выводков в год (мелкие грызуны), размножение при благоприятных условиях может продолжаться в течение всего года (мыши, полевки, лемминги).

После подрастания молодых животных с одиночным образом жизни происходит распадение семей и расселение (дисперсия) молодняка. У стадных форм молодняк либо продолжает держаться вместе с самками, либо образует отдельные группы. Осенью млекопитающие готовятся к зимовке; в это время животные накапливают жировые резервы, меняют летний волосной покров на зимний, некоторые виды запасают корма. Одновременно происходит перестройка популяционной структуры; к холодному времени мелкие группы животных часто объединяются в более крупные. В норах грызунов (мышей, полевок), летом живущих одиночными семьями, обнаруживали по 20—30 зверьков в одном убежище. Многие копытные к зиме объединяются в крупные стада, что благоприятствует миграциям и жизни на зимних пастбищах. Образование группировок позволяет хищникам (волкам и др.) добывать крупных животных. Лишь мелкие хищники (куницы), активные в зимний период насекомоядные, некоторые грызуны и зайцы продолжают одиночное существование.

В спячку, или зимнее оцепенение, впадают многие млекопитающие, но характер этих явлений в разных отрядах неодинаков (с. 222).

Спячка отсутствует у копытных, ластоногих и китообразных, ведущих кочевой (номадный) образ жизни. У белок в суровое зимнее время лишь сокращается активность. У некоторых хищников (медведи, барсуки и др.) спячка принимает форму подавления двигательной активности при сохранении высокого уровня обмена и температуры тела. Более глубокий сон свойствен некоторым грызунам (хомякам) и летучим мышам. Настоящая спячка с полным оцепенением и резким снижением температуры тела свойственна некоторым насекомоядным, наземным беличьим (сурки и суслики), соням и тушканчикам. Она может служить способом переживания не только зимы, но и летней засухи.

Миграции свойственны широкому кругу млекопитающих. Хищники в поисках добычи меняют места обитания в разные сезоны, перемещаясь на сравнительно небольшие расстояния. Ограниченные сезонные кочевки совершают многие грызуны. Значительные кочевки свойственны большинству стадных видов. На сотни и даже тысячи километров мигрируют некоторые копытные (северный олень), ластоногие и китообразные, а также некоторые летучие мыши. Сезонные кочевки этого рода, как и перелеты птиц, повторяются ежегодно и совершаются по определенным миграционным путям. Сезонные миграции надо отличать от расселения молодняка, в годы подъемов численности часто принимающего характер массового выселения (эмиграция). Именно таковы по преимуществу «миграции» белок и нашествия леммингов, а также «сезонные кочевки» песцов, проникающих в южную тайгу.

Географическое распространение. Изучение особенностей распространения млекопитающих, как и других групп животных, позволило провести зоогеографическое районирование Земли. Австралийская область характеризуется господством разнообразных сумчатых; только здесь сохранились самые примитивные млекопитающие — однопроходные. Из плацентарных здесь наиболее разнообразны летучие мыши. Немногие грызуны объединяются в эндемичное семейство *Hudromyidae*. Человек завез сюда крыс и собаку динго, а в последнее время были акклиматизированы кролик, многие копытные, некоторые хищники и др.

Неотропическая область (Центральная и Южная Америка) имеет богатую и разнообразную фауну млекопитающих. Около 30 видов сумчатых опоссумов экологически замещают практически отсутствующих насекомоядных. Только здесь встречаются муравьеды, ленивцы, броненосцы (отряд неполнозубые). Много летучих мышей (включая и кровососущих вампиров). Эндемичны разнообразные грызуны (агути, шиншиллы, нутрии, древесные дикобразы и др.) и широконосые обезьяны (капуцины, игрунки и др.). Из непарнокопытных встречаются только тапиры. Малочисленны и парнокопытные: своеобразные свиньи — пекарни, безгорбые верблюды — ламы, маленький примитивный олень *Pudu*. Из хищников наиболее разнообразны лишь еноты.

В Эфиопской области (Африка, кроме северных ее районов) эндемичны даманы и трубнозубые. Разнообразны насекомоядные (златокроты, выдровые землеройки, прыгунчики и др.) и грызуны (шиполюстые летяги, земляные белки, кафрский долгоног, землекопы и др.).

Парнокопытные представлены большим числом видов разнообразных антилоп, буйволом, жирафами, бегемотами, свиньями, непарнокопытные — носорогами и зебрами. Характерен африканский слон. Разнообразны хищники (особенно виверры), но часть из них выходит за пределы области (лев, леопард, гепард, гиены). Много обезьян семейства маркусов; эндемичны ставшие очень редкими гориллы и шимпанзе (сем. человекообразных обезьян). Для выделяемого в отдельную область Мадагаскара особенно характерны низшие обезьяны — лемуры и наиболее примитивные насекомоядные — тенреки, или щетинистые ежи.

Фауна Восточной (Индо-Малайской) области (Юго-Восточная Азия и Малайский архипелаг) разнообразна, хотя и имеет много общих элементов с соседними областями. Только здесь встречаются виды отряда шерстокрылов, два семейства низших приматов — тупайи и долгопяты, из человекообразных обезьян — гиббоны и орангутаны. Из грызунов разнообразны белки, летяги и мышинные. Много летучих мышей. Характерен индийский слон. Разнообразны парнокопытные (свиньи, быки, олени). Непарнокопытные представлены тапирами и носорогами. Из хищников наиболее своеобразны кошки (тигр и мелкие кошки) и панды.

В обширной Голоарктической области, включающей Северную Африку, Европу, большую часть Азии и Северную Америку, эндемичен лишь отряд зайцеобразных. Из насекомоядных наиболее характерны кроты, ежи, землеройки. Рукокрылых мало. Приматы практически отсутствуют. Из разнообразных грызунов характерны сурки, суслики, бобры, тушканчики. Относительно мало парнокопытных (лоси, олени, козлы, бараны). Из хищников наиболее широко распространены куньи и собачьи (волк, лисица, песец). Млекопитающие Евразии (Палеарктика) и Северной Америки (Неоарктика) часто представлены одинаковыми или близкими видами (медведи, рыси, волки, бобры, зайцы, зубр и бизон и т. п.). Только в Палеарктике встречаются вухоль, кабан, верблюды, лошадь Пржевальского и ряд других видов, только в Неоарктике — опоссумы (два вида), енот, скунс, гоферы, вилорогая антилопа и др. Относительная бедность фауны Голоарктики определяется северным ее положением.

В морях средних и высоких широт обеих полушарий распространены ластроногие. Китообразные заселяют все моря и океаны; киты более разнообразны в средних и высоких широтах, дельфины — в тропической зоне.

Положение млекопитающих в биоценозах. Заселяя практически всю Землю, млекопитающие занимают в биоценозах суши и морей экологические ниши как первичных потребителей растительных кормов (грызуны, зайцеобразные, копытные, хоботные, сирены, ленивые даманы, в значительной части приматы), так и плотоядных, обычно подразделяемых на «мирных» (насекомоядных, планктоноядных), поедающих мелких животных, и «хищных», нападающих на крупную активную добычу. К первым относятся насекомоядные, рукокрылые (исключения нектарососов и плоядных крыланов), неполнозубые, трубкозубы и усатые киты; ко вторым — зубатые киты, ластроногие и хищные

Смешанное питание встречается среди грызунов, хищных и приматов. Занимая верхние звенья цепей питания, млекопитающие, как птицы и насекомые, оказывают влияние на эволюцию растений. Примером служат расцветка, формы, вкус плодов и запах цветов, привлекающих внимание животных с высоко развитыми органами чувств, развитие колючек и появление алкалоидов, уменьшающих поедание растений, и т. д. Существуют приспособления для прикрепления семян и спор к животным-распространителям.

С деятельностью млекопитающих связана устойчивость биогеоценозов. Вымирание или истребление роющих грызунов (полевок, песчанок) в пустынях и степях сопровождается разрастанием немногих видов растений (многолетников, дерновинных злаков) и исчезновением или сокращением количества видов двудольных и однолетних-эфемеров, что обедняет, а иногда и губит пастбища. Умеренный выпас копытных способствует поддержанию высокой производительности травостоя пастбищ, а исключение пастбы, как и перевыпас, приводит к гибели степного растительного покрова. Все это свидетельствует о тесных взаимосвязях растений и животных в биогеоценозах. По численности и биомассе среди позвоночных в водоемах млекопитающие уступают рыбам, а на суше обычно занимают первое место. В годы подъемов численности мелкие млекопитающие, особенно полевки и мыши, могут достигать плотности в 100—200 зверьков на 1 га, в скоплениях их число поднимается до 1—5 на 1 м². В годы депрессии численности они сохраняются только в стациях переживания, всего на 1—10% пригодной площади, населяя ее с плотностью менее 10—15 зверьков на 1 га. Крупные копытные и ластоногие при миграциях или на местах размножения также образуют огромные скопления на ограниченной площади. В остальное время они держатся небольшими группами по 1—5 зверей на 1000 га. Плотность населения крупных хищников (кошки, собачьи) в благоприятных условиях обычно не превышает 1—3 на 1000 га. Мелкие хищники (куньи) имеют в 2—3 раза более высокую плотность.

Значение млекопитающих для человека

Полезные млекопитающие многочисленны и разнообразны. Среди давно прирученных домашних животных они занимают более 60% (15 видов). К их числу надо прибавить разводимых в клетках пушных зверей, находящихся на разной стадии домостикации (примерно 20 видов), а также многочисленных лабораторных животных (крысы, мыши, морские свинки и многие другие). Разведение в неволе сопровождается выведением новых пород этих животных. Число пород собак достигает примерно 200 и продолжает увеличиваться; у кроликов известны более сотни пород; среди лабораторных животных множится число генетически чистых линий мышей и крыс. Продолжается одомашнивание новых видов: лося как транспортного животного, оленя-марала для получения пантов; новых пушных зверей и лабораторных животных. Для улучшения имеющихся и получения новых пород используется гибридизация домашних животных с дикими видами.

