

**КУРС ЗООЛОГИИ**



Г. Г. АБРИКОСОВ, А. Г. БАННИКОВ,  
Э. Г. БЕККЕР, Я. А. БИРШТЕЙН,  
Н. А. БОБРИНСКИЙ, А. А. ЛАНГЕ,  
Б. С. МАТВЕЕВ, П. В. МАТЕКИН,  
А. А. МАХОТИН, А. А. ПАРАМОНОВ  
ПРИ УЧАСТИИ В. Д. ЛЕБЕДЕВА,  
А. Н. ФОРМОЗОВА и Г. П. ДЕМЕНТЬЕВА

# **КУРС ЗООЛОГИИ**

В ДВУХ ТОМАХ

Под редакцией  
Б. С. Матвеева

**Н. А. БОБРИНСКИЙ, Б. С. МАТВЕЕВ,  
А. Г. БАННИКОВ  
ПРИ УЧАСТИИ В. Д. ЛЕБЕДЕВА,  
и А. Н. ФОРМОЗОВА и Г. П. ДЕМЕНТЬЕВА**

# **КУРС ЗООЛОГИИ**

**ТОМ II**

## **ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ**

**под редакцией  
профессора Б. С. Матвеева**

**Издание 7-е**

**ДОПУЩЕНО МИНИСТЕРСТВОМ ВЫСШЕГО  
И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ СССР  
В КАЧЕСТВЕ УЧЕБНИКА  
ДЛЯ СТУДЕНТОВ УНИВЕРСИТЕТОВ**



## ПРЕДИСЛОВИЕ К СЕДЬМОМУ ИЗДАНИЮ

Со времени выхода 5-го издания (1956), когда текст был подвергнут серьезному пересмотру и значительному сокращению (было изъято три главы и объем сокращен на 8,5 печ. л.), прошло уже около 10 лет. 6-е издание вышло почти без изменений. Поэтому при подготовке 7-го издания перед коллективом авторов стояла задача коренного обновления содержания «Курса зоологии». Основной автор II тома проф. Н. А. Бобринский, которому принадлежало составление первоначального текста основных семи глав (I—VII), по состоянию здоровья не мог принимать участия в работе по подготовке 5, 6 и 7-го изданий. По договоренности с Н. А. Бобринским к участию в 5-м и 6-м изданиях был привлечен новый автор проф. А. Г. Банников, а в 7-м издании, кроме А. Г. Банникова, еще ряд крупных специалистов по зоологии позвоночных: профессора В. Д. Лебедев, Г. П. Дементьев и А. Н. Формозов. Перед авторами стояла трудная задача — обновить текст современными данными науки и практики, не увеличивая объема учебника. Работа по переработке 7-го издания «Зоологии позвоночных» была распределена между авторами следующим образом.

«Общий очерк типа хордовых и низшие хордовые» и раздел «Бесчелюстные (Agnatha)» пересмотрены Б. С. Матвеевым. Из системы типа хордовых исключен подтип полухордовые, так как кишечнодышащие вместе с погонофорами вынесены, согласно новейшим данным, в самостоятельный тип, занимающий промежуточное положение между иглокожими и хордовыми. Организация баланоглосса освещена в разделе «Систематическое положение типа хордовых в системе мира животных», а погонофоры описаны в т. I «Курса зоологии». Круглоротые вместе с щитковыми объединены в раздел «Бесчелюстные».

Позвоночные разделены на два надкласса: рыбы и наземные позвоночные. «Надкласс рыбы» основательно переработан В. Д. Лебедевым и Б. С. Матвеевым. По новым данным систематики и филогении надкласс рыбы разделен на три самостоятельных класса: панцирные рыбы, хрящевые рыбы и костные рыбы. Представителем хрящевых рыб описана черноморская колючая акула. В. Д. Лебедевым значительно переработаны и дополнены новейшими данными ихтиологии разделы «Систематический обзор рыб»

и «Экология рыб». Заново составлен раздел об экономическом значении рыб в народном хозяйстве.

«Класс земноводные, или амфибии» и «Класс пресмыкающиеся, или рептилии» пересмотрены А. Г. Банниковым и Б. С. Матвеевым, дополнены новыми материалами по экологии и экономическому значению, одновременно исключены некоторые устаревшие данные.

«Класс птицы» пересмотрен Г. П. Дементьевым и А. Г. Банниковым, внесены поправки и дополнения по морфологии, систематике, экологии и хозяйственному значению.

«Класс млекопитающие, или звери» пересмотрен А. Н. Формозовым и Б. С. Матвеевым. Анатомические данные дополнены Б. С. Матвеевым. В разделы «Систематический обзор», «Экология» и «Экономическое значение» А. Н. Формозовым внесены дополнения согласно новым данным териологии.

«Сравнительно-анатомический обзор организации хордовых» и «Филогенез животного мира и его закономерности» составлены и пересмотрены Б. С. Матвеевым.

Авторы прежних изданий Н. А. Бобринский, Б. С. Матвеев и А. Г. Банников приносят благодарность авторам 7-го издания, взявшим на себя труд переработать старый текст и дополнить учебник новыми достижениями науки и практики, а также коллективу преподавателей кафедры зоологии позвоночных МГУ, внесших на основании опыта работы со студентами много исправлений в тексте.

28 декабря 1964 г. коллектив авторов «Курса зоологии» понес тяжелую потерю — скончался основной автор II т. «Курса зоологии» профессор Николай Алексеевич Бобринский, старейший советский зоолог, широко известный автор многих прекрасно написанных книг и учебных пособий по зоологии и зоогеографии позвоночных, всю свою жизнь отдавший науке.

Проф. Б. Матвеев.

# ОБЩИЙ ОЧЕРК ТИПА ХОРДОВЫХ И НИЗШИЕ ХОРДОВЫЕ

---

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА ХОРДОВЫХ (CHORDATA)

Тип хордовых включает ланцетника с близкими к нему другими бесчленистыми, круглоротых, современными представителями которых являются миноги и миксины, несколько классов первичноводных позвоночных — рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, объединенных в группу высшего порядка — наземных позвоночных (Tetrapoda).

Кроме того, к рассматриваемому типу относятся оболочники, низшие хордовые — своеобразная морская группа, которые сильно отличаются от типичных хордовых и обнаруживают значительное сходство с другими типами, в особенности с иглокожими.

Несмотря на все разнообразие хордовых, тело их построено по единому общему плану, хорошо отличному от разнообразных планов строения представителей прочих типов животных и наиболее типично выраженному у всех позвоночных (Vertebrata). Они имеют *двустороннесимметричное* тело, *расчлененное на голову, туловище и хвост*. Исключение составляют оболочники.

Опору всего тела составляет *осевой скелет*, имеющий вид плотного неразделенного или членистого стержня. Над осевым скелетом лежит *центральная нервная система*, имеющая форму толстостенной трубки. Под осевым скелетом располагается брюшная полость — *целом*, в которой располагаются органы пищеварения, выделения и размножения. Пищеварительный канал открывается на переднем конце входным, а на заднем — выходным отверстиями и прободен в своем переднем отделе (глотке) рядом *парных жаберных щелей*. Еще ниже под пищеварительным каналом лежит центральный орган кровообращения — *сердце*.

Из отдельных признаков, отличающих хордовых от всех прочих типов животного мира, перечислим наиболее важные.

1. Имеется *хорда*, или *спинная струна* (chorda dorsalis). Она играет роль осевого скелета и представляет собой упругий, гибкий стержень, образованный своеобразной тканью из сильно вакуолизированных клеток. Образуется хорда путем отщепления от спинной стенки кишечной трубки (см. рис. 13) и, следовательно, имеет *энтодермическое* происхождение. Хорда свойственна всем хордовым. Однако в течение всей жизни она сохраняется только у низших хордовых, у высших же представляет зародышевый орган, который впоследствии вытесняется позвонками, образующимися из соединительной ткани, окружающей хорду.

2. Центральная нервная система (спинной и головной мозг) расположена на спинной стороне и имеет форму *трубки*, внутренняя полость которой носит название *невроцеле* (neurocoel). У всех беспозвоночных центральная нервная система в основном *лежит на брюшной стороне* и представляет

систему узлов, связанных нервными тяжами. У хордовых же нервная трубка образуется как продольное впячивание на спинной стороне зародыша (см. рис. 12 и 13) и имеет *эктодермическое* происхождение.

3. Имеются *жаберные щели*, т. е. ряд парных отверстий, прободающих стенку переднего отдела кишечной трубки (глотки) и сообщающих ее полость с внешней средой. У водных хордовых жаберные щели сохраняются в течение всей жизни, и в них развиваются органы водного дыхания — жабры. У наземных они закладываются только у зародышей.

Далее, для хордовых крайне характерны следующие черты, которые, однако, они разделяют с некоторыми другими типами.

1. *Вторичный рот*, образующийся путем прорыва стенки гастротрубы на противоположном конце от первичного рта (гастропора), на месте которого впоследствии образуется заднепроходное отверстие (см. рис. 12). В этом отношении хордовые сходны с иглокожими и щетинкочелюстными, вместе с которыми их объединяют в группу вторичноротых (*Deuterostomia*) и противопоставляют прочим типам многоклеточных — первичноротым (*Protostomia*).

2. *Вторичная полость тела*, или *целом*, — общий признак с полухордовыми и иглокожими, щетинкочелюстными, плеченогими, моллюсками, членистоногими и кольчатыми червями.

3. *Метамерное* (посегментное) расположение главнейших систем органов: периферической нервной системы (спинномозговые нервы), мускулатуры (мышечные сегменты), скелета (позвонки), отчасти кровеносных сосудов, а также выделительной системы (нефридии). Однако метамерия у хордовых выражена слабее, чем у членистоногих и многих групп червей, и у высших хордовых в значительной степени утеряна. Лучшее всего метамерия выражена у зародышей и у низших хордовых, и только у личиночно-хордовых и полухордовых она полностью утрачена.

4. *Двусторонняя*, или *двубоковая* (билатеральная), *симметрия* тела хордовых: через тело можно провести только одну такую плоскость (вертикальную, через главную ось), которая разделила бы его на симметричные половины (правую и левую). Билатеральность свойственна всем многоклеточным животным, кроме губок и кишечнополостных.

Из всех типов ближе всего к хордовым стоят иглокожие, полухордовые и погонофоры — тоже двустороннесимметричные вторичноротые животные, имеющие целом, с которыми хордовые до известной степени связаны переходными формами.

## СИСТЕМАТИКА

Тип хордовых содержит 3 подтипа.

1. Подтип личиночнохордовые, или оболочники (*Urochorda*, или *Tunicata*). Уклоняющаяся от типичных хордовых группа морских животных, содержащая как одиночных, так и колониальных особей, ведущих сидячий образ жизни (асцидии) или вторично перешедших к свободному плавающему образу жизни (сальпы и аппендикулярии) и лишь в личиночном состоянии сохранивших характерное для хордовых строение.

2. Подтип бесчерепные (*Ascapia*). Наиболее примитивные из ныне живущих типичных хордовых, сохранившие в сравнительно мало измененном виде строение своих предков, общих с позвоночными.

3. Подтип черепные, или позвоночные (*Cranata*, или *Vertebrata*). Самые высокоразвитые хордовые, перешедшие к активному питанию и приобретшие в процессе эволюции высоко дифференцированные сердце, головной мозг, органы чувств и череп. Благодаря подвижности и высокой организации позвоночные, к которым относятся круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие, расселились по всему земному шару, по всем его водам, морским и материковым, по всей суше и частично овладели даже его воздушными пространствами.

Следующая классификация, доведенная до классов, дает представление о систематике хордовых<sup>1</sup>.

### Тип хордовые (Chordata)

Подтип I. Личиночдохордовые, или оболочники (Urochorda, или Tunicata).

Класс 1. Аппендикулярии (Appendiculariae).

Класс 2. Асцидии (Ascidiae).

Класс 3. Сальпы (Salpae).

Подтип II. Бесчерепные (Acrania).

Класс головохордовые (Cephalachorda).

Подтип III. Позвоночные, или черепные (Vertebrata, или Craniata).

Раздел бесчелюстные (Agnatha).

Класс круглоротые (Cyclostomata).

Раздел челюстноротые (Gnathostomata).

*Надкласс рыбы (Pisces).*

Класс 1. Хрящевые рыбы (Chondrichthyes).

Класс 2. Костные рыбы (Osteichthyes).

*Надкласс наземные четвероногие (Tetrapoda).*

Класс 1. Земноводные, или амфибии (Amphibia).

Класс 2. Пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia).

Класс 3. Птицы (Aves).

Класс 4. Млекопитающие, или звери (Mammalia).

## Подтип I. Личиночдохордовые, или оболочники (Urochorda, или Tunicata)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

Оболочники — боковая ветвь типа хордовых (см. рис. 264), сильно уклонившаяся в своем строении от типичных хордовых, ведущих подвижный образ жизни. Однако в личиночном состоянии они имеют типичные черты хордовых животных.

Асцидии (Ascidiae), сальпы (Salpae) и аппендикулярии (Appendiculariae) представляют собой морских животных довольно разнообразного строения и образа жизни. Все они характеризуются прежде всего тем, что тело их заключено в особую оболочку — *тунику*. По своему происхождению туника является отчасти продуктом выделения кожного эпителия, отчасти — продуктом выделения мезенхимных клеток, проникающих в ее толщу. По химическому составу она близка к растительной клетчатке и представляет почти единственный случай присутствия этого вещества в теле животных.

Типичным представителем подтипа может служить одиночная (неколонияльная) асцидия (Ascidia).

### *Представитель личиночдохордовых — асцидия (Ascidia mentula)*

**Внешнее строение.** Взрослая асцидия, похожая по внешнему виду на двугорлую банку, ведет сидячий образ жизни, прикрепляясь основанием к какому-нибудь подводному предмету (рис. 1). Если подсыпать в аквариум,

<sup>1</sup> Предметом зоологии позвоночных является современная фауна хордовых животных, и ниже мы даем классификацию современных подтипов, разделов и классов, составляющих тип хордовых. Но для понимания естественной систематики, т. е. места современных систематических групп в истории развития мира животных, необходимо иметь представление и о вымерших группах, известных по ископаемому остаткам. Поэтому в разделах, посвященных происхождению каждого класса, в конце глав дается классификация, включающая и главные ископаемые группы.

где живет асцидия, крупинки не растворяющегося в воде красящего вещества, то можно заметить, что они вместе с током воды будут входить в верхнее отверстие и выходить из бокового отверстия. Верхний отросток называется *ротовым сифоном*, боковой — *клоакальным сифоном*. Как показывает история развития асцидии, клоакальный сифон помещается на спинной стороне животного, и, следовательно, противоположная сторона является брюшной.

Если чем-нибудь потревожить асцидию (прикосновением, химическим путем и т. д.), она сжимается, причем вода с силой выбрасывается из обоих сифонов. Когда раздражение проходит, асцидия постепенно разжимается, и сифоны вновь раскрываются. Этим и ограничиваются все движения тела животного.

**Органы пищеварения и дыхания.** Отверстие ротового сифона ведет в рот; он окружен щупальцами, имеющими форму бахромы, спускающейся

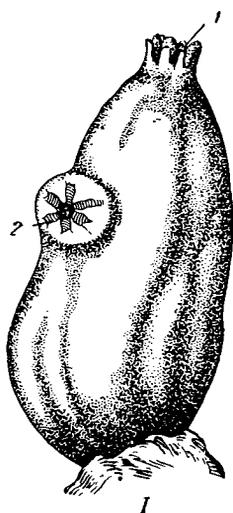


Рис. 1. Асцидия (*Ascidia mentula*), внешний вид (натуральная величина):

1 — ротовое отверстие, 2 — клоакальное отверстие

из ротового сифона в глотку, и открывается в широкую глотку. Стенки ее пронизаны многочисленными мелкими жаберными щелями — *стигмами* (рис. 2<sub>8</sub>). Они открываются не сразу наружу, а в особую околожаберную полость (см. ниже). От дна глотки отходит короткий пищевод, расширяющийся в желудок (см. рис. 2<sub>13</sub>), который в свою очередь переходит в собственно кишку. Последняя открывается анальным отверстием тоже в околожаберную полость. Внутри глотки, вдоль ее брюшной стороны, до самого пищевода тянется желобок с приподнятыми краями, выстланный длинными мерцательными ресничками. Он носит название *эндостилья* (см. рис. 2<sub>9</sub>). Не доходя до ротового отверстия, эндостилья раздваивается и переходит в окологлоточную бороздку, охватывающую кольцом начало глотки. Окологлоточная бороздка тоже выстлана мерцательным эпителием. По спинной стороне глотки, свешиваясь в ее просвет и располагаясь против эндостилья, тянется так называемая *спинная пластинка*. Функция ее, по-видимому, заключается в том, чтобы своими колебательными движениями способствовать циркуляции воды в жаберной полости.

**Органы кровообращения.** Вблизи желудка лежит сердце. Оно представляет собой мускулистый мешок, от противоположных концов которого отходит по кровеносному сосуду. Передний из них — *жаберный* — тянется по брюшной стороне глотки и отсылает многочисленные веточки к стигмам. Задний сосуд — *кишечный* — разделяется на ветви, идущие к внутренним органам. В свою очередь эти ветви сообщаются с полостями, расположенными между органами и лишенными собственных стенок. Следовательно, кровеносная система асцидии незамкнутая. Своеобразную особенность сердца асцидии составляет его попеременное проталкивание крови то в одном, то в другом направлении. Таким образом, у асцидии каждый сосуд поочередно служит то артерией, то веной.

**Органы размножения.** Над желудком располагаются две тесно сближенные половые железы — мужская и женская. Яичники имеют форму овальных тел с крупными яйцеклетками, ярко окрашенными в разные цвета. Семенники — многодольчатые органы обычно белого цвета, дольки их рассыпаны в околожаберной полости многими группами.

Все оболочники — гермафродиты. Разнополые железы созревают неодновременно и одна и та же особь функционирует то как самец, то как самка.

**Органы выделения.** У большинства асцидий органы выделения представлены многочисленными почечными пузырьками, наполненными жидким

секретом. Они рассеяны по стенкам мантии и свисают в окологлоточную полость.

**Нервная система.** Центральная нервная система представлена небольшим нервным узлом, лежащим между ротовым и клоакальным сифонами (см. рис. 2<sub>1,2</sub>). Она образована сплошной нервной массой, лишенной внутренней полости (невроцеля). От нервного узла отходят нервы, образующие окологлоточное кольцо; нервы снабжают своими ветвями щупальца и продолжаютя нервным стволом по спинной стороне тела.

Никаких органов чувств, исключая щупалец, выполняющих функцию осязания, у взрослой асцидии нет.

**Мантия и околожаберная полость.** Внутри толстостенного мешка — туники — располагается второй, уже тонкостенный мешок — мантия (см. рис. 2<sub>5</sub>). Она соответствует кожно-мышечному мешку кишечнодышащих и кольчатых червей и представляет собой не что иное, как стенку тела животного. Никаких твердых скелетных образований у асцидии, как и у всех оболочников, нет. С туникой мантия сращена лишь по краям ротового и клоакального сифонов. Из внутренних органов только глотка срослась с мантией по своему верхнему краю и по линии, соответствующей брюшной стороне. Клоакальный сифон выстлан тонким *эктодермическим* слоем, который продолжается внутрь, выстилает почти всю внутреннюю стенку мантии и переходит на глотку, покрывая и ее. Таким образом, этот слой эктодермы в целом представляет собой двуплодную сумку, охватывающий с боков глотку и занимающий большую часть целома, так как последний сохраняется только в нижней части тела животного. Полость этого своеобразного эктодермического мешка носит название околожаберной, или атриальной (см. рис. 2<sub>11</sub>).

**Главнейшие жизненные процессы асцидий.** В спокойном состоянии, благодаря мерцательному движению ресничек, покрывающих внутреннюю поверхность глотки, а также, по-видимому, благодаря колебательным движениям спинной пластинки возбуждается ток воды, которая проникает в глотку. Отсюда вода проходит через стигмы в атриальную полость, окисляя по пути кровь, текущую по тонкостенным сосудам, окружающим стигмы, и выходит через клоакальный сифон наружу. Вместе с током воды в полость глотки попадают мелкие морские организмы, которые оседают на дно эндостила. Здесь они обволакиваются слизью, выделяемой клетками дна эндостила, и продвигаются при помощи ресничек к отверстию пищевода. Непереваренные остатки пищи через анальное отверстие выпадают в околожаберную полость, откуда с общим током воды выносятся через клоакальный сифон наружу. Половые продукты через половые протоки тоже выпадают в околожаберную полость. Здесь яйца оплодотворяются сперматозоидами, проникающими сюда вместе с током воды, после чего оплодотворенные яйца

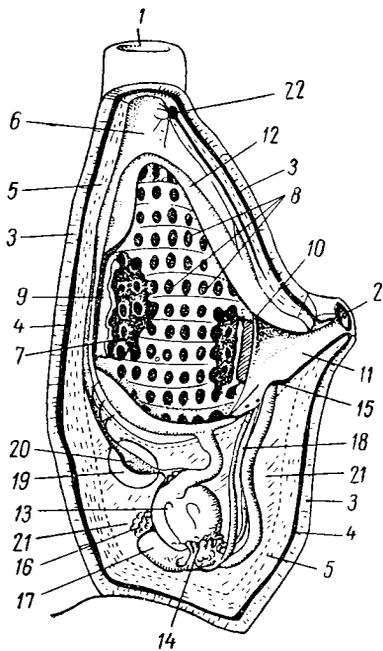


Рис. 2. Схема строения одиночной асцидии; частично удалены с левой стороны стенки тела, околожаберной полости и глотки:

1 — ротовой сифон, 2 — клоакальный сифон, 3 — туника, 4 — эктодерма мантии, 5 — мышечный слой мантии, 6 — глотка, 7 — полость глотки (выстилка эктодермическая), 8 — жаберные щели, 9 — эндостиль, 10 — спинная борозда, 11 — околожаберная полость, 12 — стенка (эктодермическая) околожаберной полости, 13 — желудок, 14 — печеночные выросты, 15 — анальное отверстие, 16 — семенник, 17 — яичник, 18 — протоки половых желез, 19 — околосердечная сумка, 20 — сердце, 21 — брыжейка, 22 — нервный узел

через клоакальный сифон выносятся наружу. Самооплодотворение не имеет места, так как, хотя оболочники гермафродиты, сперматозоиды и яйца одной особи, как уже говорилось, созревают в различное время.

**Зародышевое развитие.** Асцидии размножаются как бесполом путем при помощи почкования, так и половым. При бесполом размножении на брюшной стороне вырастает колбовидное выпячивание, так называемый

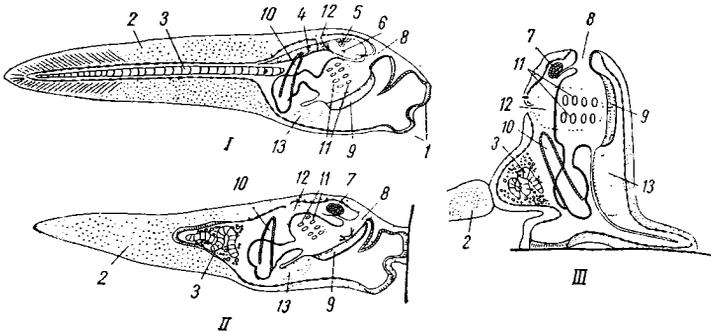


Рис. 3. Превращение личинки во взрослую асцидию (по Паркеру). I — стадия свободноплавающей личинки; II — только что прикрепившаяся личинка; III — более поздняя стадия: 1 — сосочки прикрепления, 2 — хвост, 3 — хорда, 4 — центральная нервная система, 5 — глазок, 6 — статоцист, 7 — нервный узел, 8 — рот, 9 — эндостиль, 10 — задняя кишка, 11 — жаберные щели, 12 — атриальная полость, 13 — сердце

*почкородный столон*. На нем развиваются вздутия — почки, в которых и развиваются все органы асцидий. У одиночных асцидий почка отрывается от столона и превращается в одиночную асцидию; у колониальных — почки остаются вместе с материнской асцидией. При половом размножении оплодотворенное яйцо претерпевает полное и почти равномерное дробление и стадию инвагинационной гаструлы. Затем зародыш удлинняется, его спинная сторона становится плоской, а брюшная — выпуклой. На спинной стороне путем продольного впячивания эктодермы образуется сперва нервный желобок, доходящий до гастропора. Затем края желобка срастаются в трубку, которая отщепляется от поверхностной эктодермы, срастающейся над ним. В результате получается типичная для хордовых центральная нервная система в виде трубки с невроцелем внутри. Первое время невроцель соединяется с первичной пищеварительной полостью (гастроцелем) при помощи *нервно-кишечного канала* (canalis neuroentericus), а на противоположном конце открывается наружу небольшим отверстием — *невропором* (neuroporus). Одновременно с образованием нервной системы из спинной части первичной кишки дифференцируется *хорда*, а по бокам ее — мезодерма, содержащая зачатки вторичной полости тела. Еще позже начинает дифференцироваться хвост, а на противоположном конце тела образуется ротовое отверстие.

**Личинка асцидии** — свободноплавающая, около 0,5 мм длиной (рис. 3). Внешне она несколько напоминает головастика и снабжена длинным, мускулистым, сжатым с боков хвостом, при помощи которого животное быстро плавает. Внутри хвоста имеется хорда, а над ней лежит трубчатая центральная нервная система. У личинки имеются и такие сложного строения органы, как *глазок* и орган равновесия — *статоцист* (см. рис. 3<sub>5,6</sub>). Несколько позже на дорзальной стороне тела, справа и слева от передней части нервной трубки эктодерма дает два впячивания — зачатки двух окожаберных полостей. В дальнейшем они сливаются в непарную полость,

охватывающую глотку, и в эту полость, открывающуюся наружу атриальным отверстием, прорываются жаберные щели.

**Метаморфоз.** Уже через несколько часов по выходе из яйца личинка прикрепляется особыми выростами — *сосочками* — к какому-нибудь подводному предмету и претерпевает регрессивный метаморфоз: ее хвост вместе с мускулатурой, хордой и большей частью центральной нервной системы бесследно атрофируется, остаток нервной системы уплотняется в нервный узел, органы чувств полностью исчезают; образуется туника, разрастаются глотка и околожаберная полость, в которую прорывается задняя кишка, увеличивается число жаберных щелей и т. д., и личинка постепенно превращается в сидячую взрослую асцидию<sup>1</sup>.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОБОЛОЧНИКОВ

Оболочники подразделяются на три класса.

### КЛАСС 1. АППЕНДИКУЛЯРИИ (APPENDICULARIAE)

Аппендикулярии, имеющие всего 0,5—3 мм в длину, ведут свободно-плавающий образ жизни и представляют собой наиболее примитивную группу оболочников. Они сохраняют в течение всей жизни хорду и лишены

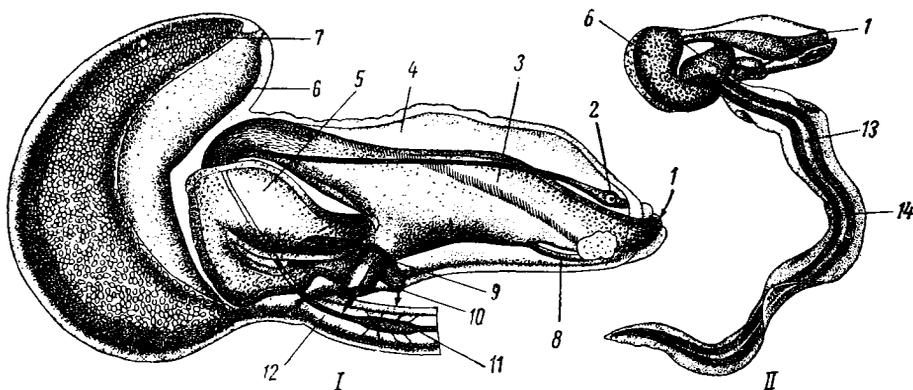


Рис. 4. Аппендикулярии (по Гертвигу). I — *Oicopleura cephalocerca*, туловище с началом хвоста; II — *Falia ethiopsica*, целое животное, вынутое из «домика»:

1 — рот, 2 — головной ганглий со слуховым пузырьком и соединительным нервом, 3 — жаберная часть пищеварительного канала, 4 — ресничная дуга, 5 — кишка с печеночным слепым отростком, 6 — семенная железа, 7 — яичник, 8 — эндостиль, 9 — жаберная дуга, 10 — заднепроходное отверстие, 11 — хвостовой ганглий, 12 и 13 — хорда, 14 — мускулатура

околожаберной полости. Регрессивного метаморфоза в течение жизни нет. По своему строению они напоминают личинок асцидий и отличаются от них главным образом тонким нитевидным нервным тяжем и хвостом, который тоже сжат с боков, но располагается не в вертикальной, а в горизонтальной плоскости, отчего получается впечатление, что он уплощен сверху вниз

<sup>1</sup> Регрессивный метаморфоз асцидии — явление, на котором удобно пояснить широко распространенное выражение «примитивный», часто понимаемое неправильно. Примитивный — значит первобытный, близкий к исходной форме. Так как обычно эволюция протекала прогрессивно, то понятия «первобытный» и «просто организованный» совпадают, но по существу эти понятия различны, и в случае, когда эволюция протекала регрессивно, они резко расходятся: личинка асцидии, имеющая более сложное строение, примитивней взрослой особи, в строении которой наблюдается вторичное упрощение.

(рис. 4). Кожный эпителий выделяет вокруг тела особый «домик». Он представляет собой студенистый прозрачный футляр и соответствует тунике других оболочников. Однако животное может в нем свободно двигаться. Колебательными движениями хвоста аппендикулярия гонит ток воды к переднему отверстию домика, вода же, выйдя из него через заднее отверстие, толкает животное вперед. Переднее отверстие домика затянуто особой решеткой из тончайших нитей с узкими щелями между ними, через которые могут проходить лишь мельчайшие планктонные организмы, служащие пищей аппендикулярии. Через несколько часов, когда домик засорится, аппендикулярия резким ударом хвоста пробивает его стенку и выходит наружу, а уже через час вокруг ее тела образуется новый домик.

Аппендикулярии, по-видимому, являются неотенической группой т. е. группой, приобретшей способность размножаться в личиночном состоянии и утратившей в процессе эволюции взрослую стадию.

Распространены аппендикулярии по всем морям.

## КЛАСС 2. АСЦИДИИ (ASCIDIAE)

Асцидии представлены как одиночными формами, так и колониальными, причем у последних наряду с половым размножением имеет место и почкование, после которого дочерние особи остаются связанными с материнской. Большинство асцидий ведет сидячий образ жизни, но среди них имеются и свободноплавающие колониальные формы.

Представители некоторых видов одиночных асцидий достигают крупных размеров, до 50 см длины, и отличаются яркой окраской. Сложные асцидии составляют второй отряд. Они образуют колонии, причем у некоторых форм особи, составляющие колонию (*зооиды*), включены в общую студенистую тунику. Особый интерес представляют свободноплавающие колонии асцидий *пирозомы* (*Pyrosomata*), составляющие третий отряд. Колонии имеют форму цилиндра или конуса, полого внутри, стенки которого образованы многочисленными особями, погруженными в студенистую массу. Ротовые сифоны направлены наружу, а клоакальные — внутрь. Колония способна передвигаться толчками.

Распространены асцидии в морях всего земного шара.

## КЛАСС 3. САЛЬПЫ (SALPAE)

Сальпы ведут свободноплавающий пелагический образ жизни. Тело их имеет форму либо огурца, либо бочонка (рис. 5). Широкое ротовое отверстие расположено на переднем конце, а клоакальное — на заднем. Все тело заключено в тонкую прозрачную тунику, сквозь которую просвечивают мускульные ленты, охватывающие животное наподобие обручей. Сокращая эти мышечные ленты последовательно спереди назад, животное с силой выталкивает воду из клоакального отверстия и движется в обратном направлении, т. е. вперед. Глоточная полость очень велика, и все основные внутренние органы сконцентрированы в задней части тела, образуя так называемое *ядро*. Существуют одиночные и колониальные формы.

Размножение происходит путем чередования бесполого и полового поколения (*метагенез*). У бесполой одиночной сальпы на заднем конце тела образуется особый вырост — *столон* (см. рис. 5<sub>9</sub>), от которого последовательно отпочковываются дочерние половые особи, образуя цепочкообразную колонию. По строению тела они похожи на материнскую особь, но мельче, и каждая из них имеет и яичник и семенник, причем сперматозоиды и яйца созревают одновременно, благодаря чему самооплодотворение нормально не имеет места. Из оплодотворенного яйца, развивающегося в материнской особи, выходит молодая бесполой особь, которая растет, образует столон, и цикл повторяется снова.

У близких к настоящим сальпам бочоночников метазенез протекает значительно сложнее. Из оплодотворенного яйца выходит хвостатая личинка, которая развивается в большую бесполоую особь, на столоне которой путем почкования появляются как бесполое особи (*гастрозоиды*), выполняющие питательные и дыхательные функции, так и половые (рис. 6). Бесполое особи бывают крупные латеральные (*гастрозоиды*) и мелкие медиальные (*форозоиды*). Третья генерация почек носит название *гонозоидов*; из них развиваются половые особи, имеющие гермафродитную половую железу.

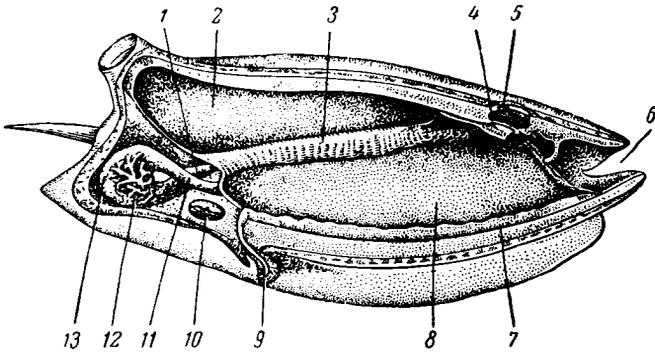


Рис. 5. Схема строения сальпы, в сагиттальном разрезе (по Беклемишеву):

1 — кишка, 2 — клоака, 3 — жабра, 4 — ганглий, 5 — глаз, 6 — рот, 7 — эндостиль, 8 — глотка, 9 — столон, 10 — сердце. 11 — пищевод, 12 — пищеварительная железа, 13 — желудок

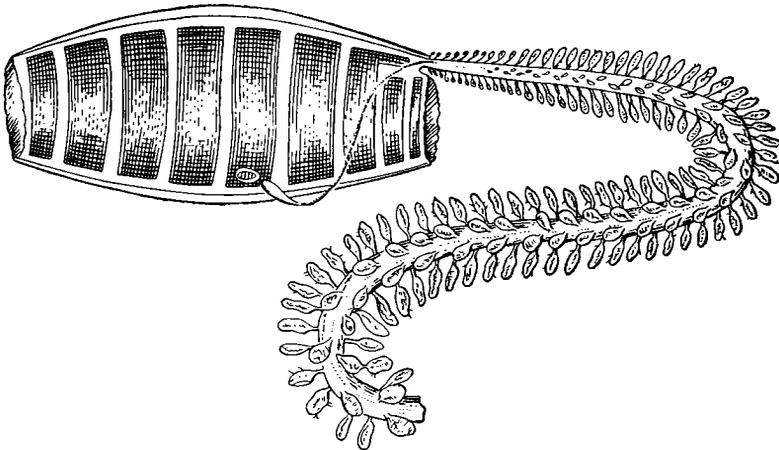


Рис. 6. Бочоночник (*Doliolum denticulatum*) со столонем, на котором сидят бесполое и половые особи

Материнская особь такой полиморфной колонии, носящая название *кормилки*, сперва снабжает ее питательными веществами, но вскоре истощается, утрачивает внутренние органы и превращается в пустой мускулистый бочонок, служащий только для передвижения. Еще позже она отмирает, оторвавшиеся же от столона гермафродитные половые особи откладывают яйца, и цикл повторяется.

Распространены сальпы преимущественно в тропических и субтропических морях, где они иногда появляются массами. В водах, омывающих СССР, они известны только в морях Тихого океана.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОБОЛОЧНИКОВ

Асцидий, как и всех оболочников, долгое время относили к беспозвоночным, сближая их то с моллюсками, то с мшанками. Только эмбриональное развитие оболочников показало их принадлежность к хордовым. Эмбриональное развитие оболочников было впервые изучено русским ученым А. О. Ковалевским в 1866 г., позднее эти данные были дополнены И. И. Мечниковым и В. В. Заленским. Этими учеными было установлено, что развитие асцидий очень сходно с развитием ланцетника. Их свободноплавающие личинки (см. рис. 3) имеют ясно выраженные признаки хордовых животных: трубчатую нервную систему, спинную струну и сегментированную мускулатуру. Однако органы чувств личинки имеют иное строение и происхождение, чем у позвоночных животных. Отсюда оболочников надо рассматривать как боковую ветвь главного ствола хордовых (см. рис. 280), которая отделилась от первичных бесчерепных, и животные приспособились к сидячему образу жизни, в связи с чем и произошло регрессивное развитие большинства органов, функция которых связана с подвижным образом жизни. Свободноплавающие сальпы являются формами, вторично перешедшими к подвижному образу жизни. Относительно размножения путем почкования можно высказать весьма вероятное предположение, что оно тоже является вторичным приспособлением, вызванным переходом к сидячему образу жизни не только асцидий, но и сальп, через сидячую стадию вновь перешедших к плаванию.

### Подтип II. Бесчерепные (Acrania)

#### ХАРАКТЕРИСТИКА

Этот подтип содержит только один класс — головохордовых (Cephalochorda). К нему относятся небольшие морские животные, живущие на дне песчаных отмелей, зарывшись в песок. Общий план их строения и все наиболее характерные признаки хордовых выражены отчетливо, хотя вся организация крайне примитивна. Наравне с примитивными чертами в их строении отмечается ряд специальных приспособлений к жизни на дне моря в песке.

К характерным особенностям этого класса относятся полная сегментация тела и отсутствие обособленной головы, продолжение хорды за передний конец мозга, наличие особой *околожаберной*, или *атриальной*, полости, куда открывается большое число жаберных отверстий, отсутствие центрального органа кровообращения — сердца, ясно выраженного головного мозга и высокоразвитых органов чувств, сегментированная нефридиальная и половая системы. Типичным представителем бесчерепных, которых в настоящее время насчитывают около трех десятков видов, является ланцетник.

#### *Представитель бесчерепных — ланцетник (Amphioxus lanceolatus, Branchiostoma lanceolatum)*

Ланцетник, или амфиокс, — небольшое полупрозрачное животное, достигающее 8 см длины и имеющее удлинненное, сжатое с боков тело, заостренное с обоих концов (рис. 7). Головной отдел у ланцетника не обособлен, парных конечностей нет, метамерия тела выражена очень хорошо. Живет ланцетник во всех морях, где держится в неглубоких местах с крупнопесчаным дном. Большую часть жизни он проводит, зарывшись в песок и выставив

наружу лишь конец головного отдела. Пищей ему служат мелкие морские организмы, которые вместе с током воды входят в его ротовое отверстие.

**Внешнее строение.** Вдоль всей спинной стороны ланцетника тянется низкий спинной плавник. Хвостовой отдел окаймлен высоким *хвостовым плавником*, который имеет форму копья или ланцета; отсюда название животного. По задней части брюшной стороны тянется короткий и низкий *подхвостовой плавник*. На переднем конце располагается большое, обращенное вниз *предротовое отверстие*, окаймленное щупальцами. Назад от него

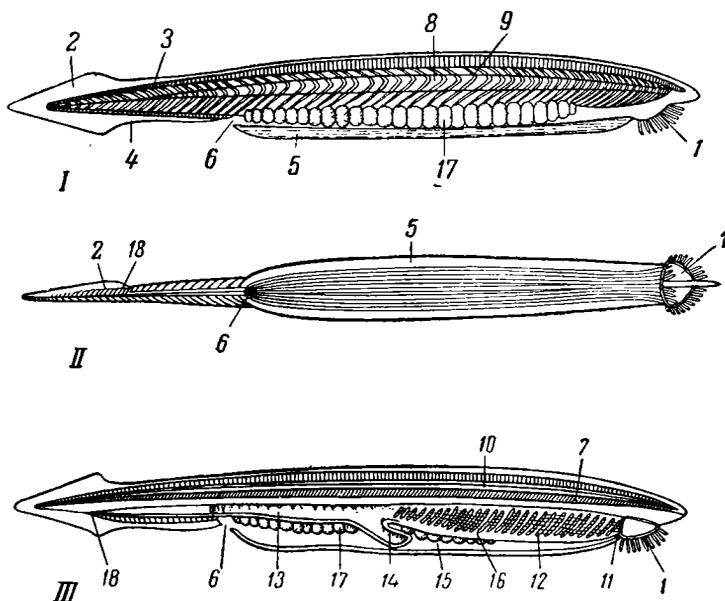


Рис. 7. Ланцетник (по Грегори). I — вид сбоку; II — вид снизу; III — сагиттальный разрез:

I — предротовое отверстие, окруженное щупальцами, 2 — хвостовой плавник, 3 — спинной плавник, 4 — подхвостовой плавник, 5 — метаплевральная складка, 6 — атриопор, 7 — хорда, 8 — миомер, 9 — миосепта, 10 — нервная трубка, 11 — парус, 12 — жаберные щели, 13 — кишка, 14 — печень, 15 — околожаберная полость, 15 — эндостиль, 17 — половые железы, 18 — анальное отверстие

по бокам нижней части тела тянутся две параллельные друг другу *метаплевральные складки*, которые соединяются, далеко не доходя до заднего конца тела. В месте их соединения располагается выходное отверстие околожаберной, или атриальной, полости — *атриальное отверстие*, или *атриопор*. Далеко позади лежит анальное отверстие, несколько сдвинутое на левую сторону.

**Кожные покровы** образованы кожей, состоящей, как и у всех вышестоящих хордовых, из двух основных слоев: поверхностного — *эпидермиса* и более глубокого — *кориума*. Но, в отличие от позвоночных, эпидермис ланцетника, как и у беспозвоночных, однослойный, а кориум состоит преимущественно из студенистой ткани.

**Скелет.** Главную часть скелета образует *хорда*, которая тянется от заднего до переднего конца тела животного (отсюда название класса *Cephalochorda* — «головохордовые»). Хорду окружает оболочка из бесклеточной опорной ткани. Эта опорная ткань дает кверху выросты, ограничивающие спинномозговой канал, в котором помещается центральная нервная система. С оболочкой хорды соединяются различные опорные перекладины и перегородки, расположенные между мышцами и вокруг полостей (см. рис. 9). Особенно сложное строение имеет скелет жаберного аппарата, представляющий собой ажурную решетку из вертикальных и горизонталь-

ных перекладин волокнистого бесклеточного вещества. Плавники поддерживаются рядом коротких камер, щупальца — длинными тонкими палочками из плотной ткани.

**Мышечная система.** Вся мышечная система, начиная с самого переднего конца тела, образована многочисленными мышечными сегментами, или *миомерами*. Они отделены друг от друга соединительноткаными прослойками — *миосептами*. Миомеры правой и левой сторон расположены не друг против друга, а так, что на долю цельного миомера одной стороны приходится по половине двух миомеров противоположной стороны. Благодаря такому расположению мышечных сегментов животное может сильно изгибать свое тело в горизонтальной плоскости.

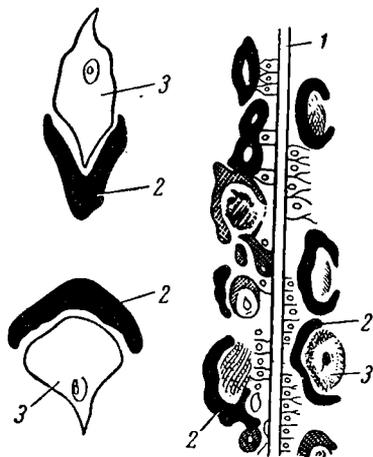


Рис. 8. Глазки Гессе в спинном мозге ланцетника (по Гессе):  
1 — нервоцель, 2 — пигментная клетка, 3 — светочувствительная клетка

точувствительные органы — *глазки Гессе* (рис.8). Световые лучи достигают этих глазков через полупрозрачные ткани тела животного. Каждый глазок Гессе представляет собой светочувствительную клетку, один конец которой погружен в чашеобразную пигментную клетку. Эти глазки очень похожи на примитивные глазки некоторых плоских червей.

**Периферическая нервная система** состоит из нервов, отходящих от мозговой трубки. От переднего конца ее отходят две пары *головных нервов*, от прочих частей — ряд метамерно расположенных *спинномозговых нервов*. При этом на каждый мышечный сегмент приходится две пары нервов: одна спинная и одна брюшная. Каждый спинной нерв отходит одним корешком и является *смешанным*, т. е. двигающим и чувствующим, тогда как каждый брюшной нерв отходит многими корешками и является исключительно двигающим. Правые и левые спинномозговые нервы, в соответствии с расположением мышечных сегментов, отходят не друг против друга, а поочередно.

**Органы чувств.** Настоящих (парных) глаз и органа слуха у ланцетника нет (возможно, что пигментное пятно, расположенное в передней стенке нервной трубки, представляет собой редуцированный орган равновесия). Таким образом, органы чувств у ланцетника развиты очень слабо, будучи представлены, кроме глазков Гессе, только отдельными чувствующими клетками, разбросанными по всей коже животного. Такое слабое развитие органов чувств можно поставить в связь с малоподвижным образом жизни ланцетника.

**Органы пищеварения и дыхания.** Кишечная трубка ланцетника начинается округлым предротовым отверстием, окаймленным венцом щупалец.

**Нервная система.** Центральная нервная система имеет вид толстостенной трубки, передний конец которой несколько не доходит до конца хорды. Нервоцель впереди расширяется в большую полость, носящую название *желудочка* головного мозга, хотя передняя часть нервной трубки ланцетника, соответствующая головному мозгу позвоночных, не дифференцирована. На дне этого желудочка помещается так называемый *инфундибулярный орган*, соответствующий гипофизу позвоночных животных. У молодых особей желудочек мозга сверху сообщается при помощи особого отверстия — *невропора* — с так называемой *обонятельной ямкой Келликера*, которая открывается на поверхности тела на левой стороне головного конца. У взрослых особей эта ямка теряет связь с мозгом. По всей нервной трубке, располагаясь по бокам нервоцеля, разбросаны многочисленные светочувствительные органы — *глазки Гессе* (рис.8).

В глубине предротовой воронки находится отверстие, гомологичное ротовому и ведущее в глотку. Оно окружено кольцевой перепонкой — *парусом* (velum), который имеет собственную мускулатуру и выполняет роль сфинктера. Впереди на этой кольцевидной перепонке расположен венчик пальцевидных щупалец, направленных вперед, — это так называемый *мерцательный орган*. Позади от паруса находятся пальцевидные *велярные щупальца*, служащие *цедильным аппаратом*. На спинной стороне предротовой воронки помещаются два своеобразных органа ланцетника: *ямка Гатчека* и *головной нефридий Гатчека*.

Объемистая глотка прободена многочисленными (до 150) косо расположенными *жаберными щелями*. Они открываются не прямо наружу, а в околожаберную (атриальную) полость (рис. 9), которая сообщается с наружной средой при помощи атриопора. Жаберные щели разделены узкими

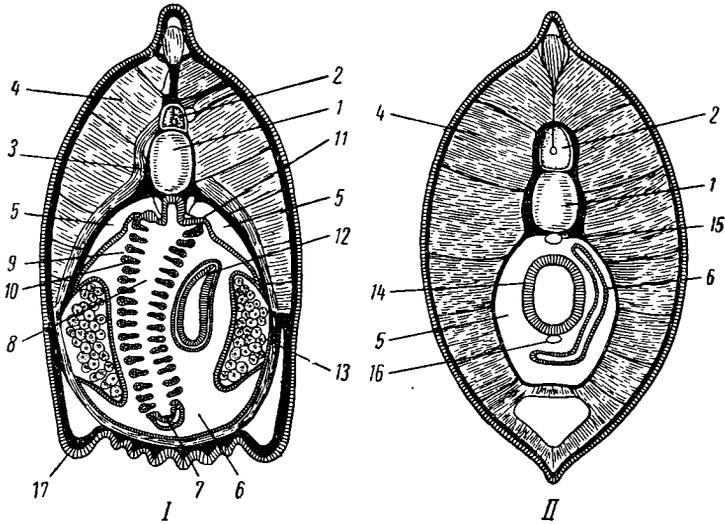


Рис. 9. Поперечный разрез ланцетника (по Паркеру). I — в области глотки; II — в области кишки:

1 — хорда, 2 — нервная трубка с невроцелем, 3 — спинномозговой нерв, 4 — миомер, 5 — целом, 6 — околожаберная полость, 7 — эндостиль, 8 — полость глотки, 9 — жаберное отверстие, 10 — межжаберная перегородка, 11 — нефридий, 12 — печень, 13 — половая железа, 14 — кишка, 15 — спинная аорта, 16 — подкишечная вена; 17 — эпидермис

жаберными перегородками, по которым проходят кровеносные сосуды. Вода, входящая в глотку благодаря мерцательному движению ресничек эпителия, который выстилает всю полость кишечной трубки, омывает жаберные перегородки, и содержащийся в воде кислород поступает в кровь — она движется по тонким сосудам жаберных перегородок. По нижней стороне глотки тянется *эндостиль* — железистая бороздка (см. рис. 9), выстланная с боков продольными рядами клеток, а по дну — рядом клеток с длинными ресничками. Впереди, у паруса, эндостиль раздваивается в мерцательные полоски, которые охватывают глотку изнутри кольцом и, сойдясь на ее спинной стороне, продолжают назад в виде *наджаберной борозды*. Слизь, выделяемая эндостилем, гонится мерцательными движениями ресничек по желобку эндостиля вперед, к ротовому отверстию, далее по окологлоточным полоскам она движется вверх и, наконец, по наджаберной борозде — назад, в кишечник. Взвешенные в воде пищевые частицы оседают на дно глотки, прилипают к слизи, выделенной клетками эндостиля, и вместе с нею увлекаются в кишечник. Таким образом, и дыхание и питание ланцетника происходят без активных движений тела, пассивно, благодаря мерцательному движению ресничек. От глотки отходит почти прямая кишка, открываю-

щаяся наружу самостоятельным анальным отверстием. Снизу от передней части собственно кишки отходит большой, оканчивающийся слепо вырост — *печень*, которая вполне гомологична одноименному органу позвоночных.

**Кровеносная система** (рис. 10), в противоположность кровеносной системе оболочников и кишечнодышащих, замкнутая, т. е. кровь течет всюду по сосудам, имеющим собственные стенки. В этом отношении ланцетник сходен с позвоночными, но отличается от них отсутствием дифференцированного сердца, гомологом которого служит пульсирующий отдел брюшного сосуда. Кроме того, у ланцетника самостоятельно пульсируют расширенные основания многочисленных жаберных сосудов, отходящих от брюшного сосуда к жаберным перегородкам. Кровь ланцетника бесцветна и содержит лишь незначительное количество кровяных клеток.

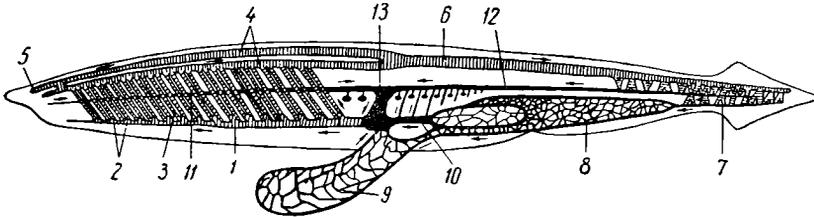


Рис. 10. Схема кровеносной системы ланцетника (по Нириштрассу):

- 1 — брюшная аорта, 2 — расширенные основания жаберных артерий, 3 — жаберные артерии, 4 — корни спинной аорты, 5 — сонная артерия, 6 — спинная аорта, 7 — хвостовая вена, 8 — подкишечная вена, 9 — воротная система печени, 10 — вена околожаберной полости, 11 — левая передняя кардинальная вена, 12 — левая задняя кардинальная вена, 13 — левый кювьеров проток

Основные кровеносные сосуды ланцетника в общем вполне соответствуют таковым первичноводных позвоночных — круглоротых и рыб.

**Артериальная система.** На брюшной стороне, под глоткой, лежит уже упомянутый сосуд — *брюшная аорта*. По нему венозная кровь движется вперед, к головному концу тела. От брюшной аорты вверх отходят многочисленные парные *жаберные артерии*, идущие по межжаберным перегородкам и впадающие над глоткой в парные *наджаберные сосуды*, *корни спинной аорты*. Проходя мимо жаберных щелей, венозная кровь окисляется сквозь тонкие стенки жаберных сосудов, лежащих здесь у самой поверхности жаберных щелей, так что в корни спинной аорты вливается уже артериальная кровь. От обоих наджаберных сосудов отходят вперед небольшие *сонные артерии*, несущие кровь к головному отделу, но главный ток артериальной крови направляется назад и изливается наджаберными сосудами в непарную *спинную аорту*. Последняя располагается непосредственно под хордой и тянется до заднего конца тела животного, отсылая по пути ветви к различным органам.

**Венозная система.** Венозная кровь из заднего конца тела собирается в непарную *хвостовую вену*, которая переходит в *подкишечную вену*, идущую под кишкой. Дойдя до печеночного выроста, подкишечная вена распадается на сеть капилляров, оплетающих этот орган, т. е. образует *воротную систему печени*, после чего капилляры вновь соединяются в одну *печеночную вену*, продолжающуюся в брюшную аорту. Венозная кровь из головного отдела собирается в парные *яремные*, иначе — *передние кардинальные вены*, по которым кровь течет назад. Из задней части тела венозная кровь собирается в парные *задние кардинальные вены*, по которым кровь течет вперед. Несколько позади глотки правые передняя и задняя кардинальные вены соединяются в правый *кювьеров проток*, тогда как левые кардинальные вены соединяются в левый кювьеров проток, и оба кювьерова протока впадают позади глотки в брюшную аорту. Сзади в кювьеровы протоки впадают парные вены околожаберной полости — *атриальные вены*.

**Органы выделения.** Насколько кровеносная система ланцетника близка к таковой позвоночных, настолько органы выделения его отличаются.

Они представлены только *нефридиями*, которых около ста пар. Лежат они над глоткой, по одному нефридию на две жаберные щели. Нефридии представляют собой короткие, изогнутые под прямым углом трубочки (рис. 11). Одним отверстием они открываются в околожаберную полость, а на внутреннем колене несут ряд отверстий, обращенных в полость тела. Но эти отверстия — *нефростомы*, замкнуты и усажены длинными клетками с каналом внутри, в котором располагается мерцательный волосок. Следовательно, они имеют строение *солеоцитов*, и вообще нефридии ланцетника очень похожи на нефридии кольчатых червей.

**Половые органы.** Половые органы представлены многочисленными (около 26 пар), по сегментно расположенными половыми железами. Хотя ланцетник раздельнополое животное, но мужские и женские железы сходны по форме и представляют толстостенные пузырьки. Они не имеют особых протоков, и созревшие половые продукты через разрывы стенок половой железы и стенок тела выпадают в околожаберную полость, откуда с током воды выносятся наружу через атриопор.

Таким образом, у ланцетника, в противоположность черепным, никакой связи между органами выделения и размножения не наблюдается.

**Развитие зародыша.** Яйцо, оплодотворенное вне тела матери, претерпевает полное и почти равномерное дробление. В результате получается типичная шаровидная бластула (рис. 12). Более крупные клетки вегетивно-

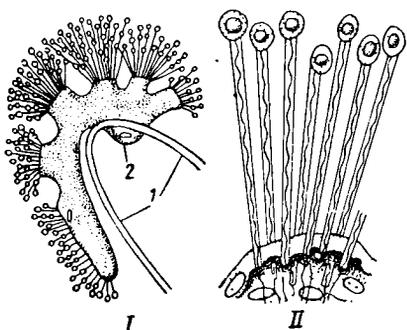


Рис. 11. Почечные канальцы (нефридии) ланцетника (по Шмальгаузену). I — целый каналец с многими нефростомами и солеоцитами; II — часть почечного канальца с сидящими на ней семью солеоцитами:

1 — верхний конец жаберной щели, 2 — отверстие почечного канальца в околожаберную полость

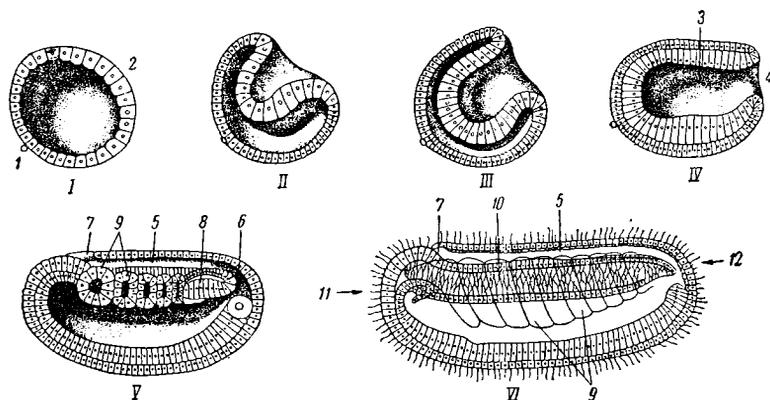


Рис. 12. Продольные разрезы через различные эмбриональные стадии ланцетника (схематично). I — бластула; II, III, IV — гастрюляция; V и VI — образование мезодермы, хорды и нервной системы:

1 — анимальный полюс, 2 — вегетативный полюс, 3 — гастральная полость, 4 — гастропор (бластопор), 5 — нервный канал, 6 — нервно-кишечный канал, 7 — невропор, 8 — складка мезодермы, 9 — целомические мешки, 10 — хорда, 11 — место будущего рта, 12 — место будущего заднего прохода

го полюса бластулы начинают впячиваться внутрь, и образуется типичная инвагинационная гастрюла. Затем гастрюла вытягивается, гастропор (бластопор) уменьшается, и эктодерма вдоль спинной стороны до самого гастро-

пора начинает углубляться, образуя нервную пластинку (рис. 13<sub>5</sub>). В дальнейшем нервная пластинка обособляется от клеток соседней эктодермы, и эктодерма сростается над нервной пластинкой и над гастропором. Еще позже края нервной пластинки заворачиваются вверх и сростаются, так что пластинка превращается в нервную трубку. Так как нервная пластинка продолжается назад до гастропора, то на этой стадии развития на заднем конце зародыша кишечная полость соединяется с полостью центральной нервной системы при помощи *нервно-кишечного канала* (*canalis neuroentericus*) (рис. 12<sub>6</sub>). На переднем конце нервные складки смыкаются позже всего, так что здесь нервный канал долгое время сообщается с наружной средой при помощи отверстия — *невропора* (*neuroporus*). В дальнейшем на месте невропора образуется *обонятельная ямка*.

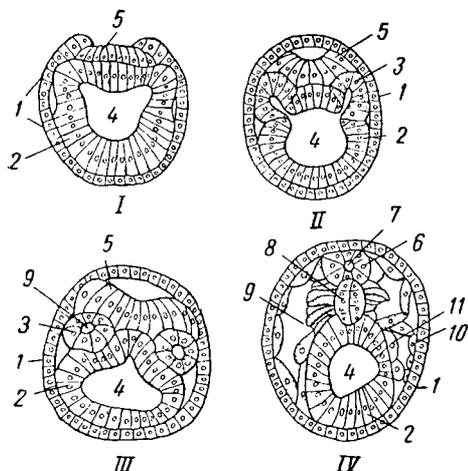


Рис. 13. Поперечные разрезы через четыре последующие стадии (I, II, III и IV) зародыша ланцетника (по Паркеру):

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — мезодерма, 4 — кишечная полость, 5 — нервная пластинка, 6 — центральная нервная система, 7 — невроцель, 8 — хорда, 9 — вторичная полость тела, 10 — париетальный листок брюшины, 11 — висцеральный листок брюшины

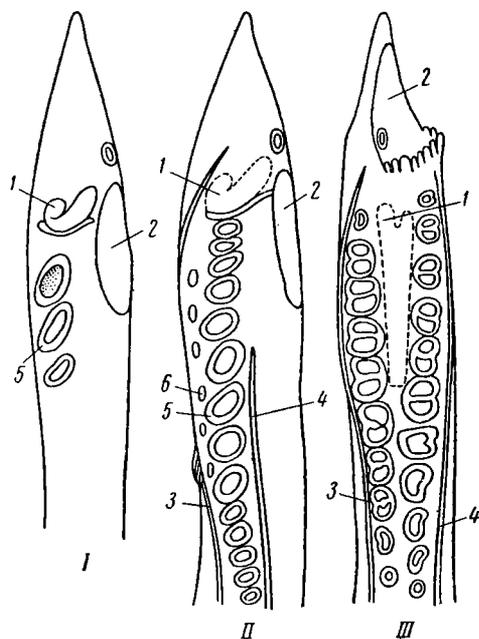


Рис. 14. Три последующие стадии развития личинки ланцетника (по Деляжу): 1 — эндостиль, 2 — ротовое отверстие, 3 — правая и 4 — левая метаплеуральные складки, 5 — левые жаберные щели, 6 — правые жаберные щели

Одновременно с развитием центральной нервной системы происходит дифференцировка энтодермы. Сперва сверху, вдоль боков первичной кишки, начинают образовываться продольные выпячивающиеся складки — зачатки будущей мезодермы, тогда как заключающаяся между этими складками полоса энтодермы начинает утолщаться, сворачиваться и, наконец, отщепляться от кишки и превращается в зачаток хорды (см. рис. 13<sub>8</sub>). Дальнейшее развитие мезодермы протекает следующим образом. Сперва складки первичной кишки, лежащие по бокам зачаточной хорды, отделяются от кишки и превращаются в ряд замкнутых, сегментально расположенных *целомических мешков*. Их стенки представляют собой мезодерму, а полости — вторичную полость тела, или *целом*. В дальнейшем целомические мешки разрастаются вверх и вниз, и каждый мешок подразделяется на спинной отдел, расположенный сбоку от хорды и нервной трубки, и на брюшной отдел, расположенный с боков кишки. Спинные отделы называются *сомитами*, брюшные — *боковыми пластинками*. Из сомитов образуются главным образом мышечные сегменты — *миотомы*, носящие у взрослого

животного название *миомеров*, и собственно кожа (кориум), тогда как из боковых пластинок образуются листки брюшины, а из полостей боковых пластинок, которые сливаются друг с другом,— целом взрослого животного. Наконец, путем впячивания на переднем конце тела образуется рот, а на заднем — анальное отверстие.