Охотничье-промысловые животные приносят немалый доход во многих районах. Успешная охрана их запасов и восстановление численности почти уничтоженных хищнической эксплуатацией в дореволюционной России соболя, бобра, калана, котиков и других животных увеличило охотничьи богатства нашей страны; успешная акклиматизация американских грызунов — ондатры и нутрии — также расширило их. Добыча соболя, куницы, белки, песца, лисицы и других пушных зверей вместе с развивающимся разведением наиболее ценных пушных видов в неволе обеспечивают потребности страны в пушнине. Основными промысловыми видами лесной зоны остаются белка, соболь, куница, горностай, лисица и зайцы. В связи с ростом численности ценных куньих белка уступила им первое место (по стоимости добываемых шкур). В тундровой зоне основное значение сохраняют песец и заяц-беляк, в степях и пустынях — лисица, заяц, мелкие куньи, суслики; в долинах рек — ондатра, водяная крыса, выдра, а на юге — нутрия; в горных районах важное значение имеют сурки. Другие виды (медведи, кошки и др.) составляют лишь малую долю добываемой пушнины. Дикие копытные, численность которых во многих местах заметно увеличилась, служат важным источником мяса и шкур: северные олени в тундре, лоси и олени в лесной зоне, сайга в степях и полупустынях. Особое место занимает морской зверобойный промысел, производимый либо на лежбищах (котики), куда звери приходят для размножения, либо с морских судов (китобойный и тюлений промысел). В первом случае ведется правильное хозяйство с регулируемым отловом животных (преимущественно молодых самцов). Морской китобойный промысел регулируется международными соглашениями, пока не всегда гарантирующими сохранение основного поголовья животных, численность которых заметно убывает. Продуктами морского промысла служат не только шкуры (мех) животных, но и их жир и некоторые другие ценные продукты (например, спермацет кашалотов).

В список вредных животных включают хищников, нападающих на домашних животных и человека, вредителей леса и сельскохозяйственных растений, хранителей и распространителей болезней человека и домашних животных. Нападения крупных хищников (тигр, лев, леопард, волки, гиены, медведи и др.) на человека достаточно редки и обычно производятся особями, потерявшими способность добывать естественную добычу. Такие «людоеды», безусловно, подлежат истреблению. Нападение волков на человека почти всегда связано с их заболеванием бешенством. Необходимо ограничивать численность волков и других хищников в местах, где они нападают на сельскохозяйственных животных; однако не следует преувеличивать их вредность. Резкое сокращение численности крупных хищников вынуждает принять меры к их охране: в нашей стране запрещен отстрел белого медведя, тигра, снежного барса.

Посевам, посадкам и пастбищам вредят грызуны и зайцеобразные. Их вредность увеличивается тем, что многие полевки и мыши способны к массовым размножениям, когда вред от них резко возрастает. В садах существен вред от сонь и мышей. Истребление вредителей

сельского и лесного хозяйства ведется преимущественно ядохимикатами, что позволяет уменьшить их численность, но нередко отравляет окружающую среду и не устраняет опасности повторных массовых размножений. Разработка новой стратегии борьбы с вредителями этой группы должна быть первоочередной задачей зоологов.

Многие млекопитающие служат хранителями и распространителями опасных заболеваний человека и домашних животных, а также прокормителями переносчиков этих заболеваний: клещей, блох, вшей, москитов. Сурки, суслики, песчанки, некоторые полевки, мыши и другие грызуны (всего около 200 видов) хранят и распространяют чумного микроба. Водяные крысы и другие гигрофильные полевки, зайцы (всего более 60 видов) распространяют туляремию. Передаваемые клещами вирусные инфекции, особенно энцефалиты, связаны с прокормлением этих переносчиков мелкими млекопитающими (личиночно-нимфальные фазы) и крупными млекопитающими — хищниками, копытными (взрослые клещи). Близкий круг носителей существует у геморрагических лихорадок, клещевого сыпного и возвратного тифов. Пустынные грызуны (песчанки) оказываются хозяевами кожного лейшманиоза, а собаки — висцерального лейшманиоза. Без участия переносчиков млекопитающие хранят и передают инфекцию бешенства (хищные, некоторые летучие мыши), эризипилоида, лептоспирозов и листериоза (полевки, крысы, мыши, насекомоядные, хищные и копытные). Многие из этих инфекций имеют природные очаги, т. е. постоянно существуют в природе. Человек может заболеть, попав на территорию очага и вступив в контакт с больным зверьком или зараженным переносчиком (блохой, клещом и т. п.). Теория природной очаговости болезней, разработанная акад. Е. Н. Павловским и его учениками, стала научной основой борьбы с этими болезнями, в результате которой многие очаги были ликвидированы или подавлены.

Использование полезных диких животных и борьба с вредителями сельского хозяйства и здоровья человека требуют глубокого изучения структуры их популяции и динамики численности. В обоих случаях это одна и та же задача управления изменениями численности экономически важных видов, по обратным целями. Она сводится к выработке стратегии и определению средств и способов воздействия на популяции. Все чаще при этом начинает использоваться сложная вычислительная техника, позволяющая уточнить и детализировать прогноз событий в популяциях экономически важных видов млекопитающих.

Рекомендуемая литература

Общая

- Курс зоологии* /Под ред. Матвеева Б. С. — М.: Высшая школа, 1966, т. 2.
Наумов С. П. Зоология позвоночных. — М.: Просвещение, 1973.
Огнев С. И. Зоология позвоночных. — М.: Советская наука, 1945.
Карташев Н. Н. и др. Практикум по зоологии позвоночных /Карташев Н. Н., Соколов В. Е., Шилов И. А. — М.: Высшая школа, 1969.
Гуртовой Н. Н. и др. Практическая зоология позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся /Гуртовой Н. Н., Матвеев Б. С., Дзержинский Ф. Я. — М.: Высшая школа, 1978.
Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. — М.: Советская наука, 1947.
Ромер А. Ш. — Палеонтология позвоночных. М., 1939.
Гриффин Д. Э., Новик Э. Живой организм. — М.: Мир, 1973.

Специальная

- Барабани-Никифоров И. И., Формозов А. Н.* Териология. — М.: Высшая школа, 1963.
Благосклонов К. Н. Охрана и привлечение птиц. — М.: Просвещение, 1972.
Млекопитающие Советского Союза /Под ред. Гептнера В. Г., Наумова Н. П. — М.: Высшая школа, 1961—1976, т. 1, 2.
Гинецинский А. Г. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. — М.: Наука, 1964.
Птицы Советского Союза /Под ред. Дементьева Г. П., Гладкова Н. А. — М.: Советская наука, 1951—1954, т. 1—6.
Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. — Л.: Наука, 1975.
Друшиц В. В., Обручева О. П. Палеонтология. — М.: МГУ, 1962.
Дювиньо П., Танг М. Биосфера и место в ней человека. — М.: Прогресс, 1968.
Жизнь животных. — М.: Просвещение, 1968—1971, т. 4—6.
Зедлаг У. Животный мир Земли. — М.: Мир, 1975.
Калабухов Н. И. Спячка животных. — Киев: Изд-во Харьков. ун-та, 1956.
Карташев Н. Н. Систематика птиц. — М.: Высшая школа, 1974.
Никитенко М. Ф. Эволюция и мозг. — Минск: Изд-во Наука и техника, 1969.
Биология лесных зверей и птиц /Под ред. Новикова Г. А. — М.: Высшая школа, 1975.
Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975.
Орлов Ю. А. В мире древних животных. — М.: Наука, 1968.
Промптов А. Н. Птицы в природе. — М.: Учпедгиз, 1957.
Промптов А. Н. Очерки по биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.—Л.: Наука, 1956.
Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1967.
Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. — М.: Изд-во МГУ, 1967.
Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. — М.: Высшая школа, 1971.
Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. — М.: Высшая школа, 1973, т. 1; 1977, т. 2; 1979, т. 3.
Терентьев П. В. Герпетология. — М.: Высшая школа, 1961.
Формозов А. Н. Спутник следопыта (любое издание).
Шилов И. А. Регуляция теплообмена у птиц. — М.: Изд-во МГУ, 1968.
Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. — М.: Наука, 1964.

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ
И ТЕРМИНОВ

- Австралопитеки 179
Агама пустынная 30
— хоросанская 57
Агамы 22, 28, 38, 51, 53, 57, 60
— летучие драконы 22, 27, 28, 58
— степные 22, 27, 246
— шипохвосты 22
Агути 184, 249
Аист 81, 82, 118, 135, 139, 157, 158, 159
— белый 81
— черный 81
Аистообразные 74, 81, 139
Аккомодация 143
Акклиматизация 183, 188, 193, 249
Аллигатор миссисипский 27, 62
Аллигаторы 26, 58
Аллотерии 167
Альбатрос 80, 119, 136, 141
— странствующий 75
Амнион 5
Амниоты 4
Амфисбены 23, 27, 28
Анабиоз 138
Анаконда 62
Анамнии 4
Анапсида 17, 35, 36
Антилопа вилорогая 250
Антилопы 194, 201, 202, 210, 250
Аптракозавры 8
Аптерии 105
Аргусы 86
Архар 194
Археоптерикс 71, 72, 73
Архозавры 13, 15, 16, 17, 28, 64, 70,
163
Аспидовые 25
Аспиды 25
Атерии 167
Баклан 75, 80, 81, 103, 117, 121, 135,
157
Бандикуты 170, 171
Бантенг 194
Бараны 194, 250
— дикие 194
Барс снежный 252
Барсуки 188, 197, 222, 233, 249
— сумчатые 171
Бегемоты 193, 198, 250
Бекас 75, 146
Беличьи 182, 219, 235
Белка обыкновенная 183, 196
Белки 181, 182, 195, 201, 212, 219,
221, 233, 235, 249, 250, 252
— земляные 183, 249
— пальмовые 182
Белозубка крошечная 173
— малютка 195
Белуха 187, 196
Беркут 85, 160
Бескрылы 78
Бизон 194, 204, 213, 250
Бобровые 181
Бобры 181, 195, 202, 203, 212, 250, 252
— американские 181
— обыкновенные 181
Бородатковые 98
Ботропс островной 51
Брахизавр 14
Броненосцы 179, 180, 201, 249
Буйвол азиатский 194
— африканский 194
Буйволы 250
Буревестники 119, 141
Буревестникообразные 74, 79
Бурундуки 182, 212, 215, 222
Бутылконосы 187
Бык первобытный 194
Быки 194, 226, 233, 250
Вампиры 176, 212, 249
— ложные 176
Вальдшнепы 89, 94, 133
Варан комодский 22, 23, 58
— серый 22, 23, 58
Вараны 22, 38, 49, 55, 62
— безухие 23
Василиск шлемоносный 30
Верблюд двугорбый 194
— одногорбый 194
Верблюды 194, 197, 198, 229, 250
Веретеница 22, 50