**Л и ч и н к а.** Личиночная стадия ланцетника очень продолжительная (около трех месяцев). Первое время личинка держится в верхних слоях воды, двигаясь при помощи ресничек, покрывающих ее тело. Позже она опускается на дно. На ранних стадиях развития личинка имеет рот, расположенный на левой стороне. Развитие жаберных щелей тоже протекает асимметрично: жаберные щели левой стороны образуются первоначально на брюшной стороне, затем перемещаются на правую сторону, откуда вторично передвигаются на брюхо, а еще позже — на левую сторону. Жаберные щели правой стороны (которые появляются несколько позже) развиваются и остаются на месте (рис. 14).

От взрослого ланцетника вполне развитая личинка отличается главным образом тем, что у нее нет предротовой воронки, число жаберных щелей меньше и атриальная полость отсутствует, так что жаберные щели открываются прямо наружу. Затем с обеих сторон над жаберными щелями образуется по продольной *металлевральной складке*. Эти складки все более разрастаются, свешиваются вниз и, наконец, сростаются краями друг с другом под брюшной стороной животного. Это срастание происходит на всем протяжении металлевральных складок, кроме самых задних концов их, где остается отверстие — атриопор. Так образуется атриальная полость, в которую открываются жаберные щели. Первоначально она представляет собой узкую щель, но к стадии взрослого животного атриальная полость сильно расширяется.

### СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР БЕСЧЕРЕПНЫХ

Бесчерепные распространены во всех морях Атлантического и Тихого океанов. Ланцетники вместе с другими 19 видами составляют сем. Branchiostomidae, широко распространенное в Средиземном и Черном морях, а также у берегов Атлантического океана. Другое сем. Amphioxidae объединяет ряд видов глубоководных бесчерепных экваториальной зоны Индийского и Тихого океанов. Все три рода бесчерепных: *Amphioxides*, *Asymetron* и *Ceteropleura* — характеризуются асимметричным строением не только личинок, но и взрослых животных. Эти анатомические особенности вместе с данными о развитии ланцетника представляют большой интерес для выяснения вопроса о происхождении современных бесчерепных. Биология глубоководных пелагических бесчерепных изучена еще недостаточно, некоторые авторы считают *Amphioxides* неотенической формой.

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ БЕСЧЕРЕПНЫХ

Прямых данных о предках бесчерепных мы не имеем, так как из-за нежного тела и небольших размеров бесчерепные не сохранились в ископаемом состоянии. Однако сравнительноанатомические и эмбриологические исследования А. О. Ковалевского и А. Н. Северцова дают возможность с большой долей вероятности предполагать, что отдаленными предками их были двустороннесимметричные свободноплавающие существа с сегментированной на всем протяжении тела мускулатурой и с небольшим числом жаберных щелей, открывавшихся прямо наружу. Эти первичные бесчерепные, согласно А. Н. Северцову, дали начало двум ветвям: одна ветвь, продолжавшая развиваться как свободноплавающие существа, дала начало позвоночным; представители другой ветви перешли к донному образу жизни и приспособились к лежанию на левом боку. В связи с этим рот и аналь-

ное отверстие у них сместились вниз, т. е. на левую сторону, а левые жаберные щели переместились вверх, т. е. на правую сторону (рис. 15). Асимметричное развитие этих органов у личинки современного ланцетника является, по-видимому, пережитком данной стадии его филогенетического развития. В дальнейшем, путем приспособления к жизни в самом грунте дна, у ближайших предков ланцетника развилась атриальная полость, защищающая жаберные щели от засорения, и тело вторично приобрело двубокую симметрию, однако анальное отверстие осталось несколько сдвинутым на левую сторону.

Большой интерес представляют глубоководные бесчерепные из рода *Ampioxides*. Они имеют еще более примитивное строение, чем ланцетник, и отличаются от него отсутствием атриальной полости и печеночного выроста, расположением рта на левой стороне тела и непарным рядом жаберных

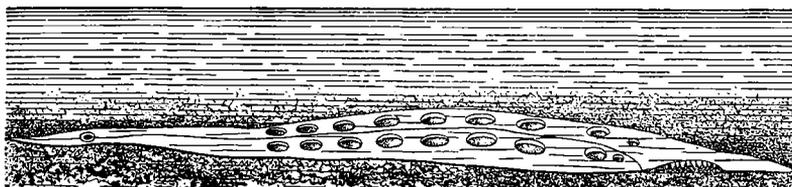


Рис. 15. Гипотетический предок ланцетника (по А. Н. Северцову)

отверстий, лежащих на брюшной стороне. Эти формы, еще очень плохо изученные, вполне подтверждают предположение, что ближайшими предками ланцетника были асимметричного строения животные, лишенные околожабрной полости.

### СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ТИПА ХОРДОВЫХ В СИСТЕМЕ МИРА ЖИВОТНЫХ

На основании данных ранних стадий развития, по наличию у ранних личинок вторичного рта, хордовых причисляют к вторичноротым животным (*Deuterostomia*). К вторичноротым принадлежат иглокожие (*Echinodermata*), щетинкочелюстные (*Chaetognatha*), погонофоры (*Pogonophora*), а также полухордовые (*Hemichorda*), представителем которых является баланоглосс, ранее относимый к типу хордовых. В настоящее время, после открытия погонофор (червеобразных животных, обитающих на дне океанов), современные зоологи выделяют баланоглосса вместе с другими кишечнодышащими (*Enteropneusta*) в самостоятельный тип полухордовых, занимающий промежуточное положение между иглокожими и хордовыми.

К полухордовым относятся весьма своеобразные морские животные, имеющие более или менее червеобразное тело, разделенное на три части (хоботок, воротник, туловище), и ведущие роющий или сидячий образ жизни. По строению они сильно отличаются от типичных хордовых, однако имеют недоразвитую хорду, зачатки невроцеля и снабжены характерными для хордовых жаберными щелями, прободаящими глотку (одна группа).

Типичным представителем этого малочисленного типа может служить баланоглосс (*Balanoglossus*). Вместе с несколькими близкими родами он выделяется в класс кишечнодышащих (*Enteropneusta*), тогда как лишенные жаберных щелей и снабженные большими перистыми жабрами роды цефалодиск (*Cephalodiscus*) и рабдоплевра (*Rhabdopleura*) выделяются в другой класс — граптолитовые (*Graptolithoidea*), который носит такое название потому, что к этому классу в настоящее время причисляют также ископаемых граптолитов.

## Представитель полухордовых — баланогloss (Balanoglossus)

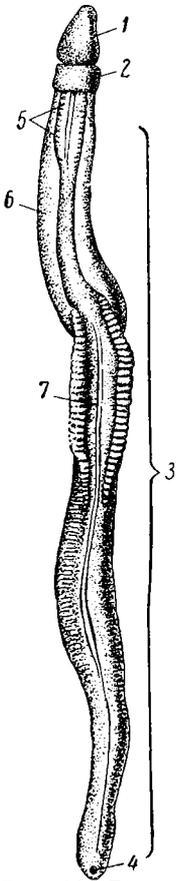


Рис. 16. Бала-  
ногloss, общий  
вид со спинной  
стороны  
(по Паркеру)

1 — хоботок, 2 —  
воротник, 3 —  
туловище, 4 —  
анальное отвер-  
стие, 5 — жабер-  
ные щели, 6 —  
половые выросты,  
7 — выпячивания  
слепых печеноч-  
ных выростов

ласти воротника имеется узкая полость, которая обычно рассматривается как гомолог *невроцелла*. Никаких органов чувств у бала-ногlossа не обнаружено; найдены только отдельные чувствующие клетки, образующие сплошные субэпителиальные нервные сплетения. У личинок кишечножаберных имеется теменная пластинка (как почти у всех иглокожих), которая в течение метаморфоза полностью исчезает. Органом выделения, по-видимому, является особое складчатое образование, расположенное вблизи зачаточной хорды, и продукты распада выносятся наружу через отверстие хоботка.

Баланогloss — обитатель неглубоких участков моря. Здесь он ведет малоподвижную жизнь в прорытых им ходах, которые имеют характер хрупких трубочек, так как песчинки склеиваются липкими выделениями кожных желез. Питается мелкими пищевыми частицами, которые вместе с током воды вносятся в ротовое отверстие.

**Внешнее строение.** Баланогloss имеет двусторонне-симметричное червеобразное тело, состоящее из трех отделов: хоботка, воротника и туловища (рис. 16).

**Внутреннее строение.** В воротнике баланогlossа в брюшной стороне его, у основания хоботка, помещается ротовое отверстие (рис. 17). Оно ведет в глотку, прободенную многочисленными жаберными отверстиями, которые открываются непосредственно наружу на спинной стороне тела. Глотка продолжается в собственно кишечник, имеющий форму прямой трубки. От спинной стороны кишечника отходят многочисленные слепые выросты, называемые печеночными. На самом конце тела помещается анальное отверстие. Полость тела подразделена на полость хоботка, воротника и туловища. В полость хоботка вдается особое образование (см. рис. 17<sub>4</sub>), которое обычно рассматривают как зачаточную *хорду*, так как оно имеет сходное с хордой строение и энтодермическое происхождение, представляя собой предротовой вырост кишечника. Через не-

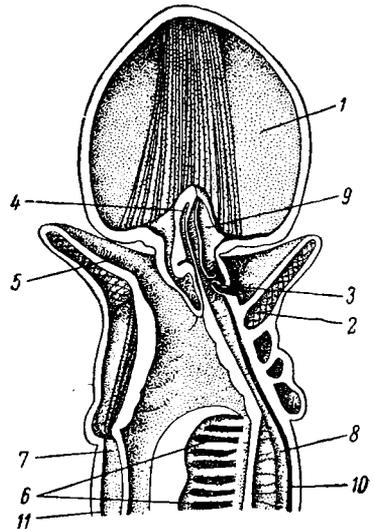


Рис. 17. Бала-  
ногloss, сагитталь-  
ный разрез через головной от-  
дел, схематично (по Паркеру):

1 — полость хоботка, 2 — полость  
воротника, 3 — отверстие, веду-  
щее в полость хоботка, 4 — вырост,  
принимаемый за хорду, 5 — рото-  
вое отверстие, 6 — жаберные щели,  
7 — брюшной кровеносный сосуд,  
8 — спинной кровеносный сосуд,  
9 — сердечный мешок, 10 — до-  
рзальный нервный тяж, 11 —  
вентральный нервный тяж

Хотя баланоглосс — раздельнополое животное, но мужские и женские железы, располагающиеся в передней части туловища, по внешнему виду сходны. Половые продукты через особые поры выделяются в воду, где и происходит оплодотворение.

### ПРОЧИЕ ПОЛУХОРДОВЫЕ

Кроме одиночных свободноживущих форм, как баланоглосс, среди полухордовых имеются и колониальные сидячие формы, размножающиеся как половым способом, так и почкованием. Живут все полухордовые в мелких частях моря, либо среди водорослей, либо под камнями, либо, подобно баланоглоссу, в самом грунте — песке или иле. Распространены они почти по всем морям земного шара, но всюду более или менее редки.

В морях СССР, омывающих север европейской части Союза и советский Дальний Восток, известны 3 редко встречающихся вида. Один относится к роду *Balanoglossus*, два других — к близким родам.

### СХОДСТВО ПОЛУХОРДОВЫХ С ДРУГИМИ ТИПАМИ

Как мы видели на примере баланоглосса, кишечнодышащие обнаруживают ряд существенных признаков сходства с типичными хордовыми животными (зачаточная хорда и невроцель, жаберные щели, целом, вторичный рот), хотя никаких признаков метамерии у них не наблюдается. С другой стороны, по строению нервной системы и по присутствию кожно-мышечного мешка, составляющего стенки тела, кишечнодышащие обнаруживают сходство с кольчатыми червями. Наконец, личинка кишечнодышащих, носящая название *торнарши*, имеет разительное сходство с личинкой иглокожих, особенно с личинкой голотурии. В частности, торнаррия, как и личинки иглокожих, имеет на теле особые ресничные шнуры, теменной нервный узелок и два глазка.

Таким образом, полухордовые представляют огромный интерес с, общезволюционной точки зрения, так как связывают тип хордовых с другими типами, в частности с иглокожими.

## Подтип III. Черепные (*Craniata*), или позвоночные (*Vertebrata*)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

В отличие от предыдущих подтипов, представители которых ведут малоподвижную жизнь, питаются пассивно, получая свою пищу с током воды, и пассивно же размножаются, периодически выбрасывая половые продукты прямо в воду независимо от присутствия противоположного пола, — позвоночные *активно разыскивают* и особей противоположного пола и пищу, которую *захватывают* ротовыми органами. Эти важнейшие биологические отличия черепных от низших хордовых обусловлены их более высокой организацией (рис. 18), что выражается главным образом в более совершенных *органах чувств* и *органах передвижения*, помогающих им отыскивать особей противоположного пола и пищу, и в более совершенном *головном мозге*, воспринимающем раздражения от органов чувств и регулирующем сложные реакции всего тела. В свою очередь развитие органов чувств, головного мозга и ротового аппарата обусловило развитие *череп*, который состоит из двух основных отделов: *черепной коробки*, служащей прочной защитой

для нежного головного мозга и органов чувств, и подвижного *висцерального скелета*, составляющего опору передней части кишечной трубки, в частности ротового аппарата. Хорда в большей или меньшей степени замещается *позвонками*, верхние дуги которых в совокупности образуют спинномозговой канал — надежную защиту для спинного мозга, а нижние дуги с ребрами — для внутренних органов. Наконец, обособившееся из брюшного кровеносного сосуда *сердце*, энергично гонящее кровь по телу, и *почки* сложного строения, усиленно выделяющие жидкие продукты распада, способствуют общему подъему всей жизнедеятельности организма.

Позвоночные, к которым относится около 50 000 видов, — основной подтип хордовых и одна из самых многочисленных групп животных вообще.

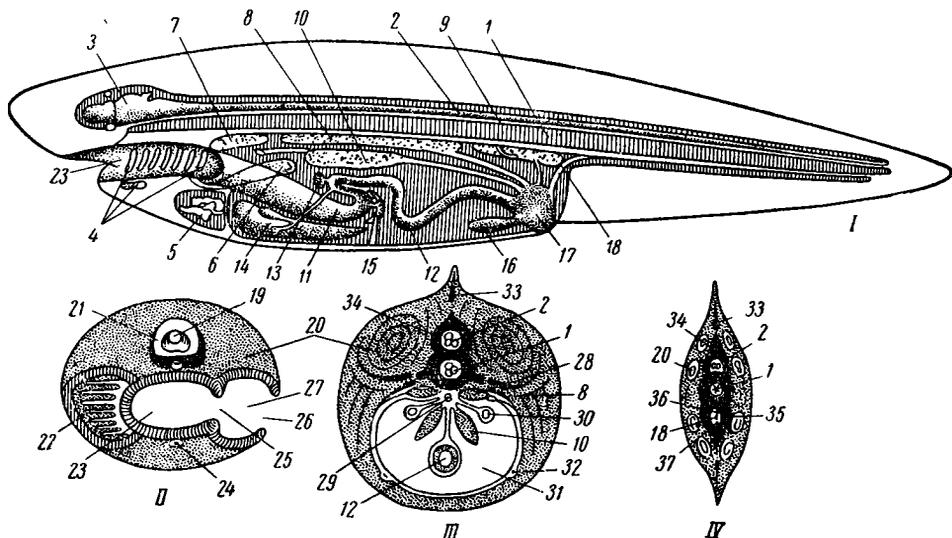


Рис. 18. Схема строения позвоночного (по Паркеру). I — сагиттальный разрез; II — поперечный разрез головы; III — то же, туловища; IV — то же, хвоста:

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

Современную фауну позвоночных обычно расчленяют на классы: 1) круглоротых (Cyclostomata), 2) ~~рыб~~ рыб (Pisces), 3) земноводных, или амфибий (Amphibia), 4) пресмыкающихся, или рептилий (Reptilia), 5) птиц (Aves) и 6) млекопитающих (Mammalia). Круглоротые и рыбы представляют собой водных животных, остальные четыре — наземных, однако у земноводных, как показывает само название, личинки, как правило, ведут водный образ жизни.

## ОБЩИЙ ОЧЕРК ОРГАНИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

**Внешнее строение.** Форма тела позвоночных весьма разнообразна. Для низших, водных позвоночных типично удлинненное тело, в котором можно различить только три отдела — *голову* (caput), *туловище* (corpus) и *хвост* (cauda), и наличие *непарных плавников* — спинного, хвостового, заднепро-

ходного и обычно двух *парных плавников* — грудных и брюшных. У наземных позвоночных развивается четвертый отдел — *шея* (collum), благодаря чему голова получает подвижность, зато хвостовой отдел в большей или меньшей степени уменьшается, непарные плавники отсутствуют, парные же замещены конечностями, имеющими в схеме пятипалый тип строения. Они построены по принципу системы простых рычагов, поддерживают туловище над субстратом и служат для сухопутного передвижения.

**Кожные покровы.** Кожа позвоночных, образуя прочный покров, представляет собой очень важный в функциональном отношении орган. Она не только защищает тело от механических повреждений, излишней потери воды, вредных действий сильных световых раздражений и проникновения различных болезнетворных организмов, но принимает более или менее важное участие в процессе обмена веществ, т. е. несет функцию добавочного, иногда весьма существенного, органа дыхания, а также выделения — через кожные железы. Органы чувств являются производными кожи.

Кожа позвоночных (см. рис. 244), в противоположность беспозвоночным, состоит всегда из многих слоев клеток, которые образуют два основных слоя: наружный — *надкожицу*, или *эпидермис*, и более глубокий — *собственно кожу*, или *кориум*. Кориум, образующий главную часть кожи, отличается толщиной и присутствием соединительнотканых волокон, придающих ему особую прочность и растяжимость. Эпидермис позвоночных, в отличие от эпидермиса беспозвоночных и низших хордовых, всегда состоит из нескольких слоев клеток, т. е. является многослойным.

Оба слоя кожи отличаются друг от друга и строением и происхождением: кориум имеет волокнистое строение и развивается из мезодермы, а именно из наружного листка мнотомов зародыша, тогда как эпидермис имеет эпителиальный характер и развивается из эктодермы.

Оба слоя кожи могут давать начало различного рода скелетным образованиям: кориум — плакоидной чешуе низших рыб и ее производным (зубам, кожным окостенениям и костной чешуе высших рыб), эпидермис — роговой чешуе пресмыкающихся и ее производным (перьям птиц и волосам млекопитающих). Эпидермис, кроме того, дает начало кожным железам.

**Внутренний скелет.** Скелет современных позвоночных в ряду от низших к высшим имеет три состояния: соединительнотканое, хрящевое и костное. В течение эмбрионального развития он проходит через эти же три состояния, которые в общем соответствуют трем основным этапам эволюционного развития внутреннего скелета позвоночных вообще. Однако наряду с костями, имеющими хрящевых предшественников, у позвоночных есть кости, которые возникают сразу в глубоких слоях кожи, помимо срастания костных чешуй: первые называются *замещающими*, или *хрящевыми*, костями, вторые — *покровными*, или *кожными*, костями.

Скелет позвоночных делится на осевой скелет, череп и скелет конечностей.

**О с е в о й с к е л е т.** У низших и зародышей всех позвоночных осевой скелет представлен *хордой*. Она состоит из своеобразной пузырчатой ткани энтодермического происхождения и никогда не бывает сегментированной. Хорду окружает соединительнотканое влагалище, которое охватывает также центральную нервную систему и является *скелетогенным слоем*, т. е. слоем, дающим начало хрящевому или костному позвоночнику (сама хорда никогда не принимает участия в образовании хрящевого или костного скелета).

**Позвоночник** (columna vertebralis) состоит из ряда подвижно сочлененных *позвонков* (vertebra). У бесчелюстных позвонки зачаточные, и позвоночник не разделяется на отделы. У рыб различают два отдела: туловищный, снабженный ребрами (costa), и хвостовой, лишенный их. У наземных позвоночных в типичном случае позвоночник содержит пять отделов: шейный,

грудной, поясничной, крестцовой и хвостовой. При этом ребра грудного отдела соединяются с *грудиной* (sternum), образуя *грудную клетку* (thorax). Таким образом, в целом вполне развитый позвоночник, с одной стороны, дает опору всему телу (тела позвонков), с другой — служит защитой для спинного мозга (верхние дуги) и внутренностей (ребра). Кроме того, у наземных позвоночных с осевым скелетом сочленяются пояса конечностей, так что он дает опору и парным конечностям.

**Ч е р е п** (cranium), как уже сказано, состоит из двух основных отделов: *черепной коробки*, представляющей продолжение осевого скелета, и *висцерального скелета*.

*Черепная коробка* (neurocranium) у зародышей всех позвоночных закладывается под головным мозгом в виде двух пар хрящей (рис. 19). Задняя пара, носящая название *парахордалий*, развивается по бокам переднего отдела хорды, а передняя пара, или *трабекулы*, — впереди нее. Одновременно вокруг зачатков парных органов чувств: обоняния, зрения и слуха — образуются хрящевые капсулы. При дальнейшем развитии зародыша парахордалии и трабекулы разрастаются, сливаются друг с другом и образуют мозг с боков. Таким образом возникает черепная коробка, к наружным стенкам которой прирастают слуховые и обонятельные капсулы. Последующая эволюция черепной коробки идет в направлении все большего охвата ею головного мозга и обрастания слуховых и обонятельных капсул, которые оказываются уже включенными в ее стенки. Начиная с низших костных рыб, черепная коробка покрывается накладными костями.

*Висцеральный скелет* (splanchnocranium) в первоначальном виде, т. е. у низших классов (бесчелюстные, рыбы) и у зародышей всех прочих позвоночных состоит из ряда *висцеральных дуг*, которые охватывают переднюю часть пищеварительной трубки наподобие обручей.

У рыб они дифференцируются на *челюстную дугу*, служащую для захватывания пищи, на *подъязычную дугу*, при помощи которой челюсти прикрепляются к черепной коробке, и на *жаберные дуги*, к которым прикрепляются жаберные лепестки.

У наземных позвоночных верхняя половина челюстной дуги срастается с дном черепной коробки, подъязычная дуга утрачивает функцию «подвеска», причем верхняя половина ее сильно уменьшается и отходит к органу слуха, а жаберные дуги редуцируются и остатки их частью превращаются в скелет языка, частью — в скелет гортани.

**С к е л е т к о н е ч н о с т е й** делится на скелет *непарных* конечностей и на скелет *парных* конечностей. Первый имеется только у первичноводных позвоночных (круглоротых и рыб). Он состоит из наружного скелета — *лучей*, поддерживающих перепонки спинного, хвостового и заднепроходного плавников, и из внутреннего скелета — *радиальных лучей*, которые помещаются в мышцах тела и поддерживают плавниковые лучи.

Скелет парных конечностей разделяется на скелет поясов конечностей и на скелет свободной конечности.

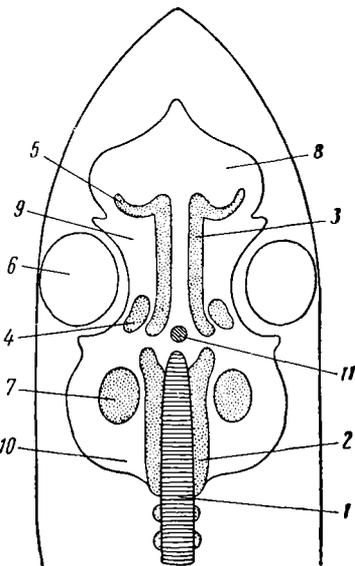


Рис. 19. Расположение хрящевых закладок черепной коробки акулы (вид со спинной стороны). Закладки обведены контурами черепа и головы взрослого животного (по Шмальгаузену):

1 — хорда, 2 — парахордали, 3 — трабекулы, 4 — боковые хрящи, 5 — обонятельная капсула, 6 — глаз, 7 — слуховая капсула, 8 — обонятельный, 9 — глазничный, 10 — затылочный отделы черепа, 11 — гипофиз

У рыб *пояса конечностей* имеют сравнительно очень простое строение и не прилегают к позвоночнику. Скелет свободной конечности, подобно скелету непарных плавников, состоит из *внутреннего* и *наружного скелета*. Первый образован многочисленными хрящевыми или костными палочками, второй — плавниковыми лучами.

*Скелет парных конечностей* наземных позвоночных (рис. 20) сильно отличается от такового рыб. Типичными элементами переднего, или плечевого, пояса являются *лопатка*, *коракоид* и *прокоракоид*. Кроме того, обычно имеется еще покровная кость — *ключица*. Соответственно в заднем, или тазовом, поясе имеются *подвздошная*, *седалищная* и *лобковая* кости. Покровных костей в поясе задних конечностей нет.

Скелет свободной конечности состоит лишь из внутреннего скелета и делится на три отдела: в передней конечности — на *плечо*, *предплечье* и *кисть*, в задней — *бедро*, *голень* и *стопу*. Первый отдел состоит всегда из одной кости (*плечевой* или *бедренной*), следующий отдел образован двумя костями (*лучевой* и *локтевой* или *большой* и *малой берцовыми*), третий отдел

в свою очередь подразделяется на три подотдела: в передней конечности — на *запястье*, *пясть* и *фаланги пальцев*, в задней — на *предплюсну*, *плюсну* и *фаланги пальцев*.

**Мышечная система.** Мускулатура позвоночных подразделяется на мускулатуру тела, или *соматическую*, и на мускулатуру внутренних органов и кожи, или *висцеральную*.

**Соматическая мускулатура** (мышечная система) всегда состоит из поперечнополосатых мышечных волокон. У низших позвоночных она представлена, как и у ланцетника, рядом широких поперечных мышечных лент — *миотомов*, или *миомеров*, разделенных узкими соединительнотканями прослойками — *миосептами*. У высших позвоночных метамерия нечетко выражена в связи с развитием сложной мускулатуры туловища и парных конечностей.

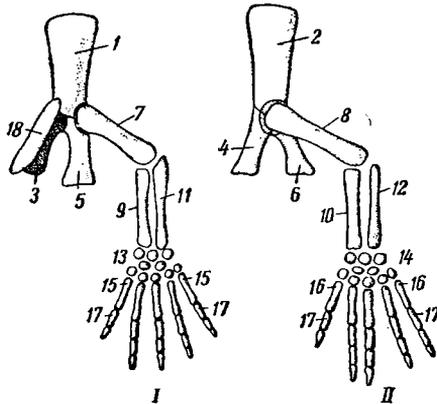


Рис. 20. Схема строения парных конечностей (по Паркеру). I — передняя конечность; II — задняя конечность:

1 — лопатка, 2 — подвздошная кость, 3 — прокоракоид, 4 — лобковая кость, 5 — коракоид, 6 — седалищная кость, 7 — плечевая кость, 8 — бедренная кость, 9 — лучевая кость, 10 — большая берцовая кость, 11 — локтевая кость, 12 — малая берцовая кость, 13 — запястье, 14 — предплюсна, 15 — пясть, 16 — плюсна, 17 — фаланги пальцев, 18 — ключица

**Висцеральная мускулатура** образована главным образом мускулатурой пищеварительной трубки и представлена мышцами *челюстными*, *жаберными*, или *глоточными*, и *мускулатурой кишечника*. Последняя состоит из гладких мышечных волокон, тогда как мускулатура передней части пищеварительной трубки — поперечнополосатая.

**Нервная система.** Различают *центральную нервную систему*, включающую спинной и головной мозг, *периферическую*, состоящую из сегментальных нервов, отходящих от центральной нервной системы, и *симпатическую*. Последняя представлена главным образом двумя большими нервами, которые тянутся вдоль боков позвоночника и содержат многочисленные нервные узлы.

**Головной мозг** (cerebrum) на ранних стадиях эмбрионального развития имеет вид трех расположенных друг за другом вздутых (пузырей) передней части нервной трубки (рис. 21<sub>1</sub>). Но вскоре переднее из этих вздутых разделяется поперечным перехватом на два, самая передняя часть подразделяется продольной бороздой на правую и левую половины, а передняя часть крыши заднего мозгового пузыря образует выпячивание.

Таким образом возникают пять основных отделов головного мозга позвоночных: *передний мозг* (telencephalon), состоящий из двух полушарий (правого и левого), *промежуточный мозг* (diencephalon), *средний* (mesencephalon), *продолговатый* (myelencephalon) и располагающийся над продолговатым мозгом *мозжечок* (metencephalon, или cerebellum). В соответствии с обособлением этих отделов невроцель головного мозга тоже дифференцируется на отдельные сообщающиеся между собой полости — *желудочки* головного мозга, имеющие специальные названия. Желудочек переднего мозга у

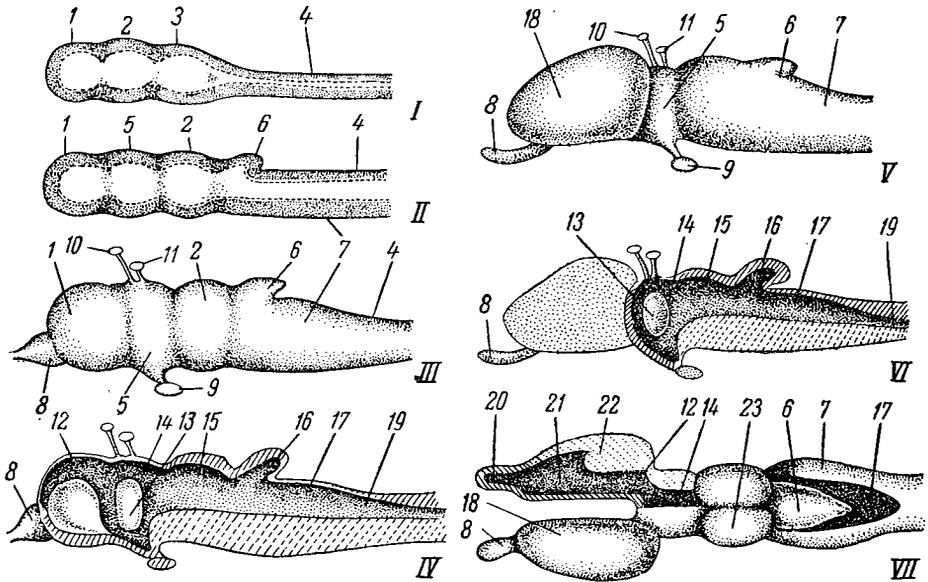


Рис. 21. Схема головного мозга позвоночного (по Паркеру). I — первая стадия (сбоку); II — вторая стадия (сбоку); III — вполне развитый головной мозг с неразделенным передним мозгом (сбоку); IV — то же, в сагиттальном разрезе; V — головной мозг с парными полушариями (сбоку); VI — то же, в сагиттальном разрезе; VII — то же, сверху со вскрытыми с правой стороны полостями промежуточного мозга:

1 — передний мозг, 2 — средний мозг, 3 — задний мозг, 4 — спинной мозг, 5 — промежуточный мозг, 6 — мозжечок, 7 — продолговатый мозг, 8 — обонятельная доля, 9 — гипофиз, 10 — парietальный орган, 11 — эпифиз, 12 — желудочек переднего мозга, 13 — зрительный бугор, 14 — третий желудочек, 15 — желудочек среднего мозга (силвиев водопровод), 16 — желудочек мозжечка, 17 — четвертый желудочек (ромбовидная ямка), 18 — полушарие переднего мозга, 19 — центральный канал спинного мозга, 20 — желудочек обонятельной доли, 21 — правый боковой желудочек, 22 — полосатое тело, 23 — зрительные доли, образующие двухолмие

нижних позвоночных представляет собой одну общую полость и не имеет особого наименования, но у высших он подразделен продольной перегородкой на два *боковых желудочка* (первые два желудочка мозга человека). Полость промежуточного мозга обозначается как *третий желудочек*, полость среднего мозга носит название *силвиева водопровода* (название, заимствованное из анатомии человека), а полость продолговатого мозга — *четвертого желудочка*, или *ромбовидной ямки*.

Основные отделы головного мозга имеют следующие образования. Передние части переднего мозга продолжают в парный выступ — *обонятельные доли* (lobus olfactorius), от которых отходят *обонятельные нервы* (nervus olfactorius), являющиеся первой парой головных нервов. К перепончатой крыше промежуточного мозга прикрепляются два сидящих на тонких ножках округлых образования, первоначально имеющих строение органов зрения. Переднее из них называется *париетальным органом* (corpus parietale), а заднее — *пинеальным*, или *эпифизом* (epiphysis). От боков промежуточного мозга отходят *зрительные нервы* (nervus opticus), являющиеся второй парой головных нервов. От середины дна промежуточного мозга

отходит полый выступ — *мозговая воронка* (infundibulum), к которой прикрепляется *подмозговая железа*, или *гипофиз* (hypophysis). Толстая крыша среднего мозга имеет два разделенных продольной бороздой возвышения, которые носят название *зрительных долей* (lobus opticus). Всего от головного мозга отходят 10—12 пар головных нервов.

**С п и н н о й м о з г** (medulla spinalis), переходящий без резких границ в продолговатый, имеет внутренние части из серого мозгового вещества, а наружные — из белого. Первое состоит из нервных клеток и безмякотных нервных волокон, второе — из мякотных отростков нервных клеток,

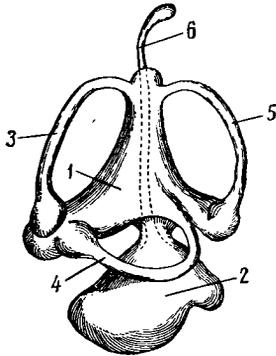


Рис. 22. Перепончатый слуховой лабиринт, полусхематично (по Шмальгаузену):

1 — овальный мешочек, 2 — круглый мешочек, 3 — передний полукружный канал, 4 — горизонтальный полукружный канал, 5 — задний полукружный канал, 6 — эндолимфатический проток

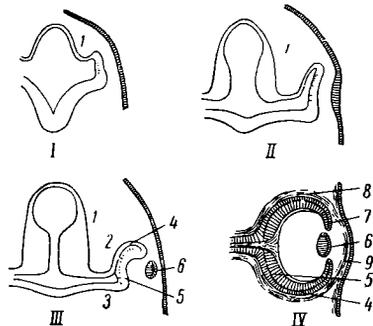


Рис. 23. Последовательные стадии развития глаза, фронтальные разрезы, схемы (по Шмальгаузену):

1 — промежуточный мозг, 2 — глазной бокал, 3 — ножка глазного бокала, 4 — пигментная оболочка, 5 — сетчатка, 6 — хрусталик, 7 — радужина, 8 — склера, 9 — роговица

образующих систему проводящих путей. От спинного мозга отходят многочисленные спинномозговые нервы, число которых соответствует числу первичных мышечных сегментов, а именно: на каждую пару миотомов приходится пара спинномозговых нервов, которые отходят двумя корешками — спинным и брюшным.

**Органы чувств.** Кожные органы чувств — простейшие органы, воспринимающие механическое раздражение, представлены у позвоночных свободными окончаниями нервов. Они разбросаны по поверхности кожи, по слизистой оболочке кишечника и различных других органов. Кроме того, имеются специальные концевые органы — *осязательные тельца*, собранные в группы и окруженные соединительнотканной оболочкой.

**Органы боковой линии** свойственны только первично-водным позвоночным и представляют собою специализированные кожные органы чувств. Расположены они продольными рядами по бокам тела (у рыб обычно одним рядом с каждой стороны) и сложной сетью на голове. Они воспринимают легкие колебания воды, действующие на различные части тела. Благодаря этому животное может ощущать не только скорость и направления водных течений и положение предметов, возбуждающих отраженные токи воды, но и движения собственного тела. Таким образом, это органы, при помощи которых животное ориентируется в водной среде.

**Орган слуха**, который одновременно служит и органом равновесия, всегда парный. В простейшем случае он представлен только *внутренним ухом*, или *перепончатым лабиринтом* (рис. 22), который заключен в слуховую капсулу и имеет вид тонкостенного пузырька, разделенного

перехватом на две части: верхнюю, или *овальный мешочек* (utriculus), и нижнюю, или *круглый мешочек* (sacculus). От овального мешочка отходят *полукружные каналы* (canalis semilunaris), которые, описав дугу, возвращаются к овальному мешочку. Число полукружных каналов у всех позвоночных, исключая круглоротых, равно трем. Они располагаются в трех взаимно перпендикулярных плоскостях — фронтальной, сагиттальной и трансверзальной. От круглого мешочка отходит вверх узкий слепой канал — *эндолимфатический проток* (ductus endolymphaticus), представляющий собой остаток первоначального впячивания эктодермы, из которого развивается перепончатый лабиринт. Сбоку образуется полый вырост — *улитка* (lagena).

Внутренняя полость перепончатого лабиринта заполнена жидкостью — *эндолимфой*, в которой во взвешенном состоянии находятся многочисленные кристаллики углекислой извести. Всякое изменение положения тела, а также звуковые волны приводят в движение эти кристаллики, которые раздражают чувствующие клетки внутренних стенок лабиринта, что передается окончаниям слухового нерва.

У высших позвоночных, начиная от земноводных, к внутреннему уху присоединяется еще второй отдел — *среднее ухо*, или *барабанная полость*. В ней помещается слуховая косточка — *стремя*, а у млекопитающих три слуховые косточки. Кроме того, у некоторых рептилий, всех птиц и млекопитающих появляется *наружный слуховой проход*, выполняющий функцию защиты барабанной перепонки и организации звукового потока. Добавление к слуховому проходу *наружного уха* в виде кожно-хрящевой раковины (млекопитающие) или в виде складок и перьев специальной структуры (птицы) еще более усиливает акустические звукообразующие функции наружного уха.

**Орган зрения** позвоночных представлен парными глазными яблоками (рис. 23<sub>IV</sub>). Наружную их стенку составляет капсула органа зрения — *склера* (sclera). Она образована плотной соединительной тканью и является скелетом глаза. В передней, выдающейся наружу части глаза склера переходит в прозрачную *роговицу* (cornea). Внутри глазного яблока располагается прозрачное округлое тело — *хрусталик* (lens). Изнутри склера выстлана тремя оболочками: *сосудистой* (membrana chorioidea), *пигментной* (tapetum pigmentum) и *сетчаткой* (retina). Сосудистая оболочка, которая прилегает непосредственно к склере, очень богата кровеносными сосудами, питающими глаз кровью. На границе с роговицей сосудистая оболочка отходит от склеры и вдается в полость глазного яблока в виде кольцевой складки — *радужины* (iris), которая располагается перед хрусталиком и ограничивает более или менее округлое отверстие — *зрачок*. К сосудистой оболочке прилегает темная пигментная оболочка, отражающая световые лучи. В свою очередь к пигментной оболочке прилегает светочувствительная сетчатая оболочка, выстилающая внутреннюю поверхность глазного яблока. Наружный слой сетчатки (т. е. слой, прилегающий к пигментной оболочке) содержит многочисленные чувствующие клетки, из которых одни оканчиваются длинными *палочками*, другие — короткими, вздутыми у основания *колбочками*. Колбочки, по-видимому, воспринимают разные цвета, палочки — лишь свет различной силы. От сетчатки отходит зрительный нерв, прободающий склеру. Внутренняя полость глазного яблока — *задняя камера*, заполнена студенистым веществом — *стекловидным телом* (corpus vitrum), тогда как сравнительно небольшая полость, расположенная между хрусталиком и роговицей — *передняя камера*, содержит жидкость — *водянистую влагу* (humor aqueus).

Развиваются глазные яблоки в виде полых выпячиваний от боковых стенок промежуточного мозга. Затем наружная стенка глазного пузыря впячивается внутрь него и проксимальная часть пузыря суживается, так что образуется двустенный *глазной бокал*, соединенный с мозгом при помощи тонкой ножки (рис. 23<sub>3</sub>). Одновременно против глазного бокала от экто-

дермы отшнуровывается впячивание в виде пузырька. Далее этот пузырек уплотняется и превращается в хрусталик, края глазного бокала обрастают его и дают начало радужной оболочке; внутренняя стенка бокала превращается в сетчатку, наружная — в пигментную оболочку, ножка бокала — в зрительный нерв, а вокруг глазного яблока из мезодермы образуются сосудистая оболочка и склера, передняя часть которой срастается с покровами, приобретает прозрачность и превращается в роговицу.

**Орган обоняния** у всех позвоночных, исключая круглоротых, — парное образование. В простейшем случае он представлен двумя *обонятельными мешками*, внутренние стенки которых выстланы оболочкой, образующей многочисленные складки. У групп, имеющих легкие, обонятельные полости сообщаются не только с наружной средой посредством *наружных ноздрей*, но и с полостью передней части кишечной трубки при помощи *внутренних ноздрей*, или *хоан*, и наряду с обонятельными функциями служат дыхательными путями.

**Органы пищеварения.** Состоят из *пищеварительной трубки* и двух больших пищеварительных желез — *печени* и *поджелудочной железы*. Пищеварительная трубка разделяется на основные отделы: ротовая полость, глотка, пищевод, желудок и кишка (см. рис. 18).

Ротовая полость начинается *ротовым отверстием*, на дне ее находится язык (lingua), а крышу составляет *нёбо* (palatum). *Глотка* (pharynx) всегда бывает связана с органами дыхания: у водных позвоночных стенки ее прободены жаберными отверстиями, у наземных с нею связаны легкие. *Пищевод* (oesophagus) имеет вид простой, сильно растяжимой трубки. *Желудок* (gaster, или stomachus) в простейшем виде представляет лишь местное расширение кишечного тракта. Собственно *кишка* (intestinum) делится на переднюю, среднюю и заднюю. *Передняя*, или *тонкая*, кишка является главным органом пищеварения, и в переднюю часть ее, носящую название *двенадцатиперстной* (duodenum), открываются протоки печени и поджелудочной железы. В *средней*, или *толстой*, кишке (colon) происходит обратное всасывание воды, а также идет формирование фекальных масс. *Задняя*, или *прямая*, кишка (rectum) представляет резервуар для фекальных масс. Она открывается либо в *клоаку* (cloaca), т. е. в общую полость, в которую, кроме пищеварительного тракта, открываются протоки мочевых и половых органов, либо оканчивается самостоятельным *заднепроходным отверстием* (anus).

*Печень* (hepar) всегда представляет собой большое компактное тело, расположенное в области желудка, тогда как *поджелудочная железа* (pancreas) обычно имеет гроздевидное строение и отдельные дольки ее рассеяны в брыжейке двенадцатиперстной кишки. Функция обеих этих желез разнобразна, но главное значение их заключается в выработке пищеварительных соков, причем сок поджелудочной железы переваривает белки и углеводы, а секрет печени — *желчь* — переваривает жиры.

Ротовая полость образуется как впячивание эктодермы, тогда как все прочие отделы кишечной трубки развиваются из первичной кишки, т. е. имеют энтодермическое происхождение, и только самый задний конец кишки тоже образуется путем эктодермического впячивания.

**Органы дыхания.** У водных позвоночных органами дыхания служат *жабры* (branchiae). В типичном случае они имеют вид тонкостенных складок слизистой оболочки, расположенных рядами по краям жаберных щелей. Образуются жаберные щели из карманообразных выпячиваний стенки глотки и подобных же выпячиваний наружных покровов, которые растут навстречу друг другу и при схождении прорываются. Таким образом, края жаберных щелей имеют частично эктодермическое и частично энтодермическое происхождение, так же как и развивающиеся из них жаберные лепестки.

Органами дыхания наземных позвоночных служат *легкие* (pulmones), которые свойственны и некоторым рыбам. В простейшем виде они представ-

ляют собой пару мешков, открывающихся с брюшной стороны в глотку и имеющих тонкие ячеистые стенки. Закладываются легкие как парные выпячивания на задней части брюшной стенки глотки и, по-видимому, гомологичны последней паре жаберных щелей.

**Кровеносная и лимфатическая система.** У позвоночных она выполняет функции распределения питательных веществ и кислорода по всем органам и тканям. Кровеносная система всегда замкнутая, а лимфатическая — незамкнутая. Первая содержит *кровь* — бесцветную жидкость — *кровяную плазму*, в которой плавают белые и красные кровяные тельца, вторая — бесцветную *лимфу* с одними белыми кровяными тельцами. Красные кровяные тельца позвоночных — округлой формы и содержат особый пигмент — *гемоглобин*, от которого зависит цвет крови.

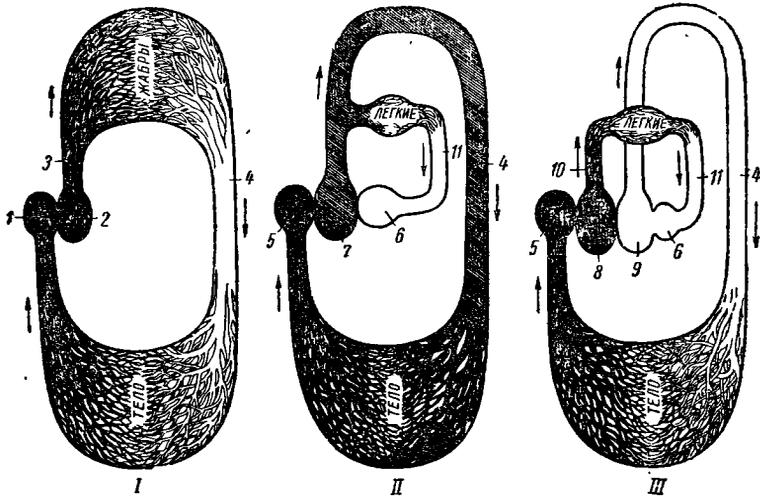


Рис. 24. Схемы кровообращения позвоночных (ориг.). I — первичноводное позвоночное; II — земноводное; III — высшее наземное позвоночное (черным — венозная кровь; серым — смешанная; белым — артериальная):

1 — предсердие, 2 — желудочек, 3 — брюшная аорта, 4 — спинная аорта, 5 — правое предсердие, 6 — левое предсердие, 7 — общий желудочек, 8 — правый желудочек, 9 — левый желудочек, 10 — легочная артерия, 11 — легочная вена

Кровеносная система состоит из центрального органа кровообращения — *сердца* (cor) и периферической системы — *кровеносных сосудов*.

Сердце представляет собой местное толстостенное расширение брюшного сосуда (брюшной аорты), отличающееся поперечнополосатой мускулатурой стенок. Сердце всегда имеет несколько отделов, или камер, главнейшие из них — *предсердия* (atrium) и *желудочки* (ventriculus).

*Венозный синус* и предсердия принимают в сердце кровь из вен и сокращением стенок направляют ее в желудочки и *артериальный конус*, имеющие толстые мускулистые стенки. Сокращение последних гонит кровь по кровяному руслу ко всем органам.

Кровеносные сосуды в зависимости от направления движущейся по ним крови делят на *артерии* (arteria), по которым кровь движется от сердца, и на *вены* (vepa), по которым кровь движется к сердцу.

У водных позвоночных (рис. 24<sub>I</sub>) существует только одно предсердие и один желудочек, кровь в сердце венозная и имеется только *один* круг кровообращения, в котором артериальная и венозная кровь не смешивается и который выполняет двойную функцию: 1) снабжение всех клеток организма питательными веществами и кислородом и 2) насыщение кислородом

венозной крови. Осуществляется это таким образом: от сердца по артериям течет венозная кровь к жабрам, а окислившись в жабрах, уже артериальная кровь по артериям разносится ко всем органам тела, откуда в качестве венозной возвращается по венам к сердцу.

У высших наземных позвоночных (птицы, млекопитающие; рис. 24<sub>III</sub>) сердце имеет два предсердия и два желудочка, кровообращение тоже не смешанное, но имеются уже *два* круга кровообращения: большой и малый. По большому кругу кровообращения, начинающемуся от левого желудочка, по артериям артериальная кровь разносится ко всем органам тела, откуда в качестве венозной по венам поступает в правое предсердие. По малому кругу, начинающемуся от правого желудочка, венозная кровь по легочным артериям течет в легкие, откуда артериальная кровь по легочным венам вливается в левое предсердие. Таким образом, двойная функция одного круга кровообращения низших позвоночных распределяется у высших позвоночных между двумя кругами кровообращения. Промежуточный этап, свойственный земноводным и пресмыкающимся (см. рис. 24<sub>II</sub>), составляет кровеносная система с двумя не вполне обособленными кругами и со смешанным кровообращением.

Лимфатическая система состоит из *лимфатических сосудов*, которые сообщаются с венами и полостью тела, и *лимфатических желез*. Только крупные лимфатические сосуды и их местные расширения — *синусы* — имеют соединительнотканые стенки, разветвления же этих сосудов находятся в связи с межклеточными пространствами различных органов. Движение лимфы поддерживается периодическими давлениями на лимфатические сосуды соседних органов и пульсирующими расширениями этих сосудов — *лимфатическими сердцами*. Лимфатические железы, связанные с лимфатическими сосудами, вырабатывают белые кровяные тельца. К кроветворным органам относятся и *селезенка* (splen, или lien), которая, однако, не имеет непосредственного сообщения с лимфатическими сосудами.

**Полость тела.** Как и у всех вторичнополостных животных, полость тела позвоночных выстлана тонкой эпителиальной оболочкой — *брюшиной* (peritoneum), которая переходит со стенок полости тела на все внутренние органы. Часть брюшины, выстилающая стенки тела, называется *париетальным листком*; двойной листок брюшины, на котором подвешены внутренние органы, носит общее название *мезентерий* (mesenterium), в частности, мезентерий кишечного тракта называется *брыжейкой*, а часть брюшины, покрывающая внутренние органы, — *висцеральным листком*. Сердце заключено в *околосердечную сумку* (pericardium), полость которой представляет собой обособившуюся переднюю часть общей полости тела и носит название *околосердечной*.

На ранних стадиях зародышевого развития полость тела позвоночных парная, так как правая и левая половины ее разделены над и под кишечной трубкой двойным листком мезентерия — *спинной* и *брюшной брыжейками*. Спинная брыжейка сохраняется пожизненно, тогда как брюшная брыжейка впоследствии прерывается. Таким образом возникает одна общая полость тела, которая впоследствии подразделяется на небольшую переднюю — околосердечную — и большую заднюю — брюшную.

**Органы выделения.** Представлены органы выделения парой *почек* (renes) и их выделительными каналами — *мочеточниками* (ureter). Почки имеют вид компактных тел и содержат многочисленные выделительные трубочки, которые в противоположность выделительным трубочкам беспозвоночных и бесчерепных открываются своими выводными отверстиями не прямо наружу, а в общий проток — *мочеточник*. Парные мочеточники, как правило, впадают или в клоаку, или в мочеполовой синус. Обычно выделительные пути имеют особый резервуар для мочи — *мочевой пузырь* (vesica urinaria). Закладываются почки всегда в виде поsegmentно расположенных трубочек.

**Половые органы.** Половые органы состоят из *половых желез*, которые, как правило, снабжены выводными каналами. В противоположность ланцетнику у позвоночных бывает не более одной пары половых желез.

Женские половые железы — *яичники (ovarium)* — имеют вид зернистых тел, что зависит от содержащихся в них яйцеклеток, находящихся на различных стадиях развития. Парные женские выводные протоки — *яйцеводы (oviductus)* — как правило, открываются расширенной воронкой в полость тела. Зрелые яйца выпадают через разрывы стенок яичника в полость тела, откуда уже попадают в воронку яйцевода.

Мужские половые железы — *семенники (testiculus)* — всегда имеют вид плотных тел с гладкой поверхностью. Их выводные протоки тоже представлены парой трубок, но в противоположность яйцеводам мужские протоки почти всегда имеют тесную связь с семенниками, так что семя движется только по протокам.

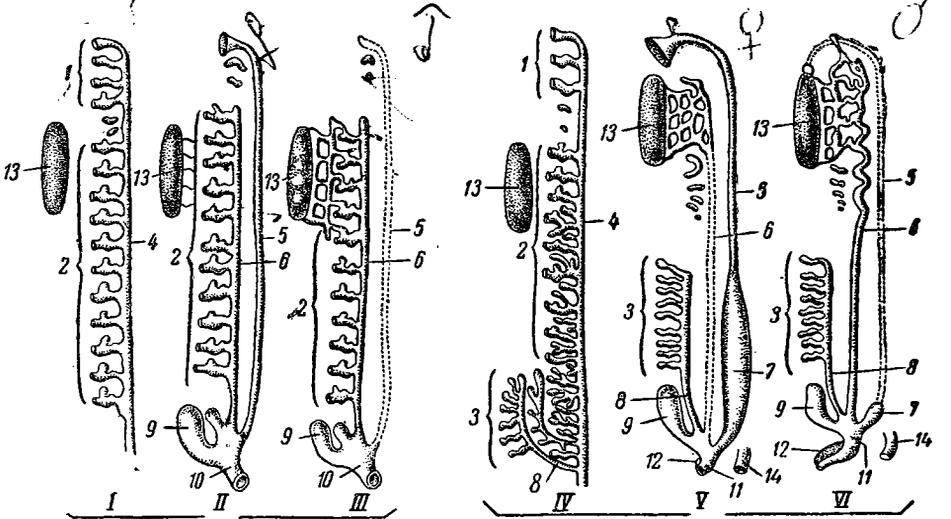


Рис. 25. Схемы строения мочеполовых органов позвоночных (по Шмальгаузену, с изменениями). I — нейтральное зародышевое состояние позвоночного; II — самка низшего позвоночного; III — самец низшего позвоночного; IV — нейтральное зародышевое состояние высшего позвоночного; V — самка высшего позвоночного; VI — самец высшего позвоночного:

1 — pronephros, 2 — mesonephros, 3 — metanephros, 4 — pronephric duct, 5 — Müllerian duct, serving as an oviduct, 6 — Wolffian duct, serving as a sperm duct, 7 — uterus, 8 — ureter, 9 — cloaca, 10 — bladder, 11 — genital sinus, 12 — genital member (male) or clitoris (female), 13 — sex gland, 14 — rectum

**Взаимосвязь мочевых и половых протоков.** У зародышей всех позвоночных в передней части полости тела закладывается так называемая *головная почка*, или *пронефрос (pronephros)*, выводной канал которой носит название *пронефрического*. Пронефрос функционирует в качестве выделительного органа лишь у зародышей и личинок низших позвоночных. На следующей стадии развития позади pronephros, т. е. ближе к хвостовому отделу, образуется *туловищная почка*, или *мезонефрос (mesonephros)*. Трубочки ее сначала открываются в pronephric duct, но вскоре он делится путем продольного расщепления на два канала: *мюллеров*, сохраняющий связь с pronephrosом, и *вольфов*, остающийся в связи с мезонефросом. В дальнейшем судьба этих каналов у разных полов и у разных классов позвоночных бывает различной (рис. 25).

У самок низших позвоночных (рыб, земноводных), хотя сам pronephros редуцируется, мюллеров канал сохраняется и превращается в яйцевод; мезонефрос берет на себя роль функционирующей почки, а вольфов канал служит только как мочеточник.

У самцов низших позвоночных редуцируются как пронефрос, так и мюллеров канал, а мезонефрос берет на себя двойную функцию: задняя часть его функционирует как почка, а трубочки передней части входят в связь с семенником и выполняют функцию семенных канальцев, в результате чего вольфов канал служит одновременно и мочеточником, и семяпроводом.

У высших позвоночных (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих) как пронефрос, так и мезонефрос функционируют в качестве мочевых органов только у зародышей. У взрослого животного функцию органа выделения берет на себя *тазовая почка*, или *метанефрос* (*metanephros*), которая располагается еще далее кзади от мезонефроса. Мюллеров канал, как и у низших позвоночных, сохраняется только у самок в качестве яйцевода, а вольфов канал сохраняется только у самцов, где он несет функцию семяпровода.

**Органы внутренней секреции (эндокринные).** Выделяют особые вещества — гормоны, которые разносятся с кровью по всему телу и регулируют отправления и развитие как отдельных органов, так и целых систем органов. Главнейшие органы внутренней секреции следующие.

*Щитовидная железа* (*glandula thyreoidea*) представляет собой непарное (реже парное) тело, расположенное с брюшной стороны в области глотки. Она гомологична эндостилу ланцетника, оболочников и личинки миноги и закладывается в виде выпячивания брюшной стенки глотки, от которой впоследствии отшнуровывается. Щитовидная железа вырабатывает секрет *тиреоидин*, который оказывает стимулирующее действие на правильный обмен веществ и рост организма.

*Зобная железа* (*thymus*) — парное образование, расположенное у рыб в жаберной области, у наземных позвоночных — обычно по бокам шеи. Наибольших размеров этот орган достигает у молодых животных, а с наступлением половой зрелости сильно уменьшается. Зобная железа является одним из органов, вырабатывающих секрет, который влияет на правильный обмен веществ, рост и развитие половых желез.

*Гипофиз* (*hypophysis*) имеет вид железистой массы, которая прилегает к воронке промежуточного мозга. Он возникает у зародыша в виде выпячивания эктодермы крыши ротовой полости. У наземных позвоночных, кроме передней доли гипофиза, имеется еще и задняя, образующаяся из нервной ткани мозга. Гормоны передней доли гипофиза стимулируют развитие половых желез, рост всего тела и отдельных органов, а также влияют на правильный обмен веществ, гормоны задней — главным образом регулируют сокращения стенок кровеносных сосудов.

*Надпочечные тела*, располагающиеся всегда в непосредственной близости от почек, имеют весьма различную форму. Выделяемый ими гормон *адреналин* имеет большое значение, так как обладает способностью суживать кровеносные сосуды и тем самым регулировать кровообращение.

**Развитие зародыша.** Зрелое яйцо позвоночных одето тонкой, прозрачной *первичной желточной оболочкой* и *вторичной*, которая образуется еще в яичнике (фолликулярными клетками). Кроме того, обычно имеются еще *третичные оболочки*, представляющие собой продукт выделения стенок яйцевода и обволакивающие яйцо в то время, как оно проходит через половые пути самки. К ним относятся студенистая оболочка икринок земноводных и, по-видимому, рыб, так называемый белок яиц акулорыб, пресмыкающихся и птиц; рогоподобная скорлупа яиц акулорыб; кожистая или пропитанная известью скорлупа яиц пресмыкающихся и птиц.

Количество желтка в яйце позвоночных весьма различно. Особенно много его в яйцах акулорыб, пресмыкающихся и птиц, мало — в яйцах круглоротых, осетровых рыб, двоякодышащих, многоперых, а также у земноводных и млекопитающих. Этим обуславливаются и большие различия в размерах яиц и характер их дробления. Яйца, обладающие сравнительно небольшим количеством желтка — *голобластические*, — претерпевают полное, хотя обычно и неравномерное дробление. В результате получается типичная шаровидная бластула с округлой полостью внутри — *бластоцелем*.

У яиц, богатых желтком — *меробластических*, — дробится лишь небольшой участок на анимальном полюсе, большая же перегруженная желтком часть яйца совсем не дробится. В результате такого частичного дробления на анимальном полюсе яйца образуется эктодермический *зародышевый диск*, а под ним — щелевидный бластоцель, дно которого составляет неразделенный желток.

Гастрюляция особенно типично протекает у низших позвоночных с голобластическими яйцами, например у земноводных (см. рис. 119). Образование энтодермы и полости первичного кишечника происходит у них одновременно и путем впячивания — *инвагинации* — и путем обрастания — *эпиболлии* — мелкими бластомерами более крупных бластомеров вегетативного полюса. В результате получается типичная *гастрола* — двуслойный зародыш с полостью внутри. Таким образом, «губы» гастропора являются тем местом, где эктодерма переходит в энтодерму. Здесь же между эктодермой и энтодермой образуется и средний зародышевый листок — мезодерма, которая постепенно от периферии распространяется внутрь. По существу таким же образом протекает гастрюляция у низших позвоночных с меробластическими яйцами, например у акул. Именно у них на заднем крае зародышевого диска происходит типичная инвагинация, тогда как весь остальной край зародышевого диска постепенно обрастает желток.

Начиная с пресмыкающихся, наблюдается уже другая картина: посреди зародышевого диска имеется утолщенная область — *зародышевый диск*, в задней части которого образуется *первичная бороздка*. Она является тем местом, где эктодерма, загибаясь внутрь, дает путем миграции клеток начало мезодерме, а также энтодерме. Таким образом, первичная бороздка обнаруживает свойства гастропора. Наряду с этим, совершенно независимо от первичной бороздки, края зародышевого диска постепенно обрастают желток.

У круглоротых, рыб и земноводных образование нервной трубки, хорды и мезодермы происходит сходным образом. На спинной стороне зародыша закладывается нервная бороздка, затем смыкающаяся в нервную трубку; под нервной трубкой от кишечника отшнуровывается продольный тяж хорды, а по бокам хорды образуются мезодермальные зачатки, позже распадающиеся на первичные сегменты — сомиты.

У птиц и млекопитающих нервная трубка, хорда и сегментированная мезодерма образуются впереди от первичной бороздки из так называемого головного отростка.

Количество желтка в яйце сказывается и на внешней форме зародыша. Если желтка мало, то он очень рано заключается внутрь зародыша и его присутствие выражается лишь тем, что брюшная сторона зародыша несколько вздута. Наоборот, если желтка много, то тело зародыша постепенно все более и более поднимается и обособляется от зародышевого диска. В результате сформированный зародыш оказывается отделенным хорошо выраженной перетяжкой от желточного мешка.