- Веретеницевые 22
 Вертишейка 98
 Веслоногие 74, 80, 106, 130, 139, 148, 157
 Виверры 189, 250
 Викунья 194
 Водосвинки 184
 Волк сумчатый 171
 Волки 188, 212, 216, 220, 234, 235, 247, 248, 250, 252
 Вомбаты 170, 171
 Вонючки 188, 202
 Воробьи 116, 123, 151, 152
 — африканские 134
 — домовые 102, 158, 160
 — полевые 102
 — черногрудые 160
 Воробьиные 106, 124, 132, 133, 135, 136, 138, 139, 141, 146, 147, 150, 152, 153, 155
 — кричащие 99
 — насекомоядные 121
 — певчие 99
 — примитивные 99
 Воробьинообразные 74, 98
 Ворон 100, 136, 141
 Ворона 100, 116, 135, 136, 147, 148
 — серая 141, 151, 160
 Вороновые 99, 121, 135, 139, 141, 147, 152, 159
 Восьмизубые 185
 Выделительная система млекопитающих 226, 227, 228
 — — пресмыкающихся 45, 46, 47, 48
 — — птиц 129, 130
 Выдра 188, 195, 203, 210, 252
 Выпь 81
 Выхухоль 172, 195, 196, 202, 203, 210, 221, 250
 Вьюрковые 102, 121
 Вяхирь 92, 94

 Гавиалы 26
 Гага обыкновенная 75, 83
 Гагарообразные 74, 79
 Гагары 116, 117, 120, 139, 153, 157
 Гадюка обыкновенная 50, 60, 62
 — степная 61
 Гадюки 26, 55, 58, 60
 — африканские 54
 Гадюковые 25
 Гаттерия 13, 19, 20, 29, 31, 35, 48, 62
 Геккон андамский 22
 — гребнепалый 22
 — каспийский 27
 — степной 21
 — токи 22
 — шишкохвостый 22
 Гекконы 21, 22, 51, 53, 58, 60
 Гепард 189, 200, 210, 211, 250
 Гесперорнисы 72, 73

 Гиббон 179, 196, 250
 Гиены 189, 250, 252
 Глиптодоны 179
 Глухарь 86, 116, 133, 149, 157
 Гнезда 133, 134, 148
 Гоацин 87
 Гоголь 83
 Голенастые 74, 81, 139, 147, 152
 Голубеобразные 74, 91
 Голубок морской 90
 Голубь 91, 108, 111, 119, 120, 122, 123, 124, 132, 135, 139, 141, 142, 146, 150, 152, 157
 — декоративный 161
 — почтовый 120
 — сизый 92, 161
 — странствующий 92
 Гомойотермность 56, 65
 Горилла 179, 250
 Горихвостки 101
 Горлица 134
 — кольчатая 92, 159
 Горностай 188, 233, 235, 252
 Гоферы 181, 250
 Грач 100, 116, 148, 150, 160
 Грифы 85, 136
 — американские 84
 — черные 85
 Грызуны 167, 169, 180, 185, 195, 201, 202, 210, 212, 216, 220, 221, 223, 230, 231, 234, 235, 240, 241, 242, 243, 245, 248, 251, 252, 253
 Гуанако 194
 Гуахаро 95, 145
 Гусеобразные 74, 82, 103, 106, 107, 117, 121, 131, 133, 135, 138, 139, 146, 150, 152, 158, 160
 Гусь 82, 83, 112, 121, 133, 135, 142, 148, 149, 150, 152, 157
 — белый 77
 — серый 83, 161
 — сухонос 161
 Гурза 60, 62

 Даманы 167, 190, 191, 218, 249
 Движение
 — млекопитающих 172, 173, 177, 178, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 195, 196, 200, 203, 204, 207, 208, 210, 211, 212
 — пресмыкающихся 14, 22, 23, 26, 27, 28, 29, 36, 43, 45, 53, 70
 — птиц 72, 105, 107, 113, 115, 116, 117, 118, 119, 120
 Двуходки 23
 Дельфин афалина 211
 Дельфины 187, 203, 207, 218, 233, 250
 — речные 187
 Джейраны 194, 196
 Диапсиды 13, 35, 36, 64
 Диатримообразные 74

- Дикобразы 182, 184, 195, 200, 242
 — древесные 184, 249
 Диморфизм половой 133
 Динозавры 28, 64
 — птицетазовые 14, 15, 17
 — утконосные 15
 — ящеротазовые 14, 17
 Диплодок 14
 Долгоног кафрский 181, 249
 Долгоноги 181, 195
 Долгопяты 178, 250
 Дроздовые 101
 Дрозды 101, 116, 124, 150, 157
 — певчие 135
 — рябинники 152
 Дронг 92
 Дрофа 77, 89, 103, 138, 157
 Дрофины 88
 Дубонос 121
 Дыхательная система млекопитающих
 185, 189, 209, 222, 223, 224
 — — пресмыкающихся 38, 42, 43
 — — птиц 109, 114, 115, 124, 126, 127
 Дюгони 191
 Дятлообразные 74, 97, 139
 — примитивные 98
 Дятел большой пестрый 98, 124, 134,
 139, 148
 — черный 94, 98
 Дятлы 113, 121, 132, 133, 135, 140,
 146, 152, 156, 159

 Еж 200, 243, 250
 — обыкновенный 172
 — ушастый 172
 Ежи щетиновые 250
 Ежовые 172
 Енот-полоскун 188
 Еноты 188, 222, 249, 250
 Ехидна 165, 169, 200, 202, 218

 Жаба зеленая 246
 Жаворонковые 99
 Жаворонок 157, 159
 — рогатый 77
 — черный 77
 Жако 94
 Жвачные 193, 217, 218
 Желна 94, 98
 Желтопузик 22, 27
 Жирафы 194, 204, 213, 250
 Жиряки 190
 Журавлеобразные 74, 87
 Журавли 88, 107, 121, 125, 132, 133,
 138, 148, 149, 152, 157, 158
 Журавль белый 88
 — серый 75

 Зайцеобразные 167, 169, 180, 195,
 202, 210, 212, 219, 250, 252
 Зайцы 180, 218, 220, 234, 235, 248,
 250, 252
 Заяц беляк 252
 — морской 190
 — русак 196, 243
 — толай 246
 Зауроптеригии 11, 17
 Звери 167, 170
 — высшие 167
 — настоящие 165, 167
 — низшие 167
 Звероподобные 15, 17
 Звероящеры 35
 Зебры 192, 250
 Землекоп африканский голый 196
 Землекопы 185, 249
 Землеройка крошка 212
 — малая 214
 Землеройки 173, 200, 210, 215, 220,
 221, 237, 241, 250
 — выдровые 249
 Зимородковые 97
 Зимородок 75, 117, 135, 142
 — голубой 97
 Златокроты 173, 249
 Змеешейка 80
 Змеи 13, 16, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 31,
 32, 35, 38, 39, 40, 42, 43, 44, 48, 49,
 53, 55, 58, 59, 60, 62, 63
 — бородавчатые 25
 — гремучие 39, 62
 — кошачьи 25
 — ложноногие 24
 — морские 25, 38, 50, 59, 60, 62
 — песчаные 25
 — яйцееды 38
 — ямкоголовые 25, 54
 — ящеричные 25
 Змея бумсланг африканский 25
 — пелаида двуцветная 27
 — стрела 25, 27
 Зрение
 — млекопитающих 240, 242
 — пресмыкающихся 20, 21, 52, 53, 54
 — птиц 142, 143, 144
 Зубр 194, 250
 Зуск 134
 Зяблик 102, 134, 135, 141

 Ибис 81
 Иволга 159
 Игрунки 178, 249
 Игуанодоны 15
 Игуаны 21, 30, 38, 48, 53, 62
 — древесные 57, 58
 — морские 21, 27, 48, 58
 — пустынные 48
 Импритинг 244
 Индейка 161
 Индейковые 87
 Индри 178

- Иностранцевия 15
 Инстинкты, см. рефлексы
 Ирбис 189
 Ихтиозавры 11, 17, 28, 30
 Ихтиоптеригии 11, 17
 Ихтиорнисы 72, 73

 Кабан 193, 200, 212, 216, 246, 250
 Кабарга 193, 202
 Кагуаны 173
 Казарка краснозобая 83
 — черная 154
 Казуарообразные 73, 78
 Кайманы 26
 Кайры 90, 132, 134, 135, 148, 156
 Калан 188, 196, 252
 Калао 94
 Каменка 101, 135, 157
 — плясунья 77
 Камышевки 101, 152, 157
 Канюки 120
 Капибара 184
 Капуцины 178, 249
 Каравайка 81
 Касатки 187
 Качурки 80
 Кашалоты 187, 210
 Кедровка 150
 Кеклик 87
 Кенгуру 170, 171, 195, 204, 207, 208,
 210, 218, 230
 — большой серый 170, 211
 — гигантский 170, 232
 Киви 78, 94, 146
 Кивиобразные 73, 78
 Кит 220, 226
 — гренландский 186
 — синий 186, 187, 195
 — южный 186
 Китообразные 167, 169, 185, 186, 187,
 195, 197, 198, 204, 208, 209, 210,
 215, 219, 229, 231, 233, 234, 235, 238,
 242, 245, 249, 250
 Киты 235, 250
 — горбатые 187
 — зубатые 187, 215, 236, 241, 250
 — настоящие 186
 — полосатики 186, 217
 — серые 186
 — усатые 186, 212, 216, 235, 241, 250
 Клесты 102, 152
 Клинтух 92
 Клоачные 169, 222, 229, 230
 Клювоголовые 13, 17, 19
 Клюворылы 187
 Клюворылые 187
 Коала 171
 Кобра 25, 62
 — королевская 25
 — настоящая 25
 — черно-белая 62