Наконец, количество желтка сказывается и в том, протекает развитие с превращением или без него. Именно у форм, яйца которых имеют много желтка, рождается вполне сформированное молодое животное. Наоборот, у форм, яйца которых бедны желтком и, следовательно, его не хватает на полный цикл зародышевого развития, из яйца вылупляется личинка. Исключение представляют млекопитающие, зародыш которых питается за счет организма матери.

**Производные зародышевых листков.** Эктодерма как у зародыша, так и у сложившегося животного образует его внешний покров — наружный слой кожи (эпидермис) со всеми его производными (кожные железы, различные роговые образования), дает начало у хордовых всей нервной системе и органам чувств и выстилает ротовую полость, самую заднюю часть кишечника в области заднего прохода и обычно жаберные щели.

Энтодерма дает начало внутренней выстилке всего кишечного тракта

(за исключением ротовой полости и конца кишки) с его производными: печени, поджелудочной железе, плавательному пузырю рыб, легким, зубной и щитовидной железам.

Из мезодермы образуется большинство органов: вся кровеносная, мочевая и половая системы, вся мускулатура, брюшина, соединительная ткань с ее производными — собственно кожей (кутис), хрящевым и костным скелетом. Кроме того, мезодерма принимает участие в строении целого ряда других органов, в состав которых входит соединительная ткань в качестве опорной.

## ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Тип хордовых — самый молодой из всех типов животного мира. В противоположность почти всем основным группам беспозвоночных, которых мы находим сформированными уже в самых нижних слоях палеозойской

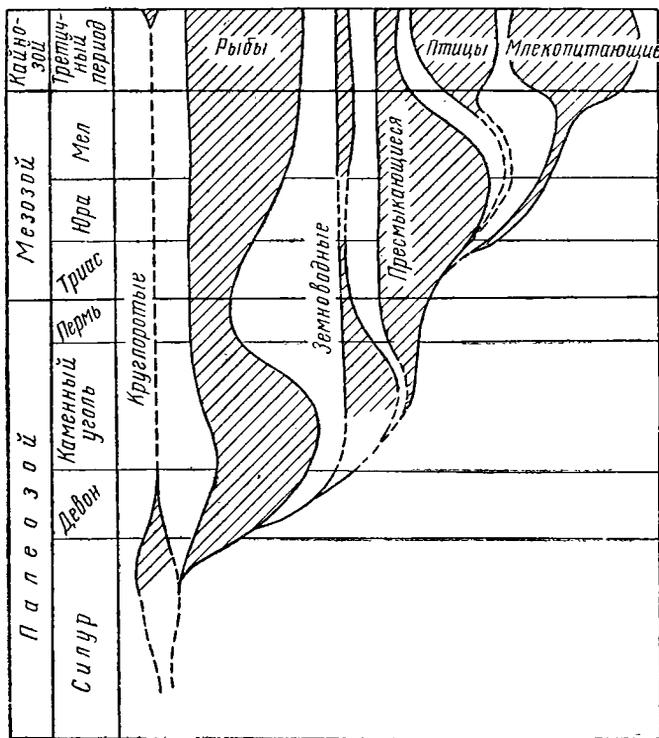


Рис. 26. Родословное древо позвоночных. Толщина ветвей дает приблизительное представление об обилии или малочисленности соответствующих групп (по Грегори)

эры, эволюция позвоночных началась позже. Благодаря этому общая картина их исторического развития может быть восстановлена очень полно. Таблица, приведенная ниже, дает представление об основном ходе эволюции позвоночных и последовательном господстве отдельных классов этого подтипа в различное геологическое время.

Последовательное развитие позвоночных представлено на рис. 26. Древнейшими позвоночными являются предки круглоротых — бесчелюстные, ископаемые остатки которых найдены еще в досилурийское время. В силуре от них ответвились рыбы, уже в девоне распавшиеся на разные группы, выделяемые многими палеонтологами в самостоятельные классы

рыб. В нижнем девоне от них ответвились первые наземные позвоночные — земноводные, от которых уже в каменноугольном периоде выделились пресмыкающиеся. Пресмыкающиеся, расселившись по суше, явились родоначальной группой и для высших классов позвоночных — птиц и млекопитающих.

До недавнего времени обычно считали изначальной родиной позвоночных море, так как все низшие хордовые (кишечнодышащие, оболочники, бесчерепные) и подавляющее большинство современных низших черепных (круглоротые и рыбы) живут в море. Однако в настоящее время некоторые ученые склонны считать родиной черепных текущие пресные воды. В пользу этого взгляда говорит и их значительная подвижность и палеонтологические данные: древнейшие ископаемые остатки черепных нигде не найдены совместно с остатками типично морских беспозвоночных.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПОЗВОНОЧНЫХ

Обычное деление позвоночных на 6 классов (см. стр. 27) недостаточно отражает их генетические взаимоотношения. Для построения генеалогической систематики позвоночных и понимания места современных представителей фауны в истории жизни нашей планеты необходимо учитывать вымершие группы, восстановленные палеонтологами по ископаемым остаткам (см. рис. 281).

При учете палеонтологических данных класс круглоротых (миноги и миксины) выделяется в особый раздел *бесчелюстных* (Agnatha), родственных древнейшим панцирным позвоночным *щитковым* (Ostracodermi), которые в силуре и девоне составляли богатую фауну водных позвоночных солонцеватых лагун и расчленились на самостоятельные классы. Все они вымерли в девоне. Остались лишь круглоротые, перешедшие на полупаразитическое питание. *Рыбы* (Pisces) произошли от другого ствола позвоночных — *челюстноротых* (Gnathostomata), характеризующихся активным движением при помощи парных конечностей (грудных и брюшных плавников), а также активным питанием путем захватывания добычи кусающими челюстями. Челюстноротые — гнатостомы — послужили родоначальной группой для всех рыб и наземных позвоночных (см. стр. 104).

Рыбы, как показывает геологическая летопись, — чрезвычайно многообразная группа водных позвоночных, состоящая по крайней мере из трех самостоятельных классов, ранее именуемых группами: 1) ископаемые *панцирные*, или *челюстнотолкающие* (Placodermi, или Aphetohyoidea); 2) *хрящевые рыбы* (Chondrichthyes) и 3) *костные рыбы* (Osteichthyes).

Таким образом, подтип позвоночные (Vertebrata) делится на две основные группы, которым дается наименование надклассов.

Надкласс *рыбы* (Pisces) включает 3 или 4 класса первичноводных челюстноротых позвоночных (некоторые ихтиологи причисляют к ним и круглоротых).

Надкласс *наземные*, или *четвероногие, позвоночные* (Tetrapoda, или Quadripeda) также представлен четырьмя классами: 1) *амфибии*, или *земноводные*; 2) *рептилии*, или *пресмыкающиеся*; 3) *птицы* и 4) *млекопитающие*.

Первый класс тетрапод — земноводные — сохраняет много общих черт с рыбами: кожа их слизистая, большинство размножается откладыванием яиц (икрой), и личинки ведут водный образ жизни. Поэтому амфибии вместе с рыбами объединяются в раздел *анамний* (Anamni). Рептилии, птицы и млекопитающие объединяются как высшие наземные позвоночные — амниоты (Amniota), имеют роговой покров тела и размножаются на суше путем откладывания яиц или живорождением.

Наконец, рептилии и птицы, имеющие в организации много общих черт, показывающих их близкое родство, объединяются в общую группу *ящерообразных* (Sauropsida).

## КЛАСС 1. КРУГЛОРОТЫЕ (CYCLOSTOMATA)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

Единственные дожившие до нашего времени представители бесчелюстных — *миноги* (Petromyzones) и *миксины* (Muxini) — составляют класс круглоротых (Cyclostomata), наиболее древний из современных позвоночных. В противоположность представителям всех вышестоящих классов у них нет настоящих челюстей и их рот открывается не прямо наружу, а помещается в глубине своеобразной присасывательной воронки, которая поддерживается особым хрящом, имеющим форму кольца. Кожа у них голая, слизистая. Настоящие зубы отсутствуют, вместо них ротовая воронка вооружена роговыми зубцами. Парных конечностей круглоротые лишены. Носовое отверстие одно, непарное, так как органы обоняния объединены в один назогипофизарный мешок. Висцеральный скелет имеет вид ажурной решетки и не разделен на отдельные членистые дуги. Наконец, органы дыхания круглоротых представлены 5—15 парами своеобразных жаберных мешков, имеющих энтодермическое происхождение.

Немногочисленные современные представители этого древнейшего класса позвоночных могли дожить до настоящего времени только благодаря переходу на паразитическое питание, что наложило отпечаток на все их строение.

### СИСТЕМАТИКА

Класс представлен всего двумя подклассами.

**Класс 1. Круглоротые, или мешкожаберные (Cyclostomata, или Marsipobranchii).**  
Подкласс I. Миноги (Petromyzones).  
Подкласс II. Миксины (Muxini).

Первые являются относительно слабо специализированными полупаразитами, вторые — сильно специализированными паразитами.

### *Представитель круглоротых — речная минога (Lampetra fluviatilis)*

Речная минога ведет полупаразитический образ жизни, присасываясь к живой и снулой рыбе, высасывая кровь.

**Внешнее строение.** Речная минога достигает 40 см длины и имеет, как и все современные круглоротые, змеевидно удлинненное тело (рис. 27).

В теле миноги можно различить только три отдела: голову, туловище и хвост, причем эти отделы переходят друг в друга постепенно. Снизу на переднем конце головы располагается отверстие большой присасывательной ротовой воронки, края которой усажены кожистой бахромой. В открытом состоянии оно имеет округлую форму, в закрытом — форму продольной щели. На боковых и верхней стенках предротовой воронки сидят своеобразные *роговые зубы* (см. рис. 31), а в глубине ее находятся роговая *верхняя пластинка*, несущая по зубу на концах, и *нижняя пластинка*, вооруженная многими зубцами; мелкие зубчики сидят и на *язычковой пластинке*, которая располагается на конце языка. По бокам головы расположены вполне развитые глаза, хотя они и прикрыты полупрозрачной кожей. Сверху между глазами находится *непарное* носовое отверстие. Сзади него — теменной орган, просвечивающий сквозь кожу в виде светлого пятнышка. С боков головы открывается по семь круглых небольших жаберных отверстий. На середине

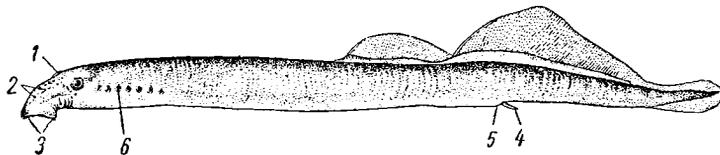


Рис. 27. Речная минога:

1 — непарная ноздря, 2 — органы боковой линии, 3 — кожистая бахрома, окружающая предротовую воронку, 4 — мочеполювой сосочек, 5 — заднепроходное отверстие, 6 — жаберное отверстие

спины располагается *передний спинной плавник*, а за ним находится *задний спинной плавник*, который соединяется с небольшим хвостовым плавником, окаймляющим хвост. Хвостовой плавник первично равнолопастной, *протоцеркального типа*, т. е. разделяется осевым скелетом хвоста на две равные половины. Снизу, на границе между туловищем и хвостом, лежит заднепроходное отверстие, а за ним располагается мочеполювое на конце сосочка.

**Кожные покровы.** Кожа мягкая, слизистая, лишенная признаков наружного скелета. Она богата одноклеточными железами, выделяющими обильную слизь (см. рис. 244). На голове и туловище располагается ряд маленьких отверстий органов боковой линии. Они свойственны большинству водных позвоночных и являются кожными органами чувств.

**Скелет.** Кости отсутствуют, и скелет образован преимущественно соединительноткаными перепонками и хрящом.

О с е в о й с к е л е т представлен *хордой*, окруженной соединительнотканой оболочкой; она охватывает не только хорду, но и расположенную над ней центральную нервную систему. В боковых стенках спинномозгового канала по краям хорды лежит парный ряд небольших хрящиков, погруженных в соединительнотканую оболочку. Эти хрящики называются *верхними дугами* и представляют собой зачатки позвонков.

Ч е р е п имеет весьма примитивное и своеобразное строение. Он состоит из трех отделов: черепной коробки, скелета предротовой воронки и скелета висцерального аппарата.

*Черепная коробка (капсула)* окружает головной мозг снизу, с боков и лишь отчасти сверху. Дно ее составляет *основная пластинка*. Она продолжается вперед за мозговую коробку в виде широкого двухлопастного *заднего верхнего хряща*. К переднему краю мозговой коробки прилегает непарная, но двураздельная *обонятельная капсула*, которая соединена с черепом только волокнистой тканью. С боков задней части мозговой коробки располагаются парные *слуховые капсулы*. В противоположность всем прочим классам позвоночных они не включены в стенку мозговой коробки, а лишь приращены к ней. Эти капсулы составляют самую заднюю часть черепа, так как затылочный отдел у круглоротых совсем не развивается.

Таким образом, черепная коробка круглоротых как бы пожизненно остается на ранней стадии эмбрионального развития черепной коробки вышестоящих классов позвоночных.

*Скелет предротовой воронки* (рис. 28), свойственный только круглоротым, крайне своеобразен. Он состоит из ряда хрящей, поддерживающих стенки воронки сверху и с боков: из них главнейшим является *кольцевой хрящ*, а из хрящей, поддерживающих язык, — *подязычный* и др.

*Висцеральный скелет* образован *жаберной коробкой* и расположенными впереди нее *стилевидным хрящом* и *подглазничной дужкой*, которые, как показывает история их развития, представляют видоизмененные дорзальные отделы жаберных дужек. Жаберная коробка представляет собой нежную

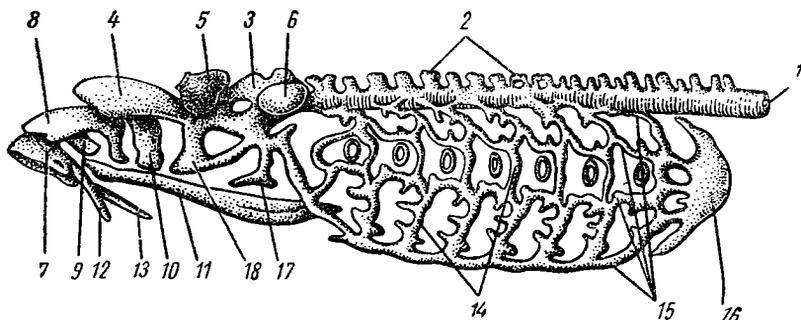


Рис. 28. Череп и скелет жаберного аппарата миноги (по Паркеру):

1 — хорда, 2 — верхние дуги, 3 — черепная коробка, 4 — задний верхний хрящ, 5 — обонятельная капсула, 6 — слуховая капсула, 7 — кольцевой хрящ, 8 — передний верхний хрящ, 9 — передний боковой хрящ, 10 — задний боковой хрящ, 11 — подязычный хрящ, 12 — палочковидный хрящ, 13 — нижний непарный хрящ, 14 — жаберные дужки, 15 — продольные жаберные хрящевые полоски, 16 — околосердечный хрящ, 17 — стилевидный хрящ, 18 — подглазничная дуга

хрящевую решетку, образованную девятью тонкими, изогнутыми, попеременно расположенными дужками, четырьмя парными продольными хрящевыми полосками, соединяющими жаберные дужки, и *околосердечным хрящом*, охватывающим сердце сзади и с боков. Располагается жаберный скелет, в противоположность представителям всех вышестоящих классов, непосредственно под кожей, что связано с энтодермическим происхождением жабр круглоротых.

*Хвостовой и спинные плавники* поддерживаются рядом длинных тонких хрящевых лучей.

**Мышечная система.** Мышечная система туловища и хвоста круглоротых имеет очень примитивное строение и состоит из правильного ряда мышечных сегментов — миомеров, разделенных соединительнотканями миосептами. В жаберной области на уровне жаберных отверстий мускулатура миомеров расходуется на спинные и брюшные мышечные ленты. В голове, кроме того, имеется сложная мускулатура сосательного аппарата, состоящая из большого числа отдельных мышц. Язык также имеет сложную собственную мускулатуру.

**Нервная система.** Нервная система имеет очень примитивное для позвоночных строение. Наиболее характерные примитивные черты головного мозга (рис. 29) следующие: 1) из пяти основных отделов его вполне развиты лишь *четыре*, так как мозжечок не обособлен от продолговатого мозга и на месте его имеется лишь валик из нервного вещества, ограничивающий ромбоидальную ямку спереди; 2) основные отделы головного мозга расположены друг за другом в одной горизонтальной плоскости, и, следовательно, головной мозг не образует изгиба в вертикальной плоскости, свойственного всем вышестоящим классам; 3) крыша среднего мозга развита неполностью, так как между слабовыраженными зрительными долями имеется характерное для круглоротых отверстие, затянутое лишь

эпителиальной пленкой, лишенной нервного вещества; полушария переднего мозга очень малы. Спереди полушария переднего мозга переходят в очень большие обонятельные доли, от которых берут начало парные обонятельные нервы. К тонкой эпителиальной крыше промежуточного мозга прикрепляются два выроста: *пинеальный орган* и *париетальный*. Первый функционирует как светочувствительный орган и виден снаружи на голове миноги позади ноздри, а парietальный — рудиментарен. От передней части дна промежуточного мозга отходит пара зрительных нервов, которые у круглоротых, в отличие от представителей вышестоящих классов, не образуют перекрест (хиазму). Сзади них расположена полая мозговая воронка, имеющая у круглоротых форму высокого кольцевого валика. К ней прикрепляется слабо развитая подмозговая железа — *гипофиз* (на рисунке отсутствует). В связи с недоразвитием затылочного отдела черепной коробки IX и X пары головных нервов отходят уже за границами черепа.

Спинной мозг уплощенный, лентовидный. Спинные и брюшные корешки спинномозговых нервов не соединяются для образования смешанного нервного ствола, как это происходит у представителей всех прочих классов позвоночных.

**Органы чувств.** Орган обоняния у круглоротых в противоположность представителям всех прочих классов позвоночных, непарный. Он начинается ноздрей, которая ведет в *обонятельный мешок*, расположенный непосредственно впереди головного мозга и заключенный в перепончатую обонятельную капсулу. От дна обонятельного мешка отходит крайне своеобразный, свойственный только круглоротым *питуитарный*, или *гипофизарный*, вырост. Он тянется назад, проходит под дном промежуточного мозга и, выйдя через отверстие в основной пластинке из черепной коробки, оканчивается слепо под передним концом хорды (рис. 30).

Орган слуха, представленный, как и у рыбы, только внутренним ухом, имеет лишь два полукружных канала (см. рис. 25б).

**Органы пищеварения.** Крайне своеобразное строение органов пищеварения связано с особенностями питания — высасыванием крови. Кишечный тракт начинается ротовой воронкой, в глубине которой располагается рот, ведущий в ротовую полость. Со дна ее поднимается язык, вооруженный, как уже указывалось, роговыми зубчиками и, по-видимому, исполняющий роль поршня при присасывании миноги к добыче или другому предмету. От заднего конца ротовой полости, в противоположность всем прочим позвоночным, отходят две трубки: широкая нижняя — *дыхательная трубка* и узкая верхняя — *пищевод*. У входа в дыхательную трубку лежит складка в виде завесы — *парус (velum)*. Пищевод тянется назад, обгибает сердце и переходит в кишку, которая отделена от пищевода клапаном. Кишка имеет вид прямой трубки, лишь несколько расширенной в передней и задней частях, и заканчивается анальным отверстием. Передняя расширенная часть кишки представляет собой *желудок*, самая задняя — *прямую кишку*.

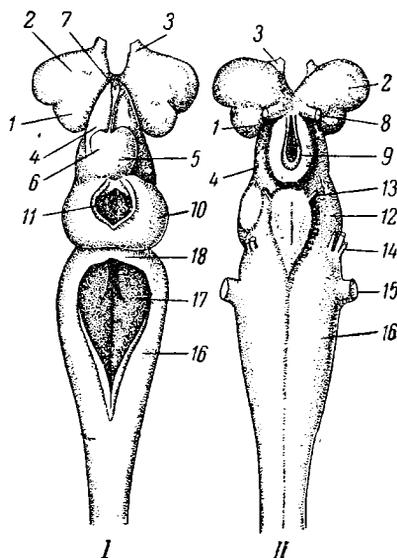


Рис. 29. Мозг миноги (по Паркеру). I — сверху; II — снизу:

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

Вдоль всей кишки, вдаваясь в ее просвет, тянется высокая складка слизистой оболочки, описывающая слабую спираль. Эта складка, свойственная также всем низшим рыбам, носит название *спирального клапана* и служит для увеличения всасывательной поверхности кишечника. Под желудком лежит большая *печень*. *Поджелудочная железа* рассеяна по стенке кишечника.

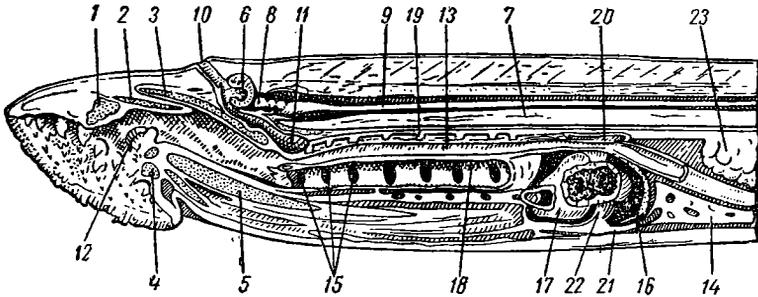


Рис. 30. Сагиттальный разрез через головной отдел морской миноги (по Гудричу):

1 — кольцевой хрящ, 2 — передний верхний хрящ, 3 — задний верхний хрящ, 4 — кольцевой хрящ, 5 — подъязычный хрящ, 6 — обонятельная капсула, 7 — хорда, 8 — головной мозг, 9 — спинной мозг, 10 — ноздря, 11 — питунтарный вырост, 12 — зубы язычковой пластинки, 13 — пищевод, 14 — печень, 15 — три передних жаберных отверстия, 16 — предсердие, 17 — желудочек сердца, 18 — дыхательная трубка, 19 — спинная аорта, 20 — место вхождения кардинальных вен в венозную пазуху, 21 — печеночная вена, 22 — венозная пазуха, 23 — яичник

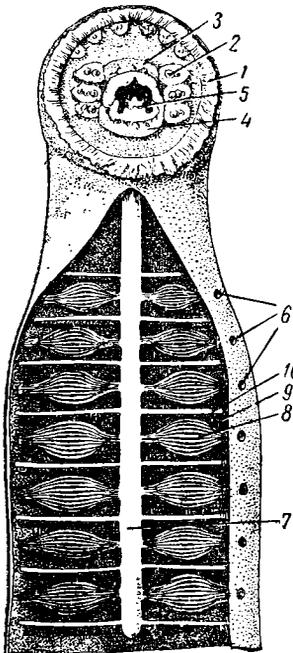


Рис. 31. Ротовая присоска и жабры миноги:

1 — кожистая бахрома, 2 — боковые зубы, 3 — верхнечелюстная пластинка, 4 — нижнечелюстная пластинка, 5 — язычковая пластинка, 6 — наружные жаберные отверстия, 7 — дыхательная трубка, 8 — жаберный мешок, 9 — околожаберный синус, 10 — межжаберная перегородка

**Органы дыхания.** Органы дыхания тоже имеют крайне своеобразное строение. В дыхательную трубку, оканчивающуюся слепо спереди сердца, открываются с каждой стороны по семи внутренним жаберным отверстиям. Они ведут в *жаберные мешки*, сообщающиеся с наружной средой семью наружными жаберными отверстиями. Жаберные мешки имеют форму двояковыпуклых линз и содержат многочисленные жаберные лепестки, которые располагаются по меридианам внутренних стенок мешков. Между жаберными мешками находятся широкие полости — *околожаберные синусы*, разделенные каждый соединительноткаными *межжаберными перегородками* на две камеры (рис. 31). В противоположность представителям всех вышестоящих классов жаберные мешки с их лепестками имеют *энтодермическое* происхождение.

Акт дыхания происходит путем сжимания и разжимания жаберного аппарата, причем вода и входит и выходит через наружные жаберные отверстия.

**Кровеносная система.** Сердце состоит из трех отделов: венозной пазухи, одного предсердия и одного желудочка. Как и у всех чисто водных позвоночных, оно содержит венозную кровь. От желудочка отходит *брюшная аорта*, которая затем раздваивается. У основания она расширена, и это расширение, как и у костистых рыб, носит название *луковицы аорты* (*bulbus aortae*). С каждой стороны от брюшной аорты отходят 8 пар *приносящих жаберных артерий*

(рис. 32). Они идут к жаберным перегородкам, и каждая артерия снабжает кровью две полужабры, т. е. заднюю половину впереди лежащего жаберного мешка и переднюю половину лежащего позади, и только самая передняя и самая задняя жаберные артерии снабжают кровью по одной половине соответствующих мешков. Следовательно, жаберные артерии, как и у всех позвоночных, принадлежат не жаберным мешкам, а их перегородкам. Окисленная кровь из жаберных капилляров собирается с каждой стороны в восемь *выносящих жаберных артерий*, которые впадают в непарный наджаберный сосуд — спинную аорту. От *спинной аорты* вперед отходят две *сонные артерии*, снабжающие кровью голову, главный же ток крови течет назад, в *спинную аорту*. Последняя, как и у всех позвоночных, тянется, располагаясь непосредственно под хордой, вдоль всего тела и отсылает по пути большие ветви к главнейшим внутренним органам.

Венозная кровь из задней части тела собирается в *хвостовую вену*, которая затем разделяется на две *задние кардинальные вены*, самостоятельно впадающие в верхнюю часть венозной пазухи. Сюда же впадают парные *передние кардинальные*, или *верхние яремные вены*, несущие кровь из верхней части головы. Воротной системы почек нет, и хвостовая вена прямо переходит в кардинальные. В нижней части венозной пазухи спереди впадает непарная *нижняя яремная вена*, несущая кровь от нижней части головы. Венозная кровь от кишечника по *подкишечной вене* собирается в *воротную вену печени*. Подойдя к печени, она распадается в ней на сеть капилляров, которые вновь собираются в *печеночную вену*. Последняя впадает сзади в нижнюю часть венозной пазухи. Таким образом, в венозную пазуху, имеющую у миног своеобразную форму вертикально расположенной трубки, впадают задние кардинальные, передние кардинальные, нижняя яремная и печеночная вены. Селезенка у миног не обнаружена.

**Органы выделения.** Мезонефрические почки имеют вид двух длинных, сжатых с боков тел (рис. 33), которые тянутся от середины полости тела почти до заднепроходного отверстия. Они прикрепляются одним краем к спинной стенке полости тела складкой брюшины, а по другому, свободному краю их тянутся мочеточники — вольфовы каналы. Сзади мочеточники впадают в *мочеполовой синус* (sinus urogenitalis), открывающийся наружу мочеполовым отверстием, расположенным на конце мочеполового сосочка (см. рис. 33).

**Половые органы.** Половые органы представлены у обоих полов большой непарной половой железой, которая занимает большую часть полости тела. Женские и мужские продукты у круглоротых выводятся наружу одинаковым способом. Зрелые яйца и сперматозоиды выпадают через прорывы стенок половой железы в полость тела. Далее через особые парные отверстия они попадают в мочеполовой синус, откуда выводятся через мочеполовое отверстие наружу — в воду, где и происходит осеменение.

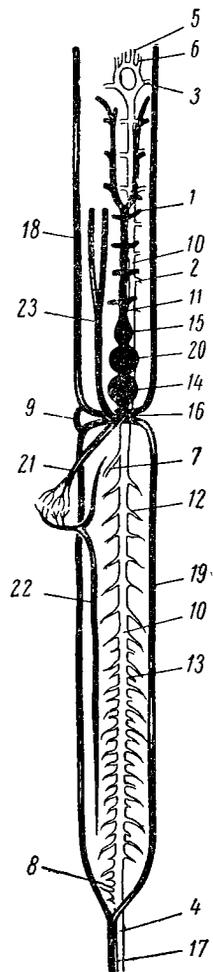


Рис. 32. Схема кровеносной системы невиской миноги, с брюшной стороны (по Гуртовому):

1 — приносящие жаберные артерии, 2 — выносящие жабберные артерии, 3 — выносящие артерии первой полужабры, 4 — хвостовая артерия, 5 — наружная сонная артерия, 6 — внутренняя сонная артерия, 7 — чревная артерия, 8 — брыжеечная артерия, 9 — анастомоз между передней и задней кардинальными венами, 10 — спинная аорта, 11 — брюшная аорта, 12 — сегментальные артерии, 13 — почечные артерии, 14 — предсердие, 15 — луковица аорты, 16 — венозный синус, 17 — хвостовая вена, 18 — передняя кардинальная вена, 19 — задняя кардинальная вена, 20 — желудочек, 21 — печеночная вена, 22 — подкишечная вена, 23 — нижняя яремная вена

Таким образом, у круглоротых связь мочевых и половых систем еще очень слабая и ограничивается лишь тем, что половые продукты выносятся наружу через мочеполовой синус и мочеполовое отверстие (см. рис. 33).

**Развитие зародыша.** Яйцо миноги, имеющее около 1 мм в диаметре, бедно питательным желтком и подвергается полному, хотя и неравномерному дроблению (рис. 34). В отличие от нижестоящих групп бластула мино-

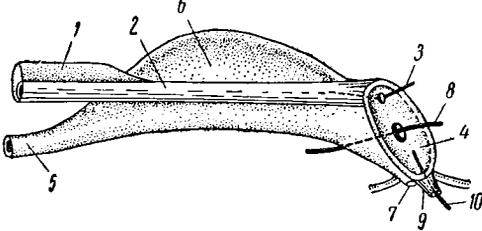


Рис. 33. Мочеполовой синус миноги с задним концом кишечника и частью левой почки (по Паркеру):

1 — левая почка, 2 — левый мочеточник, 3 — отверстия мочеточников в мочеполовой синус, 4 — мочеполовой синус, 5 — кишечник, 6 — задняя (прямая) кишка, 7 — анальное отверстие, 8 — волосок, проведенный в половое отверстие, 9 — мочеполовой сосочек, 10 — волосок, проведенный через мочеполовое отверстие в мочеполовой синус

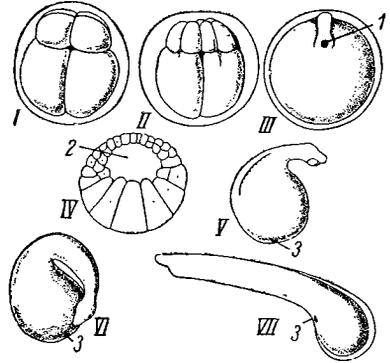


Рис. 34. Различные стадии развития миноги. I—II — две стадии сегментации яйца; III — ранняя зародышевая стадия, сзади; IV — разрез через бластулу (по Паркеру); V, VI, VII — формирование тела зародыша (по Иванову):

1 — гастропор, 2 — бластоцель, 3 — анальное отверстие

ги многослойная, что крайне характерно для всех позвоночных. Гастрულიция протекает путем инвагинации и нарастания верхней губы гастропора. На спинной стороне зародыша образуются нервная трубка, хорда и мезодерма, вследствие чего на икринке обособляется передний конец в виде бугорка.

При дальнейшем развитии головной отросток вырастает вперед, и зародыш приобретает грушевидную форму с расширенным задним отделом, заканчивающимся гастропором, который превращается в анальное отверстие. В отличие от всех вышестоящих позвоночных у зародыша круглоротых между гипофизарным впячиванием и ртом образуется так называемая «губа», которая сильно разрастается и отодвигает гипофизарное впячивание вместе с обонятельной ямкой на верхнюю сторону головы (рис. 35). В результате у круглоротых орган обоняния открывается в гипофизарный мешок, который в свою очередь открывается на верхней стороне головы отверстием, представляющим собою непарную ноздрю.

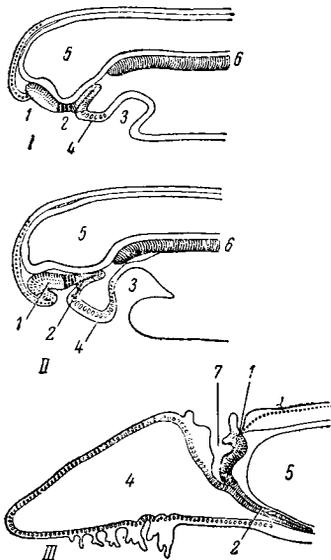


Рис. 35. Схематичные сагиттальные разрезы головы миноги на различных стадиях эмбрионального развития: (по А. Н. Северцову):

1' — обонятельная ямка, 2 — гипофизарный мешок, 3 — рот, 4 — губа, 5 — головной мозг, 6 — хорда, 7 — назогипофизарный мешок

**Личинка** вылупляется из икринки всего около 10 мм длиной и носит название *пескоройки*. Она отличается от взрослой миноги целым рядом признаков. Дыхательная трубка как таковая отсутствует, так как глотка не обособлена от прочих частей кишечника (рис. 36). На вентральной стороне жаберной полости имеется мешковидный орган, высланный мерцательным эпителием и открывающийся протоком между III и IV жаберной щелью — это щитовидная железа (gland-

dula thyroidea). Она образовалась из эндостия, имевшегося у низших хордовых. Печень трубчатая. Мозг сравнительно велик, глаза зачаточны и скрыты под кожей. Предротовые части не имеют строения, присасывательной воронки, лишены зубчиков и окаймлены двумя губами, из которых большая верхняя губа подковообразной формы.

**Распространение и образ жизни.** Речная минога населяет Северное и Балтийское моря с их бассейнами. Образ жизни ее, в частности питание, как и у всех миног, еще плохо изучен. Для размножения (нереста) эта минога входит в реки. В частности, невская минога входит в Неву из Финского залива два раза в год — весной и осенью. Нерест происходит летом (миноги, вошедшие в реки осенью, перезимовывают). Самка мечет несколько десятков тысяч икринок. После нереста самцы и самки, как и у всех миног, гибнут. Таким образом, размножение, подобно многим рыбам, происходит у миног лишь раз в жизни. Пескоройка живет в реках и подобно ланцетнику проводит большую часть времени, зарывшись в грунт (ил). До ее превращения во взрослую миногу проходит обычно несколько лет.

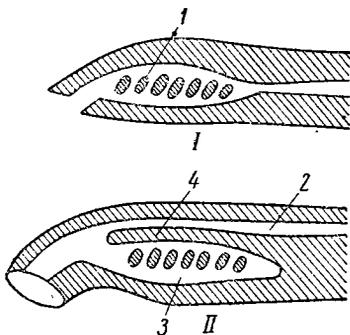


Рис. 36. Возрастные изменения жаберной области миноги (по Гудричу). I — личинка; II — взрослая минога:

1 — глотка, прободенная жаберными отверстиями, 2 — пищевод, 3 — дыхательная трубка, 4 — складка, отделяющая дыхательную трубку от пищевода

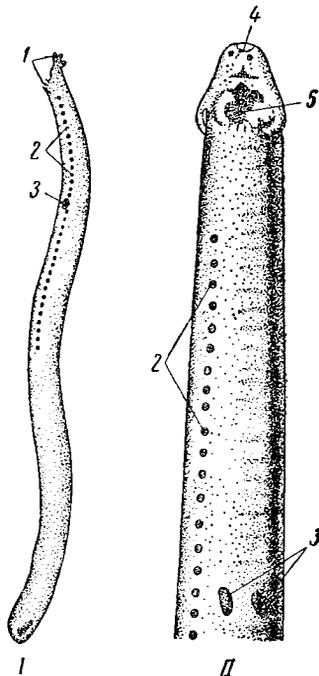


Рис. 37. Миксина. I — целое животное сбоку; II — головной конец снизу (по Гудричу):

1 — щупальцы, 2 — отверстия слизеотделительных полостей, 3 — левое и правое общие жаберные отверстия, 4 — ноздря, 5 — рот

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР КРУГЛОРОТЫХ

### ПОДКЛАСС I. МИНОГИ (PETROMYZONES)

Миноги отклонились от общего ствола позвоночных в меньшей степени, чем миксины, что связано с их слабовыраженным паразитизмом. Так, они сохранили двойной спинной плавник, сравнительно хорошо развитые глаза, орган слуха, скелет предротового и жаберного аппаратов, открывающиеся непосредственно наружу жаберные отверстия; их гипофизарный мешок не имеет сообщения с глоткой, а оканчивается слепо. С другой стороны, по присутствию особой дыхательной трубки и своеобразного пищевода, являющегося новообразованием, миноги отклонились в сторону сильнее миксин.

Подкласс миноги (Petromyzones) содержит только один отряд Petromyzoniformes, который объединяет 7 родов, 4 из них (Petromyzon, Caspi-

omyzon, Entosphenus, Lampetra) представлены в СССР 9 видами, 3 из которых являются объектами промысла: каспийская, или волжская, минога — *Caspiomyzon wagneri*, тихоокеанская, или ледовитоморская, минога *Lampetra japonica*, балтийская, или невская, минога *Lampetra fluviatilis*.

Миног насчитывается несколько десятков видов. Все они довольно близки между собой. Распространены миноги широко по земному шару. Среди них имеются как пресноводные, так и проходные формы, т. е. формы, живущие в морях, но для размножения входящие в пресные воды. В пределах СССР встречается 8 видов, из них морская минога (*Petromyzon marinus*), изредка заходящая в восточную часть Балтийского моря и во впадающие сюда реки, достигает почти 1 м длины, прочие — редко более 50 см. Встречаются миноги почти по всему СССР, но совершенно отсутствуют в Средней Азии.

Миног употребляют в пищу, и ежегодно в СССР их добывается несколько миллионов штук. Особенное значение имеет каспийская минога, добываемая главным образом в бассейне Волги. Но в общем промысловое значение миног невелико.

## ПОДКЛАСС II. МИКСИНЫ (МУХИНИ)

Миксины (рис. 37) — паразиты, питающиеся как сонной, так и живой рыбой, в тело которой они глубоко внедряются. Таким образом, миксины являются хотя и временными, но настоящими эндопаразитами, представляя в этом отношении единственный пример среди позвоночных.

В связи с паразитическим образом жизни миксины во многих отношениях претерпели регрессивную эволюцию: глаза, спинной плавник и скелет жаберного аппарата у них атрофировались, а во внутреннем ухе сохранился лишь один полукружный канал. С другой стороны, они приобрели ряд приспособлений к паразитическому образу жизни: щупальца, расположенные по краям предротовой воронки, чрезвычайно мощный язык, вооруженный, как и у миног, роговыми зубцами и играющий роль сверлящего органа. У многих форм наружные жаберные отверстия не открываются на поверхности тела, а продолжают в каналы, которые с каждой стороны впадают в общий парный канал, идущий под кожей и открывающийся наружу далеко сзади (рис. 38). Такое устройство дыхательных путей позволяет животному дышать, в то время как передняя часть его тела глубоко погружена в ткани жертвы. Половая железа молодых особей вырабатывает сперматозоиды, старых особей — яйца. Разновременное созревание половых продуктов исключает самооплодотворение.

С другой стороны, по строению кишечного тракта миксины отклонились от исходного типа слабее, чем миноги, так как обособленной дыхательной трубки у них нет, и глотка, прободенная жаберными отверстиями, непосредственно переходит в пищевод. В отличие от миног у миксин имеются большие слизеотделительные полости, которые расположены двумя продольными рядами по бокам тела и выделяют огромное количество слизи. Число жаберных мешков достигает пятнадцати, ноздря открывается на верхнем краю ротовой воронки, и гипофизарный вырост сообщается с глоткой. Последнее явление представ-

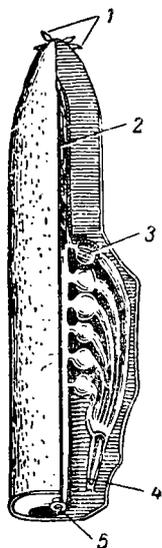


Рис. 38. Жаберный аппарат миксины (по Гудричу):  
1 — щупальцы, 2 — глотка, 3 — жаберный мешок, 4 — общий жаберный канал, 5 — пищевод

ляет, по-видимому, приспособление для дыхания: миксины часто зарываются в ил, выставив наружу лишь конец головы, и вода проходит через это отверстие в глотку и далее, в жаберные мешки.

Яйца миксин крупные, богатые желтком, развитие протекает без превращения.

Миксин насчитывают около 15 видов: все они чисто морские животные и в водах СССР не встречаются. Поедая рыбу, попавшую в сети, миксины местами приносят иногда значительный вред рыбоводству. Сами миксины промыслового значения не имеют.

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ КРУГЛОРОТЫХ

Как было указано выше, круглоротые являются единственными современными представителями древнейшей группы бесчелюстных позвоночных — агнат (Agnatha), известных по ископаемым остаткам, начиная с древнего силура до конца девона палеозойской эры.

В ископаемом состоянии круглоротые, относящиеся к современным отрядам, неизвестны. Но в силурских и девонских слоях найдены своеобразные существа, несколько напоминающие рыб и получившие название щитковых (Ostgacodermi) за массивный костный панцирь, который покрывал их тело (рис. 39, 40 и 41). Однако они имели непарную ноздрию, ведущую в гипофизарный мешок, лишь два полукружных канала в ухе, слитый с черепной коробкой нерасчлененный жаберный скелет, энтодермические жаберные мешки и были лишены челюстей и настоящих парных конечностей. Все эти признаки не оставляют никаких сомнений в принадлежности щитковых вместе с современными круглоротыми к одной и той же группе бесчелюстных (Agnatha).

Благодаря замечательным исследованиям скандинавских палеонтологов (Стеншио, Киер, Гольмгрен и др.) ископаемые бесчелюстные изучены весьма подробно. Особенно полно удалось восстановить строение *Cephalaspis* (см. рис. 39) и близких к нему форм. Это были уплощенные в спинно-брюшном направлении существа со ртом, помещавшимся на брюшной стороне, и глазами, направленными вверх. Из этого можно заключить, что они вели придонный образ жизни. У *Cephalaspis*, в противоположность боль-

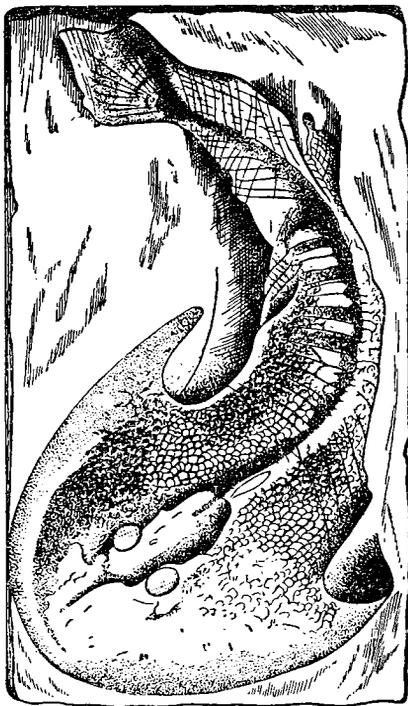


Рис. 39. Щитковое *Cephalaspis* из нижнего девона

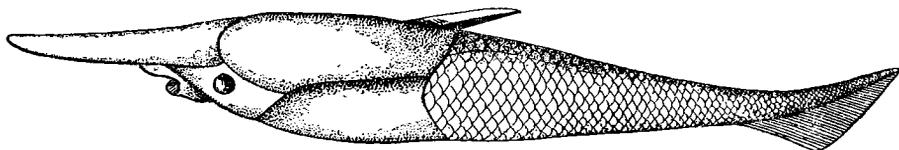


Рис. 40. Щитковое *Pteraspis* из девона

шинству щитковых, позади головы располагались парные покрытые чешуйками лопасти. Силурские и девонские щитковые, по новейшим данным Д. В. Обручева, образовали многообразную фауну бесчелюстных щитковых

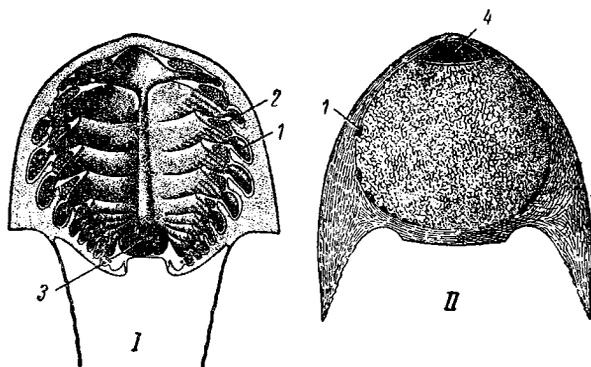


Рис. 41. Головной отдел щиткового Cephalaspida (реконструкция по Ромеру). I — вскрытая жаберная полость; II — брюшная сторона:

1 — жаберные щели и мешок, 2 — жаберные мышцы, 3 — отверстие пищевода, 4 — рот

(см. рис. 42), составляющих два самостоятельных класса бесчелюстных, помимо современных круглоротых:

класс Pteraspidomorphi объединяет более древних и примитивных мелодонтов (Thelodontia, или Coelolepida) и разнощитковых (Heterostraci);

класс Cephalaspidomorphi объединяет более специализированных и

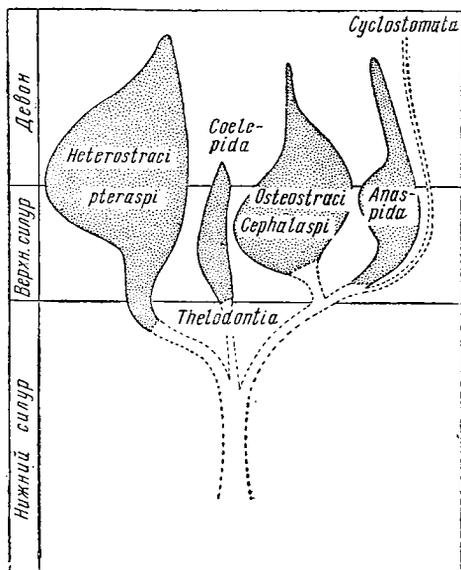


Рис. 42. Филогенетическое древо бесчелюстных (по Ромеру)

наиболее широко распространенных костнощитковых (Osteostraci), к которым принадлежат Cephalaspis, и, кроме того, очень примитивные свободноплавающие бесщитковые (Anaspida) (рис. 42).

Современные круглоротые, по-видимому, явились боковой ветвью, отделившейся от каких-то примитивных бесщитковых.

Все щитковые были широко распространены в девонский период, а затем вымерли, будучи замещены более совершенными челюстноротыми рыбами. Только одна ветвь бесчелюстных — предки современных круглоротых — сохранилась до настоящего времени благодаря приспособлению к паразитическому питанию на теле рыб.

Круглоротые и щитковые представляют собой довольно далеко разошедшихся и специализированных потомков примитивной

еще не обнаруженной досилурской группы бесчелюстных, обладавшей хрящевым скелетом. Специализация современных круглоротых, выражающаяся в приобретении роговых зубов на их сосущем аппарате,

связана с переходом к полупаразитическому образу жизни и питанию кровью своих жертв, тогда как щитковые стали строго донными животными и приобрели мощный костный панцирь. Тяжелый панцирь, конечно, стеснял их движения, но для придонных форм, не отыскивающих активно свою пищу, а лишь всасывающих вместе с илом и песком мелкие организмы, это не могло играть существенной роли. С другой стороны, панцирь мог защищать их от хищников — гигантских ракообразных того времени.

### *КЛАССИФИКАЦИЯ (ВКЛЮЧАЯ ИСКОПАЕМЫЕ ГРУППЫ)*

#### **Раздел бесчелюстные (Agnatha)**

- +Класс 1. Pteraspidomorphi.
  - +Подкласс I. Thelodontia, или Coelolepida — телодонты.
  - +Подкласс II. Heterostraci — разнощитковые.
- +Класс 2. Cephalaspidomorphi.
  - +Подкласс I. Osteostraci — костнощитковые.
  - +Подкласс II. Anaspida — бесщитковые.
- Класс 3. Cyclostomata — круглоротые.
  - Подкласс I. Petromyzones — миноги.
  - Подкласс II. Muxini — миксины.

# РАЗДЕЛ ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (GNATHOSTOMATA)

---

## НАДКЛАСС РЫБЫ (PISCES)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

Рыбы — первичные водные *челюстноротые* позвоночные (Gnathostomata), заселившие воды земного шара и постепенно вытеснившие древнейших позвоночных — агнат (см. рис. 281). Вся их организация приспособлена к активному подвижному образу жизни в воде и питанию путем активного схватывания пищи *кусающими челюстями*. Дышат они *жабрами*, сидящими на наружной стороне жаберных дуг, подвижно расчлененных. Основным органом плавания являются, как правило, боковые движения хвостового отдела. Тело покрыто у большинства *чешуей*, имеются настоящие *зубы*, парные конечности — грудные и брюшные плавники, регулирующие движение, и *непарные плавники* — стабилизаторы. Кроме хорошо развитых органов чувств — *обоняния*, *зрения* и *статоакустики*, имеются, как и у круглоротых, еще и кожные *органы чувств боковой линии*. Круг кровообращения у большинства один, с несмешанной кровью. В сердце имеется только венозная кровь.

Скелет хрящевой или костный. Череп состоит из *черепной коробки*, неподвижно сочлененной с позвоночником, и *висцерального скелета* в виде подвижно сочлененных с черепом скелетных дуг, поддерживающих челюстной и жаберный аппараты.

Размножаются рыбы в воде, большинство откладывает *икру*, оплодотворение наружное.

### СИСТЕМАТИКА

Рыбы — наиболее разнородный и многочисленный надкласс позвоночных. Они населяют, за редким исключением, все водоемы земного шара, приспособились к самым разнообразным условиям водной среды от экватора до полюсов, от океанических пучин и подземных вод до высокогорных родников и содержат огромное число форм: одних современных видов рыб насчитывают около 20 тысяч. С другой стороны, поскольку это наиболее древняя после круглоротых группа позвоночных, они дали несколько далеко разошедшихся ветвей. Все это является причиной чрезвычайной сложности построения системы рыб, так как выяснение родственных взаимоотношений отдельных ветвей представляет исключительные трудности. В результате взгляды исследователей на систематику рыб сильно расходятся, и единой установившейся классификации их не существует. Однако все исследователи сходятся в том, что современные рыбы распадаются на две резко обо-

собленные группы: *хрящевых* (Chondrichthyes) и *костных* (Osteichthyes), которых ныне рассматривают как самостоятельные классы.

Хрящевые рыбы лишены костной скелет их состоит сплошь из хряща. Они делятся на две неравные группы: на большую группу *пластиножаберных*, или *акул* (Elasmobranchii), сохранивших примитивное строение скелета, но имеющих более совершенное строение органов размножения и нервной системы, и на немногочисленных *химер*, или *цельноголовых* (Holocephali), у которых верхняя челюсть, слившись с черепной коробкой, приобрела особенную прочность, необходимую при дроблении раковин моллюсков, служащих им основной пищей.

Костные рыбы имеют более совершенный костный скелет как наружный — кожного происхождения, так, у большинства, и внутренний, дышат они жабрами при помощи жаберной крышки и имеют плавательный пузырь. Наиболее совершенные из них — *костистые рыбы* (Teleostei), объединяющие 19,5 тыс. видов, в то время как всех остальных рыб насчитывается всего около 500 видов.

Относительно систематики костных рыб среди ихтиологов имеются самые разнообразные мнения. Ихтиологи чаще разделяют костных рыб на два подкласса: *двоякодышащие* (Dipnoi) и *конечноротые* (Teleostomi), к которым относят всех остальных рыб. Морфологи двоякодышащих рыб объединяют вместе с *кистеперыми* (Crossopterygii) в подкласс *хоановых* (Choanichthyes), а остальных включают в подкласс *лучеперых* — Actinopterygii или два подкласса — Paleopterygii и Neopterygii.

Следующая классификация, доведенная до отрядов, дает представление о систематике современных рыб, принятой в нашем учебнике. Костистых рыб объединяют в 30—40 отрядов, здесь названы 15 главнейших.

### Надкласс рыбы (Pisces)

Класс 1. Хрящевые рыбы (Chondrichthyes).

Подкласс I. Акуловые, или пластиножаберные (Elasmobranchii).

Отряд акулы (Selachiiiformes, или Selachoidea).

Отряд скаты (Rajiformes или Batoidea).

Подкласс II. Цельноголовые (Holocephali).

Отряд химеровые (Chimaerae).

Класс 2. Костные рыбы (Osteichthyes).

Подкласс I. Лучеперые (Actinopterygii).

Надотряд 1. Хрящевые ганоиды, или костнохрящевые (Chondrostei).

Отряд осетровые (Acipenseriformes).

Надотряд 2. Костные ганоиды (Holostei).

Отряд панцирные щуки (Lepidosteiformes).

Отряд амии, или ильные рыбы (Amiiformes).

Надотряд 3. Костистые рыбы (Teleostei).

Отряд сельдеобразные (Clupeiformes).

Отряд карпообразные (Cypriniformes).

Отряд угреобразные (Anguilliformes).

Отряд карпозубые (Cyprinodontiformes).

Отряд шукообразные (Esociiformes).

Отряд саргановые (Beloniformes).

Отряд трескообразные (Gadiformes).

Отряд колюшкообразные (Gasterosteiformes).

Отряд пучкожаберные (Lophobranchiiiformes).

Отряд кефалеобразные (Mugiliformes).

Отряд окунеобразные (Perciformes).

Отряд рыбы-прилипалы (Echeneiformes).

Отряд камбалообразные (Pleuronectiformes).

Отряд ногоперые (Pediculati, или Lophiiformes).

Отряд ростоночелюстные (Plectognathi, или Tetradontiformes).

Подкласс II. Многоперые (Brachiopterygii).

Отряд многоперые (Polypteriformes).

Подкласс III. Кистеперые (Crossopterygii).

Отряд целокантини (Coelacanthiformes).

Подкласс IV. Двоякодышащие (Dipnoi).

Отряд однолегочные (Mopipneumones).

Отряд двулегочные (Dipneumones).

Надкласс рыб чрезвычайно разнообразен; в качестве представителей возьмем двух рыб — *колючую акулу*, или катрана (класс *хрящевые рыбы* — Chondrichthyes), и *окуня* (класс *костные рыбы* — Ostichthyes).

### ***Представитель хрящевых рыб — колючая акула катран (Squalus acanthias)***

Как и огромное большинство акул, катран является быстрым пловцом и ведет хищный образ жизни, питаясь преимущественно рыбой. Широко распространена в водах умеренных широт Тихого и Атлантического океанов. В большом количестве встречается и в наших водах.

**Внешнее строение.** Катран не отличается очень крупными размерами. Обычно особи этого вида достигают 1 м длины, однако встречаются экземпляры до 2 м. Форма его тела — удлинненно-веретенообразная (табл. 1). Голова оканчивается удлиненным *рылом* (rostrum), а сзади туловище постепенно суживается в хвост, который служит главным органом поступательного движения животного. Хвостовой плавник неравнолопастной: верхняя лопасть его, в которую заходит осевой скелет, — большая, нижняя — маленькая. Такой тип хвостового плавника носит название *гетероцеркального*. С боков передней части туловища прикрепляются горизонтально расположенные парные *грудные плавники*, а сзади на брюхе лежат тоже горизонтально расположенные парные *брюшные плавники*. Парные плавники у акул могут совершать движения только вверх и вниз и служат лишь органами, направляющими движение рыбы.

Между брюшными плавниками находится отверстие *клоаки*. У самцов внутренние части брюшных плавников видоизменены в парные *копулятивные органы* (см. табл. 1). Они имеют вид длинных твердых придатков, по внутренней стороне которых проходит по глубокой борозде. На задней части спины располагаются два непарных *спинных плавника*, перед каждым из которых имеется крупный свободный колючий шип.

Большое ротовое отверстие, имеющее форму поперечной щели, расположено на брюшной стороне головы под рылом. Над ртом имеются парные носовые отверстия. По бокам головы открывается с каждой стороны по пяти щелевидных *жаберных отверстий*. Сзади больших глаз располагается по отверстию — *брызгальцу* (spiraculum), которые ведут в глотку.

**Кожные покровы.** Кожа акул состоит из многослойного эпидермиса с большим количеством одноклеточных желез и плотного кориума, производным которого является плакоидная чешуя (рис. 43). Каждая чешуйка имеет вид округлой пластинки, на которой сидит зубец, направленный вершиной назад. Чешуя образована особым веществом, близким к кости, — *дентинном*, вершина же зубца покрыта колпачком из особого твердого вещества — *эмали*. Плакоидные чешуи, переходя на челюсти, увеличиваются в размерах и превращаются в настоящие зубы.

С каждой стороны вдоль боков головы и туловища тянется так называемая *боковая линия* (linea lateralis). Она представляет собой ряд лежащих друг за другом отверстий, которые ведут в канал, где расположены кожные органы чувств.

**Скелет.** Характерная черта скелета — отсутствие костей: он состоит из одного хряща, который, однако, может пропитываться известью и приобретать значительную твердость. Скелет состоит из основных отделов: 1) осевой скелет, 2) череп, 3) скелет конечностей.

О с е в о й с к е л е т состоит из *позвоночника*, или *позвоночного столба* (columna vertebralis), образованного многочисленными подвижно сочлененными друг с другом *позвонками* (vertebra). Основную часть позвонка составляет его *тело*, которое имеет глубокое вдавление как спереди, так и сзади — такие позвонки называются *двояковогнутыми*, или *амфицельными*. Они чрезвычайно характерны для рыб. Тело каждого позвонка в центре

имеет отверстие, через которое проходит хорда. Таким образом, хорда пронизывает весь позвоночник, расширяясь между смежными позвонками и суживаясь при прохождении через каждый позвонок, т. е. имеет характерную для рыб четкообразную форму. Сверху от тел позвонков отходят парные выросты — *верхние дуги* (рис. 44), между которыми располагаются

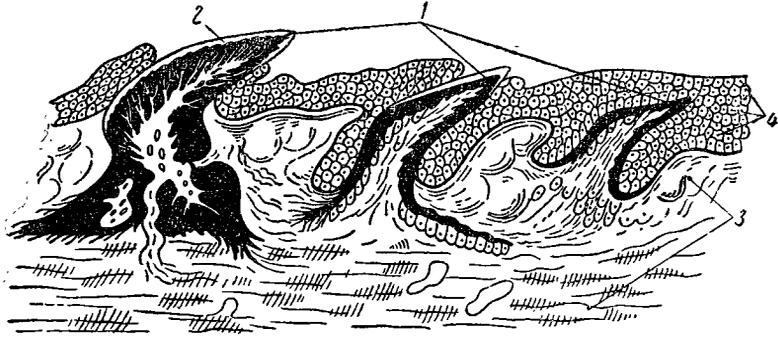


Рис. 43. Продольный разрез через плакоидную чешую и кожу акулы (по Гудричу):

1 — плакоидные чешуи на разных стадиях развития (черным — дентин, белым — внутренняя полость, занятая мякотью), 2 — слой эмали, 3 — кутикула, 4 — эпидермис

*верхние вставочные пластинки*. Верхние дуги вместе с вставочными пластинками окаймляют с боков спинномозговой канал. Снизу от тел позвонков отходят парные *нижние дуги*. В туловищном отделе нижние дуги представлены короткими *боковыми отростками*, к которым причленяются *ребра* (costa), оканчивающиеся свободно и ограничивающие полость тела только

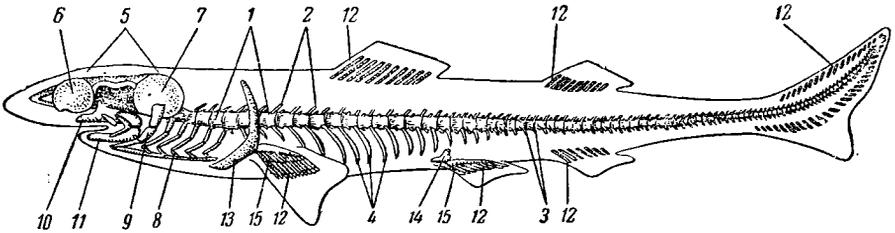


Рис. 44. Скелет акулы, схематично (по Шмальгаузену):

1 — позвонки, 2 — верхние дуги, 3 — нижние дуги, 4 — ребра, 5 — черепная коробка, 6 — обонятельная капсула, 7 — слуховая капсула, 8 — жаберная дуга, 9 — подъязычная дуга, 10 — небноквадратный хрящ, 11 — меккелев хрящ, 12 — радиалии, 13 — плечевой пояс, 14 — тазовый пояс, 15 — базалии

сверху. В хвостовом отделе короткие нижние дуги замыкаются попарно при помощи *нижних замыкающих пластинок*, образуя *гемальный канал*.

Таким образом, позвоночник акулы, как и у всех рыб, состоит из двух отделов — туловищного и хвостового.

**Череп** (рис. 45), как и у всех вышестоящих групп позвоночных, в отличие от круглоротых, состоит только из двух основных отделов: осевого черепа и висцерального скелета.

В состав *осевого черепа* входят мозговая коробка, капсулы органов чувств (слуха и обоняния) и скелет рыла. Черепная коробка отличается от таковой круглоротых более полным охватом ею головного мозга и парных органов чувств: слуха, зрения, обоняния. Крыша черепа сплошь хрящевая, и только в ее передней части находится большое отверстие — *передняя фонтанель*. Имеется затылочный отдел, защищающий головной мозг сзади и прободенный *затылочным отверстием* (foramen occipitale), через которое

головной мозг соединяется со спинным. Благодаря развитию затылочного отдела IX и X пары головных нервов оказываются включенными в череп. Слуховая капсула полностью включена в боковые стенки черепа. Глазные яблоки помещаются в глубоких выемках боковых стенок черепной коробки — *орбитах*, благодаря чему они защищены сверху и с боков. Хрящевые парные обонятельные капсулы прочно срослись с передней частью черепной коробки. Ротум имеет форму ложковидной пластинки.

*Висцеральный скелет* черепа состоит из ряда парных расчлененных хрящевых дуг, охватывающих переднюю часть пищеварительной трубки.

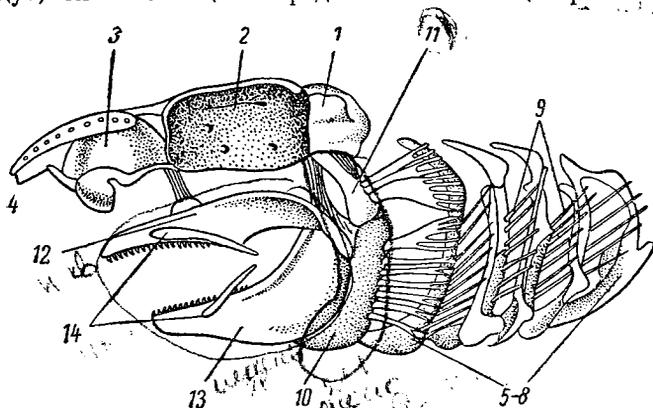


Рис. 45. Череп акулы (по Грегори):

1 — слуховая капсула, 2 — глазница, 3 — обонятельная капсула, 4 — ростральные хрящи, 5—8 — жаберные дуги, 9 — лучи, поддерживающие межжаберные перегородки, 10 — гиоид, 11 — гиомандибулярный хрящ, 12 — небноквадратный хрящ, 13 — меккелев хрящ, 14 — губные хрящи

Он подразделяется на три части: жаберные дуги, подъязычную дугу и челюстную дугу. Жаберные дуги выполняют дыхательную функцию. К каждой жаберной дуге прикрепляется межжаберная перегородка, поддерживаемая жаберными лучами, а на перегородке сидят жаберные лепестки. Челюстная и подъязычная дуги образуют челюстной аппарат. На челюстях сидят зубы, а подъязычная дуга выполняет функцию подвеска, прирочленяющего челюстной аппарат к осевому черепу.

*Жаберные дуги*, которых у большинства акул бывает 5 пар, образованы каждая четырьмя парными хрящами и одним непарным (копула), замыкающим дугу снизу. У большинства акул копулы сливаются в непарную пластинку. От задних краев жаберных дуг отходят многочисленные хрящевые лучи, поддерживающие межжаберные перегородки.

*Подъязычная, или гиоидная, дуга* обычно состоит у акул только из двух парных и одного непарного хрящей. От заднего края подъязычной дуги тоже отходят хрящевые лучи. Верхний парный элемент подъязычной дуги, сравнительно очень большой, носит название *гиомандибулярного хряща* (hyomandibulare), нижний парный — *гиоида* (hyoideum), а нижний непарный, как и у жаберных дуг, — *копулы* (copula). Гиомандибулярный хрящ сочленяется с черепной коробкой и гиоидом, а также с вперёдлежащей челюстной дугой. Таким образом, гиомандибуляре выполняет функцию челюстного подвеска (suspensorium), и, следовательно, череп — гиостилический. *Гиостилицей* называется такой тип прирочленения челюстного аппарата к осевому черепу, когда верхняя челюсть связана непосредственно с черепной коробкой только связками и имеет единственное сочленение в слуховой области черепа через гиомандибуляре (костный или хрящевой).

*Челюстная дуга* образована только двумя парными хрящами. Верхний из них называется *небноквадратным хрящом* (palatoquadratum), нижний — *меккелевым хрящом* (cartilago meckeli). Особенность челюстной дуги заклю-

чается в том, что как верхние, так и нижние хрящи ессочленяются попарно друг с другом. У катрана, как и у многих других акул, на челюстной дуге с каждой стороны лежит по паре *губных хрящей*. Иногда впереди них лежит еще по одному губному хрящу. Присутствие губных хрящей указывает на то, что челюстная дуга является не I, а лишь III висцеральной дугой.

Скелет конечностей разделяется на скелет непарных и парных плавников. Скелет непарных плавников (спинных, хвостового и заднепроходного) состоит из внутреннего и наружного скелета. *Внутренний скелет* представлен рядом палочковидных хрящей — *радиалий* (radialia), или лучевых подпорок, расположенных в мышцах тела, *наружный* — многочисленными *эластиновыми нитями*, имеющими кожное происхождение и поддерживающими самый плавник.

Скелет парных плавников состоит из поясов конечностей и скелета свободной конечности (рис. 46).

*Пояс передних конечностей*, или *плечевой*, представлен *цельной хрящевой дугой*, охватывающей тело животного с боков и снизу. Сбоку на середине каждой полудуги находится сочленовная поверхность, к которой причленяется скелет свободной конечности; часть пояса конечностей кверху от этого сочленения называется *лопаточной*, снизу — *коракоидной*.

*Пояс задних конечностей*, или *тазовый*, представлен непарным палочковидным хрящом, расположенным поперек тела, непосредственно перед клоакой.

*Скелет свободной конечности*, как и у непарных плавников, состоит из хрящевого внутреннего скелета и наружного — кожного (из эластиновых нитей). Внутренний скелет образован палочковидными основными элементами — *базалиями* (basalia), к которым причленяются уплощенные радиалии. При этом радиалии располагаются только по одной стороне базалий. Плавник, имеющий такой план строения, носит название *унисериального*. В грудном плавнике имеются три базалии, из которых внутренняя — самая длинная, и несколько рядов радиалий, в брюшном плавнике — только одна базалия, к наружному краю которой причленяются радиалии, расположенные в два ряда. У самцов акул базалия брюшного плавника удлинена в копулятивный орган.

*Органы чувств*. Акулы, как быстрые пловцы, имеют высокоразвитые органы чувств. Прежде всего, у них совершенного развития достигает система кожных органов чувств *боковой линии*. Они глубоко погружены под кожу и образуют систему каналов. Основной канал боковой линии проходит вдоль туловища между спинными и боковыми отделами миотомов. В голове имеется система разветвлений около глаза, кроме того, на рыле образуется сложная система слизевых каналов (*лоренциновых ампул*).

*Органы обоняния* представлены мешковидными органами, наружные отверстия которых открываются на вентральной стороне головы.

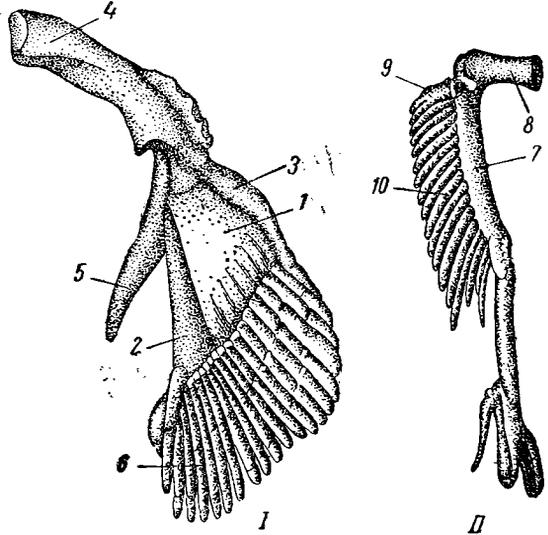


Рис. 46. Скелет парных конечностей акулы (по Маринелли). I — скелет плечевого пояса и грудных плавников; II — скелет брюшных плавников и тазового пояса:

1 — средний основной луч, 2 — задний основной луч, 3 — передний основной луч, 4 — коракоидный отдел пояса, 5 — лопаточный отдел пояса, 6 — радиальные лучи, 7 — основной луч, 8 — тазовый пояс, 9 — передний основной луч, 10 — радиальные лучи

Внутри обонятельные мешки имеют сложную систему складок и окружены снаружи округлыми хрящевыми капсулами, прирастающими к черепу.

Органы зрения имеют типичное для рыб строение и очень хорошо развитую систему глазных мышц, обеспечивающих большую подвижность глаз, что имеет важное значение при охоте за добычей.

Органы слуха представлены перепончатым лабиринтом с ярко выраженными тремя полукружными каналами и эндолимфатическим каналом, регулирующим давление эндолимфы. Перепончатый лабиринт заключен в хрящевую капсулу черепа, которая образует задний выступ на хрящевом черепе.

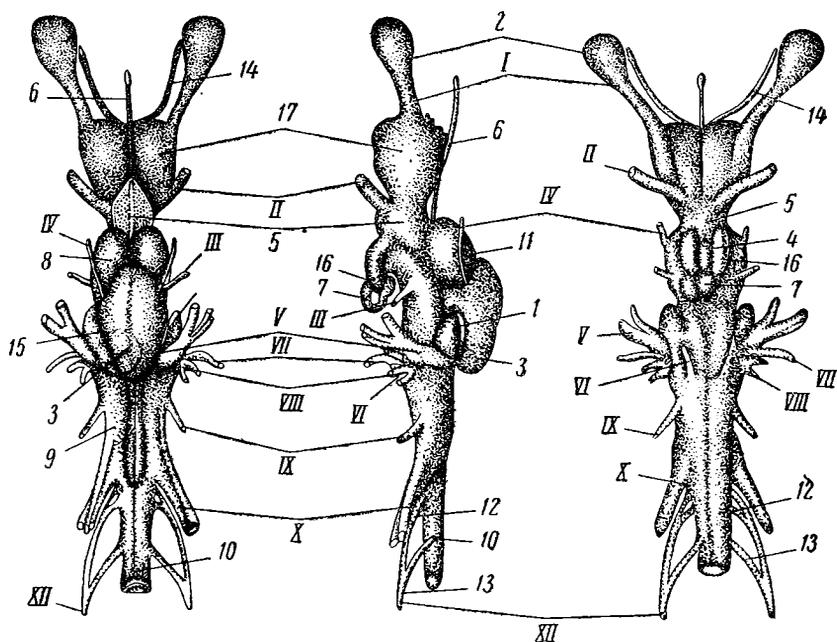


Рис. 47. Головной мозг акулы сверху, сбоку и снизу (по Маринелли): 1 — раковина мозжечка, 2 — обонятельная луковица, 3 — мозжечок, 4 — нижние доли, 5 — промежуточный мозг, 6 — эпифиз, 7 — гипофиз, 8 — зрительные доли, 9 — продолговатый мозг, 10 — спинной мозг, 11 — средний мозг, 12 — подязычный нерв, 13 — спинной нерв, 14 — предобонятельный нерв, 15 — заднее сосудистое сплетение; 16 — язычный мешок, 17 — передний мозг. I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX, X, XII — головные нервы

**Нервная система.** Соответственно высокоразвитому строению органов чувств головной мозг акул характеризуется высокой дифференцировкой составляющих его отделов (рис. 47).

Полушария переднего мозга сравнительно очень велики; не только их дно и бока, но отчасти и крыша образованы нервным веществом. Боковые отделы полушарий носят название *обонятельных долей* и являются первичными центрами органов обоняния. Ось головного мозга в области среднего мозга образует резко выраженный изгиб, свойственный и всем вышестоящим позвоночным. От воронки (infundibulum) промежуточного мозга отходит пара полых боковых выступов — *нижние доли* (lobi inferiores) и задний непарный выступ — *сосудистый мешок* (saccus vasculosus), оплетенный кровеносными сосудами. С нижней стороны ко дну воронки прилегает нижняя мозговая железа — *гипофиз*. К крыше промежуточного мозга прикрепляется верхняя мозговая железа — *эпифиз*, сидящая на длинной ножке. Крыша среднего мозга, как и у всех вышестоящих позвоночных, состоит сплошь из нервного вещества и имеет типично выраженные *зрительные доли* (lobi optici). Мозжечок очень велик. Этот отдел мозга служит центром, коорди-

нирующим движения животного, поэтому его большие размеры следует поставить в связь с тем, что акулы — быстрые и ловкие пловцы.

Головных нервов одиннадцать пар: I пара — обонятельный (nervus olfactorius), II — зрительный (n. opticus), III — глазодвигательный (n. oculomotorius), IV — блоковый (n. trochlearis), V — тройничный (n. trigeminus), VI — отводящий (n. abducens), VII — лицевой (n. facialis), VIII — слуховой (n. acusticus), IX — языкоглоточный (n. glossopharyngeus), X — блуждающий (n. vagus), XI — добавочный нерв у акул, как и у всех рыб, отсутствует, но имеется XII пара — подъязычный нерв (n. hypoglossus), который несколькими корешками пронизывает череп позади X пары (рис. 48). Все эти нервы имеют типичное для позвоночных место

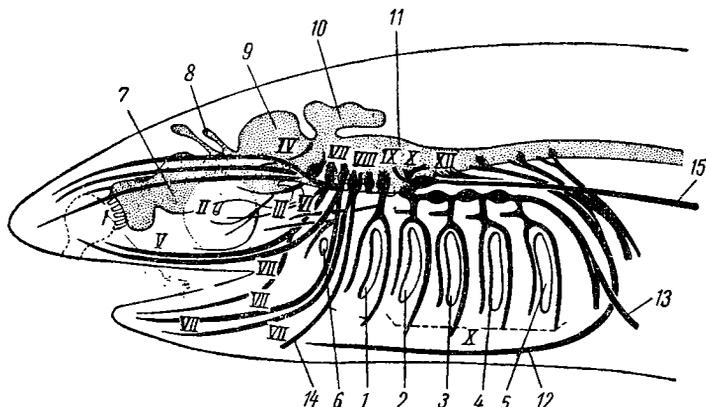


Рис. 48. Головные нервы акулы (схемы). I—X и XII — пары головных нервов (по Шмальгаузену, упрощенно):

1—5 — жаберные щели, 6 — брызгальце, 7 — передний мозг, 8 — эпифиз, 9 — средний мозг, 10 — мозжечок, 11 — продолговатый мозг, 12 — подъязычный нерв, 13 — кишечный нерв, 14 — подъязычная ветвь лицевого нерва, 15 — боковой нерв

отхождения: обонятельный нерв отходит от обонятельных долей, зрительный — от дна промежуточного мозга и образует характерный для позвоночных перекрест (хиазму), глазодвигательный — от брюшной поверхности среднего мозга, блоковый — на границе между средним и продолговатым мозгом, а все прочие — от продолговатого мозга. Как и у всех водных позвоночных, III, IV и VI пары иннервируют мышцы глазного яблока, V — челюстную дугу, VII — подъязычную дугу и лицевую мускулатуру, VIII — орган слуха, IX — первую жаберную дугу и язык, X — остальные жаберные дуги, сердце, органы боковой линии, желудок, XII — подъязычную мускулатуру.

Спинные и брюшные корешки спинномозговых нервов, как и у всех вышестоящих групп позвоночных, с каждой стороны попарно соединяются в общий смешанный нерв. В связи с развитием парных конечностей, как и у всех вышестоящих позвоночных, у акул имеются *плечевое* и *пояснично-крестцовое нервные сплетения*. Они представляют собой соединение нескольких нервов в общий ствол, идущий в соответствующие парные конечности.

**Органы пищеварения.** Как и у всех челюстноротых, органы пищеварения начинаются *ротовым отверстием*, ведущим в ротовую полость (ротовая полость, как и у всех рыб, переходит в глотку, так что правильнее называть ее ротоглоточной). Края ротоглоточной полости усажены несколькими рядами острых конических зубов, представляющих собой, как сказано выше, преобразование кожных плакоидных чешуй. Объемистая ротоглоточная полость прободена жаберными щелями. В нее открываются также и брызгальца. Ротоглоточная полость переходит в короткий пищевод,

который впадает в желудок, изогнутый в виде буквы V. Передняя часть желудка, как и у всех прочих позвоночных, носит название *кардиальной части*, задняя — *пилорической*. От пилорической части желудка отходит очень короткая *тонкая кишка*. Между нею и желудком лежит поджелудочная железа, имеющая у акул вид плотного тела. Большая двулопастная *печень* снабжена *желчным пузырем*. За тонкой кишкой следуют толстая кишка и прямая кишка, открывающаяся в *клоаку*. Толстая кишка очень широка и внутри имеет высокую складку — *спиральный клапан*, который глубоко вдается в просвет кишки, описывая крутую спираль (см. табл. I<sub>18</sub>). Спиральный клапан акулы, по сравнению с таковым миноги, является гораздо более развитым, не только служит для увеличения всасывательной поверхности кишечника, но и способствует медленному продвижению пищи, благодаря чему она используется более полно. Орган этот характерен для всех низших рыб.

**Органы дыхания.** Жаберные лепестки, имеющие, как и у всех рыб, эктодермическое происхождение, сидят рядами по передней и задней сторонам жаберных перегородок, четырех передних жаберных дуг и по задней

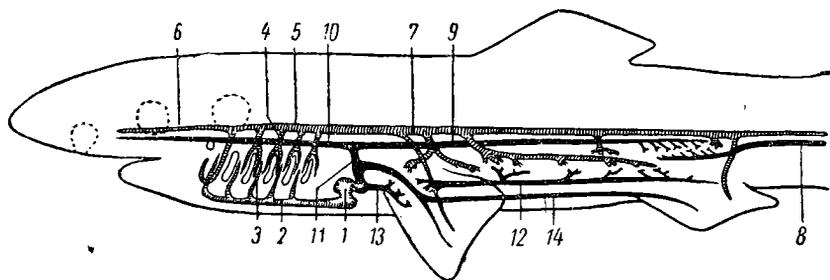


Рис. 49. Кровеносная система акулы (по Шмальгаузену, с изменениями):

1 — сердце, 2 — брюшная аорта, 3 — приносящая жаберная артерия, 4 — выносящая жаберная артерия, 5 — левый корень спинной аорты, 6 — левая сонная артерия, 7 — спинная аорта, 8 — хвостовая вена, 9 — левая задняя кардинальная вена, 10 — левая передняя кардинальная (яремная) вена, 11 — левый кювьеров проток, 12 — воротная вена печени, 13 — печеночная вена, 14 — левая боковая вена

стороне *подъязычной дуги* (см. рис. 62). Каждый ряд жаберных лепестков составляет *полужабру*, а две полужабры, сидящие на одной жаберной дуге, образуют целую *жабру*. Таким образом, всего с каждой стороны имеются четыре жабры и одна полужабра (подъязычная). Между жабрами и за последней жаброй располагаются *жаберные щели*, открывающиеся с одной стороны прямо в глотку, с другой — непосредственно наружу, а от жаберных дужек отходят широкие *между жаберными перегородки*, которые разделяют две полужабры одной жабры. Эти перегородки поддерживаются хрящевыми жаберными лучами и доходят до поверхности тела. Зачаточные жаберные лепестки располагаются и на передней стенке брызгальца. Это служит лишним подтверждением, что брызгальце, расположенное между челюстной и подъязычной дугами, представляет собой рудиментарную жаберную щель.

**Кровеносная система.** Сердце состоит из четырех отделов: *венозной пазухи*, *предсердия*, *желудочка* и *артериального конуса*. Артериальный конус представляет собой отдел сердца, а не расширенную часть основания аорты, так как мускулатура его поперечнополосатая, он способен к самостоятельной пульсации и имеет ряд клапанов.

От артериального конуса отходит *брюшная аорта*, которая вправо и влево дает ветви, распадающиеся на *пять приносящих жаберных артерий* (рис. 49). Из них передняя идет к *подъязычной дуге* и снабжает кровью соответствующую полужабру, прочие — к жаберным дужкам и снабжают кровью целые жабры. От каждой полужабры отходит по *выносящей жаберной артерии*, которые над каждой жаберной щелью сливаются в корот-

кую общую выносящую жаберную артерию. Выносящие жаберные артерии обеих сторон, сливаясь вместе, образуют общий *ствол спинной аорты*. От первых выносящих жаберных артерий правой и левой стороны отходят вперед к голове по общей *сонной артерии*. Спинная аорта тянется назад до конца хвоста, отсылая по пути крупные сосуды к внутренним органам.

**Венозная система** (рис. 50) начинается *хвостовой веной*, которая разделяется на парные *задние кардинальные вены*. Последние, проходя через почки, распадаются в них на сеть капилляров, которые вновь соединяются, т. е. образуют свойственную большинству позвоночных *воротную систему почек*. На уровне сердца каждая задняя кардинальная вена сливается с *верхней яремной*, или *передней кардинальной*, веной своей стороны в *кювьеров проток*, а *парные кювьеровы протоки* впадают в *венозную пазуху*. В них же впадают *парные нижние яремные вены*, собирающие кровь от нижних частей головы (см. рис. 50<sub>8</sub>). От кишечника начинается *воротная вена печени*, которая в печени распадается на сеть капилляров и продолжается в качестве *печеночной вены*, впадающей в *венозную пазуху*. От парных плавников идут *боковые вены* (*vena lateralis*), которые впадают в соответствующие кювьеровы протоки.

**Мочеполовая система.** Хрящевые рыбы резко отличаются от всех других рыб внутренним оплодотворением (при помощи копулятивных органов) и либо откладываям небольшого числа крупных, богатых желтком яиц, либо живорождением. В связи с этим мочеполовые органы характеризуются мощным развитием первичных выводящих протоков — *мюллерова* и *вольфова* каналов, отсутствующих у высших костистых рыб.

У самок половые и мочевые органы вполне разьединены. Самка катрана, так же как и большинство акул, имеет парные *яичники*, которые соединены особой брыжейкой с дорзальной стенкой брюшной полости тела. Парные *яйцеводы* (мюллеровы каналы) представляют собой длинные трубки, которые, как и у всех позвоночных, исключая костных рыб, не соединяются с яичником, а открываются прямо в полость тела общей воронкой (рис. 51). Несколько отступая от своих вершин, яйцеводы имеют по округлому вздутию, внутри которого располагается *скорлуповая железа*. Задние, сильно расширенные части яйцеводов носят название *маток* (uterus); они открываются в клоаку.

**Почки** самок, соответствующие, как и у всех низших позвоночных, мезонефросу, имеют вид двух удлиненных тел, тянущихся по бокам позвоночника почти вдоль всей полости тела. Передние части их сильно сужены, задние — расширены. Вдоль брюшной стороны почек тянется по *мочеточнику* (вольфову каналу). Сзади мочеточки отходят от почек и, соединившись друг с другом, открываются общим отверстием в клоаку позади отверстия маток.

У самок в половые и мочевые органы связаны между собой общими выводящими каналами. *Семенники* парные. Их выводящие протоки отходят, как и у всех высших позвоночных, непосредственно от се-

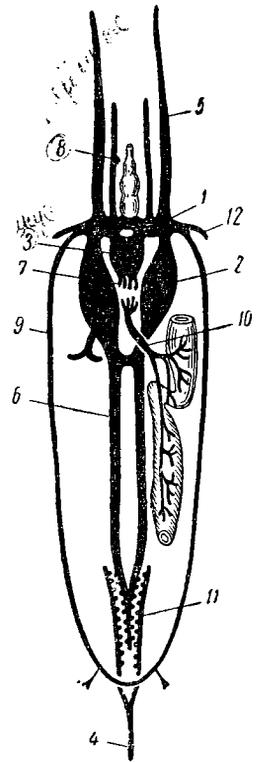


Рис. 50. Схема венозной системы акулы (по Матвееву):

1 — кювьеров проток, 2 — кардинальный синус, 3 — печеночная вена, 4 — хвостовая вена, 5 — передняя кардинальная вена, 6 — задняя кардинальная вена, 7 — печеночная вена, 8 — нижняя яремная вена, 9 — боковая вена, 10 — воротная вена печени, 11 — воротная вена почек, 12 — подключичная вена

менников и впадают в *семяпроводы*, которые соответствуют вольфовым каналам. Последние совместно открываются в мочеполовой синус. Верхняя, сильно извитая часть семяпровода известна под названием *vas deferens*, а окружающее его тело, соответствующее передней удлиненной части почки самки, — *придатка семенника* (*epydidimis*). Задние концы семяпроводов расширяются, образуя тонкостенные *семенные пузырьки* (*vesicula seminalis*). От мочеполового синуса отходят вперед парные тонкостенные мешки — *семяприемники*, которые прилегают к соответствующему семенному пузырьку и являются *рудиментами* нижних ча-

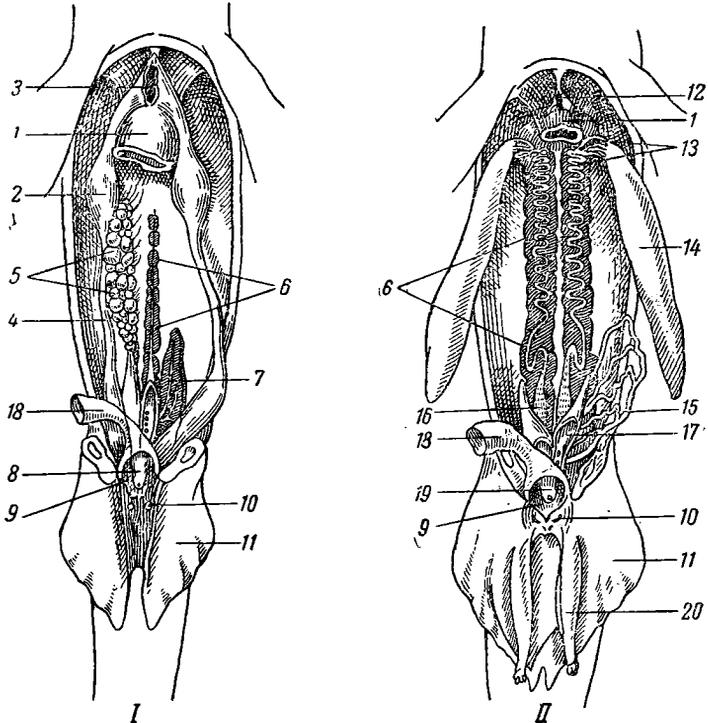


Рис. 51. Мочеполовая система собачьей акулы (по Гудричу). I — самка; II — самец:

1 — пищевод, 2 — скорлуповая железа, 3 — отверстие яйцеводов в полость тела, 4 — правый яйцевод, 5 — яичник, 6 — почка, 7 — задний экскреторный отдел почки, 8 — мочево- вой сосочек, 9 — клоака, 10 — левая брюшная пора, 11 — аналь- ный плавник, 12 — остатки яйцеводов у самца, 13 — левый придаток семенника и семяпровод, 14 — левый семенник, 15 — левый мочеточник, 16 — правый семенной пузырьек, 17 — левый семяприемник, 18 — прямая кишка, 19 — моче- половой сосочек, 20 — копулятивный орган

стей *миллеровых каналов*. Задние части почек самцов имеют то же строение, что и у самок, а их выводные протоки впадают в мочеполовой синус. Последний открывается в клоаку мочеполовым отверстием.

**Развитие зародыша.** В связи с очень большим количеством желтка яйцо акулы, в отличие от яйца ланцетника и миноги, претерпевает лишь частичное дискоидальное дробление. Стадия бластулы представляет собою округлую пластинку из бластомер, расположенную на одном уровне с поверхностью яйца и с сегментационной полостью под этой пластинкой, причем дно полости составляет неразделенный желток. Гастрюляция протекает путем инвагинации (впячивания) и эпиболии (обрастания) заднего края зародышевого диска. Одновременно края зародышевого диска начинают

энергично обрастать желток, а от утолщенного края гастрального впячивания вперед к переднему концу начинает обособляться зародыш в виде сильно приподнятого зачатка нервной пластинки с незамкнутым кишечником под нею. При дальнейшем развитии зародыша сперва головной конец его, а несколько позже и задний обособляются над зародышевым диском (рис. 52), и образуются головной и хвостовой отростки, благодаря которым зародыш отделяется от желтка. В головном отростке развиваются головной мозг, органы чувств (глаза, обонятельные и слуховые ямки), жаберные щели и прорывается ротовое отверстие. В конечном результате вполне сформированный зародыш оказывается соединенным с обширным желточным мешком лишь при помощи тонкого пупочного канатика, через который проходят кровеносные сосуды. По мере того как желток ассимилируется зародышем,

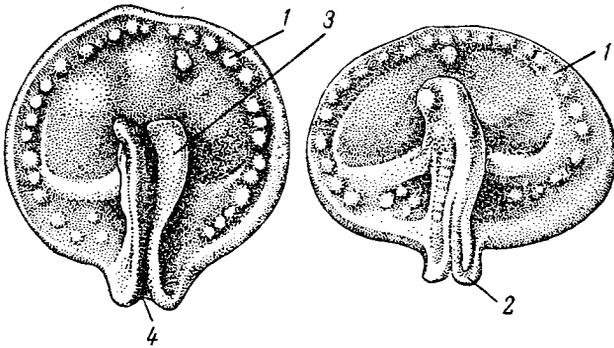


Рис. 52. Зародышевый диск акуловой рыбы на различных стадиях развития:

1 — кровяные островки краев зародышевого диска, 2 — хвостовые лопасти, 3 — головные лопасти, 4 — гастропор

желточный мешок, имеющийся еще у молодой рыбки, постепенно уменьшается и, наконец, совсем пропадает. Таким образом, развитие протекает без превращения, т. е. из яйца выходит вполне сформированная молодая акула.

### **Представитель костистых рыб — окунь (*Perca fluviatilis*)**

**Внешнее строение.** Тело окуня веретеновидное, несколько сжатое с боков. Заостренная голова незаметно переходит в туловище, а последнее, постепенно суживаясь, переходит в хвостовой отдел, передней границей которого считают заднепроходное отверстие. Непосредственно позади заднего прохода на мочеполовом сосочке открываются *половое*, а за ним — *мочевое* отверстия. *Грудные плавники*, как и у всех рыб, прикрепляются с боков тела сейчас же за жаберными отверстиями, а брюшные — на брюшной стороне, причем у окуня они передвинуты далеко вперед и располагаются под грудными плавниками. Непарные плавники представлены двумя *спинными плавниками*, *хвостовым* и *заднепроходными*. В отличие от акулы, все плавники поддерживаются *костными лучами*. Одни из них — *мягкие*, членистые (например, лучи заднего спинного и хвостового плавников), другие — *твердые*, нечленистые (например, лучи переднего спинного плавника). Кроме того, в отличие от акулы, парные плавники располагаются не в горизонтальной, а в вертикальной плоскости, а хвостовой плавник равнолопастной. Однако внутреннее строение его таково, что осевой скелет у основания плавника заворачивает вверх. Такой тип хвостового плавника, имеющий внешне симметричное, а внутренне асимметричное строение, но-

сит название *гомоцеркального*. Рот располагается на конце головы и окаймлен костными челюстями. Круглые глаза лишены век. Впереди глаз на спинной стороне головы лежат парные ноздри, причем каждая ноздря подразделена поперечным кожистым мостиком на две части: переднюю и заднюю. Сзади с боков головы находятся широкие плоские *жаберные крышки* (operculum), под которыми располагаются жабры. Ниже жаберной крышки находятся лучи, поддерживающие жаберную перепонку.

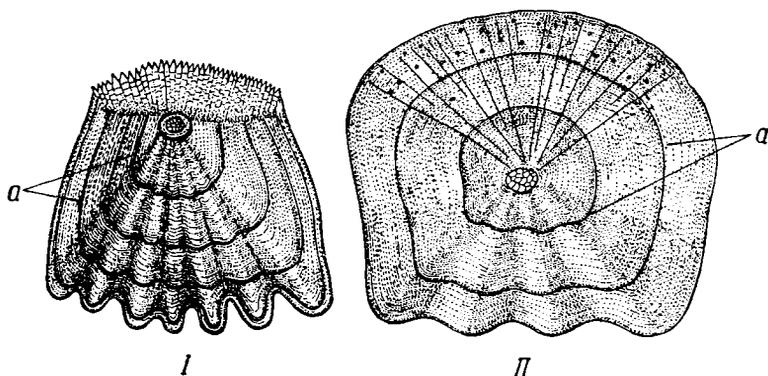


Рис. 53. Чешуя костных рыб. I — ктеноидная (окуня); II — циклоидная (карповой рыбы): a — годовые кольца

Роль плавников при плавании. Различные движения плавающей рыбы совершаются при помощи различных плавников. Хвостовой плавник вместе со всем хвостовым отделом служит главным органом поступательного движения тела, а также играет роль руля. При помощи парных плавников рыба совершает повороты. Кроме того, они служат

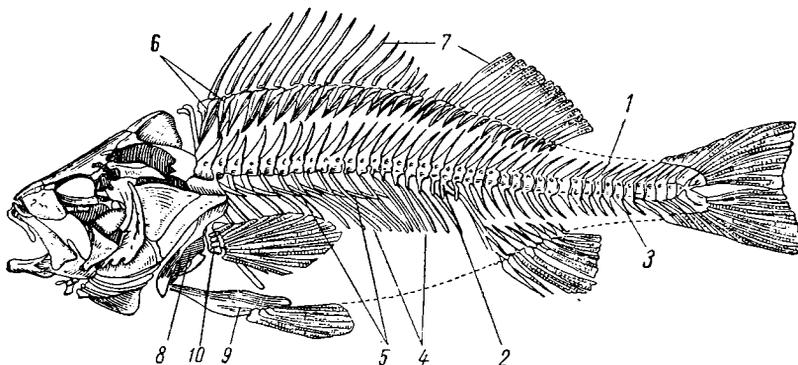


Рис. 54. Скелет окуня (по Гудричу):

1 — верхний остистый отросток, 2 — нижняя дуга позвонка, 3 — нижний остистый отросток, 4 — ребра, 5 — мускульные косточки («верхние ребра»), 6 — радиалии спинного плавника, 7 — плавниковые лучи, 8 — плечевой пояс, 9 — тазовый пояс, 10 — радиалии грудного плавника

для удержания тела в его естественном положении; если их отрезать, то рыба беспомощно всплывает брюхом вверх. Спинные и брюшные плавники не участвуют в активном движении, но способствуют ему, придавая телу известную устойчивость.

**Кожные покровы.** Все тело окуня, за исключением головы, покрыто многочисленными *костными чешуями*, которые черепицеобразно налегают друг на друга и располагаются правильными рядами. Каждая чешуйка представляет собой более или менее округлую тонкую пластинку, основная часть которой погружена в кожу, а наружный край покрыт мелкими зуб-

чиками (рис. 53). Такая чешуя называется *ктеноидной*, в отличие от *циклоидной* чешуи, имеющей ровный, лишенный зубчиков внешний край (например, чешуя карпа, плотвы, карася). Вдоль всего тела, от головы до конца хвостового плавника, тянется дугообразно изогнутая *боковая линия* (*linea lateralis*), образованная рядом отверстий, прободающих чешуи. Многочисленные одноклеточные кожные железы, так же как у акулы и миноги, выделяют обильную слизь, которая играет роль смазки, ослабляющей трение тела рыбы о воду при плавании.

**Скелет.** Скелет окуня в противоположность скелету акулы состоит из костей (рис. 54). Как уже говорилось выше, кости, в зависимости от происхождения, разделяются на *преформированные хрящом*, или *хрящевые* (*хондральные*) кости, и на *кожные*, или *накладные*. Хрящевые кости образуются путем постепенной замены хрящевой ткани костной, так что в конце концов получается кость, вполне соответствующая по форме своему хрящевому предшественнику. Кожные кости образуются в собственной коже и не имеют хрящевых предшественников. Сложившиеся кости обоих типов вполне сходны по гистологическому строению. Поэтому, хотя у всех рыб покровные кости обычно имеют характерную плоскую форму, точно установить тип данной кости можно только двумя способами: путем изучения истории ее образования у зародыша или проследив ее сравнительно-анатомическое развитие от низших форм.

Осевой скелет окуня образован одними хрящевыми костями и имеет большое сходство с позвоночником акулы: он также разделяется только на туловищный и хвостовой отделы, позвонки *амфицельные*; между ними сохраняются остатки хорды, которые соединяются через узкие каналы, прободающие тела позвонков. Все позвонки имеют верхние и нижние дуги, причем к нижним дугам туловищного отдела прилегают ребра. Но вставочные пластинки отсутствуют, верхние дуги заканчиваются *верхними остистыми отростками* (*processus spinosus*), нижние дуги хвостового отдела — *нижними остистыми отростками*, а длинные ребра, саблевидно изогнутые, располагаются непосредственно под мышцами и ограничивают полость тела не только сверху, но с боков и отчасти снизу. Кроме того, у окуня, как и у огромного большинства костистых рыб, к каждому ребру сбоку присоединяется по тонкой *мышечной косточке*, расположенной в мускулатуре.

Череп окуня имеет некоторые своеобразные черты, поэтому ознакомимся сначала со схемой строения черепа костистой рыбы вообще. Он состоит из *первичного черепа* (*chondrocranium*), который образован хрящевы-

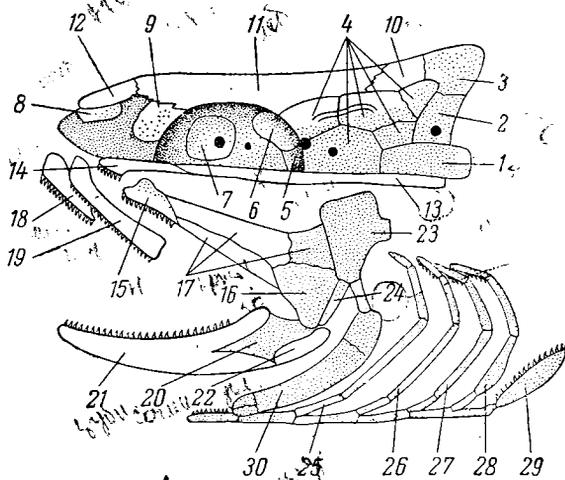


Рис. 55. Схема черепа костистой рыбы, жаберная крышка и окологлазничное кольцо удалены. Хрящевые кости обозначены пунктиром (по Шмальгаузену):

- 1 — нижнезатылочная кость, 2 — боковая затылочная, 3 — верхнезатылочная, 4 — ушные, 5 — основная клиновидная, 6 — крылоклиновидная, 7 — глазоклиновидная, 8 — межобонятельная, 9 — боковая обонятельная, 10 — теменная, 11 — лобная, 12 — носовая, 13 — парасфеноид, 14 — сошник, 15 — небная, 16 — квадратная, 17 — крыловидные, 18 — межчелюстная, 19 — верхнечелюстная, 20 — сочленовная, 21 — зубная, 22 — угловая, 23 — гиомандибулярная, 24 — симплектикум, 25—29 — 1—5-я жаберные дуги, 30 — гионд

ми костями и вполне гомологичен черепу акулы, и из *кожного черепа* (dermatanium), образованного покровными костями и соответствующего кожного панцирю древних панцирных рыб. С другой стороны, как и у акулы, различают два основных отдела черепа: осевой, или черепную коробку, и висцеральный.

*Черепная коробка* образована следующими хрящевыми костями. Заднюю часть ее составляют четыре *затылочные кости* (рис. 55), которые окружают затылочное отверстие: под ним лежит непарная *нижнезатылочная кость* (basioccipitale), по бокам парные *боковые затылочные* (exoccipitale), сверху — непарная *верхнезатылочная* (supraoccipitale). Впереди затылочного отдела, составляя костную слуховую капсулу, располагаются *ушные кости*, или *отики* (otici), которых обычно бывает с каждой стороны по пяти. Еще далее впереди, принимая участие в образовании межглазничной перегородки, которая у большинства костистых рыб еще в значительной степени остается хрящевой, лежат *клиновидные кости*, или *сфеноиды*: непарная *основная клиновидная* (basisphenoideum) и парные — *крылоклиновидные* (alisphenoideum) и *глазноклиновидные* (orbitosphenoideum). Наконец, переднюю часть черепной коробки, которая тоже обычно в значительной мере остается хрящевой, образуют *обонятельные кости*, или *этмоиды*. Именно здесь располагаются непарная *межобонятельная* (mesethmoideum) и парные *боковые обонятельные* (ectoethmoideum) кости. В первичной черепной коробке, как и у акулы, сверху остается большое отверстие — *фонтанель*.

Накладные кости покрывают первичную черепную коробку сверху, снизу и с боков. Сверху располагаются парные *теменные* (parietale), *лобные* (frontale) и *носовые* (nasale) кости. Снизу — большой непарный *парасфеноид* (parasphenoideum), который играет роль основной балки для всего черепа, и тоже непарный *сошник* (vomere), лежащий впереди парасфеноида. С боков — окологлазничное кольцо, образованное цепочкой мелких *глазных косточек* (orbitalia), окружающих глаз снизу, сзади и спереди. Передняя, самая большая, глазная косточка носит название *слезной* (lacrimale).

*Висцеральный скелет*, как и у акулы, состоит из челюстной, подъязычной и жаберной дуг, но, кроме того, имеется и новообразование — *жаберная крышка*. Висцеральный скелет окуня представляет единую подвижную систему, выполняющую сложный комплекс движений: хватательные движения челюстного аппарата при питании, глотательные движения при заглатывании добычи, ритмические движения жаберного аппарата и жаберных крышек — при дыхании. Соответственно этому сложному комплексу движений висцеральный скелет у костистых рыб расчленен на большое число отдельных окостенений, дающих очень сложную систему рычагов. Весь этот сложный комплекс соединенных друг с другом костей прикреплен к черепу лишь в одном месте при помощи подвеска (гиомандибуляре).

Первичная верхняя челюсть, гомологичная небноквадратному хрящу акулы, образована парными *небными* (palatinum) и *квадратными* (quadratum) костями, между которыми располагаются три *крыловидные кости* (pterygoideum), из них одна хрящевая, а две — накладные. Роль первичных челюстей как хватательного аппарата у костных рыб отступает на задний план, и эту функцию берут на себя *вторичные челюсти*, образованные накладными костями: *парными межчелюстными* (intermaxillare) и *верхнечелюстными* (maxillare).

В состав нижней челюсти входят три парные кости: хрящевая *сочленовная кость* (articulare), которая сочленяется с квадратной костью и гомологична меккелеву хрящу акулы, и два новых накладных элемента — большая *зубная кость* (dentale), покрывающая чехлом дистальную часть сочленовной кости, и маленькая *угловая* (angulare), прикрепляющаяся к заднему углу сочленовной кости.

Подъязычная и жаберная дуги образованы одними хрящевыми костями.

Верхняя часть *подъязычной дуги* состоит, как и у акулы, из большого гиомандибуляре, но уже костного. К нему причленяются с одной стороны

*симплектикум* (symplecticum), сочленяющийся с квадратной костью, с другой — элементы нижней части подъязычной дуги. Как и у акул, здесь наблюдается *гиостилия*. Гиомандибуляре выполняет (вместе с симплектикум) функцию челюстного подвеса. Симплектикум — своеобразная кость, свойственная только костным рыбам.

*Жаберные дуги* (пять пар) состоит каждая из четырех элементов, как и у акулы, но последняя жаберная дуга сильно редуцирована.

*Жаберная крышка* (operculum), причленяющаяся к гиомандибуляре, образована межжаберной перегородкой подъязычной дуги, которая окостеневает, образуя плоские накладные кости (*крышка, предкрышка, подкрышка и межкрышка*).

Наконеч, к заднему краю нижней части подъязычной дуги прикрепляется ряд длинных костных палочек — *лучей жаберной перепонки*, свойственных только лучеперым рыбам.

Череп окуня отличается от этой схемы сращением покровных и хрящевых костей черепной коробки и отсутствием межглазничной перегородки.

Скелет конечностей. Внутренний скелет непарных плавников, как и у акулы, представлен рядом *радиалий*, но уже костных, наружный — тоже *костными лучами* кожного происхождения.

*Первичный* плечевой пояс, как и у всех костных рыб, сильно редуцирован и состоит из двух небольших костей: *лопатки* (scapula) и *коракоида* (coracoideum). Наоборот, *вторичный* пояс сильно развит, сочленяется с черепной коробкой и образован цепочкой из нескольких костей, из которых самая крупная — *клеитрум* (cleithrum).

Внутренний скелет свободной передней конечности образован одними радиалиями. К ним непосредственно причленяются костные плавниковые лучи.

Тазовый пояс сильно видоизменен и представлен парной (сросшейся) пластинкой. К ней непосредственно причленяются костные плавниковые лучи.

Таким образом, внутренний скелет парных конечностей, сравнительно с таковыми акулы, упрощен: в передней конечности выпадают базалии, в задней — базалии и радиалии.

**Мышечная система.** На туловище и хвостовом отделе сохраняется правильная сегментация мышечной системы, которая, как и у миноги и акулы, состоит из миомеров, разделенных зигзагообразными соединительнотканями миосептами. Отдельные миомеры имеют типичную форму воронок, направленных вершинами вперед и вставленных друг в друга, так что на поперечном разрезе через тело перерезанные миомеры имеют вид концентрических колец.

Мускулатура плавников дифференцирована на отдельные мышцы. Особенно расчленены мускулатура грудных плавников, благодаря которой рыба совершает сложные повороты, и мускулатура челюстного аппарата и жаберной крышки.

**Нервная система.** Головной мозг (рис. 56) окуня отражает в своем строении характерные особенности лучеперых рыб.

*Передний мозг*, по сравнению с акулковыми рыбами, мал, и крыша его не содержит нервного веще-

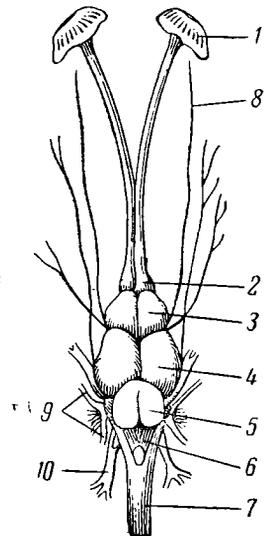


Рис. 56. Головной мозг окуня (по Суворову):

1 — обонятельная капсула, 2 — обонятельные доли, 3 — передний мозг, 4 — средний мозг, 5 — мозжечок, 6 — продолговатый мозг, 7 — спинной мозг, 8 — глазничная ветвь тройничного нерва, 9 — слуховой нерв, 10 — блуждающий нерв

ства, будучи чисто перепончатой. Таким образом, главная масса переднего мозга представлена его брюшными утолщениями — *полосатыми телами* (corpus striatum). Наконец, полость переднего мозга не подразделяется даже неполной продольной перегородкой, как это имеет место у акулы. От переднего мозга отходят небольшие обонятельные доли, в которые заходит парный выступ полости переднего мозга.

*Промежуточный мозг* сверху закрыт нависающими на него зрительными долями среднего мозга, зато в дне его хорошо выражены характерные для рыб отделы. От крыши промежуточного мозга, как и у акулы, отходит *эпифиз*, а от дна — *воронка* (к которой прилегает гипофиз), *сосудистый мешок* и *нижние доли*.

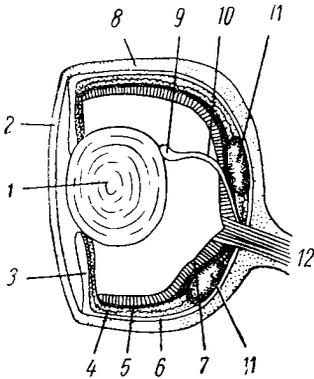


Рис. 57. Глаз костистой рыбы, вертикальный разрез (по Паркеру):

1 — хрусталик, 2 — роговица, 3 — радужина, 4 — сосудистая оболочка, 5 — пигментная оболочка, 6 — серебристая оболочка, 7 — сетчатка, 8 — склера с костными отложениями внутри, 9 — воздушные серповидного отростка, 10 — серповидный отросток, 11 — железа сосудистой оболочки, 12 — глазной нерв

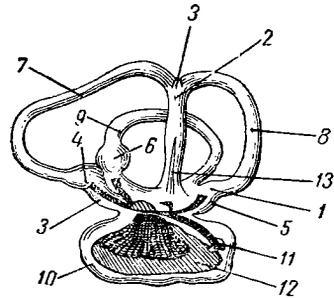


Рис. 58. Орган слуха окуня (по Суворову):

1 — овальный мешочек, 2 — верхний синус мешочка, 3 — верхушка мешочка, 4, 5 и 6 — ампулы полукружных каналов, 7, 8 и 9 — полукружные каналы, 10 — круглый мешочек, 11 — ветви слухового нерва, 12 — отолит, 13 — эндолимфатический проток

*Средний мозг*, как и у всех костистых рыб, сравнительно с прочими отделами мозга очень **велик**, так как зрение у окуня является главным рецептором при поисках пищи.

*Мозжечок* также крупный и вырастает внутрь полости среднего мозга.

**Органы чувств.** **Орган зрения** (рис. 57) имеет у окуня характерное для рыб строение, приспособленное для видения в воде: роговица очень уплощена, а хрусталик почти шаровидной формы. Благодаря этому хрусталик почти соприкасается с роговицей, и передняя камера глаза очень мала. *Склера* — хрящевая. В полость глазного яблока вдается характерное для рыб образование — *серповидный отросток* (processus falciformis). Он представляет собой тонкую соединительнотканую складку, которая отходит от сосудистой оболочки вблизи места вхождения зрительного нерва, прободает сетчатку и прикрепляется к хрусталику. При сокращении серповидного отростка хрусталик отодвигается вглубь, и таким образом совершается accommodation.

Не менее характерна для рыб и *серебристая оболочка* (argentea), представляющая обособленный слой сосудистой оболочки, богатый отложениями мелких кристаллов. Серебристая оболочка, располагающаяся непосредственно над склерой, переходит и на радужину, составляя ее наружный слой. К склере прикрепляются 6 мышц, идущих к ней от стенок глазной орбиты. Эти мышцы крайне характерны вообще для всех позвоночных и служат для вращения глазного яблока. Век нет.

Орган слуха (рис. 58) представлен одним внутренним ухом и заключен в костную слуховую капсулу, внутренние стенки которой хрящевые. Как и у всех позвоночных, перепончатый лабиринт заключен в *скелетный лабиринт*, в точности повторяющий форму перепончатого. Между обоими лабиринтами находится узкое пространство, заполненное особой жидкостью — *перилимфой*. Таким образом, перепончатый лабиринт находится во взвешенном состоянии. Как и у всех позвоночных, один конец каждого полукружного канала заканчивается расширением — *ампулой*, а от круглого мешочка отходят *эндолимфатический проток*, в отличие от акулы заканчивающийся слепо, и полый выступ — *улитка* (*cochlea*), которая у рыб всегда слабо выражена. Кроме мелких отолитов, плавающих в эндолимфе, у костистых рыб имеются большие *слуховые камни*, представляющие собой крупные *отолиты*; у окуня, как и у большинства костистых рыб, их три. Самый большой слуховой камень располагается в круглом мешочке и заполняет почти всю его полость. Два других камня значительно меньше; один из них лежит в полости улитки, другой — в особом выступе овального мешочка, вблизи ампулы переднего и наружного полукружных каналов.

Органы обоняния представляют собой парные мешочки с двумя отверстиями — передней и задней ноздрями.

Органы вкуса представлены у окуня, как и у всех позвоночных, микроскопически малыми *вкусовыми почками* (рис. 59). Отдельная вкусовая почка состоит из группы тесно сближенных вкусовых и расположенных между ними опорных клеток. Каждая чувствующая клетка оплетена концевыми разветвлениями нерва и заканчивается коротким чувствующим волоском. У окуня, как и у всех костистых рыб, вкусовые почки не только располагаются в оболочке ротовой полости, но разбросаны также и по всей наружной поверхности кожи.

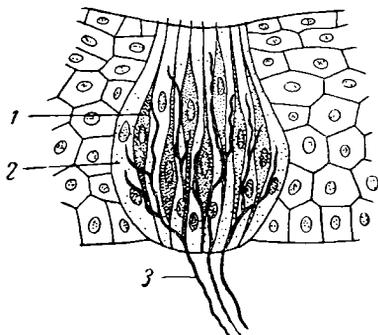


Рис. 59. Вкусовая почка в разрезе (по Гудричу):

1 — чувствующая клетка, 2 — опорная клетка, 3 — нерв

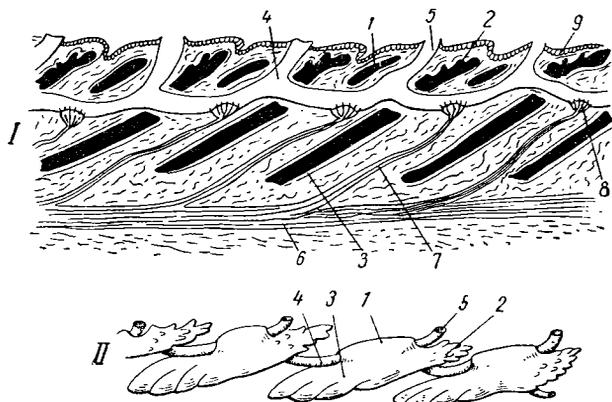


Рис. 60. Органы боковой линии окуня. I — продольный разрез; II — вид сбоку на чешую и каналы (по Гудричу):

1 — часть чешуи, прикрывающая канал боковой линии, 2 — задняя часть чешуи, 3 — передняя часть чешуи, 4 — канал боковой линии, 5 — наружное отверстие канала, 6 — нерв боковой линии, 7 — ответвление нерва, идущее к нерву боковой линии, 8 — орган боковой линии, 9 — эпидермис

Органы боковой линии (рис. 60) расположены в канале, погруженном в кожу, который сообщается с внешней средой при помощи многочисленных отверстий, прободающих отдельные чешуи. Каналы боковой линии дают на теле окуня сложную систему ветвления, обеспечивающую рыбе очень совершенную ориентацию в воде при плавании.

**Органы пищеварения.** Рот окуня вооружен многочисленными мелкими зубами, которые располагаются не только на верхнечелюстных, межчелюстных и зубных костях, но и на небных костях, сошнике и копуле подъязычной дуги. Все зубы однотипные, конические, с вершинами, обращенными назад, и служат исключительно для удержания добычи, а не для ее измельчения (окунь, как и огромное большинство рыб, заглатывает добычу

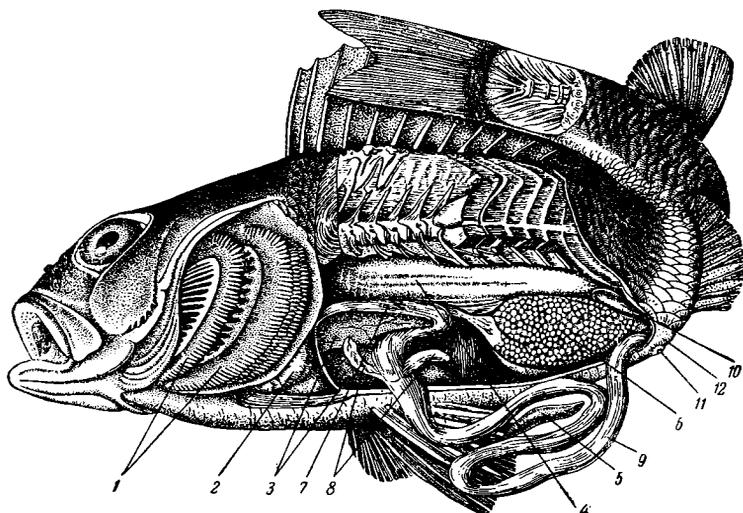


Рис. 61. Вскрытый окунь:

1 — жабры, 2 — сердце, 3 — печень, 4 — плавательный пузырь. 5 — селезенка, 6 — яичник, 7 — желудок, 8 — пилорические придатки, 9 — кишка, 10 — мочевой пузырь, 11 — заднепроходное отверстие, 12 — мочеполовое отверстие

целиком). Как и у всех рыб, настоящего языка нет, так как вдающаяся углом в ротовую полость копула подъязычной дуги покрыта только складкой слизистой оболочки, которая лишена мускулатуры и, следовательно, не может совершать самостоятельных движений. Глотка, прободенная с каждой стороны пятью вертикальными жаберными щелями, продолжается в короткий пищевод, который переходит в большой, сильно растяжимый желудок (рис. 61). От желудка отходит собственно кишка, передний отдел которой (двенадцатиперстная кишка) образует характерный изгиб, после чего кишка тянется прямо назад, не образуя извилин, и открывается наружу самостоятельным анальным отверстием. Спирального клапана нет. Зато имеется несколько (у окуня три) слепо оканчивающихся *пилорических придатков*, которые отходят от кишки вблизи желудка и несут функцию спирального клапана для увеличения пищеварительной поверхности кишечника. В петле кишечника располагается удлинённая *селезенка*. Большая *печень* снабжена *желчным пузырем*. Поджелудочная железа рассеяна по брыжейке в виде микроскопических долек.

**Плавательный пузырь** занимает у окуня свое типичное положение, заполняя почти всю спинную часть брюшной полости. Он представляет собой тонкостенный мешок, наполненный газом, который содержит углекислоту, кислород, но главным образом — азот. Плавательный пузырь является в основном *гидростатическим аппаратом*: при его расширении

удельный вес рыбы уменьшается, при сжатии — увеличивается. Расширение же и сжатие пузыря достигаются тем, что стенки его пронизаны многочисленными кровеносными сосудами, образующими местами капиллярные скопления, в которых кровь поглощает или выделяет газ.

**Органы дыхания.** У окуня, как у всех костных рыб и огромного большинства рыб вообще, имеются четыре пары целых жабр, которые располагаются на четырех передних жаберных дужках (рис. 62). Кроме того, на внутренней стороне жаберной крышки находится зачаточная полужабра, носящая название *подъязычной* или *ложножабры*. В отличие от акул межжаберные перегородки у костистых рыб редуцированы, так что жаберные

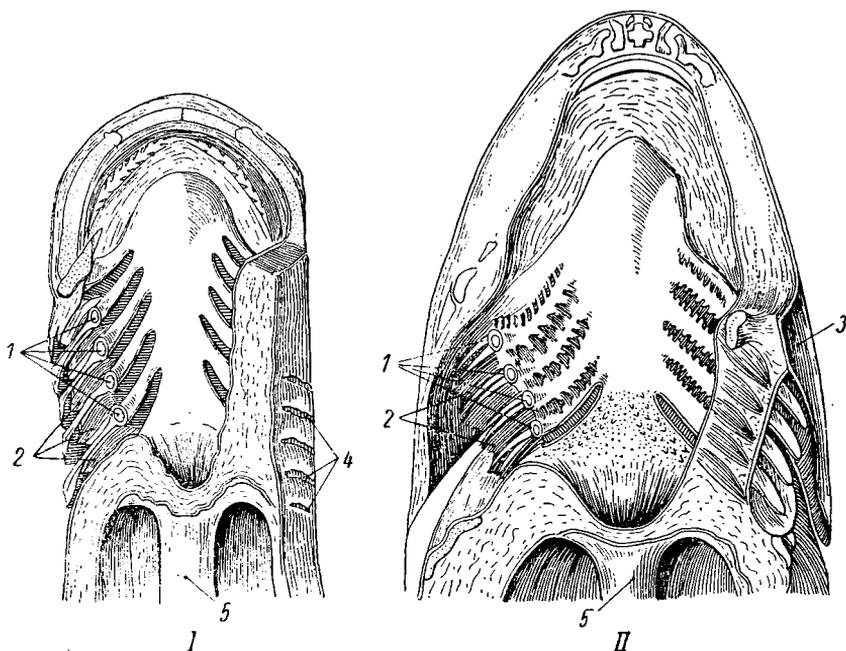


Рис. 62. Горизонтальный (фронтальный) разрез через голову и жаберную полость акулы (I) и костистой рыбы (II):

1 — жаберные дуги, 2 — жабры, 3 — жаберная крышка, 4 — жаберные щели, 5 — пищевод

лепестки прикрепляются только к жаберным дужкам, и лепестки двух полужабр одной жабры срастаются своими основаниями, концы же их свободно свешиваются в жаберную полость, ограниченную снаружи жаберной крышкой.

А к т д ы х а н и я костистых рыб производится движением жаберных крышек: когда рыба приподнимает жаберную крышку, тонкая кожистая перепонка, продолжающаяся несколько за край крышки, под влиянием наружного давления воды прижимается к жаберной щели; в результате дальнейшего отодвигания жаберной крышки в околожаберной полости образуется пространство с пониженным давлением, и вода из ротоглоточной полости всасывается в околожаберную полость (рис. 63). При опускании же крышки вода из боковой жаберной полости выталкивается наружу сквозь наружное жаберное отверстие.

**Кровеносная система.** Сердце окуня содержит только три отдела: *венозную пазуху, предсердие и желудочек*. Таким образом, в отличие от акулы у окуня нет артериального конуса. Зато у него имеется так называемая *луковица аорты* (bulbus arteriosus), которая представляет собой лишь рас-

ширение начала аорты (рис. 64). В отличие от отделов сердца, в частности от артериального конуса, луковица аорты не имеет клапанов и поперечно-полосатой мускулатуры, вследствие чего она не может самостоятельно пульсировать.

**Артериальная система.** В связи с недоразвитием подъязычной полужабры ее приносящая артерия атрофируется, так что остаются только 4 пары *приносящих жаберных артерий*. Соответственно этому у

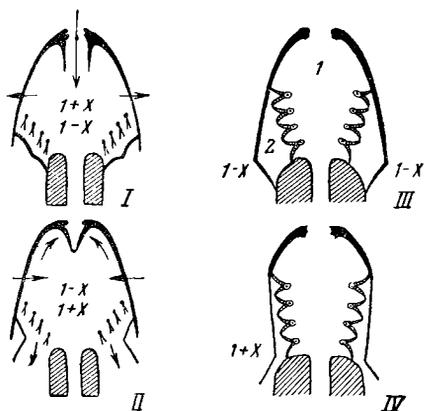


Рис. 63. Акты дыхания костистой рыбы (по Воскобойникову): I и II — обычно принятая схема действия жаберных крышек (неправильная); III и IV — схема действия жаберных крышек при участии решетчатого аппарата (правильная):

1 — устье жаберной полости, 2 — боковая жаберная полость, 1+X, 1-X — давление воды

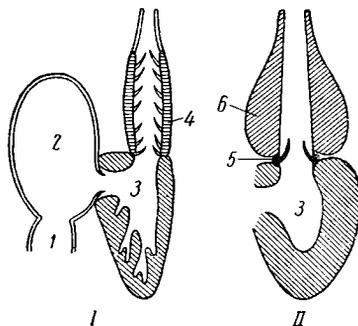


Рис. 64. Схематический продольный разрез через сердце рыбы. I — акулы; II — костистой рыбы (по Боасу):

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

костистых рыб имеются лишь 4 пары *выносящих жаберных артерий*, которые впадают в парные корни спинной аорты, соединяющиеся друг с другом как сзади (образуя спинную аорту), так и спереди. В результате образуется артериальный *головной круг* (circus cephalicus), который крайне характерен для костистых рыб (рис. 65). Вперед от головного круга отходят парные наружные и внутренние сонные артерии.