 Кобчик 85, 159
 Кожаны 174, 243
 Кожные железы
 — — млекопитающих 163, 169, 193
 — — 197, 198, 199, 201, 202, 203, 231
 — — пресмыкающихся 21, 26
 — — птиц 103
 Козлы 194, 201, 202, 250
 — кавказские 194
 — сибирские 194
 Козодоеобразные 74, 95
 Козодой 95, 106, 132, 133, 134, 146,
 151, 159
 Колибри 96, 118, 121, 132, 133, 151
 Колпица 81
 Конвергенция 11, 93
 Кондилартры 190
 Кондор калифорнийский 84
 Конек полевой 138
 Копытные 202, 203, 204, 206, 208, 210,
 212, 216, 219, 224, 229, 231, 233, 234,
 235, 238, 240, 242, 243, 245, 248,
 249, 251, 252, 253
 Корова 223
 Коростель 75, 88, 153
 Коршун черный 85, 120
 Косуля 193, 233, 240, 247
 Кот камышовый 189
 Котики 210, 252
 — морские 190, 211
 Котилозавры 9, 11, 13, 15, 17, 35, 64,
 163
 Котлассия 9
 Кошки 135, 188, 189, 201, 202, 206,
 212, 216, 235, 243, 250, 251, 252
 Крапивник 132, 135
 — обыкновенный 101
 Крапивниковые 101
 Крачка 118, 135, 157
 — полярная 152
 — черная 75, 134
 Кречет 85
 Кровеносная система
 — — млекопитающих 185, 194, 200,
 224, 225
 — — пресмыкающихся 43, 44
 — — птиц 127, 128
 Кровь 44, 115, 117, 129, 190, 225
 Крокодил миссисипский 62
 Крокодилы 13, 16, 17, 26, 28, 29, 31,
 32, 35, 38, 39, 42, 43, 44, 48, 49, 50,
 55, 58, 63, 64
 — настоящие 26
 Кролики 180, 201, 210, 233, 249, 251
 Кроншнеп большой 75, 89
 Кроты 172, 195, 196, 200, 201, 206,
 207, 208, 242, 250
 — сумчатые 170, 171, 195
 Крохаль 82, 83, 157
 Круглоголовка песчаная 54
 — тибетская 50

- Круглоголовка ушастая 54
 Круглоголовки 22, 28, 29, 58, 60
 Крыланы 174, 175, 212, 250
 Крыса водяная 184, 252, 253
 — хлопковая 182
 Крысы 183, 224, 234, 249, 251
 — мешотчатые 181
 — филиппинские 183
 Кряква 75, 83, 127, 136, 154, 161
 Кукушка 139, 159
 — глухая 140
 — обыкновенная 93, 94, 140
 Кукушкообразные 74, 93
 Кулан 192
 Кулики 89, 116, 117, 119, 124, 132, 134, 135, 138, 140, 144, 146, 152, 153, 155, 157, 160
 Куницы 188, 195, 212, 233, 234, 235, 248, 252
 Куньи 187, 188, 189, 202, 212, 251, 252
 Куриные 103, 104, 120, 121, 122, 133, 135, 142, 152, 160
 Курообразные 74, 85, 138
 Куропатка 86
 — белая 77, 86, 116, 152
 — бородатая 77
 — каменная 87
 — серая 87, 132, 138, 159
 — тундряная 86
 Куры банкивские 161
 — дикие 86
 — кустарниковые 161
 — сорные 86, 135
 Кускусы 170, 171, 196
- Ламантины 191, 204
 Ламы 194, 208, 249
 Ланцетоносы 176
 Ласка 188, 213
 Ластоногие 167, 169, 189, 190, 195, 197, 210, 211, 215, 230, 233, 235, 245, 248, 249, 250, 251
 Ласточковые 99
 Ласточки 106, 116, 118, 119, 121, 135, 142, 148, 151, 152, 159
 — береговые 134, 135
 — деревенские 134
 Лебеди 82, 83, 107, 133, 136, 141, 149
 Лебедь-кликун 83
 Лев 189, 210, 212, 235, 247, 250, 252
 Лемминг норвежский 234
 Лемминги 181, 184, 248, 249
 Лемуры 178, 250
 Ленивец трехпалый 196
 Ленивцы 179, 200, 204, 218, 223, 249, 250
 Леопард 189, 212, 233, 250, 252
 Лепидозавры 11, 13, 17, 19
 Летучие мыши 175, 203, 206, 207, 210, 212, 214, 215, 220, 222, 226, 233, 235, 241, 242, 249, 253
- Летучие мыши бульдоговые 174, 177
 — — обыкновенные 176
 — — плодоядные 207
 — — рыбающие 176
 Летяга обыкновенная 183
 — сумчатая 195, 196
 — тагуан 183
 Летяги 195, 196, 250
 — шипохвостые 249
 Линька 29, 67, 107, 149, 200, 201
 Лисица 214, 234, 235, 246, 250, 252
 Листоносы американские 176
 Лисы серебристые 188
 Лори 178
 Лоси 193, 251, 252
 Лошади 192, 201, 207, 208, 211, 220, 224, 233
 — дикие 192
 Лошадь Пржевальского 192, 250
 Лунь 85
 — камышовый 160
 — полевой 85
 Лысуха 75, 88, 117, 135
 Львы морские 190
 Люди 179
 Люрик 156
- Майна 159
 Макака-резус 243
 Мамонт 191
 Мангусты 189
 Марал 251
 Мартышки 178, 250
 Мегалониксы 179
 Мегатерии 179
 Медведи 187, 188, 197, 206, 212, 222, 234, 249, 250, 252
 — сумчатые 171
 Медведь белый 188, 252
 — бурый 188, 222, 233
 — черный 188
 Медососовые 102
 Медоуказчики 98, 139
 Мезозавры 11
 Мешкокрылы 176
 Миграции 19, 57, 60, 67, 148, 152, 175, 186, 190, 245, 248, 249, 251
 Многобугорчатые 165
 Моаобразные 73
 Моржи 190, 211, 233
 Моевка 134, 148
 — обыкновенная 90
 Мозолоногие 194
 Моногамия 133
 Мосхопс 15
 Мунго 189
 Муравьеды 179, 195, 215, 216, 219, 249
 — сумчатые 170, 171
 Муфлоны 194
 Мухоловки 156, 159, 160
 Мухоловковые 101

Мышевки 183
Мышехвосты 176
Мышечная система млекопитающих
174, 182, 200, 209
— — пресмыкающихся 35, 37, 43, 53
— — птиц 114
Мыши 181, 212, 216, 220, 221, 226, 234,
248, 251, 253
Мышиные 183, 250
Мышь домовая 183, 233, 234
— желтогорлая 214, 243
— курганчиковая 221
— сумчатая 170, 171

Нанду 76, 77, 116
Нандуобразные 73, 76
Нарвал 187
Насекомоядные 167, 169, 172, 173, 201,
202, 212, 215, 220, 221, 229, 231,
232, 238, 240, 245, 248, 249, 250, 253
Неандертальцы 179
Нежвачные 192
Нектарницевые 102
Непарнокопытные 167, 191, 192, 195,
249, 250
Неполнозубые 167, 169, 179, 180, 201,
229, 240, 249, 250
Нервная система
— — млекопитающих 165, 169, 172,
178, 179, 197, 235, 236, 237, 238,
239, 244
— — пресмыкающихся 51, 52, 53,
55, 56, 142, 165
— — птиц 141, 142
Нерпа 190
Нетопырь карлик 196
Неясыть бородатая 94
Норки 203
Нотозавры 11
Носорог белый 214, 215
— большой 94
— двурогий 233
— черный 214, 215
— шерстистый 192
Носороги 192, 198, 201, 229, 234, 250
Нутриевые 184
Нутрия 184, 195, 233, 249, 252

Обезьяна паукообразная 196
Обезьяны 178, 195, 200, 201, 208, 215,
216, 234, 243
— узконосые высшие 178
— — лизшие 178
— человекообразные 178, 250
— широконосые 249
Обоняние
— млекопитающих 202, 223, 240
— пресмыкающих 40, 55
— птиц 78, 146
Овсянки 102

Овцы 202, 218, 220, 234
— курдючные 198
Огари 135
Однопроходные 165, 167, 169, 170, 202,
215, 217, 229, 249
Окапи 194
Окраска 20, 54, 197, 198, 199, 244
Олени 193, 200, 202, 212, 235, 249, 250,
252
— водяные 193
— пятнистые 193
Олень благородный 193
— северный 193, 249, 252
Оленьки 193
Олуши 80, 81, 157
Оляпковые 101
Оляпка обыкновенная 101
Ондатра 181, 202, 210, 233, 234, 252
Опосумы 170, 171, 195, 216, 230, 232,
249, 250
Орангутаны 179, 207, 250
Органы размножения млекопитающих
169, 170, 172, 229, 230, 232
— — пресмыкающихся 48, 49
— — птиц 130
Орел 85, 120, 124, 133, 141
— могильник 138, 246
— степной 77
Орлан белохвост 117
Ослы 192
Осязание млекопитающих 198, 200
— пресмыкающихся 55
— птиц 146