**Венозная система** (рис. 66) построена в целом, как у акул, но отличается от нее 1) отсутствием боковых вен, 2) тем, что у большинства костистых рыб только левая задняя кардинальная вена идет, не прерываясь, до самого кювьерова протока, и 3) соединением воротной вены печени с хвостовой веной. Таким образом, венозная кровь из *хвостовых вен* течет одним потоком в *подкишечную вену*, а другим — в *приносящие* парные вены *почек*, которые переходят в *воротную вену* почек и далее в *кардинальные вены*. Задние кардинальные вены на уровне сердца сливаются с *верхними яремными* (передними кардинальными) венами в *кювьеровы протоки*. Оттуда кровь уже поступает в венозный синус сердца. В кювьеровы протоки впадают также нижние яремные вены от брюшных стенок жаберной области и печеночные вены, несущие кровь от воротной системы печени.

**Органы выделения.** Почки лежат у костистых рыб над плавательным пузырем под брюшиной, по бокам позвоночника. Они имеют форму лентовидных тел и тянутся вдоль всей полости тела. У многих костистых рыб они превратились в лимфоидные органы. Передние концы почек сильно расширены и слились по средней линии. У окуня и многих костистых рыб они превратились в лимфоидные органы и не функционируют как почки. Вдоль внутреннего края каждой почки тянется по *мочеточнику* (вольфову каналу); сзади они сливаются в непарный проток, впадающий со спинной

стороны в мочевой пузырь, который открывается у окуня самостоятельным отверстием на конце мочеполового сосочка.

**Половые органы** (см. рис. 61, 67). Половые железы (парные семенники и непарный яичник) характеризуются тем, что, как и у большинства Teleostei, они имеют внутри полость. Половые протоки лучеперых рыб совершенно своеобразны и отличаются от половых протоков акул и всех вышестоящих позвоночных тем, что они не гомологичны вольфову и мюллерову каналам. Удлиненные семенники окуня имеют общий выводной проток, открывающийся наружу самостоятельным отверстием на мочеполовом сосочке. У самок окуня

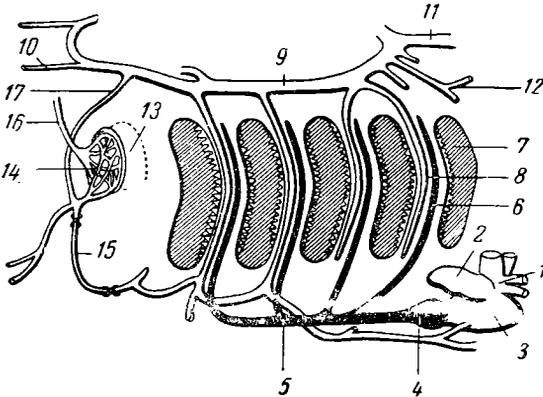


Рис. 65. Схема кровеносной системы жаберного отдела трески (по Гудричу):

1 — венозная пазуха, 2 — предсердие, 3 — желудочек, 4 — луковница аорты, 5 — аорта, 6 — приносящая жаберная аорта, 7 — жаберная щель, 8 — выносящая жаберная артерия, 9 — головной круг, 10 — левая сонная артерия, 11 — спинная аорта, 12 — ветвь к плавательному пузырю, 13 — полость закрытого брызгальца, 14 — ложная жабра, 15 — приносящий, 16 — выносящий сосуд ложной жабры, 17 — второй приносящий сосуд ложной жабры

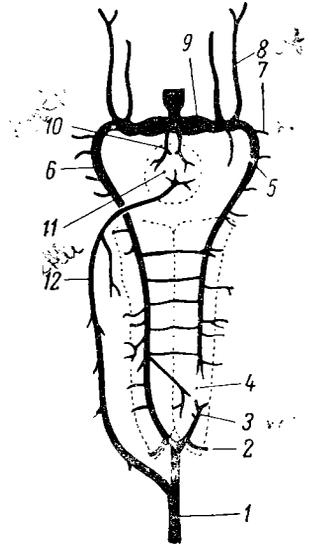


Рис. 66. Схема венозной системы костистой рыбы (по Шмальгаузену):

1 — хвостовая вена, 2 — подвздошная вена, 3 — воротная вена почек, 4 — почка, 5 — левая задняя кардинальная вена, 6 — правая задняя кардинальная вена, 7 — левая подключичная вена, 8 — левая яремная (передняя кардинальная) вена, 9 — левый кюверов проток, 10 — печеночная вена, 11 — печень, 12 — воротная вена печени

особых выводных протоков нет, и яичник прямо открывается половым отверстием.

**Осеменение**, как и у огромного большинства костистых рыб, внешнее: самка мечет икру, которую самец обливает семенной жидкостью (молоками). Как и у всех костистых рыб, икра окуня мелка и многочисленна: так, окунь весом в 200 г мечет за раз от 200 до 300 тыс. икринок.

**Развитие.** Кладка икры окуня, которая выметывается на подводные растения, имеет вид сетчатого мешка с ячейками, образованными склеившимися икринками. Яйца (икринки) принадлежат к телолецитальному типу — на их анимальном полюсе сосредоточена плазма, а на вегетативном — желток. Благодаря этому на стадии морулы и бластулы бластомеры резко отделяются от желтка и сидят на нем в виде шапочки (рис. 68). При гастрюляции начинается обрастание желтка *бластодиском*. На одном конце зародышевого диска появляется утолщение вследствие подворачивания внутрь слоя энтодермы. Во время дальнейшего развития происходит обрастание желтка зародышевым диском; при этом на месте *гастрального утолщения* постепенно начинает оформляться *зародыш* в виде утолщенной полоски, расчлененной на ряд сегментов. Далее происходит полное обрастание желтка зародышевым диском, и при смыкании его краев замыкается отверстие гастропора (бластопора), к которому примыкает задний конец зародыша.

Развитие нервной системы и мезодермы характеризуется отсутствием в их зачатках полостей — они развиваются позже путем расхождения клеток.

Затем на переднем конце начинается обособление головы, глаз, слухового пузырька и жаберных щелей, а на заднем — хвостового отростка, который сначала прилегает к желтку, а позже отшнуровывается от него. В это время происходит развитие сердца и кровеносных сосудов, малек начинает двигаться в оболочке, у него закладываются грудные плавники и сплошная складка эмбрионального непарного плавника. Вскоре, обычно на 5—7-й день, происходит вылупление. Вылупившийся малек имеет личиночные черты; он еще некоторое время питается за счет желточного мешка и снабжен сплошным непарным плавником (см. рис. 68). После резорбции желточного мешка у малька обособляются непарные и брюшные плавники, и он приобретает признаки молодой рыбки.

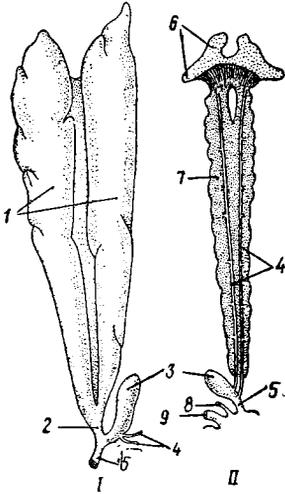


Рис. 67. Мужские половые органы (I) и почки самки (II) окуня (по Аверинцеву): 1 — семенники, 2 — семенной проток, 3 — мочевого пузырь, 4 — мочеточники, 5 — мочевого канал, 6 — головная почка, 7 — туловищная почка, 8 — проток яичника, 9 — анальное отверстие

**Распространение и образ жизни.** Распространен обыкновенный окунь в пресных и солоноватых водах почти по всей Европе и большей части Северной Азии. В пределах Советского Союза он водится повсеместно, за исключением крайнего востока Сибири, а также бассейна оз. Балхаш, где он заменен близким, но особым видом. Населяет водоемы различного типа, но особенно многочислен в озерах и водохранилищах. Питается беспозвоночными и мелкой рыбой. Икру мечет ранней весной, прикрепляя кладки к стеблям тростника или откладывая на песчаный грунт. Студенистое вещество

кладки, в котором заключены икринки, защищает их от сапролегнии и выедания различными беспозвоночными и даже рыбами. В больших озерах встречаются две экологические формы окуня: медленно растущая —

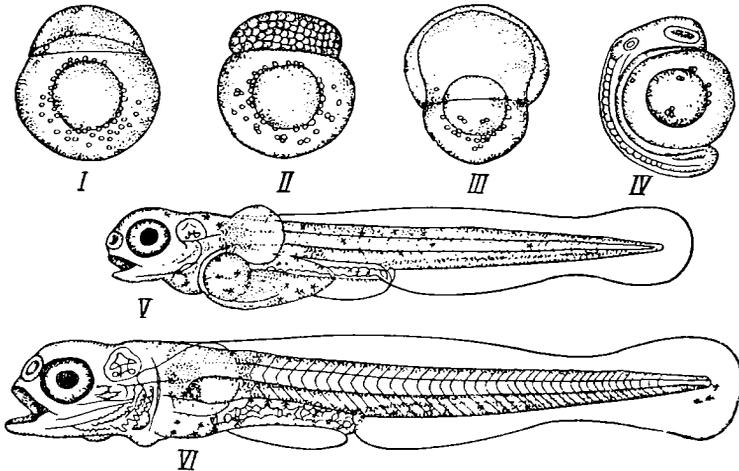


Рис. 68. Развитие окуня (рис. Соина, ориг.). I — еще не дробившаяся икринка с плазматическим диском; II — стадия 64 бластомеров; III — стадия гаструлы; IV — эмбрион с глазным бокалом, слуховой капсулой и рядом туловищных сегментов; V — вылупившаяся личинка с желточным мешком; VI — более взрослая личинка, у которой желточный мешок рассосался

прибрежная, травяная, питающаяся главным образом зоопланктоном, личинками насекомых, и быстро растущая, хищник. Окунь охотно поедает молодь своего вида (каннибализм). В некоторых лесных озерах он является единственным представителем рыбного населения. Молодь питается богатым зоопланктоном, а взрослые окуни потребляют собственную молодь. Средний максимальный возраст окуня — 10—12 лет.

## ОБЩИЙ ОЧЕРК ОРГАНИЗАЦИИ РЫБ

**Внешнее строение.** Рыбы, образующие самый многочисленный класс позвоночных (одних современных рыб известно около 20 тыс. видов), имеют чрезвычайно разнообразную форму тела (рис. 69). Наиболее типично веретенообразное, несколько сжатое с боков тело, приспособленное к быстрому и ловкому плаванию (см. рис. 73). Обычно такую форму тела имеют *пелагические рыбы*, т. е. рыбы, которые проводят всю свою жизнь, активно плавая в толще воды. Огромное большинство таких рыб имеет пропорционально развитые плавники, только летучие рыбы (*Echocoetus*, см. рис. 73<sub>37</sub>), способные выскакать из воды и планирующим полетом проноситься в воздухе более 100 м, снабжены длинными и широкими грудными плавниками. Сравнительно очень немногие рыбы перемещаются в воде пассивно, гонимые течением; они имеют весьма разнообразную форму тела. Так, у луны-рыбы (*Mola mola*) тело очень высокое, сжатое с боков, лишенное хвостового и брюшных плавников, тогда как спинной и анальный плавники ее узки и высоки, а *иглобрюх* (*Spheroides*, см. рис. 73<sub>48</sub>) способен заглатывать воздух в кишечник, благодаря чему его тело становится почти шарообразным, и рыба в таком раздутом состоянии плавает по течению брюхом вверх.

*Донные рыбы* обычно имеют тело, в большей или меньшей степени уплощенное, с направленными вверх глазами, и строение их парных плавников достигает наибольшего разнообразия: они превратились в присоски, в жгуты, у некоторых видов несколько свободных плавниковых лучей приобретают способность самостоятельно двигаться, исполняя функцию ног (тригла — *Trigla*), у других вся конечность видоизменена в нечто подобное лапе наземного животного (*морской черт* — *Lophius piscatorius*, см. рис. 73<sub>50</sub>). Донные рыбы часто уплощены в спинно-брюшном направлении (например, *скаты*, *морской черт*), но у *камбал* (*Pleuronectiformes*) тело сжато с боков, окаймлено длинным спинным и анальным плавниками, и глаза помещаются на одной стороне — противоположной той, на которой рыба лежит. Среди придонных рыб встречаются также змеевидно удлинённые, например, *угорь* (*Anguilla*, см. рис. 73<sub>33</sub>), *бельдюга* (*Zoarces*), а у своеобразных *кузовков* (*Ostracion*, см. рис. 73<sub>49</sub>) большая часть тела заключена в костный панцирь, имеющий в поперечном сечении треугольную форму. Интересны оригинальные *морские коньки* (*Hippocampus*), живущие среди водорослей, вокруг которых они закручиваются своим цепким хвостом (см. рис. 73<sub>39</sub>). Наконец, крайне своеобразную форму тела имеют многие глубоководные рыбы.

**Кожные покровы.** Кожные покровы рыб характеризуются общими чертами строения: эпидермис у них слизистый благодаря большому количеству одноклеточных желез. Кориум имеет волокнистое строение с правильным распределением продольных и поперечных волокон. Кожные железы рыб (см. рис. 70), как и у всех прочих позвоночных, являются производным эпидермиса, но, в отличие от вышестоящих классов, эти железы, как и у круглоротых, имеют одноклеточное строение. Наиболее многочисленными являются *бокаловидные* железы, выделяющие слизь непосредственно наружу.

Кроме того, встречаются еще *шаровидные* и *колбовидные* железы, секрет которых выделяется в межклеточные пространства. У некоторых рыб

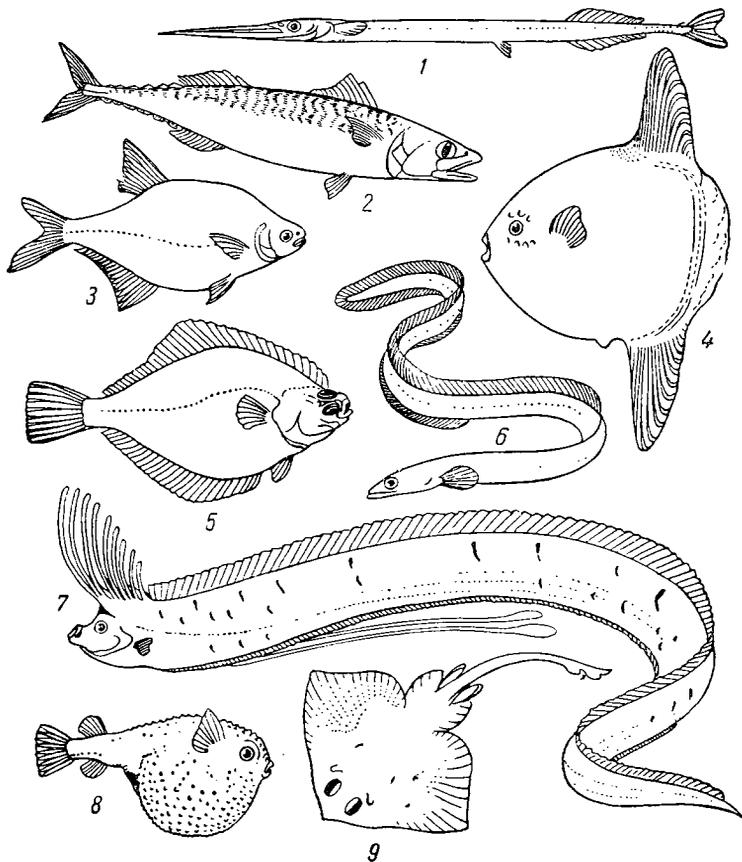


Рис. 69. Рыбы с различной формой тела:  
 1 — сарган, 2 — скумбрия, 3 — лещ, 4 — луна-рыба, 5 — камбала,  
 6 — угорь, 7 — сельдяной король, 8 — кузовок, 9 — скат

имеются еще особые *ядовитые железы*, располагающиеся обычно у основания острых плавниковых лучей или у основания шипов, сидящих на заднем краю жаберной крышки. Выделяемое ими белковое вещество представляет сильнейший яд, который даже у человека может вызвать серьезные последствия. Наконец, *органы свечения*, которые встречаются у многих глубоководных рыб, — тоже железистые образования.

Чешуя рыбы всегда является производным собственно кожи (кориума), и только иногда, кроме кориума, в ее образовании принимает второстепенное участие и эпидермис. Различают четыре основных типа рыбьей чешуи: *плакоидную*, *космоидную*, *ганоидную* и *костную*.

*Плакоидная чешуя* (см. рис. 43) наиболее примитивная и представляет исключительный сравнительно-анатомический интерес, так как она дает начало не только ганоидной и костной чешуе, но и зубам. У акулы, как уже указывалось, зубы представляют настоящие плакоидные чешуи. Эти зубы вполне гомологичны зубам всех вышестоящих классов, вплоть до млекопитающих, у которых зубы тоже состоят из *дентина*, покрыты веществом эктодермического происхождения — *эмалью* и содержат внутреннюю полость, заполненную *мякотью*

*Космоидная чешуя* — особый вид чешуи, которая встречается у некоторых ископаемых костных рыб и встречается у современной латимерии.

Она лишена ганоина и поверхностный слой ее состоит из космина, который по своему строению состоит из многих сросшихся друг с другом отдельных дентиновых зубов.

**Ганоидная чешуя** (рис. 71) свойственна только очень немногим современным рыбам (многоперым и каймановым, см. рис. 73<sub>20,26</sub>), но зато у ископаемых рыб она имела очень широкое распространение. В типичном случае ганоидные чешуи имеют вид плоских ромбических пластинок, которые расположены косыми рядами и соединены друг с другом при помощи особых сочленений, так что образуется сплошной панцирь, покрывающий все тело животного. Наружный слой ганоидной чешуи состоит из особого очень твердого вещества — *ганоина*, нижний — из костной ткани. Образуется ганоидная чешуя в соединительной ткани и, следовательно, никогда не бывает покрыта эмалью. Нижний, костный слой ганоидной чешуи, по-видимому, образуется из дентина, в который проникают костные клетки. В противоположность плакоидной чешуе ганоидная не сменяется, образуясь на всю жизнь. Эволюция чешуи ископаемых рыб с несомненностью доказывает, что ганоидная чешуя возникла путем срастания основных пластинок отдельных плакоидных чешуй с подслаивающимися их костными пластинками. Сверху эти чешуи покрываются ганоином.

**Костная чешуя** свойственна всем современным костным рыбам (Osteichthyes), за исключением многоперых, латимерии и каймановой рыбы. В типичном виде костные чешуи представляют костные пластинки различной величины, черепицеобразно накладывающиеся друг на друга своими краями. Они постоянно растут, образуя годичные кольца по периферии пластинки. Ихтиологи по этим годичным кольцам определяют возраст рыб. Для окуневых характерны *ктеноидные* чешуи с шипиками по заднему краю чешуи, для карповых, лососевых характерны гладкие циклоидные без зубчиков. У многих донных рыб (сомы, угри) чешуи полностью редуцируются. У осетровых имеются особые костные чешуи, образующие пять продольных рядов *жучек* с мелкими звездчатыми чешуйками между ними. У многих рыб на плавниках костные чешуи образуют костные шипы.

Окраска рыб зависит от ряда причин. Например, серебристый блеск, свойственный не только чешуе, но и многим внутренним органам рыб (плавательному пузырю, брюшине), обуславливается присутствием *гуанина*. Гуанин чешуи некоторых рыб (уклейки) используется для технических целей (например, для изготовления искусственного жемчуга). Кроме того, окраска рыб, как и прочих животных, обусловлена присутствием в коже особых густоокрашенных пигментных клеток — *хроматофоров*. Под влиянием нервного раздражения хроматофоры могут сжиматься и расширяться, чем обуславливается способность многих рыб менять свою окраску под цвет окружающего фона.

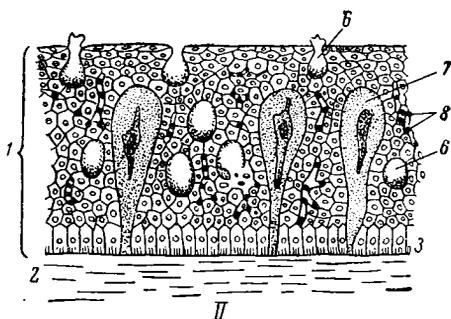
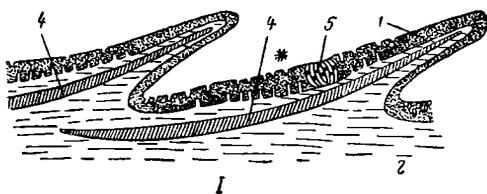


Рис. 70. Кожа костистой рыбы (по Гудричу). I — продольный разрез через кожу с двумя чешуями; II — место, отмеченное на верхнем рисунке звездочкой (\*), под более сильным увеличением:

I — эпидермис, 2 — кориум, 3 — эмбриональный слой эпидермиса, 4 — чешуя, 5 — чувствующая концевая почка, 6 — слизеотделительная одноклеточная железа, 7 — колбовидная одноклеточная железа, 8 — лейкоциты

**Скелет.** О с е в о й с к е л е т р ы б и м е е т р а з л и ч н о е с т р о е н и е . У д р е в н ы х г р у п п р ы б ( х и м е р о в ы х , о с е т р о в ы х и д в о я к о д ы ш а щ и х ) о н п р е д с т а в л е н х о р д о й , о д е т о й п л о т н ы м и о б о л о ч к а м и , и х р ы щ е в ы м и и л и к о с т н ы м и д у г а м и п о з в о н к о в , а т е л п о з в о н к о в н е т . У б о л е е м о л о д ы х с о в р е м е н н ы х х р ы щ е в ы х и к о с т н ы х р ы б с с е в о й с к е л е т п р е д с т а в л е н х р ы щ е в ы м и л и к о с т н ы м п о з в о н о ч н и к о м , г д е м е ж д у т е л а м и п о з в о н к о в с о х р а н я ю т с я о с т а т к и х о р д ы . П о з в о н о ч н и к с о с т о и т и з o т д е л ь н ы х п о з в о н к о в с д в о я к о в о г н у т ы м и ( а м ф и щ е л ь н ы м и ) т е л а м и , в е р х н и м и д у г а м и , о б р а з у ю щ и м и с п и н н о м о з г о в ы й к а н а л , и н и ж н и м и д у г а м и , о б р а з у ю щ и м и р е б р а в т у л о в и щ н о м o т д е л е и л и г е м а л ь н ы й

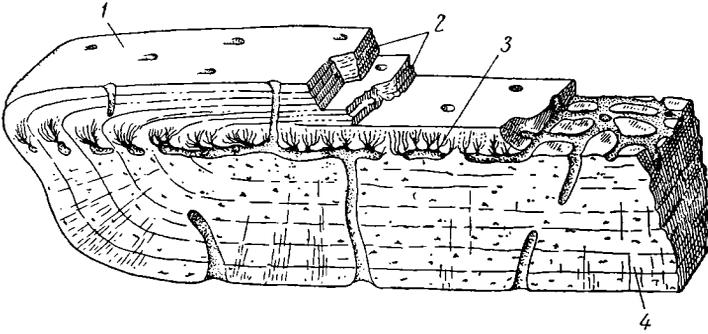


Рис. 71. Шлиф через часть ганоидной чешуи, под большим увеличением (по Гудричу):  
 1 — наружная поверхность, 2 — слой ганойна, 3 — каналы в слое космина, 4 — слой изапедина

канал в хвостовом. Кроме настоящих ребер, большинству костистых рыб свойственны еще так называемые *мышечные косточки*, которые по происхождению соответствуют верхним ребрам. В отличие от настоящих — *нижних ребер*, которые располагаются либо под мышцами боков тела, либо в самой толще этих мышц и, развиваясь, растут от позвоночника к бокам тела, верхние ребра располагаются между спинной и брюшной мускулатурой и растут от боков тела к позвоночнику.

Ч е р е п р ы б х а р а к т е р и з у е т с я п р е ж д е в с е г о с и л ь н ы м р а з в и т и е м в и с ц е р а л ь н о г о o т д е л а , к o т o р ы й с o д е р ж и т ч е л ю с т н ы й а п п а р а т , с o с т о я щ и й и з ч е л ю с т н ы й и п o д ь я з ы ч н ы й ( г и о и д н ы й ) д у г , и ж а б е р н ы й a п п a p a т и з р я д a ж a б e p н ы х д у г в к o л и ч e с т в e н e м e н e e п я т и ( у н e к o т o р ы х a к у л и x б ы в a e т ш e с т ь и д a ж e с e м ь ) с с и д я щ и м и н a н и х ж a б p a м и .

П о г и с т o л o г и ч е с к o м у с т р o e н и ю ч e р e п р ы б м o ж e т б ы т ь и л и с п л o щ ь х р ы щ e в ы м ( a к у л o в ы е ) , и л и х р ы щ e в ы м , н o o с л o ж н e н н ы м н a к л a д н ы м и к o с т я м и ( o с e т р o в ы е ) , и л и в б o л ь ш e й и л и м e н ь ш e й c т e п e н и c п л o щ ь k o с т н ы м . В д в у х п o c л e д н и х c л y ч a я х х a p a k t e p н ы o ч e н ь б o л ь ш o e ч и c л o k o c т e й , п р и c y т c t в и e ж a б e p н ы й к р ы ш к и и п a p a c ф e н o и д a и н e п a p н o г o c o ш н и к a .

У o г р o м н o г o б o л ь ш и н c т в a р ы б ч e р e п г и o c т и л и ч e с к и й ( c м . c т p . 6 9 ) , в e р х н и й э л e м e н т г и o и д н ы й д у г и — г и o м a н д и б у л я p e — п o д в и ж н o c o ч л e н e н c ч e p e п н ы й к o р o б к o й и н и к o г д a н e в x o д и т в e e c o c т a в . Н o у н e к o т o р ы х ф o p м в c t p e ч a e т c я a м ф и c т и л и ч e с к и й ч e p e п , х a p a k t e p и з у ю щ и й c п р и c y т c t в и e м д в o й н o г o c o ч л e н e н и я ч e л ю с т н ы й д у г и c ч e p e п н ы й k o р o б к o й , т . e . и п р и п o м o щ и г и o м a н д и б у л я p e и c a м o c t o я т e л ь н o . Н a к o н e ц , у o д н o й г р у п п ы х р ы щ e в ы х р ы б ( х и м e p o в ы е ) и у д в o я k o д ы ш a щ и х ч e p e п a y т o c т и л и ч e с к и й — ч e л ю с т н a я д y г a c o e д и н я e т c я c ч e p e п н ы й k o р o б к o й т o л ь k o н e п o c p e д c t в e н н o , б e з y ч a c т и я г и o м a н д и б у л я p e .

С к e л e т к o н e ч н o c т e й . К a k п л e ч e в o й , т a k и т a з o в ы й п o я c a н e c o ч л e н я ю т c я c п o з в o н o ч н и к o м , a л e ж a т c в o б o д н o c р e д и м ы ш ц . Д л я в c e x k o c т н ы х р ы б ( O s t e i c h t h y e s ) х a p a k t e p н o c o e д и н e н и e п л e ч e в o г o п o я c a c ч e p e п o м п р и п o м o щ и p я d a k o ж н ы х п o к p o в н ы х k o c т e й . Н a к o н e ц , х a p a k t e p н o , ч т o н e п a p н ы e п л a в н и к и т o ж e и м e ю т c к e л e т .

**Мышечная система и электрические органы.** В связи со слабым развитием мышц парных конечностей туловищная мускулатура сохраняет правильную метамерию.

У некоторых рыб из самых разнообразных групп имеются особые *электрические органы*, которые построены по принципу аккумулятора. В большинстве случаев они представляют собой видоизмененные мышцы, в которых функцию элементов выполняют пластинки более плотной ткани, чередующиеся со студенистыми соединительнотканями прослойками. Весь орган заключен в соединительнотканый чехол, и электрические разряды происходят под влиянием нервного раздражения, передающегося посредством спинномозговых нервов, разветвления которых оканчиваются в каждой пластинке. Расположение этих органов бывает весьма различным: у *электрического ската* (Torpedo) они лежат вблизи жаберного аппарата, у *электрического угря* (Gymnotus) — на брюшной стороне хвоста, у *электрического сома* (Malapterurus) тянутся двумя полосами под кожей всего тела. Сила разряда достигает у электрического ската не более 70—80 в, тогда как у значительно более крупного электрического угря может доходить до 300 в. Электрические органы служат главным образом для умерщвления добычи, но также используются для защиты, и сила их у электрического угря настолько велика, что может свалить взрослого человека.

Некоторые рыбы могут посылать и воспринимать специальными органами чувств слабые электрические разряды. У африканских рыб (мормирусы) электрические импульсы посылает орган, расположенный на хвостовом стебле, отраженные сигналы воспринимаются рецепторами, расположенными у основания спинного плавника.

Вокруг головы миноги особым органом создается электромагнитное поле с напряжением 200—300 мв. Вхождение в сферу действия поля какого-нибудь тела изменяет состояние поля, и таким образом минога получает соответствующую информацию.

**Нервная система.** Строение головного мозга костных рыб отражает два направления в их биологии. Все лучеперые рыбы (хрящевые, костные ганоиды и костистые) обладают чертами строения, описанными для окуня и других костистых рыб. Головной мозг их имеет небольшой передний мозг, нерасчлененный на два полушария, крыша его перепончатая, а нервное вещество сосредоточено в дне переднего мозга в виде полосатых тел (corpora striata). В промежуточном мозге сильного развития достигает мозговая воронка, образующая на дне мозга мощный перекрест зрительных нервов, нижние доли и сосудистый мешочек, играющий большую роль в ориентации рыбы при плавании. В среднем мозге имеются очень крупные зрительные доли, так как зрение у лучеперых рыб играет ведущую роль при добывании пищи.

Мозжечок у большинства развит хорошо и имеет строение полого выроста, нависающего над ромбовидной ямкой продолговатого мозга. В продолговатом мозге у карповых рыб мощного развития достигают центры вкусовых органов чувств.

У двоякодышащих, кистеперых и многоперых рыб, ведущих придонный образ жизни и живущих в зарослях подводной растительности, головной мозг совершенно другого строения, сходного с головным мозгом земноводных. Они имеют крупные полушария переднего мозга, разделенные щелью на правое и левое, где сосредоточены вторичные мозговые центры органов обоняния как главных рецепторов при добывании пищи. Наоборот, средний мозг и мозжечок развиты очень слабо.

**Органы чувств.** Органы боковой линии. Органы боковой линии, свойственные вообще первичноводным позвоночным (круглоротым, рыбам, многим земноводным), достигают у рыб наибольшего развития. Обычно они расположены по одной или нескольким линиям, тянущимся вдоль боков туловища и хвостового отдела. Особенного развития они до-

стигают на голове, где образуют сложную сеть разветвленных каналов. У химер и примитивных акул органы боковой линии, имеющие строение чувствительных лукович, располагаются на дне открытого желобка, у прочих рыб они лежат в замкнутом канале, который сообщается с наружной средой отверстиями, прободающими отдельные чешуи.

Органы боковой линии воспринимают звуки низкой частоты от 5 до 25 герц.

Органы вкуса у рыб располагаются не только в ротовой полости, но и на наружной поверхности тела. Они имеют строение отдельных чувствующих почек на наружной поверхности эпидермиса. Особенно сильное развитие достигают вкусовые почки у донных рыб на нижней поверхности головы и туловища и служат для распознавания пищи.

Органы обоняния играют у рыб большую роль при питании. У всех рыб, за исключением двоякодышащих, органы обоняния имеют форму парных мешков со складчатыми стенками и открываются наружу одной или двумя ноздрями. У акул рыб они расположены на брюшной стороне головы, у всех костных они передвинуты на бока головы, впереди глаза. У двоякодышащих и кистеперых рыб образуются внутренние ноздри (хоаны), открывающиеся в ротовую полость, как у наземных позвоночных.

Орган слуха представлен только внутренним ухом, и звуковые волны передаются ему непосредственно через ткани. Звуковые колебания от 16 до 13 000 *гц* воспринимаются нижней частью перепончатого лабиринта (*sacculus* и *lagena*). Скорость звука в воде много больше, чем в воздухе (около 1500 *м/сек*), и восприятие звуковых колебаний позволяет рыбе хорошо ориентироваться в пространстве, отыскивать пищу и избегать опасности. Хорошо воспринимают звуковые колебания рыбы, имеющие веберов аппарат — цепочку из трех подвижно сочлененных косточек, соединяющих лабиринт с плавательным пузырем (сомовые, карпообразные), у лабиринтовых острота слуха увеличивается благодаря тому, что их воздушная камера граничит с *sacculus*.

Рыбы не только воспринимают звуковые колебания, но и издают звуки; звуковая сигнализация в жизни рыб имеет большое значение. Многие рыбы издают звуки с помощью мускулов, расположенных на плавательном пузыре, который при этом служит в качестве резонатора. *Морские петухи* и *горбылевые* издают характерные звуки, напоминающие хрюканье и барабанный бой. Но в то же время известны рыбы, издающие звуки, хотя плавательный пузырь у них отсутствует (например, бычок-кругляк).

В разное время года и суток рыбы издают звуки с разной степенью интенсивности. Некоторые рыбы издают громкие звуки главным образом в период размножения. Это известно для многих видов, охраняющих икру (*морской мичман*, *бычок-кругляк*).

Верхняя часть лабиринта представлена тремя полукружными каналами, которые, соединяясь, образуют расширение (*utriculus*). В *utriculus* и *sacculus* имеются отолиты. У костистых рыб они прикрепляются к волоскам чувствительного эпителия, и при изменении положения изменяется тяга волосков; возникшие таким образом сигналы вызывают рефлекторное движение мышц. Изменение внешнего давления через плавательный пузырь и систему косточек веберова аппарата (у сомовых и карповых рыб) передается слуховому лабиринту и продолговатому мозгу, которые регулируют содержание газов в плавательном пузыре.

Органы зрения рыб, как сказано выше, отличаются шарообразным хрусталиком, приближенным к плоской роговице, благодаря чему рыбы могут видеть только на близком расстоянии, что является приспособлением к зрению в водной среде. Обычно глаза установлены для зрения на 1 *м*, но благодаря сокращению гладких мышечных волокон серповидного отростка хрусталик может оттягиваться назад, чем достигает

ся аккомодация на расстояние до 10—12 м. Зрение у рыб большинства видов монокулярное.

Крайне своеобразные органы зрения имеет *рыба-четыреглазка* (*Aplableps tetraphtalmus*), у которой каждый глаз делится на две части, причем верхняя половина видит в воздухе, а нижняя под водой. В связи с этим рыба плавает на поверхности воды так, что верхняя половина ее глаз выставлена над водой. У многих рыб, живущих на больших глубинах, органы зрения приспособлены к улавливанию скудного света, испускаемого многими глубоководными животными, и имеют телескопическое строение. Это выражается в удлинении глазного яблока, так что расстояние между хрусталиком и сетчаткой сильно увеличено. Наконец, некоторые глубоководные рыбы и рыбы, живущие в подземных водоемах, совершенно лишены глаз.

Видимый спектр у разных рыб неодинаков. *Подкаменищик-керчак*, живущий в прибрежной зоне, воспринимает цвета с длиной волны от 485 до 720 мкм, *пикшиа*, живущая на больших глубинах,—от 480 до 620 мкм, т. е. у пикши сокращается восприятие длинноволновой части спектра.

**Органы пищеварения.** В строении пищеварительного тракта разных рыб имеются отличия, связанные с историей их происхождения и экологией. *Ротоглоточная полость* ограничена челюстями, на которых обычно имеются зубы разной степени развития; чаще они имеют форму простых конусов, обращенных вершинами назад, и близки по своему строению к плакоидной чешуе. *Зубы* могут располагаться на других костях ротовой полости: небных, сошнике, на языке, верхних и нижних элементах жаберных дуг (верхнечелюстные и нижнечелюстные зубы). Зубы сменяются по мере снашивания. Больше зубов и они лучше развиты у хищных рыб — это помогает им захватывать добычу. У некоторых семейств отряда карпообразных (*карповые*, *вьюновые*) зубы на челюстях отсутствуют, но у них развиваются глоточные зубы на нижней части последней (V) жаберной дуги. Особенно сильно они развиты у карповых. Глоточные зубы вдаются в полость глотки, а против них на нижней стороне черепа помещается особая роговая подушечка (жерновок). Благодаря сильным мышцам, приводящим обе половинки последней жаберной дуги в движение относительно друг друга, эти зубы, действуя как жернова, перетирают проходящую между ними пищу. С боков ротоглоточная полость ограничивается жаберными дугами, а в внутренней стороне которых располагаются *жаберные тычинки*. Длина жаберных тычинок, количество их у рыб разных видов различно и тесно связано с характером пищи. У рыб, питающихся планктоном (*китовая акула*, *хамса*, *сельдь*, *сардина*), жаберные тычинки длинные и многочисленные. Жаберные тычинки толстолобика, который питается особенно мелкими организмами, не свободны, а соединяются друг с другом перемычками, образуя своеобразную сетку для отцеживания фитопланктона.

Ротоглоточная полость постепенно переходит в пищевод, а последний расширяется в желудок. В желудке пищеварительный фермент пепсин действует на белок. У карповых, вьюновых желудок отсутствует и белок пищи разрушается только под воздействием трипсина, который выделяется поджелудочной железой. *Поджелудочная железа* также выделяет ферменты, расщепляющие жиры и углеводы. Слюнные железы и настоящий язык (с собственной мускулатурой) отсутствуют.

На границе желудка и кишечника у многих видов костистых рыб имеются *пилорические придатки*; особенно хорошо они развиты у рыб с хищным питанием. Функция пилорических придатков разнообразна: нейтрализация пищи, переходящей из желудка (кислая среда) в кишечник (щелочная среда), а также участие в процессах переваривания и всасывания.

Увеличение всасывательной поверхности кишечника у рыб по происхождению более древних (*акуловые*, *полиптерусы*, *лятимерия*, *костные*

ганойды, хрящевые ганойды) достигается присутствием в кишечнике спирального клапана — особой складки слизистой кишечника. У костистых рыб это достигается наличием пилорических придатков или удлинением кишечника. Особенно длинный кишечник имеют растительноядные рыбы (некоторые *цихлиды* африканских озер, *толстолоб*, *белый амур*) и детрито-ядные (*подуст*, *кефаль*). Выводное отверстие кишечника открывается либо

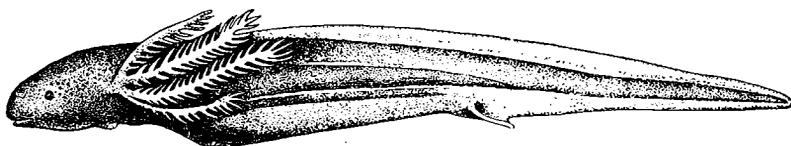


Рис. 72. Личинка лепидосирен с наружными жабрами (по Гудричу)

в клоаку (у акулых и двоякодышащих рыб), либо непосредственно наружу самостоятельным заднепроходным отверстием (у всех костных рыб *Osteichthyes*, за исключением двоякодышащих).

**Органы дыхания и плавательный пузырь.** Органы дыхания рыб представлены жабрами, которые сохраняются в течение всей жизни. В отличие от круглоротых, жабры рыб располагаются кнаружи от жаберных дужек; *жаберные лепестки* эктодермического происхождения и сидят либо на межжаберных перегородках (акулых), либо непосредственно на жаберных дужках (все прочие рыбы). Наряду с внутренними жабрами у личинок некоторых рыб (многоперые, двоякодышащие) имеются *наружные жабры* (рис. 72). Они имеют вид длинных перистых выростов, тоже сидящих на жаберных дужках, но располагаются ближе к их наружному краю. По-видимому, наружные жабры представляют собой видоизмененные верхние жаберные лепестки внутренних жабр, которые переместились наружу.

Помимо дыхания жабрами, у многих рыб имеются органы для дыхания атмосферным воздухом. Они встречаются у рыб разных систематических групп, населяющих водоемы с неблагоприятным кислородным режимом (см. стр. 112). У форм по происхождению более древних — *двоякодышащих*, *полиптерусов* — легкие; у *панцирной щуки* и *амии* органом воздушного дыхания является плавательный пузырь, функционирующий как легкие наземных позвоночных.

Хотя плавательный пузырь и легкие развиваются как выпячивания задней части глотки и, по-видимому, гомологичны последнему жаберному мешку, но друг другу легкие и плавательный пузырь не гомологичны, так как первые образуются из брюшной части жаберного мешка, а последний — из его спинной части. У рыб более молодых по происхождению — *змееголовых*, *лабиринтовых* (*бойцовые рыбки*, *гурами*, *макропод*) кислородный обмен совершается в капиллярах, пронизывающих слизистую оболочку, покрывающую тонкие косточки-выросты стенок специальных камер, развившихся в верхнем участке жаберных полостей и получивших название наджаберных органов, или лабиринтов. Некоторые из лабиринтовых, например *анабас* (*Anabas scandens*), пользуясь для дыхания наджаберным органом, способны покидать воду и переползть на далекие расстояния, опираясь на грудные плавники и шипы жаберной крышки. Туземцы, отправляясь в дальний путь, берут их живыми в качестве про довольствия.

У *шиповки* и особенно *вьюна* (сем. *Cobitidae*) атмосферное дыхание возможно на участке среднего и заднего отделов кишечника, снабженном густой сетью капилляров. Заглоченный атмосферный воздух проходит через

кишечник и выходит через анальное отверстие, потеряв около половины содержавшегося в нем кислорода.

**Кровеносная система.** Кровеносная система рыб в общих чертах была описана выше. В подробностях строения она весьма разнообразна, но может быть сведена к трем основным типам: первый тип имеют *хрящевые* рыбы (стр. 62), второй — *костные* (стр. 75), третий — *двоякодышащие* (стр. 103). Вообще же у зародышей огромного большинства рыб закладываются 6 пар приносящих жаберных артерий, но передние две из них впоследствии атрофируются, так что у взрослых рыб обычно имеется 4 пары приносящих жаберных артерий (у хрящевых 5 и даже больше) и соответствующее число выносящих жаберных артерий.

**Мочеполовая система.** Один тип строения мочеполовой системы имеют хрящевые и двоякодышащие рыбы, у самок которых мюллеровы каналы видоизменены в яйцеводы, а вольфовы каналы или выполняют функцию только мочеточников (самки), или служат и мочеточниками и самяпроводами (самцы). Другой тип имеют все прочие рыбы; у них вольфовы каналы выполняют функцию только мочеточников, а половыми протоками у обоих полов служат особые каналы, представляющие новообразование, из всех позвоночных свойственное только костным рыбам. Мочеточники либо впадают в клоаку или в мочеполовой синус, либо открываются наружу самостоятельным отверстием.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР РЫБ

### КЛАСС 1. ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (CHONDRICHTHYES)

К этим наиболее примитивным рыбам относятся *акулы*, *скаты* и своеобразные *химеры*, населяющие повсеместно моря и океаны. Некоторые обитают в пресных водоемах. Наравне с очень древними чертами организации современные хрящевые рыбы имеют высокоразвитую нервную систему и органы чувств и очень совершенную биологию размножения.

Все хрящевые рыбы характеризуются следующими примитивными признаками: кожа либо покрыта плакоидными чешуями, либо голая (у химер и некоторых скатов), жаберные щели открываются наружу, как у миног, и только у химер имеются кожные перепонки, закрывающие жаберные щели. Скелет не имеет костей и образован исключительно хрящом (который, однако, часто пропитывается известью), непарные плавники и дистальная часть парных плавников поддерживаются эластиновыми («роговыми») лучами, имеются широкие межжаберные перегородки, доходящие обычно до поверхности тела, нет ни плавательного пузыря, ни легких.

К характерным признакам относятся также следующие прогрессивные особенности организации, которых нет у костных рыб: головной мозг имеет очень сильно развитые (для рыб) полушария переднего мозга, у самцов существуют своеобразные копулятивные органы, представляющие видоизмененные части брюшных плавников, осеменение внутреннее, причем самки или откладывают большие яйца, покрытые плотной рогоподобной оболочкой, или рожают живых детенышей, развитие которых происходит в «матке».

Современные хрящевые рыбы разделяются на два подкласса: *акуловые* и *химеровые*.

## ПОДКЛАСС I. АКУЛОВЫЕ (ELASMOBRANCHII) ИЛИ ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫЕ (PLAGIOSTOMI)

Этот подкласс включает *акул* и *скатов*, для которых характерен гиостилический или амфистилический череп (который обычно вооружен рострумом), хорошо развитые тела позвонков, присутствие клоаки и отсутствие общей кожистой складки, покрывающей жаберные щели, так что они открываются непосредственно наружу: у акул на боках позади глаз, у скатов — на брюшной стороне тела.

Акулы и скаты широко распространены по всем морям и служат объектом промысла. Мясо некоторых акул обладает высокими вкусовыми качествами и весьма ценится. Кожа акул идет на изготовление дамских сумочек, туфель и т. п., а также используется для наведения ворса на фетр. Из печени вытапливается жир, содержащий большое количество витаминов.

### ОТРЯД АКУЛЫ (SELACHIFORMES, SELACHOIDEI)

Акулы — наиболее примитивные из всех современных рыб. В большинстве случаев они являются хищниками и имеют удлинено-веретенообразное тело с пропорционально развитыми плавниками, приспособленное к быстрому плаванию в поверхностных слоях воды в погоне за рыбами, составляющими основную пищу большинства акул. Многочисленные острые зубы служат для схватывания и удержания добычи. Размеры сильно варьируют: некоторые акулы имеют длину тела менее 1 м, другие достигают 5 м длины и более.

Форма тела большинства акул сходна с *колючей акулой*. К уклоняющимся видам относятся чрезвычайно примитивная *плащеносная акула* (*Chlamydoselachus anguineus*), *рыба-молот* (*Sphyrna zygaena*) и *морской ангел* (*Squatina squatina*). Плащеносная акула имеет удлиненное тело, 6 пар жаберных щелей и рот, расположенный на конце морды, водится в Атлантическом и Тихом океанах, где живет на больших глубинах. Рыба-молот имеет форму тела типичной акулы, но глаза располагаются на концах широких отростков, благодаря чему вся голова похожа на молот; живет в тропических морях. Морской ангел обладает уплощенным телом, широкими грудными и брюшными плавниками; форма тела до известной степени переходная к скатам (рис. 73<sub>4</sub>).

### ОТРЯД СКАТЫ (RAJIFORMES, BATOIDEI)

Скаты, имеющие тело, уплощенное в спинно-брюшном направлении, представляют собой хрящевых рыб, приспособившихся к донному образу жизни. Бока тела скатов образованы сильно разросшимися грудными плавниками, слившимися с боками головы и туловища; жаберные щели, рот и ноздри открываются на нижней стороне тела, тогда как на верхней стороне располагаются глаза и большие брызгальца, через которые вода втягивается и выталкивается из жаберных полостей.

Скаты ведут малоподвижный образ жизни, большую часть времени проводят, лежа на дне, и питаются преимущественно моллюсками, раковины которых измельчают своими более или менее притупленными зубами.

Типичные скаты, например *шиповатый скат* (*Raja clavata*), *лучистый скат* (*Raja radiata*), имеют ромбическое тело и длинный тонкий хвост. *Электрические скаты* (*Torpedo*) обладают округлым туловищем и живут в тропических морях. К уклоняющимся формам относится *пила-рыба* (*Pristis*, см. рис. 73<sub>11</sub>), которая по форме тела приближается к акулам, но имеет очень длинный рострум, вооруженный большими зубцами — видоизмененными плакоидными чешуями; достигает нескольких метров длины и водится главным образом в тропических морях.

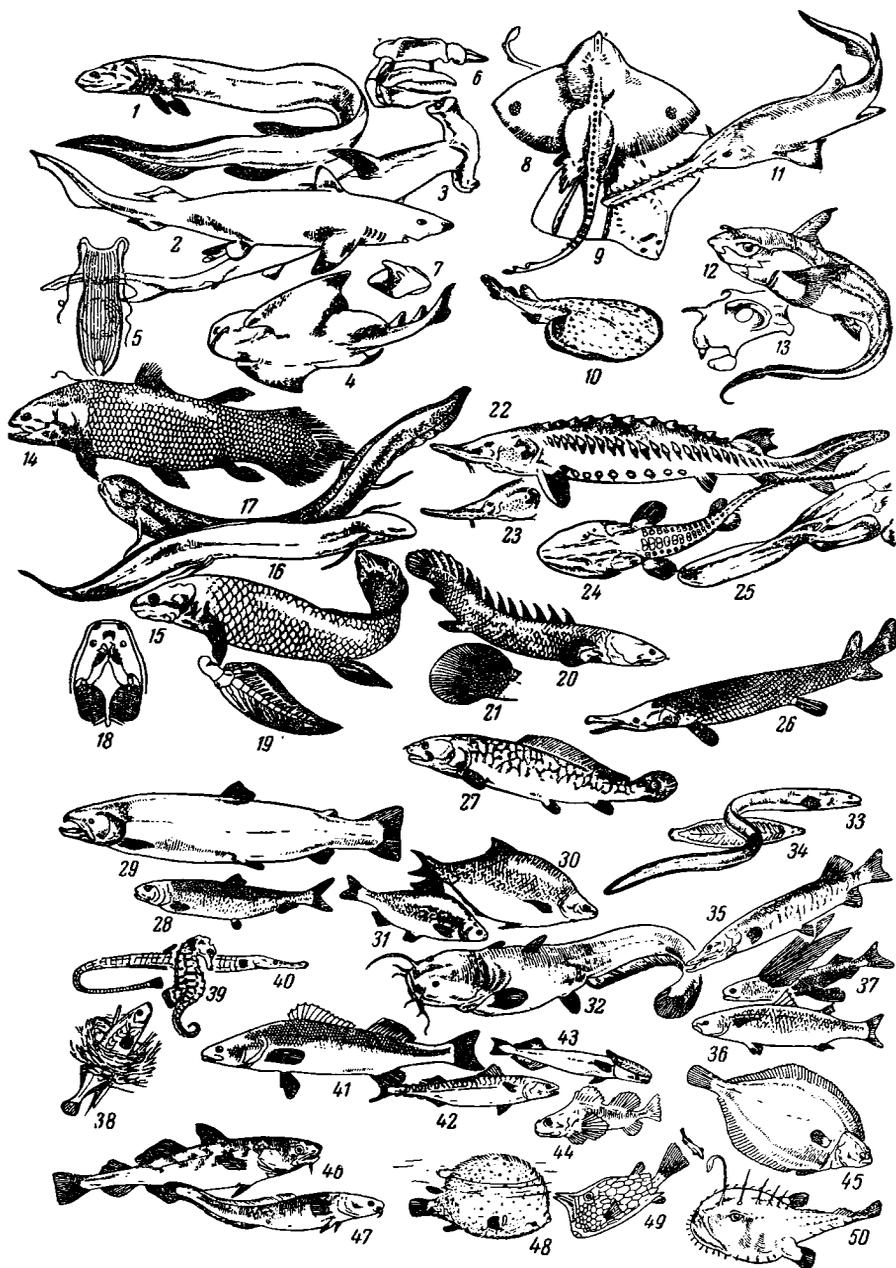


Рис. 73. Рыбы:

1 — плащеносная акула, 2 — обыкновенная собачья акула, 3 — рыба-молот, 4 — морской ангел, 5 — яйцо акулы, 6 — череп акулы, 7 — плакоидная чешуя, 8 — шиповатый скат, сверху, 9 — он же снизу, 10 — электрический скат, 11 — пила-рыба, 12 — европейская химера, 13 — череп химеры, 14 — латимерия, 15 — цератод, 16 — протопертус, 17 — леидосирен, 18 — черепная коробка цератода, снизу, 19 — грудной плавник цератода, 20 — многопер, 21 — грудной плавник многопера, 22 — осетр, 23 — севюга, 24 — лопатонос, 25 — полиодон, 26 — кайманова рыба, 27 — амия, 28 — сельдь-чернспинка, 29 — обыкновенный лосось, 30 — лещ, 31 — плотва, 32 — сом, 33 — угорь, 34 — личинка угря, 35 — щука, 36 — кефаль, 37 — летучая рыба, 38 — самец колюшки в гнезде, 39 — морской конек, 40 — морская игла, 41 — судак, 42 — скумбрия, 43 — рыба-прилипало, 44 — бычок колючий, 45 — камбала, 46 — треска, 47 — налим, 48 — иглобрюх, 49 — кузовок, 50 — морской черт

## ПОДКЛАСС II. ХИМЕРОВЫЕ, ИЛИ ЦЕЛЬНОГОЛОВЫЕ (HOLOCERHALI)

### ОТРЯД ХИМЕРОВЫЕ (CHIMAERIFORMES)

Химеры, имеющие удлиненно-веретенообразное тело, отличаются от акулковых главным образом аутостилическим черепом — небноквадратный хрящ срастается у них в одну сплошную массу с черепной коробкой (отсюда название «цельноголовые»), присутствием кожистой складки, прикрывающей жаберные щели, отсутствием клоаки, так как имеются самостоятельные мочеполовое и анальное отверстия, крайне своеобразными зубами, имеющими форму толстых пластинок, и хорошо развитой хордой, которая лишь окружена кольцевидными телами позвонков. У самцов впереди брюшных плавников имеется своеобразный парный орган неизвестного назначения, который помещается в особом мешке, откуда он может выдвигаться. Размножение происходит при помощи яиц, которые заключены в очень толстую рогоподобную капсулу.

Химеры представляют собой своеобразную изменившуюся ветвь хрящевых рыб. Однако наряду с сильно специализированными признаками (аутостилический череп, пластинчатые зубы, отсутствие чешуи, обособленные мочеполовое и заднепроходное отверстия) химеры сохранили ряд примитивных черт, утраченных современными акулковыми, как-то: хорошо развитая хорда, зачаточные тела позвонков и протоцеркальный хвостовой плавник, свойственный молодым особям (у взрослых химер хвост гетероцеркального типа).

Немногочисленные виды химер являются чисто морскими, преимущественно глубоководными. Промыслового значения не имеют. Типичный представитель — *европейская химера* (*Chimaera monstrosa*, см. рис. 73<sub>12</sub>) — достигает 1 м длины. Водится она у берегов Западной Европы, изредка встречается в наших водах у берегов Мурмана.

## КЛАСС 2. КОСТНЫЕ РЫБЫ (OSTEICHTHYES)

Класс объединяет громадное большинство рыб, расселившихся по всему земному шару, и является наиболее богатым и разнообразным по видовому составу классом позвоночных. Наиболее характерные признаки этого класса следующие.

Все костные рыбы имеют костную жаберную крышку, покрывающую жаберные щели, — таким образом образуется более совершенный аппарат жаберного дыхания. В скелете всегда имеется известное количество накладных костей, вторичные челюсти тоже из кожных окостенений. Внутренний скелет, хотя бы частично, костный. Чешуя (может вторично редуцироваться) ганоидная или костная (но не плакоидная). Плавники поддерживаются костными лучами (за исключением двоякодышащих рыб). Жаберные перегородки или малы, или, что наблюдается чаще, совсем отсутствуют, так что жаберные лепестки сидят непосредственно на жаберных дужках. Имеется или плавательный пузырь (который может вторично недоразвиться), или (в редких случаях) легкое. Парные копулятивные органы у самцов отсутствуют, осеменение (за очень редким исключением) внешнее, икра мелкая.

Современных костных рыб разделяют на 4 подкласса: *двоякодышащие*, *кистеперые*, *многоперые* и *лучеперые*. Подкласс лучеперых включает 3 надотряда: *хрящевые ганоиды*, *костные ганоиды* и *костистые рыбы*.

Многие ихтиологи все эти систематические категории, кроме двоякодышащих (*Dipnoi*), объединяют как надотряды в общий подкласс *конечно-*

*ротых* (Teleostomi), противопоставляя его подклассу Dipnoi. Однако кистеперые рыбы по своему происхождению близки двоякодышащим рыбам, поэтому вполне обоснованно многие палеонтологи объединяют кистеперых и двоякодышащих рыб в общий подкласс — *хоановые* (Choanichthyes).

### ПОДКЛАСС III. ЛУЧЕПЕРЫЕ (ACTINOPTERYGII)

Этот подкласс объединяет громадное большинство современных рыб. Форма тела чрезвычайно разнообразная, но рострума почти никогда нет, и хвост всегда гомоцеркального типа (в некоторых случаях хвостовые лопасти могут редуцироваться). Чешуя костная (за исключением панцирной щуки). Обычно она имеет вид тонких округлых пластинок, расположенных черепицеобразно, но иногда она заменяется костными щитками или редуцируется. Скелет костный, и хрящ сохраняется лишь местами между замещающими его костями. Череп гиостилический. Лучи, поддерживающие жаберную перепонку, имеются. Вторичный плечевой пояс развит хорошо, в ущерб первичному. Скелет грудных плавников вторично упрощенный: базалии недоразвиваются, так что радиалии прилегают прямо к поясу. Тазовый пояс сведен к парной костной пластинке, а скелет самих брюшных плавников — к одним плавниковым лучам, так как здесь отсутствуют и базалии и радиалии. Головной мозг имеет типичное для рыб строение; передний мозг имеет лишь эпителиальную крышу, лишенную нервного вещества, мозжечок и средний мозг относительно велики, в частности, особенно велики зрительные доли. Клоаки нет. Межаберные перегородки рудиментарны. Плавательный пузырь обычно хорошо развит, и если сообщается с пищеводом каналом, то канал открывается в пищевод сверху. Мочеполовая система по типу костистых рыб.

Лучеперые объединяют 3 надотряда: *хрящевые ганоиды* (Chondrostei), *костные ганоиды* (Holostei), *костистые рыбы* (Teleostei). В последние годы в зарубежных странах лучеперых разделяют на 2 подкласса: *древних лучеперых* (Paleopterygii), включающих Chondrostei и Polypteri, и *новых лучеперых* (Neopterygii), куда входят Holostei и Teleostei.

#### НАДОТРЯД I. ХРЯЩЕВЫЕ ГАНОИДЫ (CHONDROSTEI)

##### ОТРЯД ОСЕТРОВЫЕ (ACIPENSERIFORMES)

Хрящевые ганоиды содержат лишь один отряд — *осетровых* (Acipenseriformes), включающий 2 семейства, куда относятся наиболее примитивные костные рыбы. Тело их по форме похоже на тело акул: веретеновидное, хвост гетероцеркальный, голова заканчивается большим рострумом, под основанием которого располагается поперечный выдвижной рот. Челюсти без зубов (кроме зародышей). Тело покрыто пятью рядами больших костных бляшек (один непарный ряд проходит вдоль спины и два парных — по бокам тела); между ними, особенно на спинной стороне, разбросаны мелкие костные пластинки, шипики и бугорки. На верхней лопасти хвостового плавника сохранилась полоска ромбических чешуй, сходных с ганоидными чешуями. По краю верхней лопасти хвоста и у начала спинного и анального плавников располагается ряд характерных треугольных вильчатых косточек, называемых *фулькрами* (fulcra). Осевой скелет туловища представлен хордой, окруженной плотным соединительнотканым футляром и сегментально расположенными верхними и нижними дугами. Первичный череп почти весь хрящевой, но снаружи черепную коробку облегает наружный костный панцирь из кожных окостенений, весьма сходных с костными жучками. Ряд кожных окостенений располагается также и снаружи от

хрящевого плечевого пояса, образуя вторичный плечевой пояс, который сочленен с черепом.

Не только грудные, но и брюшные плавники имеют хорошо развитые хрящевые радиалии. Первый луч грудных плавников крепкий, в виде шипа. Кишечник снабжен *спиральным клапаном*, но оканчивается самостоятельным анальным отверстием. Межаберные перегородки, сравнительно с другими костными рыбами, развиты еще хорошо. Есть *плавательный пузырь*, который соединяется каналом с пищеводом. В сердце имеется *артериальный конус*. Мочеполовая система занимает промежуточное положение между хрящевыми и костистыми рыбами, так как имеются выводные каналы, но особого строения.

В настоящее время *костнохрящевые* (Chondrostei) представлены немногочисленными видами, которые водятся исключительно в северном полушарии. Большинство обитает в море, но размножаются только в пресной воде — в реках, впадающих в море. Костнохрящевые делятся на два очень неравных по объему семейства.

Семейство *осетровые* (Acipenseridae) включает большую часть современных хрящевых ганоидов. Распространены главным образом в водах СССР и Северной Америки. К семейству относятся огромная белуга (*Huso huso*) — до 9 м длины и весом до 1000 кг; дальневосточная *калуга* (*H. dauricus*), достигающая 4 м; небольшая *стерлядь* (*Acipenser ruthenus*); длиннорылая *севрюга* (*A. stellatus*); *русский осетр* (*A. guldenstädti*), *сибирский осетр* (*A. baeri*), *амурский осетр* (*A. schrencki*), а также своеобразные *лопатоносы* с широким утолщенным рылом, замечательные своим географическим распространением: три вида (*Pseudoscaphirhynchus*) живут в Средней Азии (бассейны Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи) и два (*Scaphirhynchus*) — в умеренных водах Северной Америки бассейна Миссисипи. Семейство осетровых характеризуется главным образом присутствием на теле пяти продольных рядов крупных бляшек и отсутствием зубов (см. рис. 73<sub>22-24</sub>).

В водах Советского Союза осетровые рыбы представлены наибольшим количеством видов и имеют важное промысловое значение; их мясо и черная икра высоко ценятся. В связи с постройкой на многих реках плотин, преградивших осетровым путь к местам размножения, созданы специальные рыбоводные заводы для их разведения (в устьях Куры, Дона, Волги). На этих заводах искусственно оплодотворенную икру осетровых выдерживают в особых аппаратах, а затем миллионы подросших мальков выпускают в море.

Семейство *велоносов* (Polyodontidae) включает рыб с длинным, расширенным на конце рострумом, голой кожей и мелкими зубами на челюстях. Оно представлено в настоящее время только двумя видами: *Polyodon spatula* (см. рис. 73<sub>25</sub>) обитает в Миссисипи, и *Psephurus gladius* водится в Янцзы в Китае.

## НАДОТЯД 2. КОСТНЫЕ ГАНОИДЫ (НОЛОСТЕИ)

В мезозойскую эру *костные ганоиды* были представлены многочисленными видами, широко распространенными по земному шару. В меловом периоде они начинают вымирать и только представители двух отрядов — *панцирные щуки* и *амии* — дожили до наших дней. Как и хрящевые ганоиды, весьма примитивная группа современных лучеперых. У них сохраняется артериальный конус с несколькими рядами клапанов и в кишечнике спиральный клапан, правда, рудиментарного характера. Жаберные крышки представлены полным комплексом жаберных костей, лучи, поддерживающие жаберную перепонку, развиты еще сравнительно слабо. Есть югулярные пластинки. В нижней челюсти имеется *сплениальная косточка* (*os spleniale*). Есть плавательный пузырь. Верхнезатылочная кость отсутствует. Хвост укороченный гетероцеркальный почти гомоцеркальный.

## ОТРЯД ПАНЦИРНЫЕ ЩУКИ (LEPIDOSTEIFORMES)

Содержит только один современный род *Lepidosteus* — панцирные щуки, или каймановы рыбы (см. рис. 73<sub>26</sub>), с несколькими видами. Панцирные щуки имеют удлиненное тело с длинным рылом и покрыты, в отличие от всех прочих лучеперых, прочным панцирем из ромбической гаюидной чешуи. Имеют выпуклые спереди и вогнутые сзади — *описоцельные тела* позвонков, что представляет единственный случай среди современных рыб. Это крупные хищные рыбы, достигающие 2,5—3, а как исключение 6 м длины, обитатели больших озер и рек. Водятся только в водах Северной и Центральной Америки и на Кубе.

## ОТРЯД АМИИ, ИЛИ ИЛЬНЫЕ РЫБЫ (AMIIFORMES)

Содержат только одного современного представителя — *амию*, или *ильную рыбу* (*Amia calva*, см. рис. 73<sub>27</sub>). Она занимает до известной степени промежуточное положение между панцирными щуками и костистыми рыбами.

Ильная рыба имеет амфицельные позвонки, зачаточную луковичу аорты. Тело покрыто уже костной — *циклоидной*, крепкой чешуей. Все это сближает ее с костистыми рыбами. Однако кишечный тракт у нее с зачаточным спиральным клапаном, есть рудиментарный артериальный конус и непарная *югулярная пластинка* под нижней челюстью. Нижняя челюсть состоит из ряда костей, многие из которых отсутствуют у костистых рыб. Эти признаки свойственны типичным костным гаюидам.

Плавательный пузырь ячеистый и служит для дыхания атмосферным воздухом. Хищник. Питается главным образом рыбой, частично раками и моллюсками. Живет амия в пресных стоячих или медленно текущих водах Северной Америки от Великих озер до Флориды и Техаса.

## НАДОТРЯД 3. КОСТИСТЫЕ РЫБЫ (TELEOSTEI)

К этому надотряду относится подавляющее большинство современных рыб. Разнообразие условий, в которых обитают костистые рыбы, определяют их чрезвычайно разнообразие. Число видов *костистых рыб* (более 19,5 тыс.) превышает число видов всех остальных позвоночных животных. Костистые рыбы обитают в самых различных водоемах, как пресных, так и морских. Они населяют всю толщу океана, от поверхности до самых больших глубин. Живут в полярных областях в воде с отрицательной температурой<sup>1</sup>, в промерзающих водоемах тундры и в горячих источниках с температурой около 50° С, в подземных водоемах, лишенных света, в горных озерах и реках с прозрачной водой и обилием света. Костистые рыбы обитают в стоячих, заболоченных, почти лишенных кислорода водоемах и в стремительных горных потоках с большим содержанием кислорода. Некоторые костистые рыбы способны выходить на сушу и какое-то время находиться вне воды.

Несмотря на разнообразие форм, костистые рыбы имеют ряд общих особенностей. Тела позвонков у них всегда развиты, нижняя челюсть обычно состоит из трех костей — *dentale*, *articulare* и *angulare*, имеется верхнезатылочная кость, чешуя всегда костная. Лучи, поддерживающие жаберную перепонку, развиты хорошо. Кишечник (за исключением представителей некоторых наиболее примитивных групп) лишен спирального клапана, и увеличение всасывательной поверхности кишечного тракта идет за счет увеличения длины кишечника и образования сложных изгибов; у многих форм имеются пилорические придатки. Артериальный конус

<sup>1</sup> Морская вода замерзает при температуре —2° и ниже.

редуцирован, но появляется большая *луковица аорты*. Плавательный пузырь (который может недоразвиться) либо сообщается с пищеводом каналом, открывающимся в него сверху, либо замкнутый. Мочеполовая система в деталях имеет весьма различное строение, но обычно половые железы полые и снабжены собственными половыми протоками, которые открываются наружу независимо от мочевых протоков.

Грудные плавники, как и у всех рыб, располагаются сейчас же за жаберными щелями, брюшные же могут прикрепляться к различным местам брюшной стороны на протяжении от анального отверстия до самого горла; именно у большинства групп они лежат далеко позади грудных, но у некоторых (в том числе у окуня) брюшные плавники располагаются под грудными, а иногда даже впереди них.

Надотряд костистых содержит сорок отрядов, главнейшие из которых рассмотрены ниже.

### ОТРЯД СЕЛЬДЕОБРАЗНЫЕ (CLUPEIFORMES), ИЛИ МЯГКОПЕРЫЕ (MALACOPTERYGII)

Отряд содержит наиболее примитивных костистых рыб, у которых череп часто еще в значительной мере остается хрящевым, кожные кости черепа сохраняют примитивное поверхностное положение, первичный плечевой пояс сравнительно еще хорошо развит и сохраняет дорзальную лопаточную часть — *мезокоракоид*, а у некоторых форм имеется рудиментарный артериальный конус. Лучи всех плавников мягкие, членистые, брюшные плавники обычно расположены на брюхе далеко позади грудных, плавательный пузырь соединяется с пищеводом при помощи канала. Чешуя циклоидная.

Отряд сельдеобразные включает целый ряд подотрядов, весьма разнообразных и морфологически и по образу жизни. Среди сельдеобразных есть морские рыбы, в том числе прибрежные, пелагические и глубоководные, а также пресноводные и проходные рыбы. Отряд объединяет 2 основных подотряда: сельдевидные (Clupeoidei) и лососевидные (Salmoidea).

#### Подотряд сельдевидные (Clupeoidei)

В нашей фауне подотряд сельдевидных включает 2 семейства: *сельдевые* (Clupeidae) и *анчоусовые* (Engraulidae).

К сельдевым относятся преимущественно морские стайные пелагические рыбы, но есть пресноводные и проходные виды. Известно около 160 видов сельдевых, из них 130 обитают в тропических водах. Большинство проходных сельдевых обитает в умеренных водах. Сельдевые питаются главным образом планктонными беспозвоночными и только немногие питаются мелкой рыбой. Большинство сельдевых выметывает пелагическую икру; лишь немногие, в том числе и сельдь (р. Clupea), откладывают донную икру.

Сельдевые представляют важнейший объект мирового рыболовства и занимают первое место по величине вылова среди других рыб. Общий улов сельдевых составляет более 60 млн ц, т. е. около 37% всего мирового улова.

Типичные представители: *океаническая сельдь* (Clupea harengus), обитатель северных частей Атлантического и Тихого океанов, а также прилегающих морей, образует ряд подвидов — *атлантическая сельдь*, *тихоокеанская сельдь*, *салака* в Балтийском море и др. Тихоокеанская сельдь во время размножения огромными стаями подходит к берегу и откладывает икру на прибрежную растительность. К каспийско-черноморским сельдям относятся: *черноспинка* (Caspialosa kessleri), которая из Каспийского моря для размножения поднимается в Волгу, — важный объект промысла; *каспийский пузанок* (Caspialosa caspia) населяет Каспийское, Черное и Азов-

ское моря, образует ряд подвидов; одни постоянно живут и размножаются в море, другие размножаются в пресной воде в устьях рек или поднимаются в реки, — важный объект промысла. *Килька*, или *тюлька* (*Clupeonella delicatula*), населяет Каспийское, Черное и Азовское моря, водится в некоторых пресных озерах и реках — важный объект промысла. В Каспии кильку привлекают на свет мощных ламп и затем ловят подъемными сетями или выкачивают специальными насосами. *Шпрот* (*Sprattus sprattus*) распространен вдоль берегов Европы от Норвегии и Балтики до Черного моря. К сельдевым относятся и сардины: *золотистая сардина* (*Sardinella aurita*) обитает в тропических и субтропических водах Атлантического и в западной части Тихого океана; *дальневосточная сардина*, или *иваси* (*Sardinops sagax melanostica*), водится в Японском море и южнее, важнейшая промысловая рыба, стоявшая по уловам мирового промысла на первом месте. Численность иваси в 1947 г. повсеместно резко снизилась, видимо, в связи с изменением гидрологического режима, и до сих пор не восстановилась.

### Подотряд лососевидные (Salmonoidei)

В нашей фауне все представители имеют на хвостовом стебле небольшой жировой плавник, представляющий собой складку кожи, лишенную скелета. К лососевидным относятся семейства *лососевых*, *хариусовых*, *корюшковых* и др.

*Лососевые* (Salmonidae) — пресноводные и проходные рыбы северного полушария, распространенные главным образом в бассейнах рек, впадающих в Северный Ледовитый океан и северные части Атлантического и Тихого океанов в пределах Европы, Азии, Северной Америки, Гренландии и ряда островов Арктики. Лососевые имеют большое промысловое значение. Мясо их отличается высокими гастрономическими качествами, ценится и красная икра лососей.

Типичные представители: дальневосточные лососи — *кета* (*Oncorhynchus keta*), *горбуша* (*O. gorbuscha*), *красная*, или *нерка* (*O. nerka*), которые массами входят на нерест в реки Дальнего Востока и Тихоокеанского побережья Северной Америки — важнейшие объекты промысла; обыкновенный *лосось*, или *семга* (*Salmo salar*), входит в реки европейского Севера Советского Союза и Западной Европы до Бискайского залива, Гренландии и северо-восточной части Северной Америки; *форели* — озерные и речные формы *кумжи* (*Salmo trutta*), *сиги* (*Coregonus*), обитающие в реках и озерах Северной Европы, Сибири, Дальнего Востока и Северной Америки; *гольцы* (*Salvelinus*), жилые и проходные рыбы, распространенные циркумполярно по побережью Европы, Сибири, Северной Америки; *таймень* (*Hucho taimen*) — пресноводная рыба до 70 кг весом, обитающая в реках Сибири и бассейна Амура; *белорыбица* (*Stenodus leucichthys*) и *нельма* (*S. nelma*) — проходные рыбы, достигающие более 1 м длины и более 60 кг веса. Белорыбица из Каспийского моря для размножения идет в Волгу, нельма заходит во все крупные реки Сибири и Северной Америки, впадающие в Северный Ледовитый океан. Ценные промысловые рыбы.

Общий мировой улов лососевых составляет около 10 млн. ц, главным образом за счет дальневосточных лососей.

### ОТРЯД ЩУКОБРАЗНЫЕ (ESOCIFORMES)

Как и у карпообразных, брюшные плавники располагаются на брюхе и плавательный пузырь соединен с кишечником, но веберов аппарат отсутствует и плечевой пояс не имеет мезокарокоида.

Типичный представитель этого отряда — *щука* (*Esox lucius*, см. рис. 73<sub>35</sub>), достигает 1,5 м длины и до 35 кг веса, широко распространена по всем пресным водам СССР. В бассейне Амура и на Сахалине обитает

близкий вид — *амурская щука* (E. reicherti). Щука — типичный хищник, подкарауливающий добычу обычно в прибрежных зарослях. Мясо щуки содержит только 2—3% жира и не особенно ценится. Но промысловое значение щуки довольно высоко. В отдельных районах Сибири щука составляет до 20% всего улова.

К щукообразным относятся интересные рыбы: например, *умбра* (Umbragragei), небольшая рыба, обитающая в слабoproточных или стоячих водоемах бассейна Дуная и Днестра; очень близкий ей вид встречается в восточных штатах Северной Америки. На Чукотском полуострове, Аляске в небольших озерах, речках и сфагновых болотах живет также небольшая рыба *далия*, или *черная рыба* (Dallia pectoralis). На зиму далия закапывается в ил или мох, нередко обмерзает снаружи, но если полостные жидкости не промерзают, остается живой.

## ОТРЯД КАРПООБРАЗНЫЕ (CYPRINIFORMES), ИЛИ КОСТНОПУЗЫРНЫЕ (OSTARIOPHYSI)

По ряду признаков сходны с предыдущим отрядом, в частности, брюшные плавники находятся на брюхе, в плечевом поясе развита лопаточная часть, плавательный пузырь соединяется с кишечником, но примитивные черты в строении черепа и плечевого пояса выражены менее резко, а артериальный конус всегда отсутствует.

Карпообразные отличаются от всех других отрядов наличием *веберова аппарата*, соединяющего плавательный пузырь с внутренним ухом<sup>1</sup>. Функция веберова аппарата заключается в передаче давления воды, испытываемого плавательным пузырем, статическому органу. Обычно в плавниках нет колючих лучей, но иногда в спинном и грудных плавниках бывает по одному твердому лучу. Чешуя *циклоидная*, иногда она отсутствует. У рыб некоторых видов тело покрыто костными шипиками и пластинками. Известно около 5 тыс. видов, большинство которых обитает в пресных водах. Карпообразные населяют воды Северной и Южной Америки, Европы, Азии, Африки, Австралии и Мадагаскара. Рыбы этого отряда по своей внешней форме сильно отличаются друг от друга.

В отряд входят 4 подотряда: *харацциновые* (Characinoidei); *электрические угри* (Gymnotoidei), *карповидные* (Cyprinoidei) и *сомовидные* (Siluroidei). Все отряды сильно отличаются друг от друга по внешнему виду. Основными подотрядами считаются карповидные и сомовидные.

### Подотряд карповидные (Cyprinoidei)

Карповидные (Cyprinoidei), как и весь отряд карпообразных, по своему происхождению — тепловодная группа. Карповидные отличаются тем, что у них отсутствуют зубы на челюстях, но зато более или менее хорошо развиты плоточные зубы. Карповидные широко распространены в пресных водах Европы, Азии, на юго-восток до линии Уоллеса<sup>2</sup>, Африки и Северной Америки. Следует отметить, что карповидные отсутствуют в Южной Америке, Австралии и на Мадагаскаре.

К карповидным из рыб нашей фауны относятся *плотва* (Rutilus rutilus) и ее проходные формы: *вобла* в Каспии и *тарань* в Азовском и Черном морях, *красноперка* (Scardinius erythrophthalmus), *лещ* (Abramis brama), *лещ* (Tinca tinca), *карась* (Carassius carassius), *сазан* (Cyprinus carpio), широко акклиматизируемые сейчас амурские растительноядные рыбы *толстолоб* (Hypophthalmichthys molitrix) и *белый амур* (Stenopharyngo-

<sup>1</sup> Отсюда название — костнопузырные.

<sup>2</sup> Зоогеографическая граница, проходящая по проливу между островами Бали и Ламбок в Малайском архипелаге и отделяющая Синоиндийскую область от Австралийской.

don idella). Многие карповидные используются в рыбоводстве. Общий мировой улов карповидных составляет 7—8 млн. ц, т. е. около 4,5% от общего вылова.

### Подотряд сомовидные (Siluroidei)

Характерно отсутствие настоящей чешуи. Тело покрыто костными шипиками, пластинками или голое. У всех форм, населяющих воды СССР, кожа голая. Рот вооружен зубами. Есть несколько пар усов. Сомовидные — главным образом пресноводные рыбы, имеющие очень широкое распространение. Наибольшего разнообразия достигают в тропических странах. В бассейне южных морей СССР: Каспийского, Азовского и Черного, а также в бассейне Балтийского моря водится *обыкновенный сом* (*Silurus glanis*), достигающий 5 м длины и 400 кг веса. В Сибири сомовидные отсутствуют, но в бассейне Амура водится несколько форм: *амурский сом* (*Parasilurus asotus*), *сом Солдатова* (*Silurus soldatovi*) и несколько видов *косаток* (*Bagridae*) — небольших сомиков с зазубренными колючками в спинном и грудных плавниках. Косатки многочисленны в реках Африки и Южной Азии. Сомовидные обладают вкусным жирным мясом и служат объектом промысла. В водах СССР средний годовой улов представителей этого подотряда составляет около 90 тыс. ц.

### ОТРЯД УГРЕОБРАЗНЫЕ (ANGUILLIFORMES)

Характерно длинное змеевидное тело, лишенное брюшных, а иногда и грудных плавников. Плавательный пузырь сообщается с кишечником.

Большинство угреобразных обитают в тропических и субтропических морских водах и только немногие из моря для питания входят в пресные воды. Угри обитают в пелагиали и на больших глубинах, но большинство живет в прибрежной зоне. Почти все угри — хищники. Сюда относятся *мурены* (*Мигаена*), имеющие ядоносные зубы, *обыкновенный угорь* (*Anguilla anguilla*, см. рис. 73<sub>33</sub>), знаменитый миграциями для размножения из рек Европы в район Саргассова моря, откуда своеобразные личинки струями Гольфстрима приносятся к берегам Европы, где превращаются во взрослых угрей и входят в реки. Мясо угрей обладает высокими гастрономическими качествами и весьма ценится. У нас обыкновенного угря ловят в Прибалтике, много угрей вылавливается в Англии и Франции.

Молодь угря, подошедшая к устьям рек, вылавливается и затем в замкнутых прудах или озерах выращивается до промысловых размеров.

### ОТРЯД КАРПОЗУБЫЕ (CYPRINODONTIFORMES)

В этот отряд входят мелкие пресноводные, реже морские рыбки — обитатели тропических и субтропических вод. Представители этого отряда имеют замкнутый плавательный пузырь, боковой линии нет, колючих лучей в плавнике нет. Спинной плавник один. Брюшные плавники на брюхе. Внешне некоторые из них отдаленно похожи на молодь карповых, но на челюстях имеют мелкие зубы, отсюда название — карпозубые.

Отряд включает много видов. Среди карпозубых есть икромечущие и живородящие виды. Многие аквариумные рыбы относятся к этому подотряду. Наиболее интересные представители: *Сургинодон масулягус*, обитает в горячих источниках при температуре около 50°C; *четырёхглазка* (*Aplableps tetraphthalmus*), обладает способностью одинаково хорошо видеть в воде и в воздухе, *гамбузия* (*Gambusia affinis*), живородящая рыбка, завезена к нам из Америки и акклиматизирована на Кавказе и в Средней Азии, где успешно истребляет личинок малярийного комара.

## ОТРЯД САРГАНООБРАЗНЫЕ (BELONIFORMES)

Представители этого отряда имеют удлинненное тело, покрытое циклоидной чешуей, плавники без колючек и замкнутый плавательный пузырь. В плечевом поясе мезокоракоида нет. Брюшные плавники располагаются на брюхе. Кости ярко-зеленого цвета. Главным образом морские рыбы, обитатели экваториальных, тропических и умеренных вод. К отряду относятся *летучие рыбы* (Echsoetus и др.), имеющие длинные грудные плавники (см. рис. 73<sub>37</sub>), *полурыбы* (Hemiramphidae), имеющие удлиненную нижнюю челюсть, *сарган* (Belone) с длинными челюстями, обитающий в прибрежных водах Атлантики, Средиземного и Черного морей, *сайра* (Cololabis saira) — обитатель субтропических и умеренных вод Тихого океана, недавно ставшая важным объектом промысла. Добывают ее, привлекая светом мощных электрических ламп.

## ОТРЯД ТРЕСКООБРАЗНЫЕ (GADIFORMES)

Характеризуются мягкими, расчлененными лучами всех плавников, расположением брюшных плавников впереди грудных и замкнутым плавательным пузырем. Огромное большинство представителей — чисто морские рыбы и имеют большое промысловое значение. Общий мировой улов около 24 млн. ц, или 14% всего улова. Особенно велико значение *трески* (Gadus morhua), улов которой в мировом масштабе занимает второе место после сельдей. Кроме ее мяса, используется также и печень, из которой готовится медицинский рыбий жир. Типичные представители: *треска* (Gadus morhua), близкая к ней *пикша* (Melanogrammus aeglefinus) и *навага* (Eleginus navaga), добываемые в большом количестве в Баренцевом море и северной части Атлантического океана. К пресноводным формам относятся только *налим* (Lota lota, см. рис. 73<sub>47</sub>).

## ОТРЯД ОКУНЕОБРАЗНЫЕ (PERCIFORMES)

К отряду принадлежит чрезвычайно большое число видов современных костистых рыб, широко распространенных как в морских, так и пресных водах. Особенно богато окунеобразные представлены в тропических водах. Характерно, что как парные, так и непарные плавники имеют известное число жестких нерасчлененных колючих лучей. Брюшные плавники располагаются под грудными или даже несколько впереди них. Брюшной пояс соединен связкой с плечевым, в котором мезокоракоид отсутствует. Обычно имеется два спинных плавника, причем первый обычно несет колючие лучи. Чешуя, если есть, обычно *кленоидная*, реже *циклоидная*.

Многие окунеобразные имеют важное промысловое значение, например, в мировом промысле — *горбылевые*, *серрановые*, *скупбриевые*, *тунцовые* и *окуневые*. в нашем промысле — *скупбрия*, *морской окунь*, *судак*. Отряд включает около 20 подотрядов, из которых мы рассмотрим только главные.

### Подотряд окуневидные (Percoidae)

Содержит очень разнообразных рыб: сюда относятся яркоокрашенные *коралловые рыбы* (Chaetodontidae и Pomacentridae), пресноводные *ушастые окуни* (Centrarchidae) Северной Америки, *цихлиды* (Cichlidae) — обитатели пресных вод тропиков, среди них промысловый вид *тиляпия* (Tilapia esculenta) в озерах Африки; в наших водах обитают *судак* (Lucioperca lucioperca), *окунь* (Perca fluviatilis), *ерш* (Acerina cernua), *ставрида* (Trachurus trachurus), *барабулька* (Mullus barbatus), *зеленушки* (Crenilabrus) и др.

### Подотряд морские собачки (Blennioidei)

Относятся преимущественно морские рыбы, у которых брюшные плавники располагаются на горле или на подбородке, спинных плавников два или один. Морские собачки обитают в тропических, умеренных и арктических водах. Питаются главным образом донными беспозвоночными. Большинство морских собачек откладывает донную икру и многие охраняют ее. *Обыкновенная бельдюга* живородяща. Важнейшие представители: *полосатая зубатка* (*Anarichas lupus*), *пестрая зубатка* (*A. minor*), *бельдюга* (*Zoarces viviparus*), *морская собачка* (*Blennius sphynx*).

### Подотряд лабиринтовые (Anabantoidei)

Рыбы, относящиеся к этому подотряду, имеют наджаберный орган (лабиринт). Лабиринтовые рыбы обитают в пресных и солоноватых водах тропической Африки, Южной Азии и Индо-Малайского архипелага. Типичные представители: *ползун* (*Anabas*), *макропод* (*Macropodus*), *петушки* (*Betta*), *гурами* (*Osporonemus goramy*) и др. Многие строят гнезда из пены на поверхности воды и охраняют икру и молодь.

### Подотряд скумбриевые (Scombroidei)

Рыбы открытого моря (пелагические). Прекрасные пловцы. Тело веретенообразное с тонким сильным хвостовым стеблем и мощным, в форме полумесяца хвостом. Типичный представитель — *скумбрия*, или *макрель*, — обитает в северной части Атлантического океана у берегов Европы и Северной Америки, в Черном море. Важный объект промысла. К скумбриевым относятся *пелагида* (*Sarda sarda*), *меч-рыба* (*Xiphias gladius*) и *парусник* (*Istiophorus greyi*), последние два — излюбленные объекты спортивного рыболовства.

### Подотряд тунцы (Thunnioidei)

Крупных и средних размеров морские пелагические рыбы, населяющие тропические, субтропические и умеренные воды Мирового океана. Имеют мощную кожную сосудистую систему, связанную с сосудистым сплетением в боковых мышцах. По-видимому, эта система служит приспособлением к терморегуляции, так как у тунцов температура тела обычно несколько выше температуры окружающей воды, причем разница между температурой тела и воды может достигать 9° С. Важнейшие представители: *обыкновенный*, или *голубой, тунец* (*Thunnus thynnus*), обитающий и в Черном море, достигает 3 м длины и 500 кг веса, и *малый тунец* — *бонито*, или *скипджек* (*Katsuwonus pelamis*). Тунцы представляют важный объект промысла.

### Подотряд бычки (Gobioidei)

Небольшие прибрежные, главным образом морские рыбы. Брюшные плавники часто превращаются в присоску. Большинство обитает в тропиках, у нас богато представлены в Черном и Каспийском морях и в южной части дальневосточных вод, имеют некоторое промысловое значение. Все бычки откладывают донную икру на камни, в норки или специальные гнезда. Самец охраняет икру. Важнейшие представители: *бычок-кругляк* (*Neogobius melanostomus*), *бычок-бабка* (*N. fluviatilis*), *бычок-головач* (*N. kessleri*),

*бычок-жаба* (*N. batrachosephalus*), последний обитает в Черном и Азовском морях, остальные — и в Каспийском. Все перечисленные виды имеют важное промысловое значение.

### Подотряд костнощекие (*Cottoidei*)

У представителей этого подотряда вторая подглазничная кость соединяется с предкрышкой, отсюда и его название. Биологически весьма разнообразны: морские и пресноводные рыбы; обитают как в прибрежной зоне, так и на глубинах. Многие костнощекие откладывают донную икру и охраняют ее. Распространены очень широко от тропиков до полярных вод Арктики и Антарктики. Пресноводные костнощекие населяют как холодные озера, так и реки, вплоть до потоков горного типа. Многие виды встречаются в Байкале, Японском, Охотском и Беринговом морях. Среди костнощеких имеются важные промысловые виды. Типичные представители: *морской окунь* (*Sebastes marinus*), байкальские *голомянки* (*Comerphorus*), *подкаменищик-керчак* (*Muchocephalus scorpius*), *обыкновенный подкаменищик* (*Cottus gobio*), *пинагор* (*Cyclopterus lumpus*).

### ОТРЯД РЫБЫ-ПРИЛИПАЛЫ (*ECHENEIFORMES*)

Первый спинной плавник видоизменен в присоску, при помощи которой они прикрепляются к другим рыбам или к китообразным, пользуясь их энергией для передвижения. Обитают в тропических и умеренных водах Мирового океана. Распространены очень широко. Типичный представитель — *рыба-прилипало* (*Echeneis paucrates*).

### ОТРЯД КАМБАЛООБРАЗНЫЕ (*PLEURONECTIFORMES*)

Представители этого отряда имеют сжатое с боков, сплющенное тело, окаймленное длинными спинным и анальным плавниками, и несимметричный череп с глазами, расположенными на одной стороне. Плавательного пузыря нет. Камбалы ведут донный образ жизни, лежат на дне и плавают на боку. Молодые рыбы имеют глаза, расположенные по обеим сторонам тела и плавают в нормальном положении, но затем ложатся на бок на дно, и один глаз перемещается на противоположную («верхнюю») сторону. К отряду относятся 5 семейств, в том числе *ромбы* (*Bothidae*), *камбалы* (*Pleuronectidae*) и *морские языки* (*Soleidae*). Камбалообразные распространены в тропических, умеренных и арктических водах Мирового океана. Почти все камбалы — морские рыбы, лишь немногие в период нагула входят в реки. Большинство камбал откладывает пелагическую икру, которая развивается в толще воды. Камбалообразные (см. рис. 73<sub>45</sub>) являются важнейшими промысловыми рыбами. Типичные представители: *черноморский калкан* (*Rhombus maoticus*), *обыкновенный*, или *белокорый*, *палтус* (*Hippoglossus hippoglossus*), самая крупная из камбал, достигающая почти 5 м длины и до 300 кг веса, обитает в Северной Атлантике и северной части Тихого океана; *морская камбала* (*Platessa platessa*), *морской язык* (*Solea solea*), распространенный по побережью Европы от Черного до Северного морей.

### ОТРЯД КОЛЮШКООБРАЗНЫЕ (*GASTEROSTEIFORMES*)

Содержит мелких солоноводных и пресноводных рыбок, у которых передняя часть спинного плавника видоизменилась в острые колючки, не соединенные между собой перепонкой, а брюшные плавники — в виде

пары шипов. Типичный представитель — *трехиглая колюшка* (*Gasterosteus aculeatus*), самец которой строит шарообразное гнездо и охраняет икру, отложенную в него самкой (см. рис. 73<sub>38</sub>). К колюшкообразным относится и ряд своеобразных морских рыб.

#### ОТРЯД КЕФАЛЕОБРАЗНЫЕ (MUGILIFORMES)

Рыбы этого отряда близки к окунеобразным: имеется два спинных плавника, парный из них с колючими лучами, но брюшные плавники помещаются на брюхе, брюшной пояс соединен с плечевым связкой. Преимущественно морские рыбы, тропические и субтропические, реже — умеренных широт. Некоторые приспособились к жизни в пресной воде. Содержит два подотряда.

##### Подотряд морские щуки (*Sphyaenoidei*)

Включает морских хищных рыб, обитателей тропических вод. Некоторые достигают свыше 3 м длины и опасны даже для человека. В Черном море водится *морская щука* (*Sphyaena sphyaena*), в Тихом океане у берегов Америки обитает *американская морская щука*, или барракуда (*Sphyaena argentea*).

Питаются стайными рыбами. Используются промыслом.

##### Подотряд кефалевидные (*Mugiliidei*)

Важное промысловое значение имеет *кефаль-лобан* (*Mugil cephalus*, см. рис. 73<sub>36</sub>). Водится в Черном море и на Дальнем Востоке. *Атерина* (*Atherina moschoni*) обитает в Каспийском и Черном морях.

#### ОТРЯД НОГОПЕРЫЕ (PEDICULATI, LOPHIIFORMES)

К отряду относятся морские рыбы, у которых грудные плавники приспособлены к ползанию и в связи с этим изменили свое строение. Нижние радиалии у них увеличены и на дистальном конце расширены, грудные плавники приобретают способность немного вращаться. Брюшные плавники помещаются на горле.

Тело уплощено в дорзо-вентральном направлении. Первый луч спинного плавника превращается в своеобразный червеобразный орган (*илициум*), которым рыбы подманивают добычу. Тропические, субтропические виды Мирового океана. Типичные представители: *морской черт* (*Lophius piscatorius*, см. рис. 73<sub>50</sub>), населяющий воды Северной Атлантики от Черного до Баренцева моря, достигает длины до 1,5 м, хищник, подманивает рыбу и втягивает ее в огромную пасть; *удильщики* (*Ceratioidei*), водятся в теплых водах Мирового океана, очень много видов в Карибском море и в Панамском заливе. У самок хорошо развит *илициум*. У некоторых видов карликовые самцы паразитируют на самках, срастаясь с ними ротовыми частями, например, *Cerantias holboelli*.

#### ОТРЯД СРОСТНОЧЕЛЮСТНЫЕ (PLECTOGNATHI, TETRODONTIFORMES)

Содержит главным образом морских, преимущественно тропических рыб. Челюстные и предчелюстные кости срастаются, образуя своеобразный крепкий «клюв», приспособленный к раздроблению панцирей моллюсков и крабов. Характерные представители: *кузовок* (*Ostracion*), имеющий тело, заключенное в панцирь, *иглобрюх* (*Spheroides*), *луна-рыба* (*Mola mola*). Мясо многих сrostночелюстных ядовито.

## ПОДКЛАСС IV. МНОГОПЕРЫЕ (BRACHIOPTERYGII, ИЛИ POLYPTERI)

### ОТРЯД МНОГОПЕРЫ (POLYPTERIFORMES)

К этому отряду относятся *многопер* (род *Polypterus*, см. рис. 73<sub>20</sub>), включающий несколько близких видов и *Calamoichthys*. Главнейшие признаки этих крайне своеобразных рыб, обладающих, как и двоякодышащие, легкими, следующие. Тело покрыто плотным панцирем из подвижно сочлененных друг с другом ромбических ганоидных чешуй (у современных рыб только панцирная щука имеет такое строение наружных покровов). Вдоль спины тянется ряд небольших плавников, состоящих каждый из одного большого луча, к заднему краю которого прикрепляются маленькие плавнички. Хвостовой плавник округлый, гомоцеркального типа. Грудные плавники имеют в основании мясистую лопасть, на которой располагаются лучи. Однако скелет этой лопасти коренным образом отличается от скелета парных конечностей костистых, с которыми раньше сближали многоперов. Скелет этой лопасти напоминает строение грудного плавника акулы. Он состоит из двух палочковидных костей, между которыми располагается

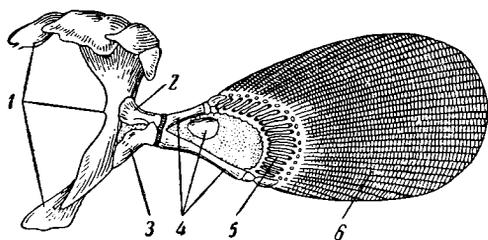


Рис. 74. Пояс передних конечностей и грудной плавник многоперых (по Огневу):

1 — вторичный пояс, 2 — лопатка, 3 — кораконд, 4 — базальные элементы, 5 — радиалии, 6 — кожные лучи

удлиненные радиалии (рис. 74). Хорда редуцирована. Скелет сплошь костный, и хрящ сохраняется лишь местами в черепе и парных плавниках. Лучи, поддерживающие жаберную перепонку, которые имеются у всех костистых рыб, отсутствуют. Зато под нижней челюстью лежит пара костных *югулярных пластинок*. Кроме настоящих нижних ребер имеются еще так называемые *верхние ребра* — небольшие косточки, расположенные между спинной и брюшной мускулатурой.

Важным отличием многоперых от лучеперых рыб служит отсутствие дорзального плавательного пузыря, но имеется парный мешок, расположенный на брюшной стороне и открывающийся в пищевод снизу. Этот *брюшной плавательный пузырь* считают гомологичным легким двоякодышащих рыб. Однако в противоположность двоякодышащим рыбам настоящие легочные артерии и легочные вены отсутствуют. Нет и внутренних ноздрей — хоан. Имеются спиральный клапан кишечника, артериальный конус и брызгальце. Как и у двоякодышащих рыб, есть *задняя полая вена*. Мочеполовая система устроена по типу костистых рыб. Выклюнувшиеся из икры личинки многопера имеют пару больших перистых наружных жабр, сидящих на подъязычной дуге.

Систематическое положение многоперых еще очень неясно. До последнего времени их рассматривали как доживших до наших дней представителей ископаемых кистеперых рыб (*Crossopterygii*). Но теперь многие исследователи склонны сближать их с лучеперыми, относя к группе древних лучеперых (*Paleopterygii*) вместе с осетровыми рыбами и палеонисцидами.

Многоперые в ископаемом состоянии неизвестны. Главнейшие признаки, сближающие их с лучеперыми, — типичная ганоидная чешуя и отсутствие хоан, тогда как наличие легких сближает их с кистеперыми, древние представители которых, несомненно, имели эти органы.

Многоперые обитают в реках тропической Африки с илистым дном и питаются мелкими рыбами, ракообразными и насекомыми.

## ПОДКЛАСС V. КИСТЕПЕРЫЕ (CROSSOPTERYGII)

Все представители вымерли, за исключением рода латимерия (*Latimeria*).

К этому подклассу относятся костные рыбы с парными плавниками, состоящими из членистой оси, образованной одним рядом удлиненных базальных элементов, к которым с обеих сторон причленяются радиалии. Такой плавник, в противоположность унисериальному плавнику хрящевых рыб, получил название *бисериального архиптеригия*. Плавники этого типа имеют центральную членистую ось, образованную одним рядом базальных элементов, к которым с обеих сторон причленяются радиалии. Иногда радиалии редуцируются и остается только основная ось; число базальных элементов также иногда сокращается. Такой плавник называется унисериальным. У многих есть хоаны. В кишечнике имеется спиральный клапан. Есть артериальный конус. Древние рыбы; впервые появляются в нижнедевонских пресноводных отложениях.

Эволюция кистеперых пошла по пути приспособления к жизни в пресноводных континентальных водоемах, хорошо прогреваемых, с зарослями растительности, вероятно, с большим количеством разлагающихся растительных остатков и в связи с этим с малым содержанием кислорода. Парные плавники с мускулистым основанием давали рыбам, обитающим в этих водоемах, возможность передвигаться по дну и среди зарослей. Возникли легкие, которые обеспечивали дополнительное дыхание кислородом воздуха. Хоаны позволяли осуществлять затаенное дыхание и ощущать запахи при медленном скрадывании добычи. В триасе некоторые кистеперые переходят к жизни в море.

### ОТРЯД ЦЕЛАКАНТИНИ (COELACANTHIFORMES)

Вместе с рядом ископаемых кистеперых из современных рыб относится только *латимерия* (*Latimeria chalumnae*); до настоящего времени добыто более 30 экз. (рис. 75). Первый экземпляр был добыт в 1938 г. в

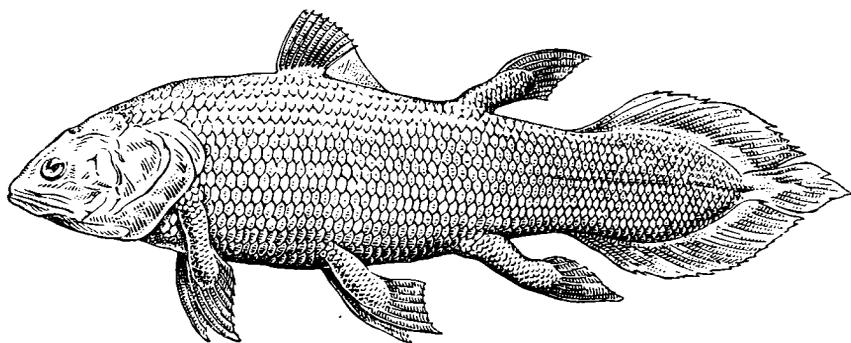


Рис. 75. Латимерия (*Latimeria chalumnae*) (по Смиуту)

Индийском океане вблизи юго-восточных берегов Африки. Последующие экземпляры были добыты в 1952—1954 гг. у Коморских островов. Современные кистеперые рыбы населяют глубины от 150 до 400 м. Грузное тело этих рыб, имеющих длину от 1,3 до 1,6 м и вес от 35 до 60 кг, покрыто округлой *космоидной* чешуей (единственный случай среди современных рыб). Под нижней челюстью, как и у многоперых, лежит пара югулярных пластинок. Парные плавники, подобно рогозубу, имеют хорошо развитую основную лопасть, покрытую чешуей. Спинных плавников два. Широкий хвост

гомоцеркальный, причем симметрия его не только внешняя, но и внутренняя. Однако, как показывают палеонтологические данные, симметричное строение этого плавника, в противоположность протоцеркальному плавнику круглоротых, вторичного характера (ему предшествовал гетероцеркальный хвост.) Такой плавник носит название дифицеркального. У латимерии, подобно многим ископаемым кистеперым, на конце хвоста имеется небольшая обособленная лопасть, благодаря чему весь хвостовой плавник имеет характерную трехлопастную форму. Челюсти вооружены острыми зубами простого устройства. Современные кистеперые рыбы — хищники; питаются мелкой рыбой. У них нет хоан. Первичный череп в значительной степени хрящевой, платибазальный, расчленен на два сочлененных друг с другом блока: атмосферноидальный и затылочно-слуховой. Скелет парных конечностей бисериального типа.

Одна из пойманных в ноябре 1954 г. латимерий была живой помещена в полузатопленную лодку. Наблюдения над ней дали возможность установить, что латимерия избегает света, обладает исключительной подвижностью второго спинного, анального и хвостового плавников и особой способностью грудного плавника вращаться во всех направлениях.

Латимерию выделяют в отряд *целакантини* (Coelacanthiformes) вместе с рядом ископаемых кистеперых.

Кистеперые в конце девона дали начало земноводным; такие позвоночные животные могли выйти из водной среды на сушу, передвигаться при помощи передних и задних конечностей.

## ПОДКЛАСС VI. ДВОЯКОДЫШАЩИЕ (DIPNOI)

К этому подклассу относятся только 3 современных представителя, которые ведут малоподвижный образ жизни в пресных водах и обладают способностью дышать не только кислородом, растворенным в воде, но и атмосферным воздухом при помощи легких.

Двоякодышащие достигают 1—2 м длины, обладают удлиненным телом, покрытым черепацеобразно расположенной циклоидной костной чешуей. Обособленных спинного и анального плавников у них нет: они сливаются с большим дифицеркальным хвостовым плавником. Парные плавники имеют форму либо широких лопастей, либо длинных жгутов.

*Хорда* сохраняется в течение всей жизни, и тела позвонков не развиваются, но имеются хрящевые верхние и нижние дуги и ребра. Череп, в отличие от всех прочих костных рыб, *аутостилический*, хрящевой, но осложненный хондральными и покровными костями. Вторичные челюсти (межчелюстные, верхнечелюстные и зубные кости) отсутствуют. Жаберные дуги, в числе четырех или пяти пар, хрящевые. Плечевой пояс развит хорошо, хрящевой, но прикрыт накладными костями. Тазовый пояс (рис. 76) в виде непарной хрящевой пластинки. Парные плавники хрящевые по типу бисериального архиптеригия. В типичном виде бисериальные плавники имеются у цератода, а у двух других современных двоякодышащих рыб плавники имеют форму нитевидных придатков. Наружный скелет как парных, так и непарных плавников состоит из расчлененных роговых лучей.

Головной мозг характеризуется значительными размерами переднего мозга, который разделен на два

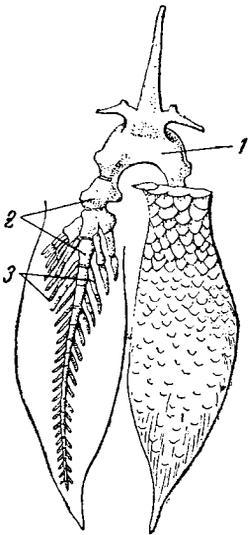


Рис. 76. Тазовый пояс и брюшные плавники цератода (по Гудричу):

1 — таз, 2 — базалии, 3 — радиалии

полушария не только снаружи, но и внутри, так что имеются два самостоятельных боковых желудочка. Средний мозг сравнительно мал. Мозжечок развит исключительно слабо, что связано с малой подвижностью двоякодышащих.

Зубы весьма своеобразны; они слиты в пластинки, острые вершины которых направлены вперед. Пара таких зубов помещается на крышке ротовой полости, а у *цератода*, кроме того, имеется пара плоских зубов на нижней челюсти. Кишечник снабжен хорошо развитым спиральным клапаном и открывается в клоаку.

Наряду с жабрами имеются легкие, сообщающиеся с брюшной стороной пищевода и обладающие ячеистым строением внутренней стенки. Плавательного пузыря нет. В связи с развитием легочного дыхания, кроме наружных ноздрей, имеются еще внутренние ноздри.

Кровеносная система отличается следующими особенностями: 1) от ближайшей к сердцу пары выносящих жаберных артерий отходит по *легочной артерии* (рис. 77), тогда как от легкого отходят легочные вены, впадающие в левую половину предсердия; когда жабры функционируют, в легочные артерии попадает уже окисленная кровь, так что легкое бездействует, но когда жабры в связи с недостатком в воде кислорода не функционируют, то в легкое попадает венозная кровь; 2) предсердие подразделено неполной перегородкой на две половины (правую и левую), и артериальный конус снабжен продольным клапаном, разделяющим его на две части; 3) наряду с задними кардинальными венами имеется задняя полая вена, в которую впадают почечные вены. Таким образом, венозная система двоякодышащих рыб занимает промежуточное положение между кровеносной системой водных и наземных позвоночных.

Мочеполовая система устроена в общем по типу мочеполовых систем хрящевых рыб, и яйцеводы (мюллеровы каналы) открываются в полость тела, но выносящие протоки семенников могут отсутствовать. Тогда семя выходит наружу, по-видимому, через брюшные поры. Кроме того, у самцов двоякодышащих отсутствуют копулятивные органы; осеменение внешнее. Икра довольно крупная, около 7 мм в диаметре, окружена студенистой оболочкой и напоминает икру амфибий; откладывается среди растительности и часто опускается на дно.

Таким образом, двоякодышащие совмещают в своей организации, с одной стороны, ряд очень примитивных признаков как отсутствие тел позвонков, преимущественно хрящевой скелет, с другой — имеют настоящее легкое, с возникновением которого связано развитие внутренних ноздрей и двойного круга кровообращения. К совершенно своеобразным признакам относится бисериальный тип парных плавников.

#### ОТРЯД ОДНОЛЕГОЧНЫЕ (MONOPNEUMONES)

Из современных форм сюда относится только *австралийский рогозуб*, или *цератод* (*Neoceratodus forsteri*), характеризующийся главным образом непарным легким и типичными бисериальными парными плавниками с

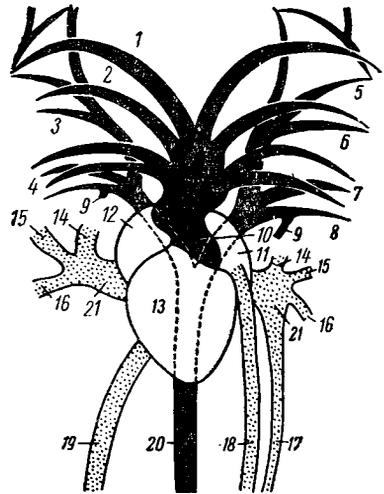


Рис. 77. Схема главнейших кровеносных сосудов двоякодышащей рыбы — *цератода* (по Паркеру):

1—4 — приносящие жаберные артерии, 5—8 — выносящие жаберные артерии, 9 — легочные артерии, 10 — артериальный конус, 11 — левое предсердие, 12 — правое предсердие, 13 — желудочек сердца, 14 — яремные вены, 15 — плечевые вены, 16 — подлопаточные вены, 17 — левая задняя кардинальная вена, 18 — легочная вена, 19 — задняя полая вена, 20 — спинная аорта, 21 — кювьеровы протоки

хорошо развитыми лопастями (см. рис. 73<sub>15, 18, 19</sub>). Рогозуб — крупная рыба, весом до 10 кг и более 1 м длины. Живет в медленно текущих, заросших растительностью, частично пересыхающих реках. В засушливый период года рогозуб часто оказывается в отдельных отшнуровавшихся бочагах, где в результате гнилостных процессов кислород почти полностью исчезает. В это время рогозуб полностью переходит на дыхание атмосферным воздухом, для чего каждые 40—50 мин поднимается к поверхности и набирает воздух в легкие. Водится цератод в юго-западной Австралии (Квинсленд).

### ОТРЯД ДВУЛЕГОЧНЫЕ (DIPNEUMONES)

Отряд объединяет двух представителей — *протоптерус* (Protopterus) и *лепидосирен* (Lepidosiren, см. рис. 73<sub>16, 17</sub>). Они характеризуются главным образом парным легким и жгутообразными парными плавниками. Кроме того, заслуживает внимания то, что личинка двулегочных имеет позади жаберной крышки с каждой стороны по четыре наружные перистые жабры. Живут в пресных водах, которые летом высыхают. На это время года рыбы закапываются в ил, образующий вокруг их тела своего рода кокон, и впадают в спячку. При этом вялое дыхание происходит исключительно при помощи легких, куда воздух проникает через особое отверстие в коконе, расположенное против рта. При наступлении дождливого времени кокон растворяется и из него выплывает очнувшаяся рыба. Распространены двулегочные в разных частях света: протоптерус обитает в пресных водах экваториальной Африки, лепидосирен — в экваториальной Америке (бассейн Амазонки). Протоптерус достигает до 2 м длины, а лепидосирен — около 1 м.

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ РЫБ

Самые ранние остатки рыб в виде немногих чешуй и шипов известны с верхнего силура. В нижнем девоне сразу появляются многочисленные рыбы, принадлежащие к разнообразным группам. Таким образом, рыбы, вероятно, возникли в глубине силура, но непосредственные предки их нам неизвестны, и вопрос о происхождении рыб остается еще неясным. Однако отсутствие палеонтологического материала может быть до известной степени пополнено теоретическими соображениями. Рыбы, видимо, произошли от общих предков с бесчелюстными, потомки которых эволюционировали в двух различных направлениях. Одна ветвь (Agnatha), давшая начало щитковым и круглоротым, пошла по пути развития энтодермических жаберных мешков, жаберного скелета в виде сложной поверхностно расположенной решетки, сосущего рта, лишённого челюстей, и т. д. Эволюция другой ветви (Gnathostomata), приведшей к рыбам, шла по пути развития

эктодермических жабр, расчленения жаберных дуг и превращения передних из них в челюсти хватательного типа, прогрессивного развития головного мозга и органов чувств (обоняния, слуха, зрения) и образования парных плавников.

Некоторые ученые (Л. Берг, Ромер и Гров, Уотсон) высказывали мнение, что рыбы возникли не в море, как это вообще принято думать, а в пресных водах и что все основные морские группы рыб произошли от пресноводных (см. табл. 1).

Таблица 1

Процентное соотношение пресноводных и морских видов рыб в нижнем палеозое (Ромер и Гров)

Периоды	Пресноводных видов рыб	Морских видов рыб
Силур . . . . .	100	0
Нижний девон .	77	23
Средний девон .	13	87
Верхний девон .	29	71

По мнению Л. С. Берга, основной переход рыб из пресных вод в море произошел в среднем девоне.

Фауна древних рыб, по данным палеонтологии, была весьма многообразна, и среди палеонтологов довольно распространено мнение, что наименование—рыбы (*Pisces*) — такое же сборное понятие водных позвоночных, как четвероногие (*Quadrupeda*, или *Tetrapoda*) — для наземных позвоночных. Поэтому рыб, как и наземных животных, делят на несколько самостоятельных классов. В данной системе принята эта точка зрения, поэтому рыбы рассматриваются в качестве надкласса, заключающего три класса.

**Панцирные рыбы.** Древнейшие ископаемые остатки рыб, начиная с верхнего силура, представлены кожными, костными панцирями своеобразных разнообразных существ, объединяемых в настоящее время в отдельный класс *Aphetohyoidea* — *челюстножаберных*, или *свободноподъязычных*. Сюда относятся, в первую очередь, собственно *панцирные рыбы* (*Placodermi*), или *пластинокожие*. Внутренний скелет их состоял главным образом из хряща, а передняя область тела была заключена в массивный костный панцирь, образованный двумя подвижно сочлененными друг с другом частями: одна покрывала голову, другая — передний отдел туловища (рис. 78). Состоявшие из кости челюсти имели крайне своеобразное строение, острые режущие края и были вооружены большими зубами. Многие формы обладали передними (а иногда и задними) конечностями, покрытыми у некоторых видов костными пластинками. Гомология этих парных придатков с конечностями прочих рыб не ясна. Судя по уплощенному брюху и направленным вверх глазам, по крайней мере большинство *Placodermi* вели придонный образ жизни. Несомненно, это была сильно специализированная боковая ветвь очень примитивных рыб, которая вымерла уже в девонском периоде, и лишь немногие формы дожили до начала каменноугольного.

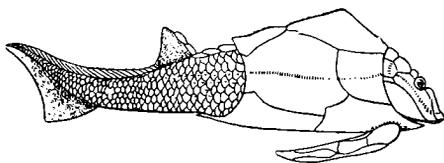


Рис. 78. Панцирная рыба *Pterichthyes* из среднего девона (по Ромеру)

Наиболее известными представителями являются *Saccosteus* из группы *Arthrodira* и *Pterichthyes* из группы *Antiarchi*. Кроме того, к челюстножа-

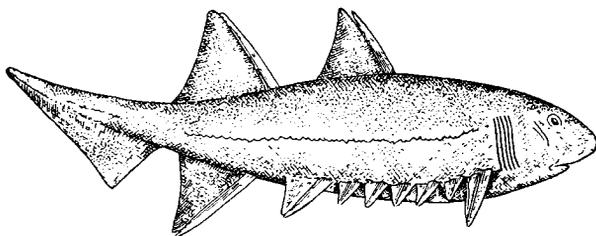


Рис. 79. *Climatius* — нижнедевонский представитель (по Ромеру)

берным относят нижнедевонских акулopodobных *Macropetalichthyes* и скатоподобных *Gemundina*. В последнее время в эту же группу челюстножаберных относят также и *палеоспондилус* (*Palaeospondylus*) — древнейшую маленькую рыбку, ранее относимую к ископаемым круглоротым. Центральное место среди челюстножаберных занимают *акантоды* (*Acanthodii*), жившие от верхнего силура до перми.

Акантоды (см. рис. 80) среди панцирных рыб занимают особое место. К *Acanthodii* относятся мелкие рыбки, в большинстве случаев с веретенообразным телом, которое было покрыто характерной плотной броней из

соприкасающихся мелких квадратичных чешуек. Плавники имели широкие основания, и впереди их располагалось по большому шипу. У многих ранних девонских форм между грудными и брюшными плавниками находились добавочные плавники (рис. 79). Это явление можно толковать как чрезвычайно примитивный признак, как остатки некогда сплошной складки, давшей начало парным конечностям. Другой примитивный признак, заслуживающий особого внимания, — строение челюстей (рис. 80), которые состояли из нескольких частей, и верхние челюсти самостоятельно прилеплялись к черепной коробке, т. е. как по своему членистому строению, так и по способу прикрепления к осевому скелету челюстная дуга еще была сходна с прочими висцеральными дугами. Хотя принадлежность акантод к *Aphetothyoidea* не возбуждает сомнения, они обнаруживают некоторые черты сходства с костными рыбами, в частности, чешуя их близка к настоящей ганоидной чешуе, свойственной многим примитивным *Osteichthyes*. Вполне возможно, что *Acanthodii* были той группой, от которой произошли, с одной стороны, более высокоорганизованные акуловые рыбы, с другой — костные.

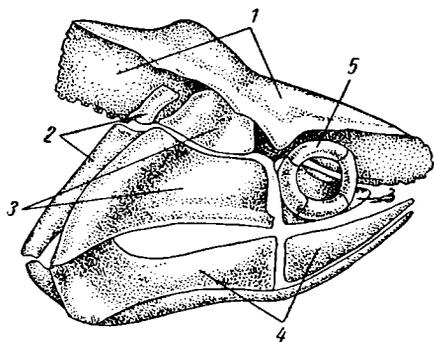


Рис. 80. Череп *Acanthodes* пермского представителя (по Ромеру):

1 — черепная коробка, 2 — гиомандибуляре, 3 — верхнечелюстные элементы, 4 — нижнечелюстные элементы, 5 — окологлазничное кольцо

Хрящевые рыбы (*Chondrychthyes*). В девоне же от панцирных рыб отделилась группа хрящевых рыб, явившаяся родоначальной для современных акуловых и химеровых рыб. Они характеризуются отсутствием наружного костного панциря, наличием в коже плакоидных чешуй, зубов акулового типа и хрящевым скелетом. Типичный представитель последней группы — позднедевонская *Cladoseleche* (рис. 81) — была покрыта уже

Хрящевые рыбы (*Chondrychthyes*). В девоне же от панцирных рыб отделилась группа хрящевых рыб, явившаяся родоначальной для современных акуловых и химеровых рыб. Они характеризуются отсутствием наружного костного панциря, наличием в коже плакоидных чешуй, зубов акулового типа и хрящевым скелетом. Типичный представитель последней группы — позднедевонская *Cladoseleche* (рис. 81) — была покрыта уже

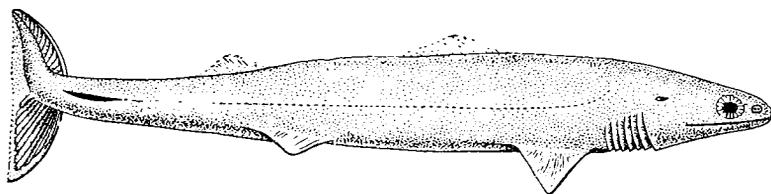


Рис. 81. Примитивная ископаемая акула *Cladoseleche*, реставрация (по Паркеру)

настоящей плакоидной чешуей. Из ее примитивных признаков особого внимания заслуживают парные конечности. Как по форме, так и по положению они представляют как бы остатки сплошной боковой складки, самая задняя часть которой тоже еще сохранялась в виде парных образований, расположенных по бокам хвоста. Далее следует отметить отсутствие рострума и тел позвонков.

Настоящие *акуловые* (*Elastobranchii*) впервые появляются в каменноугольном периоде, и у нас имеются все основания считать, что они произошли от *Proselachii*, от которых *Elastobranchii* отличаются главным образом строением парных конечностей. Лишь в юре от основного ствола (акулы) обособились скаты (рис. 82).

Химеры известны лишь с триаса. Они никогда не были многочисленны. Происхождение их неясно. Весьма возможно, что они берут начало от

Acanthodii — палеозойской группы панцирных рыб, известной почти исключительно по зубам (см. рис. 281).

Прогрессивные свойства современных хрящевых. Процветание в настоящее время наряду с высокоразвитыми костистыми рыбами столь примитивной группы, как хрящевые рыбы, объясняются, по-видимому, тем, что современные хрящевые приобрели ряд свойств, которые возместили их в общем низкую организацию. Из этих свойств на первом месте стоят различные приспособления, обеспечивающие высокий процент выживания зародышей: внутреннее осеменение, богатство яйца питательным желтком, присутствие плотной яйцевой капсулы, живородность и т. д., а также сравнительно высокоразвитые головной мозг и органы чувств.

**Костные рыбы (Osteichthyes).** В первой половине девона обособляются две ветви костных рыб. Первая ветвь — костнохрящевых рыб, является родоначальной для всех лучеперых рыб (Actinopterygii) — хрящевых и костных ганоидов, костистых рыб, вторая ветвь — хоаноидышущих (Choanichthyes) — для кистеперых и двоякодышащих рыб (рис. 83). Лучеперые рыбы, по-видимому, имеют пресноводное происхождение, но потом заселили все моря, океаны и пресноводные бассейны. Они характеризуются постепенным развитием приспособлений к свободному передвижению в воде: у них развиваются дорзальный плавательный пузырь, дыхание при помощи движения жаберной крышки, первично гетероцеркальный хвост и подвижность грудных плавников как органов, регулирующих

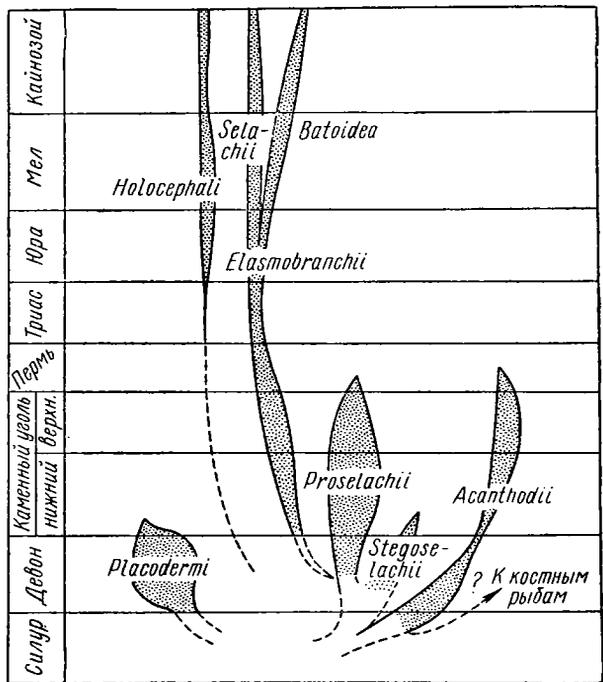


Рис. 82. Филогенетическое древо панцирных и хрящевых рыб (по Ромеру)

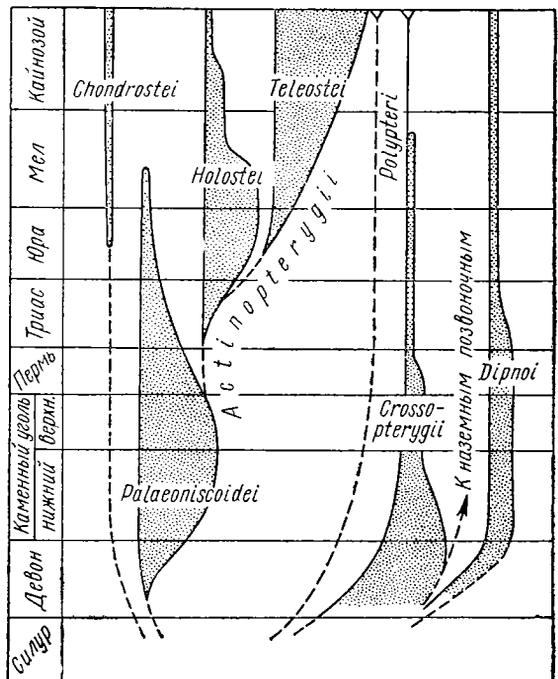


Рис. 83. Филогенетическое древо костных рыб (по Ромеру, упрощено)

положение тела в воде. Все они имеют типичное для рыб строение рецепторов и головного мозга. Вторая ветвь — кистеперые и двоякодышащие — тоже первично пресноводные рыбы. Это типичные обитатели прибрежных зарослей с грудными плавниками, служащими для опоры при передвижении по дну, и вторично равнолопастным хвостом. Они обладали брюшным плавательным пузырем с дыхательной функцией и хоанами. Для них характерно особое строение головного мозга, отличающееся от других рыб слабым развитием мозжечка и прогрессивным развитием переднего обонятельного мозга.