Павианы 178, 208
Павлины 86, 133
Паламеден 83
Панды 250
Паразитизм гнездовой 93, 139, 140
Парейазавры 11
Парнокопытные 167, 192, 193, 194, 195,
202, 213, 249, 250
Пастушки 107, 116, 138, 157
Пастушковые 88, 121, 139
Пеганка 135
Пекари 193, 249
Пеликан 81, 118, 121, 157
— кудрявый 80
— розовый 75, 80
Пеликанообразные 74, 80, 116, 117, 139
Пеликозавры 15, 17
Пеночки 101, 145, 152, 159
Первозвери 165, 167, 169
Перевязка 188
Перепел 86, 87, 132, 152, 159
Песочники 89
Песчанка большая 228, 246
— гребенщикова 228
— полуденная 211, 246
Песчанки 181, 184, 195, 220, 221, 234,
251, 253

- Пеструшки 184
 Песцы 67, 235, 249, 250, 252
 — голубые 188
 Пингвин 105, 117, 132, 142, 148, 157
 — императорский 134, 136
 — королевский 75
 Пингвинообразные 73, 74
 Питание 25, 38, 39, 40, 116, 120, 150, 157, 166, 172, 175, 176, 177, 179, 180, 186, 190, 212, 213, 214, 215, 218, 219, 220, 221, 251
 Питекантропы 179
 Питон 24, 49, 54
 — сетчатый 24
 Пищеварительная система
 — — млекопитающих 174, 181, 191, 192, 193, 212, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220
 — — пресмыкающихся 38, 39, 40, 41, 42
 — — птиц 113, 121, 122
 Пищуха (птица) 94, 116, 151, 159
 — обыкновенная 100
 Пищухи (млекопитающие) 180, 221, 245,
 — северные 180
 Пищуховые (птицы) 100
 Плаунчики 117, 133
 Плавуны 187
 Плавающие 73, 74
 Плацента 6
 Плацентарные 165, 167, 169, 170, 230, 231, 249
 Плезиозавры 11, 12, 13
 Плодовитость 50, 51, 132, 235
 Поведение
 — млекопитающих 65, 67, 68, 165, 178, 181, 209, 212, 214, 221, 244, 245, 246, 247
 — пресмыкающихся 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 62, 64
 — птиц 65, 67, 68, 142, 146
 Поганкообразные 74, 79
 Поганка большая 75, 79, 134
 Поганки 116, 117, 135, 139, 152, 153, 157
 Погоныш 88
 Подковоносы 176
 Пойкилотермность 56
 Покровы млекопитающих 179, 180, 184, 185, 189, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 222, 226
 — пресмыкающихся 22, 23, 25, 26, 28, 29, 42
 — птиц 103, 104, 106, 116
 Полевка пашенная 214
 — протеева 242
 Полевки 181, 184, 195, 210, 212, 219, 220, 234, 248, 251, 253
 — рыжие 184
 — серые 184, 233
 Полигамия 133
 Половозрелость 20, 26, 50, 62, 140, 191, 234
 Полозы 55
 Полорогие 194, 201, 235
 Полуобезьяны 177
 Поползень 94, 100, 116, 150, 159
 Поползневые 100
 Попугаеобразные 74, 92
 Попугай 103, 109, 122, 139, 147, 156
 Правило Аллена 66
 — Бергмана 66
 — поверхности 66, 67
 Предптица 70, 71
 Пресмыкающиеся зверозубые 15, 64, 163
 — звероподобные 36, 162, 163
 — тероморфные 35, 162, 163, 165
 — териодонтные 163
 Приматы 169, 177, 178, 179, 195, 201, 202, 203, 206, 210, 222, 231, 236, 238, 240, 242, 250, 251
 — высшие 178
 — низшие 177, 250
 Проганозавры 11, 17
 Происхождение млекопитающих 15, 64, 162, 166, 168, 170, 172
 — наземных позвоночных 11
 — пресмыкающихся 8, 11, 13, 23, 64
 — птиц 64, 70
 Протозавры 11, 17
 Прыгунчики 173, 195, 204, 249
 Псевдозухии 14, 17, 64, 70
 Птерилии 105
 Птерозавры 11, 13, 17, 28, 30, 36
 Птеронодон 30
 Птицы беседковые 100
 — бескилевые 142
 — дневные хищные 74, 84, 118, 122, 132, 133, 135, 136, 139, 140, 141, 142, 143, 146, 147, 152, 155, 158, 159
 — древние 71, 73
 — зубастые 73
 — имматуронатные 137, 138
 — лиры 99
 — матуронатные 137, 138
 — мыши 74, 96
 — настоящие 72, 73
 — носороги 97, 135
 — райские 100
 — типичные 73, 76
 — ящерохвостые 71, 73
 Пустельга 85, 159
 Пуховковые 98
 Размножение 11, 24, 25, 26, 49, 50, 51, 58, 74, 76, 114, 122, 133, 138, 147, 149, 153, 165, 167, 169, 170, 171, 229, 234, 248
 Ракшевые 97
 Ракшеобразные 74, 96, 132

- Рамфоринх 28, 30
 Распространение
 — млекопитающих 68, 169, 170, 183, 184, 249, 250
 — пресмыкающихся 60, 61
 — птиц 156
 Ремезы 100, 135
 Рефлексы 56, 147, 244, 245
 Ржанка бурокрылая 152
 — золотистая 77
 Ржанкообразные 74, 89
 Рогоклювы 99
 Россомаха 188
 Рукокрылые 167, 169, 173, 231, 250
 Руконожка 178
 Рысь 189, 213, 220, 250
 Рыбки 91, 94, 132, 157
 Рябчик 86, 87, 116, 120, 134, 157
- Саджа 77, 91
 Сайгаки 194
 Свинки 249
 — морские 184, 220, 251
 Свиньи 193, 231, 233
 Свиньи 200, 233, 250
 Свиристели 152
 Сеймуриоморфы 9, 11, 17
 Сеймурия 9, 10
 Сеноставки 180
 Серна 194
 Сивучи 190, 196
 Сизоворонка 97
 Синантропы 179
 Синапсиды 15, 17, 35, 36, 204
 Синапозавры 11, 17, 28
 Синица 132, 139, 149, 151, 152, 159, 160
 — большая 139
 — гаичка 150
 — длиннохвостая 133
 — московка 150
 — хохлатая 94, 150
 Синицевые 100
 Сипуха 154
 Сиреновые 167, 229
 Сирены 191, 195, 203, 208, 212, 250
 Скворец 122, 148, 157, 158, 159, 160
 — обыкновенный 102
 — розовый 124
 Скворцовые 102
 Скелет позвоночника млекопитающих 185, 204
 — — пресмыкающихся 13, 24, 25, 31, 45
 — — птиц 71, 107
 Скелет поясов и конечностей
 — — — млекопитающих 169, 170, 174, 185, 206, 207, 208
 — — — пресмыкающихся 32, 33, 37, 164
 — — — птиц 71, 112, 117
- Скелет черепа млекопитающих 187, 204, 205, 206, 212, 214
 — — пресмыкающихся 13, 15, 16, 20, 24, 26, 33, 35, 36, 39
 — — птиц 35, 69, 72, 110, 111, 112
 Складчатогуб широкоухий 196
 Скопа 75, 117
 Скрытохвостые 78
 Скунсы 188, 202, 250
 Скutoзавр 11
 Славка 101, 159
 — американская древесная 152, 153
 — портниха 134
 Славковые 101
 Слепозмейка 24
 Слепуны 24
 Слепушонки 200, 242
 Слепыши 196, 200, 212, 242, 243
 Слон 198, 203, 210, 216, 226, 231, 233, 234, 235
 — африканский 191, 195, 250
 — индийский 191, 250
 Слух млекопитающих 185, 205, 206, 240, 241
 — пресмыкающихся 24, 54, 55
 — птиц 144
 Снегирь 102, 152
 Собака енотовидная 188, 222
 Собаки 188, 226, 233, 234, 251
 — динго 249
 Собачьи 187, 188, 202, 206, 235, 250, 251, 253
 Соболь 188, 212, 233, 234, 235, 252
 Сова белая 77, 95
 Совы 106, 110, 121, 124, 132, 133, 135, 136, 139, 142, 143, 145, 152, 159
 Своеобразные 74, 93
 Сойка 94, 100, 150
 — саксаульная 77
 Соколиные 84, 85
 Соколообразные 74, 84
 Соколы 120, 160
 — сапсаны 144
 Соловьи 101
 Сони 181, 183, 212, 222, 249, 252
 — колючие 183
 Соня-полчок 183
 Сорока 135
 Сорокопут жулан 102
 Сорокопутовые 101
 Спячка 46, 59, 60, 151, 176, 178, 182, 183, 188, 197, 221, 222, 249
 Стегозавр 15
 Стегоцефал 8
 Стеллерова корова 191
 Страусоподобные 103, 105, 109
 Страусы 131, 132, 138, 141, 157
 — африканские 73, 76, 77, 116, 123
 Стрепет 146
 Стресс 239
 Стрижеобразные 74, 95, 139

- Стрижи 95, 106, 116, 118, 119, 120, 132, 135, 142, 151, 152
 — колючехвостые 119, 152
 — саланганы 95, 121, 135, 145
 — черные 96
 Сумчатые 165, 166, 167, 170, 171, 172, 201, 229, 231, 232, 240, 249
 Сурки 181, 182, 195, 197, 212, 222, 233, 245, 249, 250, 252, 253
 Суслик желтый 222
 — малый 196, 214
 — тонкопалый 183
 Суслики 181, 182, 195, 197, 212, 219, 222, 245, 249, 250, 252, 253
 Сходство конвергентное 180, 190, 195, 196, 208, 249
 Сцинковые 22, 50, 53
 Сыч воробьиный 150
 — мохноногий 150

 Тайпан 25
 Тапир чепрачный 192
 Тапиры 192, 249, 250
 Тарпан 192
 Тейиды 22, 51
 Текодонты 13, 14, 17, 70
 Тенреки 173, 250
 Терапсиды 15, 17
 Терморегуляция 14, 16, 24, 43, 45, 61, 65, 66, 67, 68, 169, 170, 174, 179, 185, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 209, 212, 224, 238
 Тетерев 86, 87, 133, 149, 150
 Тетеревинные 86, 151
 Тигр 189, 234, 235, 250, 252
 — саблезубый 217
 Тинамуобразные 73, 78, 131, 138
 Типы экологические 195
 Тиранновые 99
 Тиркушки 89
 Ткань костная 36, 208, 209, 210
 Ткачик красноклювый 148, 158
 Ткачиковые 102, 135, 139
 Топорик 75, 90, 135
 Трехперстка пятнистая 88
 Трехперстковые 88
 Трицератопс 15
 Трогонообразные 74, 96
 Грубкозуб африканский 190
 Грубкозубые 167, 190, 215, 249, 250
 Труконосы 74, 79, 117, 130, 135, 138, 139, 141, 147, 150, 157
 Трупиалы 139
 Трясогузка 159
 — белая 101, 116
 Трясогузковые 101
 Тукан 94
 Тукановые 98
 Тунцы 65
 Тупан 177, 250
 Тупик 90, 135, 148

 Тур 194
 Турухтан 89, 133
 Тушканчик емуранчик 246
 Тушканчики 183, 195, 204, 208, 210, 211, 212, 222, 249, 250
 Тюлени 234, 235
 — настоящие 190
 — ушастые 190, 210
 Тюлень 226, 233
 — гренландский 190
 — ладожский 189
 — обыкновенный 196, 211

 Удав 24
 — обыкновенный 25, 62
 Удавчик восточный 25
 — западный 25
 — песчаный 50
 Удод 92, 146
 Ужеобразные 25
 Уж обыкновенный 50
 Ужи 50
 — водяные 62
 — ложные 25
 — настоящие 25
 Улар 87
 Утиные 83
 Утки 82, 107, 118, 119, 120, 124, 132, 133, 135, 140, 144, 146, 148, 149, 150
 Утконос 165, 169, 195, 202

 Фазан 86
 — обыкновенный 87
 Фазановые 86, 103
 Фазтон 157
 Феномен Дanelя 173
 Филин 95
 Фламинго 75, 82, 121, 146
 — розовый 82
 Фрегат 157

 Хамелеоны 20, 27, 38, 40, 43, 50, 53, 57
 Хищные 167, 169, 187, 188, 189, 202, 210, 213, 215, 220, 221, 223, 224, 229, 230, 231, 238, 240, 242, 243, 245, 249, 250, 251, 253
 Хищные сумчатые 170, 171
 Хоботные 167, 191, 212, 229, 250
 Ходулочник 75, 89
 Хомьки 181, 215, 219, 220, 221, 222, 249
 — южноамериканские 184
 Хомякообразные 184, 219
 — североамериканские 195
 Хомячки 234
 Хорек перевязка 246
 — черный 214
 Хорьки 188, 202

 Цапля 81, 82, 103, 106, 116, 118, 121, 124, 133, 135, 139, 142, 157
 — серая 75, 81

Цератозавр 14
Цесарка 87
Циклы годовые 59, 149, 248
Цинодонт 164
Цокоры 212

Чайка белая 156
— обыкновенная 75, 134
— речная 90
— серебристая 90
— сизая 90
Чайки 90, 116, 117, 118, 119, 124, 132, 135, 136, 139, 141, 152, 157, 159
Чеканы 101
Человек 201, 226, 228, 229, 237, 238, 240
— разумный 179
Черепаша бисса 19, 27, 63
— болотная 18, 62
— зеленая 19, 59, 59, 60
— каспийская 18
— кожистая 19
— слоновая 19, 60
— среднеазиатская 19, 59
— средиземноморская 62
— степная 27, 40, 60, 246
— сухопутная 61, 63
— тартаруга 60
— трионикс 19
Черепаша 11, 17, 28, 29, 30, 32, 35, 38, 39, 42, 43, 44, 46, 48, 49, 50, 55, 58, 59, 60, 62, 63
— бесщитковые 19
— бокошейные 19, 31
— болотные североамериканские 57
— морские 19, 48, 57, 59, 60, 63
— мягкотелые 19
— пресноводные 18
— скрытошейные 18, 31
— сухопутные 18, 19, 62
Чернь 157
— хохлатая 83
Чечетки 152
Чешуйчатые 13, 17, 20, 31, 50
Чибис 89
Чиж 102, 107
Чирок свистунок 83
— трескунок 136
Численность 61, 158, 180, 251
Чистики 148
Чистиковые 90, 117, 132, 139, 150, 153, 157
Чомга 75, 79

Шерстокрылы 167, 169, 173, 195, 196, 250
Шимпанзе 179, 250
Шиншиллы 181, 184, 249
Шипохвосты 58, 61
Шипохвосты (млек.) 183
Широкорот 97

Щегол 102
Щелезуб 173
Щитомордник 58, 60, 246
Щурка золотистая 97
Щурки 97, 116, 135

Экологические ниши 169
Эмбриональное развитие 4
— — млекопитающих 169
— — пресмыкающихся 8, 42, 49
— — птиц 4, 131, 136, 137
Эму 78
Эндокринная система
— — млекопитающих 165, 230, 234, 235, 237, 240
— — пресмыкающихся 52, 53
— — птиц 133
Эозухии 13, 17
Эпиорнисообразные 73
Эритротерий 164
Эфа 60, 62
Эхолокация 175, 176, 177, 186, 187, 190

Ядовитые животные 23, 25, 26, 39, 62, 63
Ядозубы 23
Як 194
Якамаровые 98
Якана 75, 89
Ястребиные 84
Ястребы 84, 120, 144, 160
Ящерица живородящая 22, 50, 60
— зеленая 22
— плащеносная 27, 30, 54
Ящерицы 13, 16, 21, 26, 29, 32, 33, 34, 35, 40, 42, 43, 44, 48, 49, 50, 51, 53, 55, 57, 58, 60, 61, 62, 63
— безногие 28, 32, 38
— кавказские скальные 51
— настоящие 22
Ящеры 167, 169, 180, 195, 201, 201, 215
Ящеры летающие 17, 30, 64
Ящурки 22, 60, 62, 246

**УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ
И ТЕРМИНОВ**

- Accipiter gentilis* 84
 — *nisus* 84
Accipitridae 84
Acinonyx jubatus 189
Acridotheres tristis 159
Acrocephalus 101
Aegolius funereus 150
Aepyornithiformes 73
Agama erythrogaster 57
Agamidae 22
Aegyptius monachus 85
Alaudidae 99
Alcae 90
Alcedines 97
Alcedo atthis 97
Alces alces 193
Alcidae 90
Alectoris graeca 87
Alisphenoideum 205
Alligatoridae 26
Alligator mississippiensis 26, 62
 — *sinensis* 26
Allotheria 167
Amblypoda 168
Amblyrhynchus 21
 — *cristatus* 48
Amniota 4, 8
Amphibia 47
Amphisbaenia 23
Amphisbaena violacea 23
Amphitherium 164
Anamnia 4
Anapsida 10, 11, 17
Anas crecca, 83
 — *platyrhynchos* 83, 161
Anatomys 184
Ancystrodon halys 58
Angulare 35
Anguis fragilis 22, 50
Anguillidae 22
Anhinga 80
Anomaluridae 183
Anser anser 83, 161
 — *cygnoides* 161
Anseriformes 74, 82
Antechinus 171
Anthropoidea 178
Apodi 95
Apodiformes 74, 95
Aptenodytes forsteri 76
Apterygiformes 73, 78
Apteryx 78
Apus apus 96
Aquila chrysaetos 85
Archaeopteryx lithographica 71
Archaeornithes 71, 73
Archosauria 10, 13, 17, 26, 64, 70
Ardeidae 81
Ardea cinerea 81
Articulare 35
Artiodactyla 167, 168, 192
Arvicola 184
Astrapotheria 168
Astrotia stokesii 59
Athecae 19
Atheria 167
Aylas 31
Aythya fuligula 83
Australopithecus 179
Aves 43, 47, 69

Balaena mysticetus 186
Balaenidae 186
Balaenoptera musculus 186
Balaenopteridae 186
Barytheria 168
Basiliscus basiliscus 20
Basioccipitale 110
Basisphenoideum 33, 205
Basitemporale 110
Bathyergidae 185
Bdeogale 189
Bison bison 194
 — *bonasus* 194
Bitis 54
Boidae 24
Boiginae 25
Bos banteng 194
 — *bubalus* 194
 — *primigenius* 194
Botaurus stellaris 81
Bothrops insularis 51
Bovidae 194
Bovinae 194

Bradypodidae 179
Bradypus 204
Branta ruficollis 83
Bubo bubo 95
Bucconidae 98
Buccrotres 97
Bucephala clangula 83

Caenolestidae 171
Caiman 26
Calidris 89
Callithricidae 178
Callosciurus 182
Callorhinus ursinus 190
Callospermophilus 182
Calotes 53
Camelidae 194
Camelus bactrianus 194
Canidae 187
Canini 215
Canis lupus 188
Capitonidae 98
Capra caucasica 194
— sibirica 194
Capreolus capreolus 193
Caprimulgiformes 74, 95
Caprimulgus europaeus 95
Capromyidae 184
Carduelis carduelis 102
Carnivora 166, 167, 168, 187
Carpometacarpus 113
Carpus 112
Cartilago procaroicaiaea 32
— suprascupularis 32
Castor canadensis 181
— fiber 181
Castoridae 181
Casuariiformes 73, 78
Casuarius sp. 78
Caviidae 184
Cebidae 178
Ceratosaurus 12, 14
Cercopithecidae 178
Certhia familiaris 100
Certhiidae 100
Cervidae 193
Cervus elaphus 193
— nippon 193
Cetacea 167, 168, 185
Chaleides 50
Chamaeleontes 20
Charadrii 89
Charadriiformes 74, 89
Charadrius dominica 152
Chelonia 10, 11, 12, 17, 19, 47
— mydas 19, 59
Chelonioides 19
Chinchillidae 184
Chiroptera 167, 168, 173
Choloepus hoffmani 204
Chondrichthyes 47