Едва ли можно сомневаться, что костные рыбы ведут происхождение от древних хрящевых, близких к *Acanthodii* (чешуя *Acanthodii* занимает промежуточное положение между плакоидной чешуей *Chondrichthyes* и

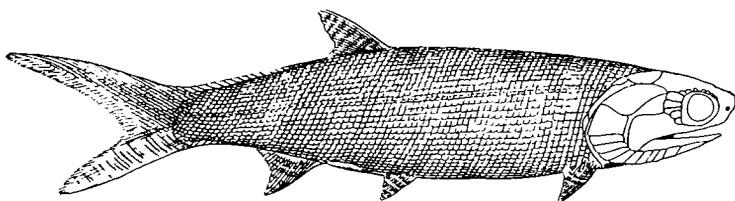


Рис. 84. *Paleoniscus* из пермских отложений (по Ромеру)

ганоидной чешуей низших *Osteichthyes*). Главнейшие прогрессивные свойства, которые приобрели уже эти ранние рыбы, заключаются в многочисленных покровных костях, облежавших черепную коробку и входивших в состав жаберной крышки. Благодаря этому головной мозг, органы чувств и жабры получили надежную защиту.

**Древние лучеперые (*Paleopterygii*).** В палеозойскую эру древние лучеперые были широко распространены по земному шару. Хрящевые ганоиды (*Chondrostei*), хотя и известны в ископаемом состоянии лишь с юрского периода, но, по-видимому, и являются наиболее примитивными из всех известных нам костных рыб; и то, что они не обнаружены в палеозойских отложениях, по всей вероятности, объясняется лишь неполнотой геологической летописи. В некоторых отношениях, например по присутствию фулькр, костнохрящевые обнаруживают значительное сходство с древними палеонисцидами.

Древнейшими лучеперыми были *палеонисциды* (*Palaeonisciformes*). Эта обширная группа, занимавшая во второй половине палеозоя господствующее положение среди рыб, характеризуется лишь частично окостеневшим внутренним скелетом (в частности, тела позвонков не окостеневали), гетероцеркальным хвостом, ганоидной чешуей и присутствием фулькр на спинном и хвостовом плавниках (рис. 84). По большей части это были мелкие хищные рыбки с острыми зубами, питавшиеся, по-видимому, главным образом беспозвоночными и в свою очередь доставлявшие обильную пищу своим более крупным современникам — кистеперым, акуловым, крупным земноводным. Уже к концу триаса палеонисциды были в значительной мере вытеснены своими же потомками — костными ганоидами — и юру пережили лишь немногие формы.

**Новые лучеперые (*Neopterygii*).** Костные ганоиды (*Holostei*), занимающие промежуточное положение между палеонисцидами и костистыми рыбами, впервые появляются в триасе и в течение среднего мезозоя являются господствующей группой. Но уже с середины мелового периода костные ганоиды становятся все более малочисленными, так что до нашего времени доживают лишь два представителя этой некогда обширной группы — *панцирные щуки* (известные с верхнего мела) и *амия* (известна с юры).

*Костистые рыбы* (Teleostei), отделившиеся, по всей вероятности, от древних костных гаондов еще в конце триаса или начале юры, с середины послеледникового периода начинают быстро увеличиваться в числе, все более и более оттесняя на задний план прочие группы рыб, и наконец в кайнозое приобретают уже полное господство во всех морях и пресных водах земного шара.

**Древние кистеперые и их потомки.** *Кистеперые* (Crossopterygii) были самыми многочисленными из костных рыб девона. По-видимому, они стоят близко к предкам двоякодышащих рыб и, что заслуживает особого внимания, по всем данным, от них, как уже говорилось, произошли земноводные, а следовательно, и весь ствол наземных позвоночных. Ранние кистеперые (рис. 85) имели веретенообразное тело и были пресноводными хищниками, достигавшими почти 1 м длины. Наиболее характерный признак заключался в строении парных конечностей, имевших хорошо развитое мясистое основание, от которого отходили лучи, поддерживающие плавательную перепонку. Внутренний скелет этих плавников состоял из членистой оси, к одной стороне которой причленялись радиалии, т. е. парные плавники были унисериального типа. Хвост был гетероцеркальный, чешуя — космоидная. Спинных плавников имелось два (характерное отличие от палеонисцид). Присутствие внутренних ноздрей указывает на то, что они подкрадывались к добыче. Имелись также ядоносные зубы, у основания которых располагалась железа, выделявшая яд, брызгальце, отверстие для теменного органа и большие зубы с характерными, глубоко вдающимися внутрь дентина складками эмали (*лабиринтодонтные зубы*).

Ранние *двоякодышащие* рыбы (Dipnoi) обнаруживают большое сходство с древними кистеперыми: у них тоже было два спинных, один анальный и гетероцеркальный хвостовой плавники, космоидная чешуя, в общем сходное расположение покровных костей черепной коробки, внутренние ноздри. Но, с другой стороны, верхняя челюсть срослась с черепной коробкой (аустостилия), межчелюстные, верхнечелюстные и зубные кости были уже утрачены и имелись характерные для всех двоякодышащих рыб небные зубные

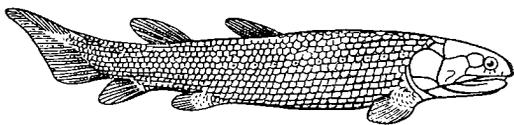


Рис. 85. *Osteolepis* — примитивная среднедевонская кистеперая рыба (по Ромеру)

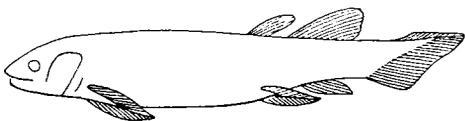
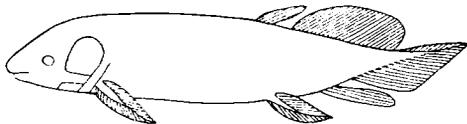
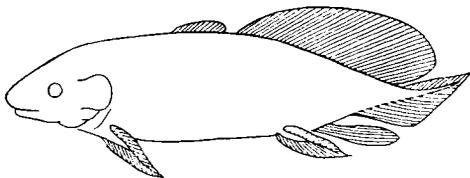
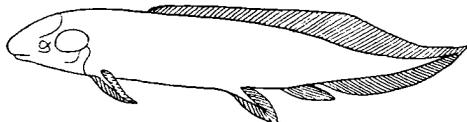
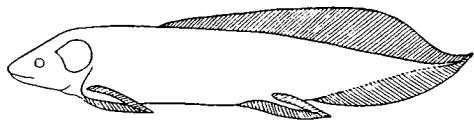
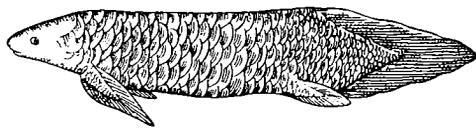


Рис. 86. Эволюционный ряд двоякодышащих рыб от *Dipterus* до цератода (по Абелью), последовательно снизу вверх: *Dipterus valensiensis* (нижний девон), *Dipterus macropterus* (средний девон), *Scaumenacia curta* (верхний девон), *Phaneropleuron andersoni* (верхний девон), *Uroptema lobatus* (нижний каменный уголь), *Neoceratodus forsteri* (современный)

пластинки. Наконец, парные плавники были бисериального типа. Следует, однако, отметить, что некоторые из более поздних кистеперых имели плавники, переходные к бисериальным.

Эволюцию двоякодышащих в настоящее время удалось проследить очень полно, и мы имеем полный ряд, связывающий нижедевонского *Dipterus* с современным цератодом (рис. 86). По-видимому, разделение кистеперых и двоякодышащих протекало в зависимости от различных способов питания: кистеперые оставались рыбающими хищниками, тогда как двоякодышащие перешли на питание главным образом ракообразными и моллюсками, в связи с чем зубы у них слились в пластинки, и они превратились в современные медлительные существа.

**Многоперые (Polypteri).** В ископаемом состоянии неизвестны, строение же их весьма своеобразно. Поэтому об их происхождении можно высказывать лишь более или менее вероятные предположения. Присутствие легких и форма покровных костей черепа сближают их с кистеперыми, от древних представителей которых, по мнению многих исследователей, они и берут свое начало. Однако ряд авторов, опираясь главным образом на отсутствие у многоперых хоан и наличие ганоидной чешуи, сближают их с палеонисцидами в общую группу *Paleopterygii*.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ (ВКЛЮЧАЯ ИСКОПАЕМЫЕ ГРУППЫ)

Класс I. Панцирные, или челюстножаберные, рыбы (*Placodermi*, или *Aphethyidea*).

+ Подкласс I. Панцирные (*Placodermi*).

+ Подкласс II. Акантоды (*Acanthodii*).

+ Подкласс III. Стегоселяхии (*Stegoselachii*).

+ Подкласс IV. Палеоспондилы (*Palaeospondyli*).

Класс 2. Хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*).

+ Подкласс V. Проселяхии (*Proselachii*).

Подкласс VI. Пластиножаберные (*Elasmobranchii*).

Подкласс VII. Цельноголовые (*Holocephali*).

Класс 3. Костные рыбы (*Osteichthyes*).

Подкласс VIII. Лучеперые (*Actinopterygii*, или *Paleopterygii*, *Neopterygii*).

Подкласс IX. Многоперые (*Brachiopterygii*, или *Polypteri*).

Подкласс X. Кистеперые (*Crossopterygii*).

Подкласс XI. Двоякодышащие (*Dipnoi*).

#### ЭКОЛОГИЯ РЫБ

**Главнейшие свойства воды как среды обитания рыб.** Рыбы, подобно всем настоящим хордовым, чисто водные существа, вся жизнь которых протекает в водной среде. Будучи извлеченной из воды, рыба становится совершенно беспомощной и быстро умирает от удушья, следующего за подсыханием ее жабр. Лишь очень немногие рыбы благодаря особым приспособлениям способны оставаться жизнедеятельными вне воды в течение ряда часов.

В водной среде существуют самые разнообразные формы жизни от бактерий и одноклеточных водорослей до млекопитающих. Возможно это потому, что вода обладает рядом своеобразных свойств. Главнейшие из них следующие:

1. Вода прозрачна, и солнечный свет может проникать на глубину нескольких десятков метров, обеспечивая жизнь растений — «зеленого трансформатора солнечной энергии».

2. Никакое другое вещество, кроме воды, не обладает такой большой способностью к растворению органических и неорганических веществ и газов, сама оставаясь в то же время химически инертным. Море и пресные воды обязаны своим солевым составом, без которого не может существовать в них жизнь, именно этой растворяющей силе воды. Растворенный в воде

кислород необходим для дыхания живых организмов, в том числе и рыб. Растворенные питательные соли, углекислота необходимы растениям, за счет которых в конечном итоге существует весь животный мир, ибо, как бы ни были длинны «цепи питания», начальным членом их всегда являются растения.

3. Исключительно важны для жизни термические особенности воды: ее удельная теплоемкость, теплопроводность и расширение перед замерзанием. Известно, что удельная теплоемкость воды равняется  $4180 \text{ дж/кг} \cdot \text{град}$ .

Благодаря этой особенности воды температура водных бассейнов сравнительно постоянна и во всяком случае не может быстро изменяться; то же касается и температуры тела водных организмов, поскольку они окружены водой и поскольку тело их больше чем наполовину состоит из воды.

Для водных организмов крайне важна высокая скрытая температура плавления воды, которую превосходит только аммиак. Действительно, для того чтобы растопить  $1 \text{ кг}$  льда при температуре около  $0^\circ \text{C}$ , надо затратить  $33\,440 \text{ дж/кг}$ , т. е. количество тепла, достаточное для нагревания  $1 \text{ кг}$  воды от  $0$  до  $80^\circ \text{C}$ ; это количество тепла настолько значительно, что отнятие его в обычных условиях природы происходит крайне медленно; вода при ее плохой теплопроводности и при максимальной плотности около  $4^\circ \text{C}$  при достаточной глубине бассейна не вся превращается в лед; температура остающейся подо льдом воды не понижается ниже точки замерзания, и дальнейшее охлаждение выражается только в увеличении толщи льда. Жизнь подо льдом не прекращается, так как при температуре около  $0^\circ \text{C}$  возможны еще очень многие химические процессы, не совершающиеся при более низких температурах.

Теплопроводность воды сравнительно с такими хорошими проводниками, как металлы, незначительна, но она все же выше, чем у других жидкостей; этим, конечно, облегчается выравнивание внутренней температуры организмов.

Исключительное расширение воды при замерзании тоже содействует сохранению жизни в холодных областях земного шара; если бы лед был не легче, а тяжелее воды, то он опускался бы на дно, и зимой донная жизнь в воде более высоких широт не была бы возможна; особенно это повлияло бы на более глубокие бассейны, куда солнечные лучи даже летом не могут проникнуть и где донный лед накапливался бы все более и более из года в год.

4. Вода обладает различным удельным весом в зависимости от ее температуры и солености. В связи с этим в водоемах наблюдается циркуляция воды, обеспечивающая перенос кислорода и биогенных солей на различные глубины.

5. Температура воды в бассейнах, благодаря исключительно высокой теплоемкости воды, колеблется и по часам суток, и по временам года значительно меньше, чем температура атмосферы.

6. Удельный вес воды значительно превышает таковой воздуха и близок к удельному весу тела водных животных, в частности рыб. В то же время вода — легко проникаемая среда для движущихся животных. Благодаря этому многие рыбы проводят всю жизнь в водной толще, совсем не нуждаясь в субстрате.

**Температура воды.** Рыбы принадлежат к животным с непостоянной температурой тела, почти всецело зависящей от температуры окружающей воды. Правда, благодаря усиленному движению и некоторым другим причинам (например, свет, химическое раздражение) температура тела рыбы может несколько повышаться (у тунца даже на  $10^\circ \text{C}$  выше температуры окружающей воды), но затем быстро падает. Благодаря этому температура окружающей среды оказывает очень сильное влияние на ход всех жизненных процессов рыбы. Как правило, при повышении температуры окружающей воды повышается количество потребляемой рыбой пищи, усиливается газообмен, ускоряется темп роста, созревание половых продуктов и т. д.

Однако для рыб каждого вида существуют определенные температурные пределы, выше и ниже которых они жить не могут, а также наилучшие (оптимальные) температуры, при которых все жизненные процессы в организме особей данного вида протекают наилучшим образом. Эти крайние пределы и оптимальные температуры колеблются для рыб чрезвычайно сильно.

Многие тропические рыбы свободно переносят нагревание воды до  $31^{\circ}\text{C}$ , некоторые живут в горячих источниках, температура воды которых достигает  $45^{\circ}\text{C}$  и более. Например, *Syrpinodon macularis* живет при температуре  $52^{\circ}\text{C}$  (Калифорния). При отрицательных температурах воды встречаются многие рыбы полярных вод Арктики (четырёхрогий бычок — *Muocherphalus quadricornis*, полярная камбала — *Liopsetta glacialis*) и Антарктики.

Среди пресноводных рыб *карась* и *далия* могут перезимовывать вмерзшими в ил при условии, если не замерзают их полостные жидкости, т. е. температура не бывает ниже  $-0,2$ — $-0,3^{\circ}\text{C}$ .

Рыбы отличаются также способностью переносить различные пределы колебания температуры. Одни переносят значительные ее колебания и являются *эвритермными* (многие пресноводные рыбы умеренных широт — *окунь*, *щука*, *ерш*, *налим*; большинство видов рыб прибрежной зоны бореальных морей). *Стенотермные* гибнут при небольших отклонениях температуры воды в ту или иную сторону (большинство тропических видов, многие глубоководные и рыбы полярных стран).

Как показали новейшие исследования, рыбы способны улавливать весьма слабые изменения температуры воды, реагируя на колебания температуры в пределах не только десятых, но даже сотых долей градуса. Это свойство имеет для рыб большое значение при ориентировке в пространстве, в частности во время миграций. Так, выяснено, что при ходе в реки *лососи* реагируют на температуру, различающуюся на доли градуса, и придерживаются струй, температура которых отличается от температуры других струй на совершенно ничтожную величину.

Изменения температурного режима влияют на распределение рыб. Для многих рыб известны сезонные перемещения (см. стр. 129), а также изменение ареалов. Например, в годы потепления расширяются к северу ареалы рыб умеренных вод (появление скумбрии, саргана в Баренцевом море, трески у берегов Гренландии).

Известно немало случаев массовой гибели рыб в связи с резким падением температуры воды. Так, в октябре 1930 г. на Дальнем Востоке в районе бухты Нельмы после сильного шторма температура воды сразу упала с  $12$  до  $6^{\circ},2\text{C}$ , следствием чего была массовая гибель теплолюбивой сельди *иваси*. Однако многие теплолюбивые рыбы умеренных широт приспособились к зимнему охлаждению воды, впадая на это время в спячку в так называемых ямах. Здесь они лежат, покрытые слизью, месяцами (на Волге — около 5 месяцев). К таким рыбам относятся *лещ*, *сазан*, *вобла*, *судак*, *сом*.

**Количество кислорода в воде.** Морская вода, как правило, или полностью насыщена кислородом, и даже перенасыщена им (исключения — дефицит кислорода в море — наблюдаются только как частное и притом редкое явление, главным образом в отшнуровавшихся заливах и бухтах). Наоборот, количество кислорода в материковых водах весьма различно. В связи с этим среди пресноводных рыб имеется полный ряд переходов между двумя крайностями. Одни рыбы нуждаются в большом количестве кислорода ( $7$ — $11\text{ см}^3/\text{л}$ ), другие выдерживают очень слабое насыщение воды кислородом (ниже  $4\text{ см}^3/\text{л}$ ) и зимой могут жить даже в воде, содержащей всего  $0,5\text{ см}^3/\text{л}$ . К первым относятся главным образом рыбы холодных быстрых рек. Такова *форель*, обитающая в бурных горных потоках, вода которых всегда насыщена воздухом. Вторые — рыбы стоячих водоемов — *сазан*, *карась*, *лещ*. При повышении температуры растворимость кислорода в воде резко падает, поэтому кислородный режим многих континентальных во-

доемов низких широт неблагоприятен. Рыбы, населяющие эти водоемы, имеют специальные дополнительные органы дыхания атмосферным воздухом (см. стр. 84).

Иногда количество кислорода в материковых водоемах понижается до такой степени, что рыба гибнет массами от удушья. Это явление, весьма распространенное в некоторых стоячих и слабопроточных водоемах СССР, известно под названием *замора*. Обычно замор происходит зимой, когда лед препятствует проникновению кислорода из атмосферы, а имевшийся в воде кислород истрачен на окисление разлагающихся органических веществ. Поэтому для борьбы с зимними заморами в озерах и прудовых хозяйствах обычно делают проруби. Однако при сильных заморах эта мера оказывается мало действенной. Поэтому следует по возможности заранее увеличить проточность озера или пруда.

Особенно велики заморы в Западной Сибири, где они охватывают огромные пространства средней и нижней Оби. Начинается замор обычно в конце декабря — начале января со среднего течения реки и распространяется к северу, достигая к февралю и началу марта низовий. Спасаясь от замора, рыба из Оби уходит в придаточную систему, частично же спускается в Обскую губу, но все же часть рыбы ежегодно гибнет.

Бывают и летние заморы. Причина их — жизнедеятельность обильной водной растительности. Но так как зеленые растения усиленно потребляют кислород только при отсутствии света, то эти заморы случаются лишь в ночное время, и размах их значительно меньше зимних. В тропиках, в связи с богатством растительности, они бывают чаще, чем в умеренном поясе.

Массовая гибель рыбы может происходить и от накопления в воде сероводорода, который появляется в водоемах от гниения органических веществ при недостатке кислорода, а также в результате действия некоторых бактерий на соли, растворенные в воде. В этом отношении особого внимания заслуживает Черное море, соединяющееся с Мраморным мелководным проливом. В связи с этим более соленая вода Мраморного моря, проникая в Черное море, заполняет котловину последнего и не участвует в вертикальной циркуляции, поскольку верхние, более легкие опресненные слои, насыщенные кислородом, не могут опуститься вниз. В результате с глубины 200 м вся вода Черного моря отравлена сероводородом и лишена всякой жизни (если не считать сульфобактерий, существующих и без кислорода).

**Соленость воды.** Морская вода характеризуется главным образом присутствием в ней значительного количества хлористых солей (поваренная соль, хлористый магний), относительно небольшим содержанием сернокислого магния и почти полным отсутствием углекислого и сернистого кальция. В среднем на 1000 частей морская вода содержит 35 частей солей, из которых на долю хлористых приходится около 90%. Наоборот, пресная вода содержит незначительное количество хлористых и лишь следы различных других солей, по преимуществу углекислых и сернокислых.

Соленость воды в различных морях колеблется весьма значительно. Так, в сильно опресненном реками Балтийском море в среднем на 1000 частей воды приходится 7 частей солей, и в Ботническом заливе — даже только 3 части. Наоборот, в Красном море, благодаря сильному испарению, соленость доходит до 45 частей на 1000 частей воды, в заливе же Кара-Богаз-Гол (Каспий) — до 200, что обуславливает отсутствие в нем всякой жизни.

Степень солености воды, в которой могут вообще жить рыбы, весьма различна — начиная от совершенно пресной воды и до солености ее в 70 и более частей на 1000. Одни рыбы выдерживают сильные колебания солености, другие переносят лишь самые слабые. К первым относятся, например, многие *бычки*, живущие в воде, почти лишенной соли, и в воде с содержанием ее до 60 частей на 1000, а также каспийская *морская игла*, обитающая в воде с соленостью от 0,27 до 38 и более частей на 1000 частей воды. Другие, например многие колючеперые рыбы коралловых рифов, выдерживают ко-

лебания солености всего в несколько долей 1‰ соли, а из пресноводных — *лопатоносы*, гибнущие в воде, содержащей всего 0,2—0,3‰ соли.

Значение солености для рыб выражается главным образом в том, что она влияет на плотность воды и на осмотическое давление. Именно разница в осмотическом давлении воды различной солености составляет основную причину, препятствующую переходу рыб из моря в пресную воду и обратно. Лишь сравнительно немногие, преимущественно проходные, рыбы обладают способностью в известные периоды жизни приспосабливаться к различной солености воды.

**Основные экологические группы рыб.** В основу экологической классификации рыб могут быть положены два исходных момента: 1) их отношение к солености воды и 2) их зависимость от места обитания в бассейнах.

По отношению к солености различают следующие основные группы: морских рыб, проходных, полупроходных и пресноводных.

**Морские рыбы** характеризуются тем, что всю жизнь они проводят в морской воде и, будучи перемещены в пресную, как правило, очень быстро погибают. Сюда относятся рыбы подавляющего большинства видов.

**Проходные рыбы** проводят большую часть жизни в море, где они только питаются, размножаются в пресных водах (связано с губительным влиянием соленой воды на их икру). В основной своей массе эти рыбы приурочены к умеренным и холодным областям северного полушария. Примером проходных рыб могут служить большинство *лососевых*, в частности *благородный лосось* и дальневосточная *кета*, почти все *осетровые*, *некоторые сельди*. К проходным рыбам относится и *речной угорь* (несколько близких видов) — почти единственная рыба, живущая в пресных водоемах и идущая для размножения в море.

**Полупроходные, или приустьевые, рыбы** живут в опресненных, прилегающих к устьям рек участках моря, но для зимовки и размножения входят лишь в низовья рек. Так поступают, например, *лещ*, *сом*, *сазан*, *судак* и некоторые другие рыбы низовьев Волги. Эти же рыбы в других бассейнах могут всю жизнь проводить в пресных водоемах. Таким образом, группа полупроходных рыб в значительной мере условна.

**Пресноводные рыбы** постоянно живут в пресной воде и, как правило, в морской и даже осолоненной воде не встречаются.

Исходя из места обитания в бассейне, рыб разделяют на пелагических, или открытого водного пространства, литоральных, или прибрежных, и абиссальных, или глубоководных. Хотя эта классификация применима ко всем рыбам, как морским, так и пресноводным, она может быть проведена особенно четко лишь для морских.

**Пелагические рыбы** обитают в толще воды, начиная от ее поверхности и до глубины в несколько сот метров. Они питаются активно или пассивно плавающими организмами и размножаются (нерестятся) или в толще воды, или у прибрежных отмелей. В связи с тем, что здесь нет укрытий, которыми могли бы пользоваться хищные рыбы при подстерегании жертвы, а добыча — для защиты от преследования, и для тех и других характерна быстрота движений. Этим объясняется, что рыбы открытых водных пространств, как правило, отличные пловцы. Большинство их имеют удлиненное веретенообразное тело, часто с заостренным рылом, например, большинство *акул*, *макрель*, *лосось*, *тунец* (один из лучших пловцов), *сельди*, *треска*. Как примеры сильно специализированных пелагических рыб заслуживают внимания *парусник* (*Istiophorus greyi*), *летучие рыбы* (род *Echsoetatus* и несколько других родов), меч-рыба (*Xiphias gladius*), которая характеризуется сильно развитой верхней челюстью, имеющей вид меча. Меч выполняет гидродинамическую функцию, облегчая быстрое движение в толще воды. Летучие рыбы, главным образом спасаясь от врага, с силой выскакивают из воды, распластав свои широкие грудные плавники и планирующим полетом проносятся над поверхностью моря на расстояние до 200 м и более.

Для пелагических рыб характерна темная, часто синеватая, окраска спины и серебристая — брюха; благодаря такой окраске рыба малозаметна в толще воды при взгляде как сверху, так и снизу. Некоторые же взрослые пелагические рыбы и целый ряд пелагических личинок имеют совершенно прозрачное стекловидное тело, что скрывает их лучше всякой окраски.

Все взрослые рыбы, за ничтожным исключением (например, *луна-рыба*), плавают активно, т. е. относятся к *нектону*. Но среди яиц и личинок рыб встречаются и *планктонные*. При этом пелагические рыбы могут иметь как пелагические, так и тонущие — *демерсальные* яйца, развивающиеся на дне. И икра, и планктонные личинки обладают различными приспособлениями для пассивного плавания. Так, пелагические яйца обычно очень малы и многие из них содержат большую жировую каплю, выполняющую роль поплавка. Некоторые пелагические яйца (*саргана*) и многие пелагические личинки (*луны-рыбы*) снабжены различного рода выростами, увеличивающими их поверхность и тем самым способствующими их парению в воде.

Литорально-придонные рыбы в большей или меньшей степени связаны с побережьем или дном водоема, где они находят себе пищу, различного рода укрытия: камни, щели в коралловых рифах, заросли водорослей, песок и ил, в который они могут зарываться. В связи с большим разнообразием среды их обитания строение литорально-придонных рыб особенно разнообразно. Большинство из них плохие пловцы. Те, которые населяют прибойную зону, часто имеют присоски, представляющие собой видоизмененные брюшные плавники (*бычки, морская уточка*). Присосавшись к камням, они избегают опасности быть выброшенными волной на берег или разбитыми мощными ударами волн о камни. Для рыб, проводящих большую часть жизни на дне, характерно более или менее уплощенное тело с глазами и ртом, направленными вверх (*морской черт, звездочет, скорпена*). Грудные плавники хорошо развиты, ими рыбы опираются о грунт, а у некоторых они превращаются в органы передвижения по грунту (*морской черт, тригла, илестый прыгун*). Плавательный пузырь у многих донных рыб редуцируется (*бычки, многие бычки-подкаменщики*).

Для рыб, придерживающихся дна, но добывающих пищу, плавая у его поверхности, или роющихся в нем, характерны усики, служащие для осязания (*барбулька, различные сомы, пещерный карп* и многие другие *карповые*). Некоторые рыбы, роющиеся главным образом в илистом дне, имеют удлинено-змеевидное тело (*угорь, вьюн, лепидосирен, протоптерус* и некоторые другие). Наоборот, тело обитателей коралловых рифов часто очень сильно сжато с боков, благодаря чему эти юркие рыбки легко скрываются в узких щелях.

Ряд рыб прибрежной зоны может оставаться некоторое время вне воды. Таковы *морские собачки* (*Blennius*), широко распространенные в тропических и умеренных морях. Эти рыбки охотно располагаются в полосе прибоя на камнях, обнажающихся каждый раз при отходе волн. Но особенно замечательны в этом отношении илестые *прыгуны* (*Periophthalmus*) и *анабас* (*Anabas scandens*) (см. стр. 84). Илестые прыгуны (рис. 88) — небольшие рыбки, обитающие у илестых берегов тропических частей Индийского и Тихого океанов. Охотясь за насекомыми, прыгуны вылезают из воды и, пользуясь мускулистыми грудными плавниками, выбирают на прибрежные камни и корни мангровых деревьев, оставаясь на суше по нескольку часов. Такое поведение прыгунов возможно благодаря строению их глаз, способных функционировать на воздухе, влажности береговой атмосферы и сильному развитию кожного дыхания.

Для донных рыб характерна покровительственная окраска под цвет грунта на дне. Ряд литоральных рыб способны изменять окраску в зависимости от цвета грунта. Таковы *скорпены, бычки* и особенно *камбалы* (рис. 89), могущие менять не только окраску, но и рисунок, что происходит рефлекторно через органы зрения. Это доказывается тем, что окраска всего тела соответствует фону, на котором лежит голова, независи-

мо от фона, окружающего туловище, а ослепленные рыбы утрачивают способность изменять окраску. Многие рыбы даже формой тела и различного рода выростами напоминают предметы, среди которых держатся. В зарослях морской травы — зостеры и водорослей, малозаметны *морские иглы* и *морской конек*. Но особенно поразительны в этом отношении австралийский морской конек-тряпичник (*Phyllopteryx eques*, рис. 90) и живущая в Саргассовом море *мраморная антенария* (*Pterophryna tumida*).

Многие из донных рыб откладывают икру на грунт и охраняют ее (*морские собачки*, *пинагор*, *маслюк*, *бычки*), другие мечут пелагическую икру (*морской черт*, *камбала*). Благодаря пелагическим икре и личинкам эти виды расселяются на большой акватории.

**А б и с с а л ь н ы е** рыбы (рис. 91) тоже могут быть разделены на рыб водной толщи и придонных. Все они имеют ряд общих свойств, обусловленных приспособлением к условиям существования на больших глубинах: поэтому их объединяют в одну группу, равноценную предыдущим, хотя резко отграничить от них нельзя.

Главнейшие особенности больших глубин — огромное давление, полное отсутствие солнечного света, неподвижность воды, низкая и постоянная температура ее. При увеличении глубины на каждые 10 м давление увеличивается на  $9,8 \cdot 10^4$  н/м<sup>2</sup>, следовательно, на глубине 5000 м давление должно достигать  $49 \cdot 10^6$  н/м<sup>2</sup>. В последние годы советскими и датскими учеными установлено, что рыбы живут и еще глубже — до самых больших глубин океана 10 000 м, где давление достигает  $9,8 \cdot 10^7$  н/м<sup>2</sup>. Как приспособление к огромному давлению все глубоководные рыбы имеют особое строение тканей и отличаются слабым развитием скелета и мускулатуры. Благодаря проницаемости тканей давление внутри тела рыбы устанавливается столь же высокое, как и наружной среды. Но при быстром извлечении глубоководных рыб на поверхность все тело их уродливо раздувается, внутренности выпячиваются из ротового отверстия, а глаза выходят из орбит. В связи с отсутствием солнечного света глубоководные рыбы или слепы, или наоборот, имеют огромные, часто телескопические глаза, улавливающие слабый свет, испускаемый многими глубоководными животными, в том числе глубоководными рыбами. Кроме того, из-за недостатка солнечного света растительные организмы (водоросли) встречаются в водоемах в живом виде, как правило, не ниже 200 м. Поэтому все глубоководные рыбы — хищники, пожирающие животных, которые обитают выше их. Они служат в свою очередь жертвами более глубоководных видов. Таким образом, имеется как бы длинная цепь организмов до самого дна океана, живущих за счет друг друга. Кроме того, не использованные в поверхностных слоях мертвые организмы непрерывным дождем идут ко дну и подхватываются глубоководными животными, в частности рыбами, из которых многие, по-видимому, всецело перешли на питание трупами.

**Пресные водоемы** бывают различного типа, главнейшие из них — озера и реки. В озерах хорошо развита *пелагиаль*, ее населяют рыбы планктофаги — *снеток*, *ряпушка*, *уклея*, хищники — *судак* и др. Большинство видов держатся в литорально-прибрежной зоне, где хорошо развиты растительные сообщества, богата и разнообразна фауна беспозвоночных — корм молоди и взрослых рыб; в этой зоне обычны *плотва*, *окунь*, *щука*, *язь*, *лещ*, *карась*, *густера*. Типично донными рыбами являются *лещ*, *ерш*, *налим*. Фауна рек по сравнению с озерами более разнообразна. В реках особенно многочисленны по числу видов рыбы зарослей и придонные (*стерлядь*,

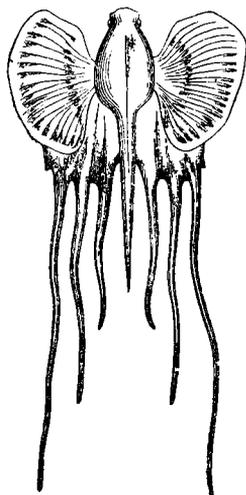


Рис. 87. Личинка морского черта *Lopholophus piscatorius* (из Грассара)

подуст, пескари, елец, усачи, сом). Типичные пелагические рыбы отсутствуют. В толще воды обычны голавль, жерех.

В СССР исключительный интерес представляет ихтиофауна озер Байкал и Севан. Фауна Байкала исключительно богата по числу видов (36). Многие из них — голомянки (2 вида), желтокрылки (2 вида), бычки-подкаменички (около 13) — нигде, кроме этого озера, на земном шаре не встречаются. Эти виды осваивают всю толщу воды, большие глубины и прибрежно-литоральную зону.

В озере Севан фауна рыб по числу видов немногочисленна, но севанская форель образует столь разнообразные экологические формы, что этот вид осваивает почти всю акваторию и большую часть кормовых ресурсов озера.

**Движения и перемещения у рыб.** Основная форма движения у рыб — плавание. У всех рыб, имеющих веретенообразное, обычно в большей или меньшей степени сжатое с боков тело, поступательное движение совершается волнообразным изгибанием всего тела в горизонтальной плоскости. Хвостовой плавник главным образом парализует тормозящее движение конца тела и ослабляет обратные токи. Другие непарные плавники (спинной и анальный) в большинстве случаев играют роль киля, придавая телу устойчивость, тогда как грудные и брюшные плавники служат в основном рулями глубины; с их помощью осуществляются повороты рыбы в горизонтальной плоскости. Лучшие пловцы относятся к рыбам, имеющим этот тип тела. Так, лосось плавает со скоростью 5 м/сек, тунец — 6, а голубая акула — 10 м/сек. Но в отдельных случаях некоторые рыбы могут развивать еще большую скорость. Летучая рыба, например, перед тем как выскочить из воды, плывет со скоростью 18 м/сек, а меч-ры-

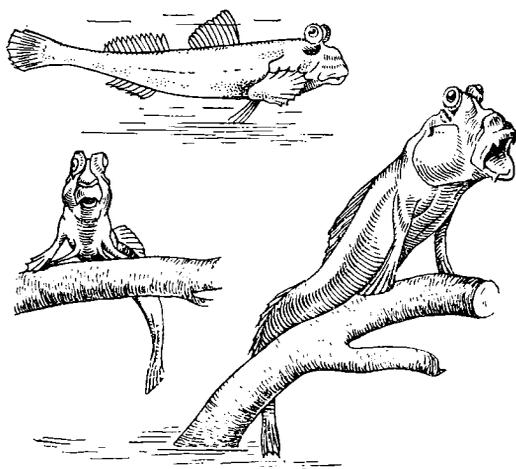


Рис. 88. Илистый прыгун *Periophthalmus*

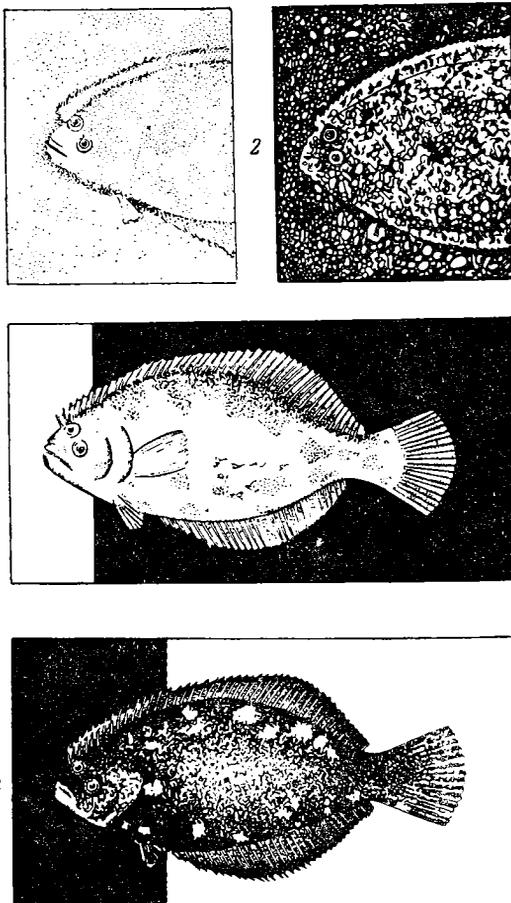


Рис. 89. Изменение окраски камбалы в зависимости от окраски субстрата

ба при нанесении удара длинной верхней челюстью развивает скорость даже до 25 м/сек.

Но у разных рыб, в связи с формой их тела и степенью развития тех или иных плавников, плавание осуществляется весьма различно. Так, у *кузовков* с неподвижным панцирем главную роль в движении играет хвостовой плавник, у *электрического угря* — волнообразные колебания анального плавника в горизонтальной плоскости (рис. 92), у *камбал* — волнообразные движения всего тела, спинного и брюшного плавников в вертикальной плоскости, у *скатов* — такие же колебания грудных плавников (рис. 93), у *морского конька*, плавающего в противоположность предыдущим рыбам в вертикальном положении, — усиленной работой спинного и грудных плавников и

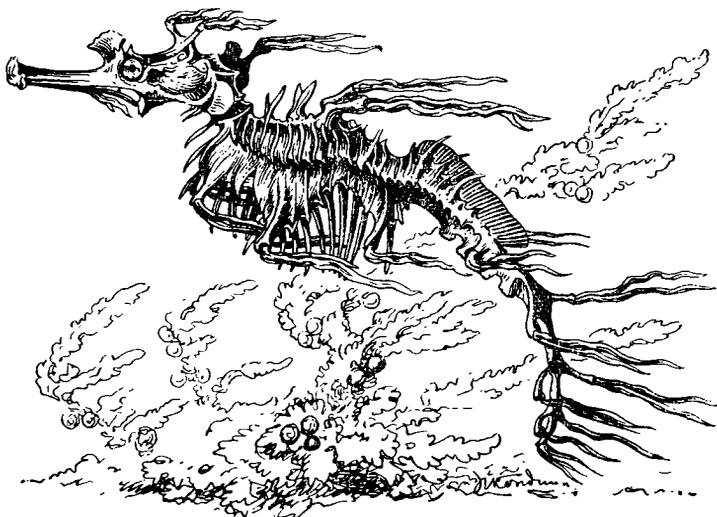


Рис. 90. Тряпичник *Phyllopteryx eques* (сем. морские коньки)

волнообразными движениями конца тела, лишенного хвостового плавника, и т. д.

В течение всей жизни из всех рыб пассивно плавают, по-видимому, только *луна-рыба*. Но временно так же может плавать иглобрюх, когда, набрав воздух в кишечник и раздувшись подобно шару, он носится по воле волн. *Рыба-прилипало* (см. рис. 73<sub>43</sub>), присосавшись головной присоской к какой-нибудь большой рыбе (акуле) или дну корабля, переносится ими порой на значительное расстояние. Наконец, *парусник* (*Istiophorus greyi*), выставив из воды свой очень длинный и высокий спинной плавник, при соответствующем ветре может пользоваться им как парусом.

Некоторые рыбы различных систематических групп пользуются большими грудными плавниками для планирующего полета. Особенного совершенства в этом типе передвижения достигают обыкновенные *летучие рыбы* (*Echsoetus*, см. рис. 73<sub>37</sub>), несколько десятков видов которых широко распространены по тропическим и субтропическим морям. Основным двигателем, дающим начальную скорость при полете, служит хвост. Выскочив из воды, летучая рыба еще некоторое время скользит по ее поверхности, работая хвостом и увеличивая скорость поступательного движения, которое прекращается только тогда, когда рыба вполне отрывается от воды и летит по воздуху. Быстро достигнув высшей точки подъема, она начинает постепенно опускаться, но, достигнув хвостом воды, опять набирает скорость для полета и т. д. Весь полет длится до 18 сек, и рыба за это время со скоростью 7—20 м/сек пролетает до 200 м, но в исключительных случаях может находиться в воздухе до 1 мин и пролететь расстояние до 400 м.

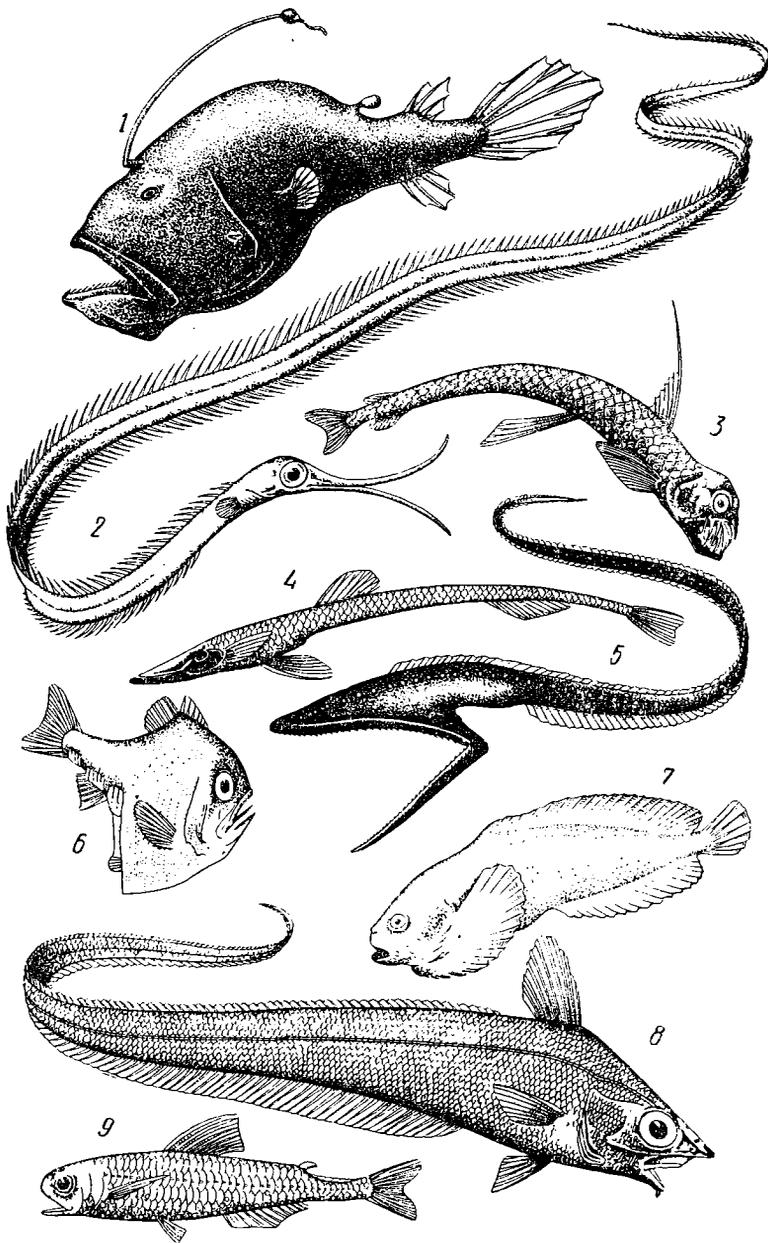


Рис. 91. Глубоководные рыбы:

1 — *Cryptopsarus coesii* (Lophiiformes), 2 — *Nemichthys avocetta* (Anguilliformes), 3 — *Chauliodus sloani* (Clupeiformes), 4 — *Ipnops murrayi* (Scapeliiformes), 5 — *Gastrostomus bairdi* (Anguilliformes), 6 — *Argyropelecus olfersi* (Scopeliiformes), 7 — *Neoliparis mucosus* (Perciformes), 8 — *Coelorhynchus carminatus* (Macruriformes), 9 — *Ceratoscopelus maderensis* (Scopeliiformes)

Ряд донных рыб пользуются для передвижения по дну водоема видоизмененными грудными плавниками. Таковы *многопер*, *илистый прыгун* (*Petiophthalmus*), *морской черт*, *тригла* (*Trigla*). У триглы три передних луча грудного плавника свободны и могут самостоятельно двигаться, выполняя роль ног, тогда как прыгуны и анабас, как уже указывалось выше, способны подолгу находиться вне воды, причем прыгун двигается прыжками, действуя грудными плавниками и хвостом, анабас же ползает по суше при помощи грудных плавников и помогает себе при лазании шипами жаберной крышки.

Некоторые рыбы, имеющие змеевидно-удлиненное тело, например *угри*, *вьюны*, *песчанка* (*Ammodytes*), двигаются в илистом или песчаном грунте

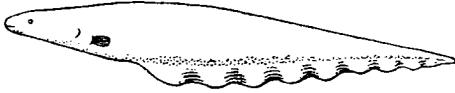


Рис. 92. Движение электрического угря при помощи анального плавника



Рис. 93. Движение ската при помощи грудных плавников

по-видимому, главным образом защитную роль выполняют различного рода шипы, иглы, колючки, столь часто встречающиеся у самых различных рыб. Например, острые плавниковые лучи *ерша*, колючки, покрывающие тело *иглобрюха*, которые торчат во все стороны, когда рыба, набрав в кишечник воздух, раздувается в виде шара, «рога» кузовков и т. д. В тех случаях, когда эти иглы связаны с ядовитыми железами, их роль уже не может возбуждать сомнений. Из рыб, водящихся в морях Советского Союза, весьма действенные ядоносные аппараты имеют *скаты-хвостоколы* (*Trygon*), *скорпены*, близкие к ним *морские окуни* и особенно *морской дракончик* (*Trachipterus draco*). Хвостоколы своей большой зазубренной иглой, сидящей сверху у основания хвоста, могут наносить ранения, опасные для человека. Уколом острых лучей спинного плавника скорпен вызывает у человека жгучую боль, а уколы лучей переднего спинного плавника, особенно же иглы, сидящей на краю жаберной крышки дракона, еще болезненней, и боль не стихает в течение многих часов. Среди тропических рыб имеются еще более опасные, так что раны, нанесенные ими, влекут за собой даже смерть человека.

Электрические органы свойственны ряду рыб, но особенно хорошо развиты они у *электрического угря*, *электрического сома* и *электрического ската*. В то время как у двух последних они служат главным образом для обороны, у электрического угря — в основном для умерщвления добычи: он питается небольшой рыбой, которую сначала поражает электрическим разрядом, а потом съедает. *Пила-рыба* (см. рис. 73<sub>11</sub>) пользуется как для защиты, так и для поражения жертвы своим длинным рострумом, усаженным по краям видоизмененными в большие зубцы плакоидными чешуями.

Защитное значение имеет *стайное поведение рыб*. Образование гнездовых колоний у *амии*, *амурских косаток* — коллективная форма защиты потомства. Рыбы в стае на более далеком расстоянии, нежели одиночные, замечают опасность и чаще могут ее избежать. Иногда стая имеет и непосредственное защитное значение от хищников. Так, *черноморская хамса* при приближении хищника, например *ставриды*, сбивается в плотное скопление и иногда начинает движение по кругу. Пока ставриде не удастся «раз-

дна водоема, извивая свое тело. Обыкновенный угорь таким же образом может передвигаться по суше, перебирая из одного водоема в другой.

**Приспособления к защите и нападению.** Выше указывалось, что окраска рыб в значительной степени соответствует окружающему фону. Это имеет большое значение как для защиты, так и для нападения. Кроме того,

бить» скопление хамсы, схватить одиночную особь оказывается почти невозможным.

Многие хищные рыбы имеют специальные приспособления для более успешной охоты за стайными рыбами, например, *меч-рыба* оглушает и ранит рыб в стае. Некоторые хищные рыбы (*сарганы*, *макрелешуки*) при нападении на стайных рыб в свою очередь собираются небольшими группами.

В качестве защиты рыбы могут использовать других животных. Так, одна маленькая рыбка — *Amphiprion percula* — живет вместе с крупной актинией. Эта рыбка безопасно плавает между стрекательными нитями актинии, проникая и в ее пищеварительную полость, где находит пищу и убежище. Некоторые исследователи предполагают, что своим движением рыба способствует циркуляции воды, тем самым благоприятствуя дыхательному процессу актинии. Как пример нахлебничества, т. е. извлечения пользы только одним сожителем без вреда для другого, можно привести *рыбу-лоцмана* (*Naucrates ductor*), держащегося вблизи акул и, видимо, пользующегося остатками их пищи. Мальки трески и скумбрии постоянно держатся под колоколами медуз, а тропическая рыбка *фиерасфер* (*Fierasfer vermicularis*) прячется в одну из голотурий, вплывая и выплывая через ее задне-проходное отверстие.

**Питание рыб.** Отличительной чертой питания рыб является хорошо выраженная возрастная изменчивость качественного состава пищи. Личинки и мальки всех видов рыб питаются главным образом планктоном, т. е. мелкими, преимущественно микроскопическими растительными и животными организмами, которые в огромном количестве пассивно плавают в толще воды. По мере роста рыбы переходят с одной пищи на другую и тем самым кормовая база вида в целом расширяется, что способствует увеличению его численности.

Взрослые рыбы могут питаться либо крупными объектами — рыбами и другими водными животными (лягушками и даже водоплавающей птицей и т. п.), либо смешанной пищей, преимущественно мелкими беспозвоночными (ракообразными, червями, моллюсками), детритом и фитопланктоном. Первая группа объединяет хищных рыб, вторая — мирных.

Х и щ н ы м и р ы б а м и в пресных водах умеренной зоны являются щука, сом, судак, налим. В низких широтах число хищников увеличивается — пиранья, арапайма, нильский окунь, многопер, китайский окунь, змееголов и др. В морях умеренного пояса хищное питание свойственно акуле-катрану, морскому окуню, треске, атлантическому лососю, горбуше, в тропических морях — тунцам, меч-рыбе, парусникам и др.

М и р н ы е р ы б ы очень разнообразны по характеру питания. Одни из них являются *планктофагами* (в морях — сельди, сардины, анчоусы, шпрот, в пресных водах — снеток, ряпушка), другие — *бентофагами* (в морях — бычки, барабульки, навага, в пресных водах — лещ, сазан, ерш), *детритофагами* (в морях — кефаль, в пресных водах — подуст), *фитофагами* (толстолоб, белый амур), *инсектофагами* (рыба-брызгун). Многие рыбы имеют смешанное питание: наряду с животными организмами захватывают растительные (плотва, красноперка), при этом животная пища может быть представлена мелкими беспозвоночными и рыбой (окунь).

В питании широко распространенных видов наблюдается значительная изменчивость в зависимости от водоема. Так, в питании *плотвы* в озерах Карелии большое значение имеет растительность, а в некоторых водохранилищах — двустворчатый моллюск дрейссена. *Треска* Баренцева моря питается главным образом рыбами — мойвой, сельдью, сайкой и планктонными ракообразными (эвфаузииды и гиперииды). Треска Охотского моря питается характерными представителями дальневосточных морей: из рыб — минтаем, из ракообразных — крабом-стригуном, камчатским крабом; мойва и «капшак» (эвфаузииды, гиперииды) в ее питании почти полностью отсутствуют.

Питание каждого вида отличается и сезонной изменчивостью, и рыбы

Часто совершают пищевые миграции, тесно связанные с перемещением или образованием концентраций кормовых организмов. Так, в питании трески Баренцева моря с февраля по июль большое значение имеют нерестовые скопления мойвы, в летние месяцы треска в массе держится в центральных районах и питается «капшаком», осенью в юго-восточной части — сайкой, а в осенне-зимний период — придонными скоплениями сельди.

Наблюдаются изменения в питании по годам и у трески. Эти изменения обусловлены гидрологическими особенностями, которые влияют как на поведение самой трески, так и на биологию ее основных пищевых организмов, а также обусловлены урожайностью основных пищевых организмов (сельди, «капшака», сайки).

**Половой диморфизм.** Рыбы большинства видов раздельнополы. Гермафродитизм наблюдается у многих представителей семейств Sparidae (*морские караси*) и Serranidae (*морские каменные окуни*), но разновременность соз-

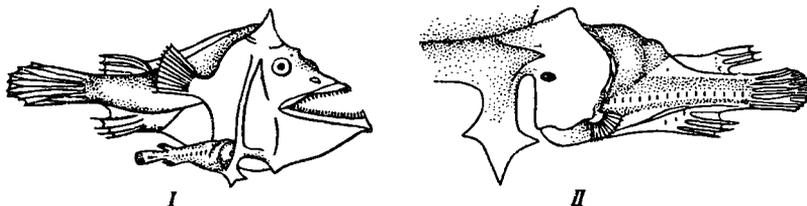


Рис. 94. Рыба-удильщик *Edriolichrus schmidti* (по Солдатову).  
I — самка с карликовым самцом, присосшим к ее жаберной крышке; II — самец в увеличенном виде

ревания мужских и женских половых продуктов устраняет возможность самооплодотворения.

Половой диморфизм у рыб выражен в различной степени у разных видов. Чаще он проявляется в том, что самцы и самки одного возраста отличаются по размерам, поэтому при внешнем осмотре половой диморфизм заметить трудно. У большинства сельдевых, карповых самки крупнее самцов. Самцы дальневосточных лососей и многих видов, охраняющих икру (бычки-ротаны, бычки-подкаменщики, тилапия, лжепескарь) имеют размеры больше, чем самки.

Половой диморфизм более заметен у тех видов рыб, для которых характерно внутреннее оплодотворение. У самцов акул, скатов, у *цельноголовых* внутренние лучи брюшного плавника преобразуются в копулятивные органы — птеригоподии. Анальный плавник самца живородящих карпозубых превращается в гоноподий, у самцов морского окуня, некоторых бычков-подкаменщиков развивается генитальный сосочек.

У самцов линия сильно утолщены наружные лучи брюшного плавника — это имеет важное значение при внешнем оплодотворении икры. Многие самцы костистых рыб отличаются от самок размерами плавников. Грудные и анальные плавники крупнее у самцов мойвы, желтокрылки, некоторых голец. Спинальный плавник сильно увеличивается у *морских мышей* (р. *Callionymus*), хариусов.

Исключительный интерес представляет половой диморфизм у глубоководных рыб — *удильщиков* (сем. *Ceratiidae*). Карликовые самцы этих видов на стадии свободной личинки захватывают своими огромными челюстями участок кожи на теле самки (рис. 94), прирастают к нему и в дальнейшем существуют за счет соков тела самки, но они имеют хорошо развитое сердце и жабры, так что дышат совершенно самостоятельно. Этот удивительный половой диморфизм является необходимым приспособлением, обеспечивающим жизнь вида при значительном рассредоточении популяции на глубинах в связи с недостаточностью кормовых ресурсов.

Незадолго до икрометания у многих видов рыб появляется так называемый *брачный наряд*, исчезающий после нереста. Брачные изменения присущи почти исключительно самцам и только в редких случаях самкам (например, развитие яйцеклада у самок горчаков). К брачному наряду следует отнести появление «жемчужной сыпи» — ороговевших бугорков эпителия на голове и теле многих *карповых*, *чुकучановых*, *сигов*, брачную окраску у рыбака и мойвы, покраснение брюшка у *гольца* — р. *Salvinus* и обычного *гольяна*. Особенно резко проявляется «брачный наряд» у дальневосточных *лососевых*. У самцов этих рыб ко времени нереста окраска становится значительно ярче, челюсти удлинняются и загибаются крючком, зубы увеличиваются, на спине вырастает горб (рис. 95). Причины этих изменений лежат, несомненно, в действии гормонов половых желез, достигающих

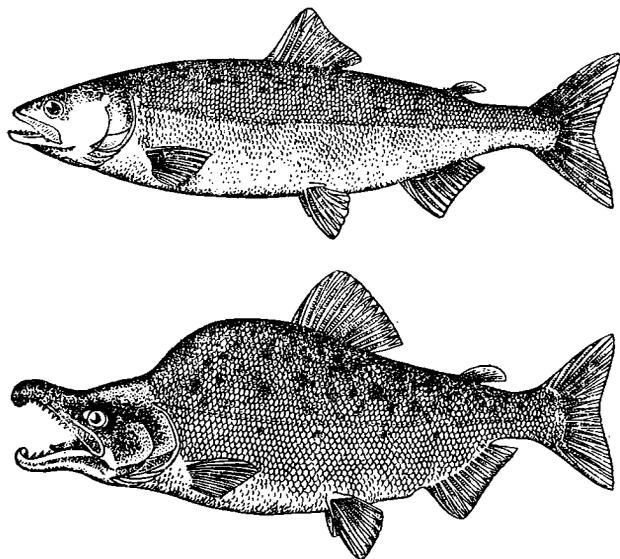


Рис. 95. Брачные изменения у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (из лососевых). Вверху — самец в обычном, внизу — в брачном наряде

наибольшего развития ко времени нереста. Биологические же причины этого явления, т. е. значение «брачного наряда» в жизни рыб, пока не имеют удовлетворительного объяснения.

Поведение самцов и самок в период нереста различно. Известны бои между самцами *петушков* (р. *Betta*), своеобразные ухаживания за самкой у рыб-попугаев, охрана икры самцами. У многих бычков в период нереста самцы начинают издавать характерные звуки.

**Половозрелость, плодовитость и время нереста.** У двоякодышащих и всех костных рыб, за исключением очень немногих костистых, наблюдается внешнее осеменение, наоборот, у всех хрящевых (за несколькими исключениями) — внутреннее осеменение.

Рыбы разных видов достигают половой зрелости в различном возрасте: мелкие *карпозубые* через 2—3 месяца, *белуга* в 15—18 лет. Обычно рыбы, которые живут долго и достигают больших размеров, созревают в более старшем возрасте, чем мелкие. Рыбы средних широт после наступления половой зрелости размножаются, как правило, ежегодно, но большинство осетровых — через год, иногда и реже. Многие тропические рыбы нерестятся по нескольку раз в год. Некоторые рыбы (например, *угорь*, дальневосточные *лососевые*, *сельдь-черноспинка*, байкальская *голомянка*) размножаются лишь раз в жизни, погибая после первого нереста.

Число сперматозоидов у рыб чрезвычайно велико, так что один самец может оплодотворить многие сотни и даже тысячи икринок. Например, самец *леща* весом 250 г содержит около 156 биллн. сперматозоидов. Количество икры у разных рыб весьма различно, но в общем оно тоже очень велико: так, у *трески* и *угря* число икринок у одной самки доходит до 8—10 млн., а у *луны-рыбы* до 300 млн. Как общее правило, чем больше вероятность гибели икры, тем в большем количестве она откладывается, и наоборот. Так, *трехиглая колюшка*, самец которой охраняет яйца и молодь в гнезде, откладывает всего 80—100 икринок. Различают икру пелагическую и демерсальную.

**Пелагические яйца** не прилипают к подводным предметам и свободно плавают. Они обычно мелки и часто содержат большую жировую каплю, уменьшающую их удельный вес и играющую роль поплавка, а также различного рода нитевидные выросты, препятствующие их погружению. Пелагическая икра встречается главным образом у морских рыб, например у многих *сельдевых*, *кефали*, *макрели*, *луны-рыбы*, даже у ряда типично донных: *тресковых* и *камбаловых*.

В пресных водах пелагическую икру выметывают некоторые проходные рыбы — *сельдь-черносинка*, *аральский усач* и виды рыб, обитающих в крупных реках Юго-Восточной Азии — *верхогляд*, *желтоцек*, многие *пескари*. Плавучесть пресноводной пелагической икры создается благодаря наличию желткового (перивителлинового) пространства и обводнению наружной оболочки.

**Демерсальные яйца** имеют клейкую оболочку; они прилипают к камням, водорослям и другим подводным предметам или друг к другу. Они сравнительно крупные и тяжелые (что зависит от большого количества желтка) и идут ко дну или же опускаются на такую глубину, где удельный вес яиц равняется удельному весу воды. Демерсальная икра свойственна главным образом пресноводным рыбам, а из морских — преимущественно формам, обитающим в прибрежной зоне, например *бычкам*.

Пресноводные рыбы чаще откладывают икру на различный субстрат, и развитие ее происходит при разном содержании кислорода, разной температуре и т. д. Среди пресноводных рыб различают несколько экологических групп по характеру размножения и развития икры:

*литофилы* откладывают икру на камни, большей частью речные и проходные рыбы (гольян, подуст, рыбец, осетровые, лососевые);

*фитофилы* откладывают икру на растения, большей частью озерные рыбы (плотва, линь, карась);

*псаммофилы* откладывают икру на песок (пескари в реках);

*остракофилы* откладывают икру в мантийную полость двустворчатых моллюсков (горчаки);

*индифферентные к субстрату* развешивают икру в виде лент на стеблях тростника, затонувших карягах и других подводных предметах (окунь).

Нерест у разных рыб происходит в различное время года: осенью и зимой (например, *лососи*, *сиги*), весной (*окунь*, *щука*), летом (большинство *карповых*).

Сезонность нереста хорошо выражена в умеренных зонах в связи с ходом фенологических явлений в водоемах. В более низких широтах сезонность размножения выражена очень слабо.

**Забота о потомстве.** Большинство рыб не проявляет «заботы» об отложенной икре, но некоторые рыбы представляют в этом отношении исключение. Так, самка *лососевых* рыб очищает в месте будущего нереста дно реки от ила. Затем, действуя хвостом, устраивает продолговатую яму, в которую и мечет икру порциями по мере ее созревания. Оплодотворенную икру самка боковыми движениями тела и хвоста забрасывает песком и гравием, двигая так называемый нерестовый бугор, на который течение наносит еще больше песка. Таким образом, икра и мальки на ранних стадиях развивают-

ся, защищенные песком от многочисленных врагов, а во многих случаях и от промерзания.