Chrisemys 57
Chrysochloridae 173
Ciconia ciconia 81
— nigra 81
Ciconiidae 81
Ciconiiformes 74, 81
Cinclidae 101
Cinclus cinclus 101
Circus aeruginosus 160
— cyaneus 85
Citellus 182
— fulvus 222
Clamatores 99
Clavicula 32
Clemmys caspica 18
Clethrionomys 184
Cnemidophorus 51
Coccothraustes coccothraustes 121
Coliiformes 74, 96
Collocalia 95
Columba livia 92, 161
Columba aenas 92
— polumbus 92
Columbae 91
Columbiformes 74, 91
Columbridae 25
Condylarthra 167, 168
Coracias garrulus 97
Coracii 97
Coraciiformes 74, 96
Coracoideum 32
Coronare 35
Corpora striata 52, 141
Corvidae 99
Corvus corax 100
— corone 100
— frugilegus 100
Coturnix coturnix 87
Cotilosauria 9, 10, 17, 47
Crex crex 88
Cricetidae 184
Crista sterni 109
Crocodilia 10, 12, 13, 17, 26, 47
Crocodylidae 26
Crossobamon eversmanni 22
Crossopterygia 47
Crotalidae 25, 54
Cryptodira 18
Cuculidae 139
Cuculiformes 74, 93
Cuculus canorus 93, 140
Cuculus optatus 140
Cygnus cygnus 83
Cynognathus 12
Cynomys 182

Dasypeltinae 25
Dasypodidae 179
Dasyproctidae 184
Dasyuridae 171
Daubentoniidae 178

- Delphinapterus leucas 187
 Delphiidae 187
 Dendroaspis 25
 Dendrocopos major 98
 Dendroica 152
 Dentale 35
 Dermochelis coriacea 19
 Desmodontidae 176
 Dermoptera 166, 167, 173
 Dicynodon trautscholdi 163
 Didelphidae 171
 Dinocerata 167
 Dinornithiformes 73
 Diomedea 80
 Diplodocus 12, 14
 Diplovertebron 8, 9
 Dipnoi 47
 Dipodidae 183
 Dipodomys 195
 Dispholidus typus 25
 Docodonta 166
 Draco 58
 — volans 22
 Dromaius novae-hollandiae 78
 Dryocopus martius 98
 Duplicidentata 98

 Ectopistes migratorius 92
 Edaphosaurus 12
 Edentata 166, 167, 168, 179
 Elapidae 25
 Elaps 25
 Elephas maximus 191
 — primigenius 191
 Emballonuridae 176
 Emberiza 102
 Emydidae 18
 Emys orbicularis 18, 62
 Enhydra lutris 188
 Eosuchia 10, 13, 17
 Epipterygoideum 35
 Episternum 32
 Epistropheus 31
 Equidae 192
 Equus asinus 192
 — hemionus 192
 — przewalskii 192
 Eremias 22
 — nigrocellata 62
 Erethizontidae 184
 Eretmochelys imbricata 19
 Erignathus barbatus 190
 Erinaceidae 172
 Erinaceus europaeus 172
 Eryx 50
 — tataricus 25
 — jaculus 25
 Eschrichtiidae 186
 Eschrichtius gibbosus 186
 Ethmoideum 205
 Eubalaena glacialis 186

 Eumetopais jubatus 190
 Eunectes murinus 25, 62
 Eunotosaurus 11
 Euparkeria 12
 Eupleres 189
 Euristomus orientalis 97
 Eurylaimi 99
 Eutamias 182
 Eutheria 165, 167, 172

 Falco gyrfalco 85
 — tinnunculus 85
 — vespertinus 85
 Falconidae 85
 Falconiformes 74, 84
 Felidae 188
 Felis chaus 189
 — lybica 189
 — margarita 189
 — silvestris 189
 Fibula 114
 Fratercula artica 90
 Fringilla coelebs 102
 Fringillidae 102
 Frontale 33
 Fulica atra 88
 Funandulus 182
 Furcula 113

 Galbulae 98
 Galbulidae 98
 Galliformes 74, 85
 Gallus sp. 161
 Garrulus glandarius 100
 Gavialidae 26
 Gavialis langeticus 26
 Gaviiformes 74, 79
 Gazella subgutturosa 194
 Gecko gecko 22
 Gekkonidae 21
 Genetta 189
 Geomyidae 181
 Gerbillinae 184
 Giraffa camelopardalis 194
 Giraffidae 194
 Glareola 89
 Glaucidium passerinum 150
 Gliridae 183
 Glis glis 183
 Gruidae 88
 Gruiformes 74, 87
 Grus leucogeranus 88
 Gulo gulo 188
 Gymnogyps californianus 84

 Halicoridae 191
 Helodermatidae 23
 Hemichinus auritus 172
 Hemidactylus turcicus 51
 Herpestes 189
 Hesperornis sp. 72

- Heteromyidae 181
 Heteronetta atricapilla 140
 Himantopus himantopus 89
 Hippopotamidae 193
 Hippotigris 192
 Hirundapus caudatus 119, 152
 Hirundinidae 99
 Holostei 47
 Hominidae 179
 Homo neanderthalensis 179
 — sapiens 64, 179
 Hyaenidae 189
 Hydrochoeridae 184
 Hydrochoerus capibara 184
 Hydrophidae 25
 Hydropotes 193
 Hyracoidea 167, 168, 190
 Hystricidae 184
 Hystricomorpha 181, 182
 Hystrix hirsutirostris 184
- Ichthyomys 184
 Ichtyopterygia 10, 11, 17
 Ichthyornis sp. 72
 Ichthyornithes 73
 Ichtyosauria 10, 17
 Ichtyosaurus 12
 Icteridae 139
 Iguanodon 12, 15, 21
 Ilium 32
 Impennes 73, 74
 Incisivi 215
 Incus 205
 Indicatoridae 98, 139
 Indridae 178
 Inostrancevia 12, 15
 Intermaxillare 33
 Insectivora 166, 167, 168, 172
 Interparietale 33
 Ischium 32
 Ischryotomus 182
- Jugale 35
 Jungina 12
 Jyux torquilla 98
- Labirinthodontia 47
 Lacerta 32, 34
 — agilis 22
 — armenica 51
 — dahli 51
 Lacerta rostombecovi 51
 — viridis 22
 — vivipara 22, 50, 60
 Lacertidae 22
 Lagena 54
 Lagomorpha 166, 167, 180
 Lagopus lagopus 86
 — mutus 86
 Lagurus 184
- Lama guanicoe 194
 — vicugna 194
 Laniidae 101
 Lanius cristatus 102
 Lanthanotidae 23
 Laptomys 184
 Lari 90
 Larus argentatus 90
 — canus 90
 — genei 90
 — ridibundus 90
 Laterosphenoideum 110
 Lepidosauria 10, 13, 17, 19
 Leporidae 180
 Lepus 180
 Litopterna 168
 Lorisidae 178
 Loxia sp. 102
 Loxodonta africanus 191
 Lunda cirrhata 90
 Luscinia 101
 Lutra lutra 188
 Lygosoma 50
 Lynx lynx 189
 Lyrurus tetrix 86
- Macroderma 176
 Macropodidae 171
 Macroscelidae 173
 Males 188
 Malleus 205
 Malpolon 25
 Mammalia 47, 162, 167
 Manatidae 191
 Marmota 182
 Marsupialia 166, 167, 170
 Martes foina 188
 — martes 188
 — zibellina 188
 Maxillare 33
 Megachiroptera 175
 Megadermatidae 176
 Megapodiidae 86, 135
 Megaptera nodosa 187
 Melanodon 165
 Melanosuchus 26
 Meleagrididae 87
 Meleagris gallopavo 161
 Meliphagidae 102
 Menura 99
 Mephitis 188
 Merops apiaster 97
 Mesethmoideum 110
 Mesosauria 10, 17
 Mesosaurus 12
 Metacarpus 112
 Metatarsus 114
 Metatheria 165, 167, 170
 Microchiroptera 175
 Microtinae 184
 Microtus 184

- Micrurus* 25
Milvus korschun 85
Molares 215
Molossidae 177
Monodon monocerus 187
Monopeltis habenichti 23
Monotremata 165, 166, 167, 169
Moschidae 193
Moschus moschiferus 193
Moschops 12, 15
Motacilla alba 101
Motacillidae 101
Multituberculata 165, 166, 167
Muridae 183
Muscicapidae 101
Musculus flexor digitorum perforans 115
— *masseter lateralis* 182
— — *medialis* 182
— — *superficialis* 182
— *pectoralis major* 115
Musculus subclavius 115
— *temporalis* 182
Mustela erminea 188
Mustelidae 188
Myocastor coypus 184
Myomorpha 181, 182
Myrmecobiidae 171
Myrmecophagidae 179
Mystacoceti 186
- Naja* 25
— *melanoleuca* 62
— *naja* 25
Nasale 33
Natrix natrix 50
Nectariniidae 102
Neognathae 73, 76
Neornithes 72, 73
Nephrurus asper 22
Nervus accessorius 239
Noctilionidae 176
Nonruminantia 192
Notoryctidae 171
Nucifraga caryocatactes 150
Numenius arquata 89
Numididae 87
Nyctea scandiaca 95
Nyctereutes procyonoides 188
- Ocapia johnstoni* 194
Occipitale 33, 205
— *laterale* 110
Ochotona alpina 180
Ochotonidae 180
Octodontidae 185
Odobaeonidae 190
Odobaneus rosmarus 190
Odontoceti 187
Odontognathae 73
Oenanthe 101
Ondatra 184
- Ophidia* 23
Ophiophagus hannah 25
Ophisaurus apodus 22
Opisthocomus hoazin 87
Orbitosheonoideum 205
Ornithischia 10, 14, 17
Ornithorhynchidae 169
Ornithorhynchus anatinus 169
Orcinus orca 187
Orycteropus afer 190
Oryctolagus 180
Oscines 99
Osteichthyes 47
Otaria 190
Otariidae 190
Otididae 88
Otis tarda 89
Ovis ammon 194
Ovis musimon 194
— *orientalis* 194
Oxyuranus scutellatus 25
- Pagophila eburnea* 156
Pagophoca groenlandica 190
Palatinum 35
Paleosuchus 26
Panthera tigris 189
— *leo* 189
— *pardus* 189
Pantotheria 166, 167
Paradisaeidae 100
Parasphenoideum 33
Paridae 100
Parietale 33
Passer domesticus 102, 160
— *hispaniolensis* 160
— *montanus* 102
Passeres 99
Passeriformes 74, 98
Patagium 113
Pedetes caffer 181
Pedetidae 181
Pelamis platurus 38
Pelicaniformes 74, 80
Pelicanus crispus 80
— *onocrotalus* 80
Pelycosauria 10, 15, 17
Peramelidae 171
Perdix perdix 87
Perissodactyla 167, 168, 191
Petaurista petaurista 183
Phalacrocorax 80
Phalaenoptilus nuttallii 151
Phalangeridae 171
Phascolarotos cinereus 171
Phascolomyidae 171
Phasianidae 86
Phasianus colchicus 87
Phelsuma andomense 22
Philomachus pugnax 89
Phloeomys 183

Phoca hispida 190
Phocidae 190
Phoenicopteridae 82
Phoenicopterus roseus 82
Phoenicurus 101
Pholidota 167, 168, 180
Phrynocephalus 50, 58
Phylloscopus 101
Phyllostomatidae 176
Phyceter catodon 187
Phyceteridae 187
Pica pica 100
Pici 98
Piciformes 74, 97
Pinnipedia 167, 168, 189
Pithecanthropos 179
Placentalia 167, 172
Platacanthomyidae 183
Platalea leucorodia 81
Platanistidae 187
Plegadis falcinellu 81
Plesiosaurus 12
Pleurodira 19
Ploceidae 102, 139
Plotus alle 156
Podiceps cristatus 79
Podicipediformes 74, 79
Podocnemis expansa 60
Poephagus gruniens 194
Pongidae 178
Porzana porzana 88
Postfrontale 33, 35
Praefrontale 33
Praemolares 215
Primates 166, 167, 168
Proboscidea 167, 168, 191
Procellariiformes 74, 79
Procyon lotor 188
Procyonidae 188
Proganosauria 11, 17
Prosimii 177
Protosauria 10, 11, 17
Prototheria 165, 167, 169
Proventriculus 123
Psammophis 25
— *lineolatus* 25
Pseudosuchia 64, 70
Psittaciformes 74, 92
Pteranodon 12
Pterocletes 91
Pteromyidae 183
Pteromys volans 183
Pteropidae 175
Pterosauria 10, 13, 17
Pterygoideum 35
Ptilodus 164
Ptilonorhynchidae 100
Pubis 32
Pudu 249
Pygostyle 109
Pyrrhula pyrrhula 102

Pythoninae 54
Python reticulatus 24

Quadrato-jugale 35
Quadratum 35
Quelea quelea 148, 158

Rallidae 88
Ramphastidae 98
Rangifer tarandus 193
Ratufa 182
Remiz sp. 100
Reptilia 8
Rhamphorynchus 12
Rhea americana 76
Rheiformes 73, 76
Rhineura floridana 23
Rhinoceratidae 192
Rhinocerus tichorhinus 192
Rhinolophidae 176
Rhinopomatidae 176
Rhynchocephalia 10, 12, 17, 19
Rhytina stelleri 191
Rissa tridactyla 90
Rodentia 166, 167, 168, 180
Rostrum parasphenoidei 110
Ruminantia 193
Rupicapra rupicapra 194

Saiga tatarica 194
Sauroctonus progressus 163
Sauria 10, 21
Saurischia 10, 14, 17
Sauromalus 48
Sauropterygia 10, 11, 17
Saxicola 101
Scapula 32
Sceloporus 43
Scincidae 22
Scuridae 182
Sciuromorpha 181, 182
Sciurus vulgaris 183
Scolopax rusticola 89
Selenarctos tibetanus 188
Selevinia betpakdalensis 183
Selevinidae 183
Serpentes 23
Seymouria 12
Seymouriomorpha 9, 17
Sinanthropos 179
Sirenia 167, 168, 191
Sitta europaea 100
Sittidae 100
Solenodon paradoxus 173
Solenodontidae 173
Somateria mollissima 83
Sorex minutissimus 173
Soricidae 173
Spalacidae 184
Spermophilopsis leptodactylus 183
Sphenisciformes 73, 74

- Sphenodon punctatus 19
 Spilogale 188
 Spinus spinus 102
 Squamata 10, 12, 13, 17, 20, 47, 50
 Squamosum 35
 Stapes 35, 205
 Steatornis caripensis 95
 Stegosaurus 12, 15
 Sterna paradisea 152
 Sternum 32
 Streptopelia decaocto 92, 159
 Strigiformes 74, 93
 Struthio camelus 76
 Struthioniformes 73, 76
 Sturnidae 102
 Sturnus vulgaris 102
 Subungulata 168
 Suidae 193
 Suncus etruscus 195
 Supraangulare 35
 Supraoccipitale 110
 Supraorbitale 33
 Sylvia 101
 Sylviidae 101
 Symmetrodonta 166
 Synapsida 10, 15, 17, 64
 Synaptosauria 10, 11, 17
 Syncerus cafer 194
 Synsacrum 109
 Syrinx 125
 Syrrhaptes paradoxus 91

 Tachyglossidae 169
 Tajuasidae 193
 Taliqua 50
 Talpidae 172
 Tamias 182
 Tapiridae 192
 Tapirus indicus 192
 Tarentola mauritanica 21
 Tarsiidae 178
 Tarso-metatarsus 114
 Tarsus 114
 Teiidae 22
 Teleostei 47
 Telescopus 25
 Tenrecidae 173
 Testudines 17
 Testudinidae 19
 Testudo elephantopus 19
 — gigantea 61
 — graeca 62
 — horsfieldi 19, 59
 Tetrao urogallus 86
 Tetraogallus 87
 Tetraonidae 86
 Tetrastes bonasia 86
 Thalassarctos maritimus 188
 Thamnophis sirtalis 50
 Thecodontia 10, 13, 17, 64, 70
 Therapsidae 10, 15, 17, 47

 Theria 162, 165, 166, 167, 170
 Theromorpha 15, 17, 64
 Threskiornithidae 81
 Thyacinus 171
 Tibia 114
 Tibiotarsus 114
 Tillodontia 167
 Tinamiformes 73, 78
 Titanophoneus potens 163
 Trachodon 12
 Tragulidae 193
 Transversum 35
 Triassochelys 12
 Triceratops 12, 15
 Triconodonta 166
 Triconodontia 165, 167
 Trinaxodon 164
 Trionyx chinensis 19
 Trituberculata 166
 Trochili 96
 Trogloditidae 101
 Troglodytes troglodytes 101
 Trogoniformes 74, 96
 Tubulidentata 167, 168, 190
 Turdidae 101
 Turdus 101
 Turnicidae 88
 Turnix tanki 88
 Tympanicum 206
 Typhlops vermicularis 24
 Tyranni 99
 Tyto 154

 Uncia uncia 189
 Upupa epops 97
 Uria 90
 Uromastix 22, 58, 61
 Ursidae 188
 Ursus arctos 188

 Vanellus vanellus 89
 Varanidae 22
 Varanus griseus 22, 58
 Varanus komodoensis 22, 58
 Vena azygos 224
 — hemiazygos 224
 Ventriculus 123
 Vespertilionidae 176
 Vipera berus 47, 60, 62
 — ursini 61
 Viperidae 25
 Viverridae 189
 Vomer 33

 Xerus 183

 Zalophus 190
 Zapodidae 183
 Zipsiidae 187

ОГЛАВЛЕНИЕ

	<i>Стр</i>
Предисловие	3
Анамни и амниоты	4
Класс пресмыкающиеся, или рептилии	8
Характеристика класса	8
Происхождение и эволюция пресмыкающихся	16
Система класса и обзор современных групп	26
Особенности организации пресмыкающихся	55
Поведение и образ жизни	62
Значение пресмыкающихся для человека	64
Становление гомойотермных (теплокровных) животных — возникновение птиц и млекопитающих	69
Класс птицы	69
Характеристика класса	70
Происхождение и эволюция птиц	73
Система класса и обзор современных групп	102
Особенности организации птиц	146
Поведение и образ жизни	159
Значение птиц для человека	162
Класс млекопитающие, или звери	162
Характеристика класса	162
Происхождение и эволюция млекопитающих	167
Система класса млекопитающих и обзор современных групп	195
Особенности организации млекопитающих	244
Поведение и образ жизни	251
Значение млекопитающих для человека	254
Рекомендуемая литература	255
Указатель русских названий животных и терминов	265
Указатель латинских названий животных и терминов	265

Николай Павлович Наумов
Николай Николаевич Карташев

ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Часть 2

ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ПТИЦЫ, МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Редактор В. С. Капышева. Мл. редактор Л. Кононова. Художник А. А. Акимов. Художественный редактор Т. А. Коленкова. Технический редактор А. К. Нестерова. Корректор С. К. Завьялова.

ИБ № 1717

Изд. № Е-314 Сдано в набор 19.09.78. Подп. в печать 31.01.79. Формат 60×90^{1/16}.
Бум. тип. № 3. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 17 усл. печ. л. 20,04
уч.-изд. л. Тираж 70 000 экз. Зак. № 178. Цена 95 коп.

Издательство «Высшая школа», Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14

Ордена Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного Знамени Ленинградское производственно-техническое объединение «Печатный Двор» имени А. М. Горького «Союзполиграфпрома» при Государственном комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 197136, Ленинград, П-136, Гатчинская, 26.