У некоторых рыб самцы берут на себя заботу об отложенной самкой икре, охраняя ее, а самец *трехиглой колюшки* (см. рис. 73<sub>38</sub>) строит из водорослей, скрепляя их клейким выделением желез, шарообразное гнездо с двумя выходами. В это гнездо он загоняет самок, тут же оплодотворяет выметанную ими икру и продолжает поступать так, пока гнездо не наполнится икрой. После этого он располагается над ним и, усиленно двигая грудными плавниками, вызывает циркуляцию воды, что способствует развитию икры. По вылуплении молоди самец оберегает ее, бросаясь на врагов, даже значительно превышающих его самого размерами.

Забота о потомстве проявляется не только в защите икры от поедания рыбами других видов, но и в создании в гнезде определенного режима, прежде всего кислородного. На озере Байкал были проведены наблюдения за

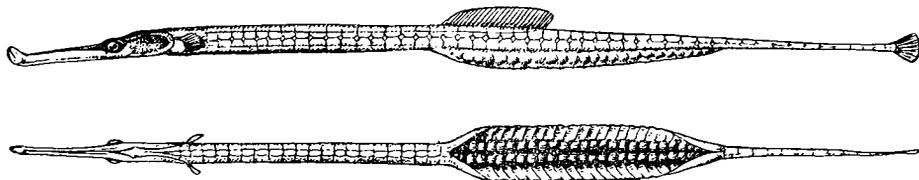


Рис. 96. Самец морской иглы с яйцевым мешком. На нижнем рисунке мешок открыт и видна икра

развитием икры в кладках *каменной широколобки* (*Paracottus kneri*) после того, как выловили самцов, их охраняющих. Оказалось, что часть кладок была уничтожена различными беспозвоночными, икра в других кладках покрылась толстым слоем ила и погибла. Самец, охраняющий икру, движениями грудных плавников аэрирует окружающую воду, удаляет с икры оседающий ил.

В водоемах тропической зоны необходимый для развития икры кислород в достаточном количестве имеется только в верхних слоях воды. Многие обитающие в таких водоемах рыбы (*макропод*, *гурами*) строят плавучие гнезда из пузырьков воздуха, которые располагаются близ поверхности воды под листьями водорослей. В это пенистое гнездо самец перемещает оплодотворенную икру, охраняет ее и своими движениями возбуждает ток воды.

У самцов *морских игл* (рис. 96) и *морских коньков* на нижней стороне вдоль брюха образуются две продольные кожистые складки, в которые самки (обычно несколько) мечут икру. Когда пространство между складками заполняется икрой, края их у морских коньков срастаются, образуя замкнутую камеру. В стенках ее развивается богатый кровеносными сосудами слой, по-видимому, доставляющий икре, а позже малькам питательные вещества. После того как желточный пузырь у мальков всосется, камера раскрывается, и мальки покидают ее.

Самец *пинагора* (*Cyclopterus lumpus*) не только охраняет отложенную самкой икру, но в случае ее подсыхания во время отлива плещет на нее хвостом и поливает водой изо рта, а по выходе мальков охраняет их, и мальки при опасности облепляют его со всех сторон, пользуясь при этом брюшными плавниками, видоизмененными в присоски.

У самки сомика *аспреди* (*Aspredo levis*) ко времени нереста кожа на брюхе становится губчатой, и рыба, нажимая брюхом на оплодотворенную икру, вдавливая ее себе в кожу. Впоследствии в каждой икринке вырастает особый, богатый кровеносными сосудами стебелек, который питает икринку. По выходе мальков эти стебельки отмирают, и кожа на брюхе рыбы приобретает нормальное строение.

У самки *горчака* (*Rodeus sericeus*, из семейства карповых, широко распространен в европейской части Союза и на Дальнем Востоке) перед нере-

стом вырастает тонкий длинный яйцеклад, при помощи которого рыбка откладывает икру в мантийную полость (через сифон) двусторчатого моллюска — беззубки или перловицы. Самец горчача, находящийся поблизости, выливает молоки около моллюска, в которого самка отложила икру, и моллюск с водой втягивает их в мантийную полость. Оплодотворенная икра претерпевает дальнейшее развитие в жабрах моллюска, из которых выходит вполне сформировавшаяся молодь.

Наконец, самцы ряда тропических рыб вынашивают икру во рту (рис. 97), а некоторые там же держат и молодь.

**Живорождение и откладывание яиц.** Среди костных рыб живорождение встречается как редкое исключение. Так, небольшая с удлинённым телом *бельдюга*, водящаяся в Балтийском и Северных морях, рождает от 100 до

300 детенышей (рис. 98). К живородящим костистым рыбам относятся также байкальская *голомянка*, тропическая рыбка *меченосец*, *гулли* и *гамбузия* из карпозубых, морская *окунь* и некоторые др.

Среди хрящевых рыб только немногие формы, в частности *полярная акула*, представляют исключение и мечут многочисленную мелкую икру, все же прочие хрящевые рыбы либо откладывают большие, уже оплодотворенные яйца, богатые желтком и заключенные в толстостенные капсулы, либо рождают живых детенышей. При этом многие акулы и скаты прикрепляют яйца к водорослям при помощи нитей, отходящих от четырех углов капсулы: пока яйцо

Рис. 97. Самец *Arogon semilineatus* из окунеобразных с икрой в ротовой полости, наверху отдельные икринки на разных стадиях развития

лишь частично вышло из половых путей, самка, плавая, закручивает нити вокруг водорослей, а затем движением вперед выводит наружу все яйцо. Благодаря тому, что яйцо находится в подвешенном состоянии, оно колеблется водой, что способствует газообмену между яйцом и средой, а окружающие водоросли маскируют его.

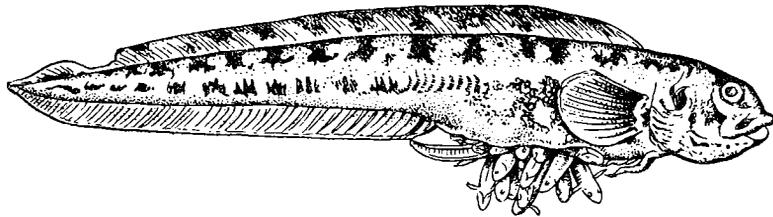


Рис. 98. Самка *бельдюги* (*Zoarces viviparus*) в момент рождения детенышей

Живорождение распространено среди хрящевых рыб даже шире, чем откладывание яиц, и имеет место как у акул, так и у скатов. У большинства живородящих рыб зародыш первоначально питается за счет желтка яйца, но позже стенки расширенной части яйцевода (так называемая матка) начинают выделять особую питательную жидкость, которая проникает внутрь зародыша или через рот, или через брызгальца по волосковидным выростам, отходящим от стенок яйцевода. У некоторых же акул образуется своеобразная желточная плацента: богатые кровеносными сосудами складки и выро-

сты желточного пузыря зародыша входят в тесную связь с подобными же образованиями стенок матки, и между сосудами матери и сосудами желточного пузыря зародыша устанавливается обмен веществ.

**Личинки.** Многие рыбы по выходе из икры настолько сильно отличаются от взрослых особей, что их с полным основанием следует рассматривать как личинок. Таковы личинки угря, отличающиеся высоким, сжатым с боков, совершенно прозрачным телом, большими глазами и присутствием на челюстях особых личиночных зубов. Отличия их от взрослых угрей настолько велики, что долгое время их считали не только за особый вид, но даже род (см. рис. 73<sub>34</sub>). Крайне своеобразна личинка морского черта, ведущая пелагическую планктонную жизнь, чему способствуют широкие выросты, поддерживающие ее тело во взвешенном состоянии (см. рис. 87). Очень своеобразны личинки камбал, имеющие в отличие от взрослых симметричное тело и плавающие не на боку, а обычным для рыб способом. Они имеют наружные перистые жабры, как личинки лепидосирена, протоптеруса и многоперых рыб.

**Рост и возраст.** По мере роста рыбы, как и все организмы, претерпевают изменения двух родов: изменяются как форма, так и размеры животного, т. е. происходит развитие *формы* и *рост массы*. Обычно эти два явления идут параллельно друг другу, но бывают и исключения.

Так, при переходе личинок в молодых угрей происходит развитие формы, но не рост массы, которая сильно уменьшается; во время нерестового хода у лососей тоже происходит развитие формы, масса же уменьшается. Рост массы рыбы протекает неравномерно и зависит во многом от ее питания: летом, когда рыба усиленно питается, она растет быстро, зимой же рост ее задерживается.

Неравномерность линейного роста сказывается на скорости роста чешуи и костей. Зоны ускоренного роста сменяются зонами замедленного роста и в результате образуются так называемые годовые кольца. По числу колец можно определить возраст рыбы. Более того, по относительной ширине летних колец можно судить — хорошо или плохо росла данная рыба за ряд предшествующих лет. Эти вопросы имеют как большой теоретический интерес, так и огромное практическое значение, давая возможность узнать, в каком возрасте рыба данного вида становится половозрелой, в каком водоеме лучше питается и т. д. Например, этим способом было установлено, что *судак* мечет икру на третьем году жизни; северная часть Каспийского моря благоприятнее для молодых *лещей*, а южная — для более старых.

Наличие прямой зависимости между длиной рыбы и размером ее чешуи позволяет по ширине годовых колец рассчитать скорость роста за предыдущие годы (рис. 99). Для этого «обратного» исчисления употребляются особые приборы. Рыбы растут в течение всей жизни, но ближе к старости скорость роста замедляется. Однако для рыб каждого вида существуют свои пределы роста и продолжительности жизни. Вообще рыбы могут жить очень долго; так, *белуга* (из осетровых рыб) достигает возраста 120 лет, а возможно и более; арктические *камбалы*, судя по костям, могут жить по крайней мере до 60 лет, треска — до 15 лет, но многие мелкие рыбы живут только один год.

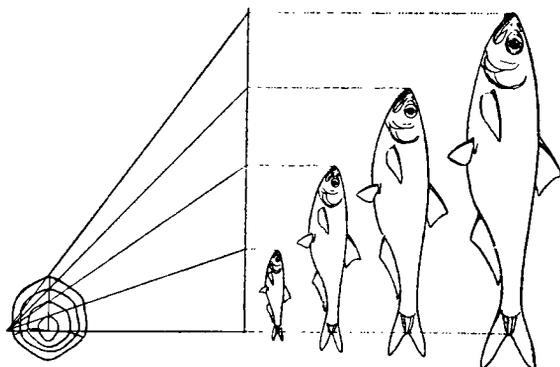


Рис. 99. Соотношение между скоростью роста рыбы и ее чешуи

**Возрастной состав и динамика численности.** Численность любого вида рыб не остается постоянной, на ее величину влияют многие факторы: ухудшение или улучшение условий нереста, эпизоотии, сокращение или расширение кормовой базы. Так, размеры улова судака в Азовском море непосредственно зависят от успешности его нереста, а на численность тюльки влияет численность судака, который ею питается. На величины уловов трески в Северной Атлантике оказывают влияние периодические колебания температуры Гольфстрима.

Скорость роста и время наступления половой зрелости имеют большое значение для восстановления численности стада рыб. Численность видов с коротким жизненным циклом (снеток, хамса), у которых половозрелая часть стада состоит из небольшого числа возрастных групп, может колебаться в значительных пределах. Так, неблагоприятные условия жизни одной возрастной группы оказывают заметное влияние на всю популяцию. Но в связи с тем, что особи этих видов рано достигают половой зрелости, их численность восстанавливается быстро. Если в силу каких-либо причин снижается численность видов с длинным жизненным циклом (*суповая акула, осетр, белуга*), особи которых достигают половой зрелости поздно, восстановление численности таких видов идет медленно.

Немаловажную роль при восстановлении численности играет изменение скорости роста. Снижение численности часто сопровождается повышением обеспеченности пищей оставшейся популяции, в результате повышается темп роста, несколько ускоряется темп полового созревания, повышается плодовитость и все это также способствует восстановлению численности.

При организации промысла необходимо учитывать биологические особенности и анализировать возрастной состав уловов. Если в уловах увеличивается удельный вес неполовозрелых рыб или промысел базируется на впервые созревающих возрастных группах, значит, имеет место перелов. Напротив, большой процент в уловах старших возрастов указывает на возможность интенсификации лова данного вида. Изучение закономерностей динамики численности рыб является необходимой теоретической базой для правильной организации рыбного промысла.

**Миграции рыб.** Лишь немногие рыбы ведут вполне оседлую жизнь; громадное же большинство рыб предпринимает более или менее далекие *миграции*. Эти миграции бывают пассивными или активными. При этом один и тот же вид в разном возрасте может мигрировать то пассивно, то активно. В первом случае рыбы переносятся течением, во втором они передвигаются активно, следуя большей частью против течения.

**П а с с и в н ы е м и г р а ц и и** особенно распространены у молодых рыб. Так, личинки *норвежской сельди*, вышедшие из икры у западных берегов Норвегии, подхватываются Атлантическим течением и уносятся вдоль северных берегов Скандинавии на 800—1000 км. Значительно более длинный и долгий путь совершает в молодости *речной угорь*, который в стадии личинки переносится Гольфстримом с места нереста — от Саргассова моря — через весь Атлантический океан к берегам Европы, причем этот путь длится целых 3 года. Проследим его несколько подробнее. Личинки угря, вышедшие из икры на глубине 1000 м и имеющие длину всего лишь 5—7 мм, медленно всплывают в верхние слои воды, где подхватываются Гольфстримом. В первый год своего странствования личинки достигают в среднем 25 мм, на второй — 52 мм, на третий — 75 мм и вблизи берегов Европы превращаются в небольших угрей, которые лишь на четвертом году жизни уже активно входят в реки (рис. 100).

К пассивным же миграциям можно отнести скат молодых проходных рыб, а также взрослых рыб, выметавших икру, по рекам в море, хотя это движение совершается отчасти активно.

**А к т и в н ы е м и г р а ц и и**, имеющие еще большее распространение, чем пассивные, обусловлены тремя основными причинами: питанием, размножением (нерестом) и зимовкой. В связи с этим различают: кормовые,

нерестовые и зимовочные миграции. Однако они неразрывно связаны друг с другом, представляя собой лишь звенья одного жизненного цикла.

Кормовые миграции, т. е. миграции в поисках пищи, широко распространены среди рыб. Примером могут служить миграции *трески*; истощенные после икрометания рыбы движутся от западных берегов Норвегии на восток вдоль берегов Мурмана, усиленно питаются по пути мойвой, сельдью, крабами и креветками. В некоторые годы треска доходит до Новой Земли, после чего отправляется обратно к месту нереста. Более или менее значительные кормовые миграции предпринимают *кефаль*, *сельди*, *сардины*, *шпроты* и ряд других стайных рыб.

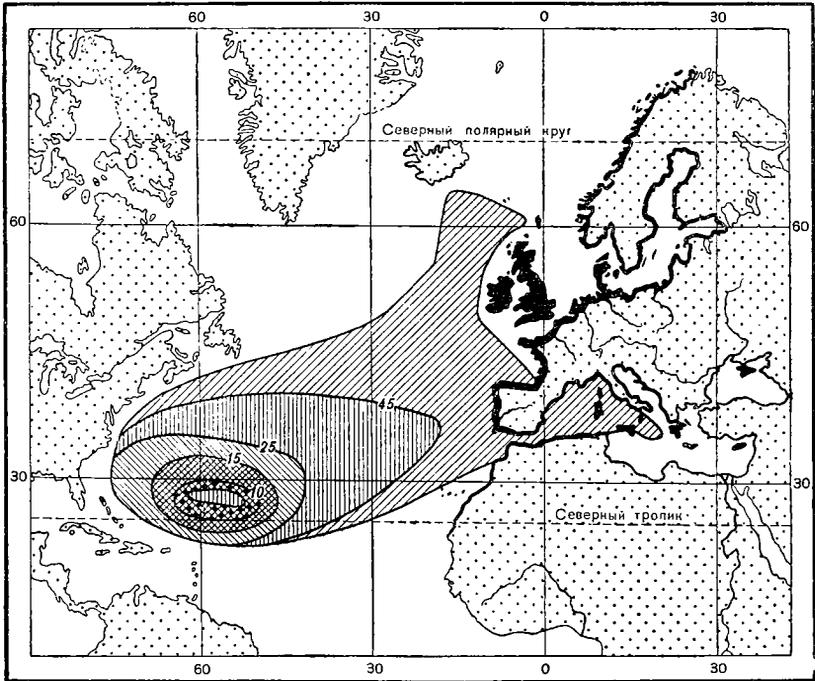


Рис. 100. Карта распространения личинок европейского речного угря в Атлантическом океане. Густо заштрихованное место — область икрометания европейского угря в Саргассовом море. Цифры обозначают среднюю длину личинок угря в мм. Линиями покрыта область Атлантического океана, где встречаются личинки угря; за ее границей к востоку встречаются угри на стадии метаморфоза. Черная полоса, окаймляющая берега, — область распространения угря в реках

Зимовальные миграции, т. е. миграции рыб на зимовки, осуществляются многими рыбами; например, *сазан*, *лещ*, *судак*, *сом* и другие переключиваются в дельты Волги, Урала, Куры и других больших рек, где поздней осенью собираются в громадных количествах в глубоких местах — так называемых ямах. Здесь они проводят зиму в малоподвижном или неподвижном состоянии.

Нерестовые миграции осуществляются многими видами рыб. Примером нерестовых миграций могут служить странствования дальневосточных лососевых — *кеты* и *горбуши*. В определенное время летом и осенью эти рыбы огромными стаями в десятки и сотни тысяч особей входят из Тихого океана в устья дальневосточных рек и движутся по ним вверх на сотни, даже тысячи километров (в некоторых случаях свыше 2000 км). При этом рыбы идут сплошной массой, преодолевая на своем пути силу течения и различные препятствия в виде порогов, водопадов, через которые они делают прыжки до 4 м высоты. Шум и плеск этой лавины слышны еще

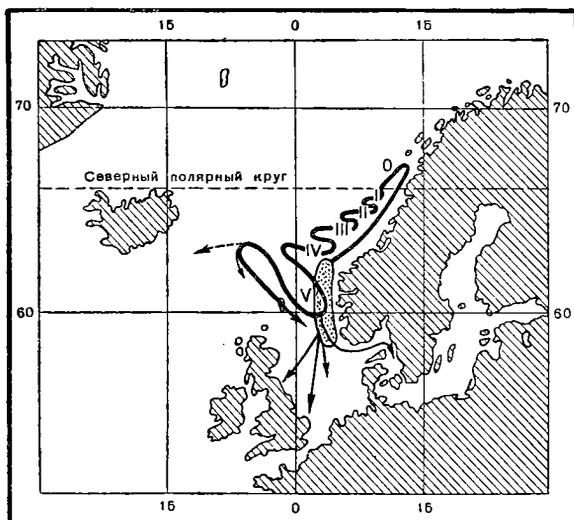


Рис. 101. Карта миграций норвежской сельди (по Шмидту). Покрытое точками пространство у берегов южной Норвегии — место икрометания, от которого личинки сельди несутся течением к Лофотенским островам, отмеченным значком O. Молодь сельди — однолетки (I), двухлетки (II), трехлетки (III) и четырехлетки (IV) — совершают обратный путь, то подходя к берегам, то удаляясь от них. Взрослая сельдь (V), оказавшаяся у места икрометания, совершает затем миграции, отмеченные стрелками как к северу, так и в область Северного моря

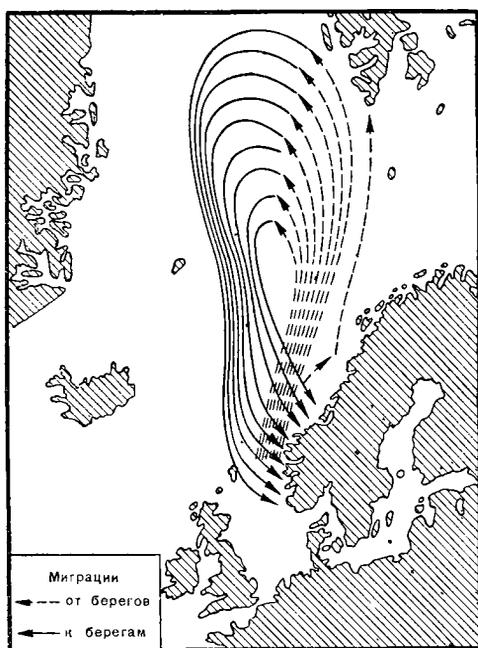


Рис. 102. Схема годовых миграций взрослой сельди от берегов и к берегам Норвегии (по Леа)

издали. Вода в реке пенится, как в котле, от массы сталкивающихся между собой и выпрыгивающих рыб. Всюду видны головы и спинные плавники. Войдя в реку, рыба перестает питаться и живет исключительно за счет запасов собственного тела. Подходит она к реке упитанной, с блестящей светлой чешуей, но по мере хода постепенно темнеет, мышцы ее теряют свой ярко-красный цвет, бледнеют, и к моменту нереста рыбы становятся почти черными, тела их сплюсциваются с боков и покрываются ранами и язвами, жир исчезает, мышцы становятся дряблыми. Выметав же половые продукты, рыбы теряют последние силы, уже не могут сопротивляться течению, которое несет их вниз, ударяя о камни и выбрасывая полумертвых рыб и их трупы на берег. Явление это получило удачное название «кочевания на смерть», так как вся рыба, вошедшая в реку, гибнет. Таким образом, дальневосточные лососевые размножаются лишь один раз в жизни.

До постройки гидроэлектростанции громадные расстояния во время нерестовых миграций покрывали и некоторые рыбы, движущиеся из Каспийского моря в Волгу и ее притоки. Так, *осетры* поднимались от устья Волги в Каму, проделывая до 2000 км, а *белорыбца* проникала по Волге в Каму, а из Камы в Белую и ее притоки, совершая общий путь до 3000 км.

Еще длиннее путь обыкновенного *угря*, идущего нереститься из всех рек Европы в западные районы тропической части

Атлантического океана, что составляет несколько тысяч километров. Большую часть жизни угорь проводит в пресных водоемах (реках, озерах), но в возрасте 6—9 лет, достигнув половой зрелости, он начинает двигаться к месту нереста и претерпевает изменения, выражающиеся в изменении окраски, приобретающей серебристый блеск, в увеличении глаз и утолщении кожи, на что требуется 3—4 месяца. Достигнув Саргассова моря (см. рис. 100), угри на глубине 1000 м мечут икру и молоки, после чего, по-видимому, все особи гибнут.

Другим примером могут служить миграции *норвежской сельди*. Эта рыба нерестится вдоль западных берегов Норвегии, после чего уходит либо к северу, либо в область Северного моря, вышедшая же из икры молодь подхватывается Атлантическим течением и уносится к северо-востоку. Во время этого пути она превращается в молодых сельдей, которые начинают обратный путь уже против течения и движутся в этом направлении по извилистой линии, то приближаясь к берегу, то отдаляясь от него, в течение четырех лет. Дойдя до нерестилищ уже половозрелой, сельдь переходит «океаническую» стадию своей жизни, т. е. начинает жить уже в открытом океане, но ежегодно совершает нерестовые миграции к западным берегам Норвегии (рис. 101 и 102).

Вертикальные миграции рыбы совершают, передвигаясь из поверхностных слоев воды в глубину и обратно. Вертикальные миграции связаны или с перемещениями кормовых организмов или с периодом размножения и зимовки. В период зимовки многие рыбы (*сельдь, треска, хамса, кильки* и др.) погружаются в более глубокие слои воды. Атлантические сельди в период размножения опускаются в придонные слои, а в период нагула держатся в поверхностных слоях.

Миграции рыб имеют огромное практическое значение. Их изучение за последние десятилетия сделало исключительные успехи, главным образом благодаря тому, что стал применяться метод детального изучения расового состава путем мечения, для чего употребляются особые пластмассовые или металлические метки.

**Причины и происхождение нерестовых миграций.** Нерестовые миграции рыб представляют собой исторически выработавшееся биологическое приспособление, снижающее процент гибели икры и молоди. Проходные рыбы, идущие на икрометание из морей в реки, уходят в места, где меньше врагов, питающихся их икрой и молодь. Подтверждением того, что в пресных водах северных и умеренных широт икра и молодь находятся в большей безопасности, служит тот факт, что здесь только 15,6% видов охраняют свое потомство, в то же время в морях Дальнего Востока — 30%, а в Каспийском море — 70% (Васнецов). О том же свидетельствует в десятки раз более низкая плодовитость проходных рыб по сравнению с морскими. Таким образом, миграции проходных рыб представляют собой биологическое приспособление, особую форму заботы о потомстве.

Кажутся исключением описанные выше миграции угря из рек в море. Однако место икрометания угря в Саргассовом море — место, наиболее бедное хищниками, питающимися икрой, во всем Атлантическом океане.

В северных и умеренных широтах Северной Америки проходные рыбы также идут на икрометание из морей в реки, и здесь имеет место такое же соотношение видов, охраняющих и не охраняющих свое потомство, а также относительно низкая плодовитость проходных рыб, как и в Евразии. Напротив, в тропиках, в частности в озерах Центральной Африки, картина как раз обратная: число видов, охраняющих свое потомство, в пресных водах больше, чем в море. Однако это исключение лишь подтверждает правило, ибо нерестовые миграции рыб в реки тропических широт неизвестны.

Процесс появления и эволюции нерестовых миграций, как всякое приспособление, развивался в процессе естественного отбора различно у разных видов и групп рыб в связи с особенностями их биологии. В одних случаях

происходило постепенное передвижение мест нереста из морей в реки, в то время как районы питания взрослых рыб оставались прежними, что имело место, видимо, у некоторых *морских окуней* (Васнецов); в других случаях происходил обратный процесс выселения взрослых рыб на новые места питания, в то время как места нереста оставались прежними (вероятно, *осетровые* и *лососевые*). При формировании миграционных путей определенную роль могли играть изменения, происходившие в водоемах в геологические периоды: регрессии и трансгрессии моря, изменения в бассейнах, которые служили причиной постепенного удлинения миграционных путей или изменения их направления.

Возникает вопрос, чем руководствуется рыба, идя по определенным путям на места нереста, отстоящие от мест нагула иногда на тысячи километров? Несомненно, внешними раздражителями, на которые у рыб исторически выработались определенные сезонные реакции. Такими раздражителями могут быть самые различные условия среды. Проходные *лососевые* по мере движения из открытого моря к предустьевым пространствам и далее к самим рекам, видимо, руководствуются постепенными изменениями химизма воды и в первую очередь — солёности. Что касается *угря*, то, напротив, он руководствуется все более и более повышающейся солёностью и температурой океана. Места нереста угря, расположенные в Саргассовом море, являются самыми теплыми и солёными местами Атлантики, причем температура и солёность в океане повышаются к Саргассову морю постепенно. Следовательно, из каких бы мест побережья Европы ни вышли угри, они должны кратчайшим путем прийти к местам своего нереста.

**Роль рыб в общем круговороте веществ.** Рыбы представляют крайне важное звено в переработке той колоссальной энергии, которую накапливают водные растительные и животные организмы, и вообще их роль в общем круговороте веществ в природе исключительно велика. Практически они связаны со всеми группами организмов, начиная от бактерий. Погибни рыба, и жизнь на земле подверглась бы очень серьезным изменениям. Особенно велико значение рыб в пищевых целях.

Вода занимает около 70% всей поверхности земного шара, и в воде сосредоточена главная масса растительных организмов (около  $10^{15}$ — $10^{16}$  *т*), служащих исходной пищей для всех гетеротрофных организмов. Фитопланктон, развивающийся в определенные периоды года в колоссальных количествах, поедается зоопланктоном, который в свою очередь потребляется многими животными, в том числе и наиболее многочисленными планктоноядными рыбами и молодью всех рыб. Планктоноядные рыбы поедаются хищными рыбами. Значительная группа рыб питается донными беспозвоночными, моллюсками, червями, ракообразными, иглокожими и др. Рыбами питаются также очень разнообразные группы организмов. Бактерии и вирусы, развиваясь в теле рыб, вызывают различные заболевания. Из беспозвоночных животных рыбами питаются медузы, паразитические черви, моллюски (каракаиты, кальмары и другие головоногие моллюски), ракообразные, насекомые и их личинки, а также иглокожие.

Среди позвоночных животных рыбами питаются представители всех классов: амфибии (например, зеленая лягушка и саламандра), рептилии (змеи, черепахи, крокодилы). Птицы потребляют большое количество рыбы (на птичьих базарах в Перу птицы ежегодно съедают до 5,5 млн. кг рыбы), млекопитающие. Многие млекопитающие питаются рыбой. Некоторые киты поедают огромное количество стайных рыб: анчоусов, сельдей, сардин и др. Рыбой питаются как усатые, так и зубатые киты, в том числе белухи, дельфины, косатки. Тюлени также в значительном количестве потребляют рыбу. В пресных водоемах рыбой питаются главным образом выдра, отчасти кутора, выхухоль и ондатра. Огромное влияние на рыб оказывает человек, с одной стороны, через непосредственный вылов, а с другой — оказывая косвенное воздействие на фауну рыб через другие формы хозяйственной деятельности: создание плотин, вырубание лесов, загрязнение водоемов и т. п.

## ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РЫБ

О значении рыбы как продукта питания можно судить по тому, что добытые в 1962 г. 40 млн. *t* рыбы по своему белковому содержанию эквивалентны стаду крупного рогатого скота численностью около 500 млн. голов.

Мировой улов рыбы непрерывно растет, при этом в основном за счет увеличения добычи морских рыб. Начало развития мирового промысла рыбы в открытых морях и океанах относится к середине XIX в. В 1850 г. мировой улов рыбы составил от 1,5 до 2 млн. *t* (включая нерыбные объекты). В 1900 г. он увеличился вдвое — до 4,0 млн. *t*, а в 1929 г. превысил 10,0 млн. *t* и стал давать основную массу мирового улова рыбы (Мартинсен, 1962).

За последние 25 лет мировой улов рыбы почти удвоился (табл. 1) и продолжает увеличиваться (в млн. *t*):

Т а б л и ц а 1

Мировой улов рыбы с 1938 по 1962 г. (в млн. *t*)<sup>1</sup>

Год	1938	1948	1958	1962
Улов . . . . .	18,29	17,2	29,0	40,4

По окончании второй мировой войны период с 1948 г. по настоящее время характеризуется бурным развитием мирового рыболовства в морских и океанических водах.

В 1962 г. мировой улов рыбы распределился между основными рыбодобывающими государствами следующим образом (млн. *ц*):

Перу	—	68,3	СССР	—	34,9
Япония	—	49,8	США	—	20,9
КНР	—	37,7 (1959 г.)	Норвегия	—	12,4
		ориентировочно	Канада	—	10,5
			Испания	—	9,2

СССР по величине улова занимает четвертое место в мире. Но рыбная промышленность СССР бурно развивается, и по плану в 1965 г. улов СССР должен достигнуть 47,64 млн. *ц*. Кроме того, СССР занимает первое место в мире по уловам таких ценнейших рыб, как осетровые, и одно из первых мест по уловам высококачественных лососевых. В то же время Перу, занимающее первое место по добыче рыбы, вылавливает почти исключительно одного анчоуса (96% всего улова), большая часть которого (98%) перерабатывается на кормовую рыбную муку, жир и консервы.

С промыслом и обработкой рыбы связаны многочисленные отрасли нашей промышленности: изготовление орудий рыболовства, постройка судов и холодильников, консервное дело, транспорт и т. д. Из всех потребляемых продуктов животного происхождения в Советском Союзе около 14% приходится на рыбу. Потребность в рыбе у нас огромная, и на ее добычу, рационализацию промысла и рыбозаведение обращено особое внимание.

По пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР (1966—1970) предусматривается увеличение добычи рыбы и других водных организмов к 1970 г. до 80 млн. *ц* против 41,1 млн. *ц* в 1962 г. Более 80% прироста приходится на долю океанического рыболовства.

Основу мирового промысла составляют морские рыбы. Так, из 40,4 млн. *t* добытых в 1962 г. на долю морских рыб приходится 35,7 млн. *t*, или 88%, а на пресноводных рыб — 4,7 млн. *t*, или 12% от общего улова.

<sup>1</sup> Все данные по уловам рыбы приведены по материалам Ежегодника рыболовной статистики ФАО (Организация по вопросам продовольствия и сельского хозяйства при Организации Объединенных Наций).

В СССР в 1962 г. выловлено 426 тыс. *т* пресноводных рыб, или 9,5% мирового улова. По мнению некоторых ученых, мировой улов рыбы в пресных водоемах можно удвоить и довести примерно до 8 млн. *т* в год.

Преобладание в уловах морских рыб вполне объяснимо, если принять во внимание, что на долю Мирового океана приходится 71,2%, а на долю внутренних водоемов — 0,5% всей поверхности земного шара.

Морские рыбы представлены двумя биологическими группами: пелагическими рыбами, обитающими в толще воды, и рыбами, живущими у дна, которые добываются главным образом донными травами. Пелагические рыбы — *сельди, сардины, тихоокеанские лососи, ставриды, сайра, тунцы, пелагиды* и другие — составляют около 70%, а донные — *тресковые, камбаловые, морские окуни* и другие — около 30% мирового улова морских рыб.

Среди морских рыб первое место по величине вылова в мировой добыче занимают *сельди, анчоусы и сардины*, составляющие 32,7% общего улова, затем идут *тресковые* (16,4%), *скупбриевые, тунцы* и близкие к ним (7%), *камбалообразные* (3,1%), *ставридовые* (2,5%), *морские окуни* (2,1%), *макрелюшки* (2,0%), *акулы и скаты* (1,5%) и разные другие рыбы (30,5%).

**Естественные ресурсы океана и размещение мирового рыбного промысла.** Объединенные друг с другом водные пространства морей и океанов образуют Мировой океан, который делится на 4 океана: Атлантический, Тихий, Индийский и Северный Ледовитый.

Подводное продолжение материка с постепенно увеличивающимися глубинами до 200—400 м носит название *материкового шельфа*. Обычно материковый шельф полосой различной ширины, от нескольких километров до нескольких сотен километров, опоясывает берега всех материков и островов. За границей шельфа начинается *материковый склон* — зона дна с резким изменением глубин, ограниченная глубинами от 200—400 до 2000—3000 м. За материковым склоном идет *ложе океана* с глубинами свыше 2000—3000 м.

Вся акватория Мирового океана исчисляется в 361 млн. *км<sup>2</sup>*. Из них 27 млн. *км<sup>2</sup>*, или 7,6%, падает на материковый шельф и 334 млн. *км<sup>2</sup>*, или 82,4%, на материковый склон и ложе океана.

Так же как и на земле, первичным источником пищи в океане служат растения. Для успешного развития растений необходимы биогенные вещества, т. е. вещества, содержащие соединения фосфора и азота. Места стыка вод различного происхождения, например теплых Гольфстрима и холодных арктических, называются *фронтальными зонами*. В этих зонах биогенные соли выносятся в верхние, доступные для света слои океана и в весенне-летнее время здесь происходит массовое развитие сначала *фитопланктона*, а затем и *зоопланктона*.

Районы материкового шельфа характеризуются сложными системами течений, обеспечивающими интенсивное перемешивание вод, которое в умеренных и северных широтах может распространяться до дна. Зона шельфа отличается наличием большого количества биогенных элементов, которые поступают как с берега, так и с выходом глубинных вод. В результате в районе шельфа развивается большое количество кормовых организмов, обеспечивающих существование значительных скоплений рыбы. Кроме того, хорошая аэрация, небольшие глубины и лучшее прогревание создают здесь благоприятные условия для икрометания, развития и существования молоди на ранних стадиях развития, поскольку большое количество планктона обеспечивает обильный корм личинкам и малькам. Проходящие здесь течения обеспечивают широкий разнос икры и личинок и тем самым также увеличивают область откорма молоди. В результате на шельфе нерестится подавляющее большинство морских рыб (*сельди, треска, пикша, мойва, камбалы* и др.). Из промысловых рыб вне пределов шельфа мечут икру, пожалуй, только *тунцы и сайра*.

В районах гидрологических фронтов, где сходятся течения, происходит опускание поверхностных вод на глубину, а в зонах расхождения течений — подъем глубинных вод из придонных слоев в поверхностные. В результате

происходят обогащение верхнего слоя океана биогенными элементами и обильное развитие фито- и зоопланктона, обеспечивающие существование больших промысловых скоплений рыбы. В северной части Атлантического океана скопления *сельди* и *морского окуня* приурочены к зоне полярных фронтов — на стыках Гольфстрима и опускающихся с севера холодных течений. В северной части Тихого океана скопления *лососей* и *сайры* связаны с зоной тихоокеанского полярного фронта, на стыке ветвей теплого Кюросио и холодных Камчатско-Курильского, Берингоморского и Алеутского течений. Известно, что скопления *тунцов* связаны с районами конвергенции пассатного и межпассатного течений, а также с местами стыка поднимающихся холодных глубинных вод с прогретыми поверхностными (Расс, 1960).

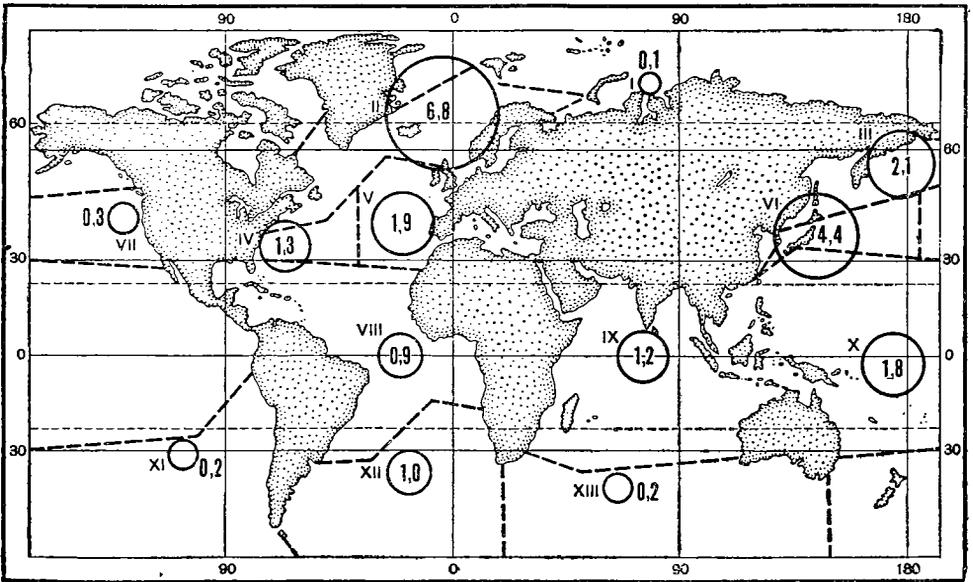


Рис. 103. Области и уловы промыслово-географических комплексов (по Рассу). I — арктический; II — северобореальный атлантический; III — северобореальный тихоокеанский; IV и V — южнобореальные атлантические; VI и VII — южнобореальные тихоокеанские; VIII, IX и X — тропические; XI, XII и XIII — нотальные или антибореальные. Границы областей средние, поскольку края областей взаимно перекрываются; арабскими цифрами показаны уловы в 1953 г. в млн. т

Таким образом, гидрологические особенности отдельных районов Мирового океана определяют географическое распределение промысловых районов морского рыболовства.

Наибольшее развитие шельфа наблюдается в умеренных (бореальных) и холодных водах северного полушария, где и добывается около 70% всего мирового улова рыбы. Соответственно климатическим областям в водах Мирового океана выделяют различные наборы основных промысловых видов рыб, которые профессор Т. С. Расс (1960) предложил назвать *промыслово-географическими комплексами*. Каждый комплекс состоит из важнейших, определяющих улов видов. В настоящее время различают арктический, северобореальные, южнобореальные<sup>1</sup>, тропические и нотальные комплексы (рис. 103):

Арктический комплекс промысловой икhtiофауны распространен в водах Северной Гренландии и Шпицбергена, северной и восточной

<sup>1</sup> Бореальная область — умеренная область северного полушария, нотальная, или антибореальная, — умеренная область южного полушария.

частей Баренцева моря, Белого моря и арктических морей Северной Азии и Северной Америки. К этому комплексу относятся: *беломорская и канино-печорская сельди, сайка, мойва, навага, полярная треска, полярная камбала, четырехрогий подкаменщик* или *четырёхрогая рогатка*. В устьях рек, впадающих в Северный Ледовитый океан, ловятся полупроходные рыбы: *корюшка*, арктический *голец*, различные *сиги* (*пыжьян, омуль, ряпушка, муксун, пелядь, чир*) и *нельма*. *Корюшка, сиги* и *нельма* составляют основу промысла в низовьях крупных сибирских рек — Оби, Енисея, Лены, Яны, Индигирки и Колымы. Общий улов арктического комплекса равен 0,1 млн. т.

Северобореальные атлантические и тихоокеанские комплексы непосредственно примыкают с юга к арктическому. Основу этих комплексов составляют атлантическая и тихоокеанская *сельди, треска*, различные *камбалы, лососи* (*семга, кета, горбуша, чавыча* и др.), *морские окуни*. Весь улов в северобореальной зоне Атлантического и Тихого океанов составляет около 8,8 млн. т, при этом свыше  $\frac{3}{4}$  улова дает Атлантический океан и около  $\frac{1}{4}$  — Тихий.

Южнобореальные комплексы Атлантического и Тихого океанов содержат существенно иные наборы видов, чем северобореальные комплексы. Здесь появляются *сардины, сельдь-менхеден, шпроты, тюлька*, проходные сельди *алоа*, или *шэд, анчоусы* (в Азовском и Черном морях *хамса*), *сарганы, сайра, ставрида, скумбрия*, или *макрель*; тресковые рыбы представлены *мерлангом* и *мерлузой*. Весь улов в южнобореальной зоне Атлантического и Тихого океанов составил в 1953 г. около 7,9 млн. т. При этом уловы в этой зоне в Атлантическом океане (3,2 млн. т) меньше, чем в Тихом (4,7 млн. т).

Тропические комплексы располагаются к югу от береальных в экваториальных водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов. В эти комплексы входят различные морские, солоноватоводные и проходные *сельдевые*, многочисленные *анчоусовые, сабли-рыбы, каменные и рифовые окуни*. Для океанической пелагиали характерны *летучие рыбы, тунцы, меч-рыба, парусник, марлины, корифены, океанические макрели, акулы* и *скаты*. В 1953 г. в экваториальных водах добывалось 3,9 млн. т рыбы.

Нотальные комплексы, располагающиеся в умеренных водах южного полушария, рыболовством пока еще почти не затронуты.

Из общей акватории Мирового океана, равной 361 млн. км<sup>2</sup>, на долю районов промысла приходится около 54 млн. км<sup>2</sup>, или 15% всей акватории Мирового океана.

В настоящее время основу промысла составляют рыбы, постоянно обитающие и размножающиеся на шельфе, и рыбы, живущие в океане, но приходящие на шельф для размножения. Таким образом, основные промысловые районы мирового рыболовства расположены на материковом шельфе, где вылавливается 88,7% всего мирового улова морских рыб. На материковом склоне вылавливается 3,5% и над абиссальными глубинами — 7,8. Таким образом, основная масса морской рыбы (88,7%) добывается на сравнительно небольшой площади Мирового океана, которая составляет всего лишь 7,6% всей его площади, в то время как материковый склон и абиссальные глубины, составляющие 92,4% общей площади океана, обеспечивают только 11,3% суммарного улова рыбы (Мартинсен, 1962).

**Перспективы дальнейшего рыбопромышленного освоения Мирового океана.** Период, когда считали, что запасы рыб в море неограниченны, давно прошел. Морское рыболовство вступает в новую стадию развития, когда интенсивность промысла в ряде районов начинает ограничивать величину запаса промысловых рыб и снижать производительность лова. В последние годы неблагоприятные природные условия, возросшая интенсивность промысла и большой вылов молодежи отрицательно сказались на запасах *трески, пикши* и атлантико-скандинавских *сельдей* в северной части Атлантического океана и на запасах тихоокеанской *сельди* и тихоокеанских *лососей*

в Тихом океане, а до этого — на *камбаловых* ряда районов Северного Ледовитого и Тихого океанов.

Однако в ряде районов Мирового океана запасы рыб и нерыбных объектов используются не полностью. К таким районам относятся в Атлантическом океане западное побережье Южной Америки, в Тихом — южное побережье Австралии, в Индийском — Аравийское море и Персидский залив. По-видимому, значительно недоиспользуются запасы *тунцов* и других пелагических рыб, вся жизнь которых протекает вдали от берегов, в открытых просторах Мирового океана. Большие возможности увеличения добычи рыбы таятся в наиболее полном использовании внутренних водоемов.

В целом известные мировые запасы рыб достаточны для получения ежегодного улова в 50—60 млн. *т*.

Повышение уловов морских промысловых рыб при современном состоянии мирового рыболовства должно идти за счет увеличения вылова пелагических рыб открытого океана, главным образом *тунцов, марлинов, меч-рыбы, пеламиды, макрелецук, сайры, мойвы* и др. Можно также увеличить добычу полуглубоководных рыб материкового склона: *морских окуней, мерлузы и серебрянок*. Третьим резервом являются некоторые рыбы материкового шельфа, например, *ставрида, горбылевые, губаны, сардины*, которые в ряде промысловых районов недоиспользуются промыслом. В настоящее время имеется возможность увеличить уловы в тропической зоне и в водах южного полушария.

Большие перспективы развития промысла *тунцов* имеются в Тихом океане. Помимо этого, большой интерес в промысловом отношении представляют районы шельфа восточного побережья Африки и Мадагаскара. Не менее перспективны районы, расположенные по побережью больших и малых Зондских островов и северному и западному побережью Австралии. Имеются возможности увеличить в открытых водах северной части Тихого океана уловы *сайры*, которая хорошо ловится с помощью электросвета. Имеются данные, что в холодных и умеренных водах южного полушария должны быть значительные скопления рыб. Однако в ихтиологическом отношении эти районы исследованы очень слабо (Мартинсен, 1962).

**Промысловые рыбы и рыболовство Советского Союза.** Берега Советского Союза омывают 12 морей, непосредственно соединяющихся с океаном. Два величайших в мире моря-озера — Каспийское и Аральское — являются внутренними водоемами, не связанными с Мировым океаном.

Кроме того, в Советском Союзе имеется очень большое количество крупных (Ладожское, Онежское, Байкал) и мелких озер и водохранилищ, общая площадь которых превышает 25 млн. *га*. Протяженность рек, имеющих рыбопромысловое значение, достигает 300 тыс. *км*.

В водах Советского Союза обитает около 1000 видов рыб, из них промысловое значение имеют более 150 видов, однако в связи с широким развитием океанического рыболовства число промысловых видов, добываемых в Советском Союзе, в последнее время значительно возросло.

В дореволюционной России рыболовство было развито главным образом на Каспийском, Аральском, Азовском, Белом морях и в прибрежных водах Баренцева моря, а также на пресноводных водоемах главным образом Европейской России. Промысел велся с небольших, большей частью парусных судов, примитивными орудиями лова. В настоящее время положение в корне изменилось. В период с 1929 г. начинается интенсивное развитие советского рыболовства в открытых морях, в частности Японском и Охотском, а также в Северном Каспии. После Великой Отечественной войны, с 1948 г., начинается бурное развитие океанического рыболовства, создается мощный рыболовный флот, оснащенный новейшими судами с большим радиусом плавания. Эти суда оборудованы холодильными установками и рыбообработывающими устройствами, вся обработка рыбы производится на борту судна непосредственно после ее вылова, что повышает питательные и вкусовые ка-

чества рыбы. В порт доставляется готовая высококачественная продукция: мороженая и слабосоленая рыба, филе и консервы.

Расширение районов рыболовства и увеличение районов добычи рыбы в открытых морях и океанах требуют всемерного расширения научно-промысловых исследований.

В настоящее время уловы рыбы в СССР выглядят следующим образом.

Уловы рыбы в СССР в 1962 г. (тыс. ц)

Пресноводные:	карповые	1 432	
	судак	278	
	щука	263	
	сом	74	
	прочие пресноводные	1 372	
Морские и проходные:	сельдевые	11 819	
	тресковые	8 810	
	камбаловые	2 387	
	лососевые	895	
	бычковые	832	
	ставридовые	619	
	скумбриеые	267	
	осетровые	221	
	корюшковые	186	
	скорпеновые (морские окуни)	1 115	
	нераспределенные и прочие рыбы	3 557	
	Весь улов		34 127 тыс ц

Как видно из приведенных данных, основу нашего промысла (около 30%) составляют сельдевые и близкие к ним семейства: океанические *сельди*, каспийско-черноморские *сельди*, *хамса*, или *анчоус*, каспийские *кильки*. Второе место по вылову занимают тресковые: *треска*, *пикша*, *навага*, *мерлуза*, или *хек*. На третьем месте стоят камбаловые: *камбалы* и *палтусы*. Скорпеновые рыбы, к которым относятся морские *окуни* и *ерши*, также играют значительную роль в промысле. Пресноводные рыбы имеют довольно значительный удельный вес в наших уловах, при этом наибольшее значение принадлежит карповым рыбам: *сазану*, *лещу*, *вобле*, *чехони*, *амурским карповым*, *белому* и *черному амурю*, *толстолобику*, *карасю* и др.

Очень важное значение имеют *лососевые* рыбы, в первую очередь дальневосточные — *горбуша* (*Oncorhynchus gorbuscha*), *кета* (*On. keta*), а также *красная*, или *нерка* (*On. nerka*). Значение лососевых увеличивается превосходными вкусовыми качествами их мяса и икры. Особенно ценится во вкусовом отношении *настоящий лосось*, или *семга* (*Salmo salar*), а также *сиги* (*Coregonus*): *чир*, *омуль*, *муксун*, *ряпушка* и *нельма* (*Stenodus leucichthys*), входящие в реки, которые впадают в Северный Ледовитый океан.

*Осетровые* рыбы сосредоточены почти исключительно в СССР, где их улов составляет от 95 до 97% мирового. По качеству мяса и икры осетровые занимают первое место среди всех других рыб. Основным районом добычи осетровых в мировом масштабе служит Каспийское море. В Западной Европе и Северной Америке вследствие хищнического лова запасы осетровых подорваны. Поэтому СССР является почти монополистом в поставке на мировой рынок продуктов, получаемых из осетровых. Наибольшие уловы дают *русский осетр* (*Acipenser güldenstädti*), *севрюга* (*Ac. stellatus*) и *белуга* (*Huso huso*).

*Океаническая сельдь*, *тресковые*, *морские окуни* добываются главным образом в Северной Атлантике, в Баренцевом море, у Ньюфаундленда, Лабрадора, Западной Гренландии, а также в северной части Тихого океана, в морях Японском, Охотском и Беринговом. Получил значительное развитие промысел *сардинеллы* (*Sardinella aurita*) у берегов экваториальной Африки.

Таким образом, основу промысла Советского Союза составляют морские рыбы, добываемые в водах Мирового океана.

Внутренние моря и пресноводные водоемы таят большие возможности в увеличении добычи рыбы. Однако запасы рыбы во внутренних морях, в первую очередь Каспийском и Азовском, в силу ряда причин значительно уменьшились, и они утратили свое былое рыбохозяйственное значение. В настоящее время проводятся работы по воспроизводству запасов ценных промысловых рыб во внутренних водоемах путем улучшения условий естественного нереста, массового рыбобразования, зарыбления вновь создаваемых водохранилищ; строительства рыбозаводов и рыбопитомников, акклиматизации ценных промысловых рыб и кормовых организмов.

Внутренние пресноводные водоемы расположены вблизи от промышленных центров, поэтому добытую рыбу легко можно доставлять в живом и свежем виде. В ближайшие годы наши внутренние водоемы превратятся в устойчивый источник ценной рыбы.

**Путина и активное рыболовство.** Большинство промысловых проходных и полупроходных рыб, в том числе и наиболее ценные (осетровые, лососевые и сиговые), входят в реки преимущественно весной и в начале лета. Полупроходные рыбы: *вобла, лец, сазан, судак* — входят в устья рек весной. Ряд других рыб (*камбалы, мойва* и др.), хотя и не входят в реки для икрометания, но подходят для этого к берегам огромными косяками, также весной.

На этих особенностях рыб основан путинный лов, т. е. сезонный лов рыбы во время ее массового хода. Однако лов этот, существующий с древнейших времен, имеет ряд недостатков. Поэтому в настоящее время в СССР все шире и шире разворачивается активный лов, заключающийся в том, что рыба ловится в море в течение всего года. Этим достигается бесперебойность поступления рыбы на рыбообрабатывающие предприятия, в связи с чем исключается сезонность и облегчается планирование их работы. При этом лов рыбы меньше зависит от различного рода природных явлений, предусмотреть которые крайне трудно. Кроме того, при активном лове добывается жирная (нагульная), а не тощая нерестовая рыба.

Из разнообразных способов активного лова наибольшее значение имеет лов тралами, дрейфтерными сетями и кошельковыми неводами. Кроме того, при добыче рыбы применяют береговые и обкидные невода, ставные сети, различные ловушки: ставные невода, вентеря и крючковые снасти: яруса (длинный трос, к которому прикреплены поводки с крючками), троллинг. Большая часть улова тунцов добывается с помощью крепких удочек с крючками, наживленными мелкой рыбой, и ярусов. Некоторые рыбы, например каспийская килька (*Clupeonella delicatula*) и сайра, привлекаются электрическим светом и вылавливаются с помощью специальных конусообразных сетей, опускаемых за борт судна. Разработан лов каспийской кильки, привлеченной светом, с помощью мощных насосов. Для изготовления сетных орудий лова в настоящее время широко применяются синтетические материалы.

**Охрана естественных рыбных запасов и акклиматизация.** Для сохранения промысловой рыбы в естественных условиях и для увеличения ее количества в природе государство принимает ряд мер. Забота о рыбе и промысловых водоемах возложена на Главное управление по охране и воспроизводству рыбных запасов и регулированию рыболовства Министерства рыбного хозяйства СССР — Главрыбвод. Рыбвод разрабатывает и издает правила рыболовства, следит за их выполнением, проводит работы по улучшению водоемов, очистке мест нереста, спасению молоди из отшнуровавшихся водоемов и т. д. По правилам рыболовства запрещен лов на нерестилищах и вылов молоди рыб. В большинстве районов Советского Союза запрещен любительский лов сетями, бреднями и неводами.

Государство заботится о заселении ценной рыбой новых водоемов. Сейчас в нашей стране работает 8 акклиматизационных станций. Они занимаются улучшением фауны рыб водохранилищ, озер и морей. Так, только за 1962 г. в целях зарыбления и акклиматизации перевезено и выпущено в водоемы Советского Союза свыше 200 млн. икринок и личинок, более 20 млн. мальков

и около 30 тыс. производителей. Масштабы акклиматизационных работ из года в год возрастают. За период с 1948 по 1961 г. сделано более 580 пересадок рыб. В качестве примеров успешной акклиматизации можно указать на акклиматизацию *шипа* в Балхаше, *кефали* в Каспийском море,  *сига* и *рипуса* в уральских озерах, *судака* в озере Иссык-Куль, *серебряного карася* в водоемах Камчатки, *сазана* в озере Зайсан. В настоящее время проводится акклиматизация растительоядных рыб — *белого амура* и *толстолобика*, обитающих в бассейне Амура, в водоемах Средней Азии и юга европейской части СССР. Эти рыбы вселены в Цимлянское и Куйбышевское водохранилища, Кубань, Аму-Дарью и Каракумский канал; в последних трех водоемах отмечен нерест этих рыб. *Сазана*, *леща* и *судака* вселяют в озера и водохранилища Западной Сибири и Северного Казахстана, *байкальского осетра* — в волжские водохранилища. В последние годы проделана большая работа по акклиматизации дальневосточных лососей — *кеты* и *горбуши* — в Баренцевом море. Икру кеты и горбуши на самолетах перевозили с Дальнего Востока на Кольский полуостров, где инкубировали на рыбозаводах и молодь выпускали в реки, впадающие в Баренцево и Белое моря. Горбуша успешно выросла в море и вернулась в реки для нереста. Подход кеты ожидается.

Необходимо отметить заселение южных пресноводных водоемов американской живородящей рыбкой *гамбузией* (*Gambusia affinis*) в целях борьбы с малярией, так как она уничтожает личинок комаров. Эти маленькие тропические рыбки, водящиеся в Америке, в 1925 г. были привезены в Сухуми из Рима и получили широкое распространение в Абхазии. Кроме того, гамбузия была завезена в Среднюю Азию, где настолько размножилась, что стала даже вредить представителям местной фауны рыб.

**Рыбоводство.** В целях поддержания и увеличения запасов ценных промысловых рыб в условиях дальнейшей индустриализации (развития гидроэнергетики, поливного земледелия, промышленности) страны у нас широко развернуто рыборазведение и имеется ряд крупных рыбоводных заводов. На 1963 г. в Советском Союзе действуют 102 рыбоводных предприятия на Каспийском и Азовском морях, на Мурмане и в Карельской ССР, в северо-западном районе, на Балтике, на Дальнем Востоке, в Сибири и на Урале. В число этих предприятий входят рыбоводные заводы для разведения *лососевых*, *сиговых* и *осетровых* рыб; нерестово-вырастные хозяйства (рыбопитомники) для разведения и выращивания молоди *леща*, *сазана*, *судака таранки*, *вобли* и других полупроходных рыб.

На заводах икра оплодотворяется искусственным образом. Для ускорения процесса выметывания икры и молок обычно рыбам делают инъекцию суспензии гипофиза, растертого в физиологическом растворе. Через некоторое время после гипофизарной инъекции икра у ряда рыб вытекает при легком поглаживании брюшка. У некоторых рыб (осетровые, лососевые), чтобы получить икру, приходится вскрывать брюшко. Полученную таким образом икру поливают молоками, добытыми тем же способом из «молочников», т. е. самцов, имеющих зрелые половые продукты. Затем икру осторожно перемешивают и лишь потом наливают в сосуд воду. При этом способе, получившем название «сухого» или «русского», оплодотворяются все икринки, тогда как при осеменении в воде большинство их остается неоплодотворенными. Объясняется это тем, что сперматозоиды в воде быстро теряют подвижность, а оболочка икринок разбухает и оставшиеся в живых сперматозоиды не могут проникнуть в яйцо. Дальнейшее развитие икры протекает в рыбоводных аппаратах. Вышедшие личинки содержатся в специальных бассейнах и выпускаются в естественные водоемы уже окрепшими мальками.

Особенно большого развития рыборазведение достигло в СССР за последние годы. Постройка плотин на основных реках нашего Союза и регулирование речного стока сильно нарушает естественные условия размножения проходных (*осетровые*, *лососевые*) и полупроходных (*вобли*, *сазан*,

лец, судак) рыб. В связи с этим для разведения полупроходных рыб создаются нерестово-выростные хозяйства (рыбхозы или рыбопитомники) с серией искусственных водоемов для нереста взрослых производителей и выращивания молоди после ее выклева из икры. В этих водоемах молодь защищена от врагов и обеспечивается необходимым кормом. Когда молодь достаточно подрастет, ее выпускают в реки. Такие рыбхозы имеются в дельте Волги, устье Дона и Кубани. Проходных рыб (*осетровые, лососевые* и *сиговые*) разводят на рыбоводных заводах. Икра после искусственного оплодотворения инкубируется в специальных рыбоводных аппаратах. Полученная молодь выращивается в бассейнах или прудах в течение месяца или более до определенного размера и затем выпускается в реки. Осетровые рыбоводные заводы имеются в дельте Волги, устье Дона и Куры. На Волховском рыбозаводе (недалеко от Ленинграда) разводят сигов. Лососевые рыбозаводы имеются на реках бассейна Белого и Баренцева морей, на Западной Двине, Немане, на Самуре, впадающем в Каспийское море. Для разведения дальневосточных лососей созданы рыбозаводы на Амуре, реках Сахалина и Курильских островов.

В настоящее время ведется строительство новых рыбозаводов и рыбопитомников почти во всех рыбопромысловых бассейнах страны. Все рыбоводные предприятия Советского Союза в 1963 г. выпустили 9733,6 млн. личинок и молоди промысловых рыб. Объем рыбоводных работ в Советском Союзе увеличивается с каждым годом. Совершенствуются и методы разведения рыб.

Помимо разведения молоди на рыбоводных заводах и рыбхозах, у нас широко применяется разведение рыбы в естественных водоемах: озерах, старицах, ильменах, лиманах, а также торфяных и других карьерах, рисовых полях, водохранилищах. В этих водоемах создаются искусственные нерестилища из искусственного субстрата — например веники, на которые рыба откладывает икру. Осушаемые заливы водохранилищ отгораживаются земляными дамбами и создаются своеобразные пруды для выращивания молоди и нагула ценных рыб.

Кроме государственного рыбоводства, у нас в широком масштабе применяется колхозное рыбозаводство. Оно выражается главным образом в выращивании в прудах, а также на рисовых полях Средней Азии и на Кавказе разных пород быстрорастущей рыбы — *карпа* и *серебряного карася*. Для получения посадочного материала создано много рыбопитомников.

При рациональной организации прудового хозяйства, включающего подкормку карпа и удобрение прудов, некоторые колхозы получают 10—30 ц рыбы с 1 га зеркала пруда. В среднем же продуктивность нагульных прудов в колхозах СССР равна 1,3—1,5 ц/га. В последнее время получают развитие форелевые хозяйства.

Выращивание прудовой рыбы в СССР можно довести примерно до 10 млн. ц, что равноценно 8—10 млн. голов крупного рогатого скота в убойном весе. Эта цифра (10 млн. ц) соответствует количеству рыбы, вылавливаемой за год во всех водоемах дореволюционной России (моря, реки, озера, пруды) (Гордон и др., 1960).

Научно-исследовательские учреждения, изучающие биологию промысловых рыб в целях рациональной постановки рыбного хозяйства, имеются на всех крупных водоемах СССР.

# НАДКЛАСС НАЗЕМНЫЕ ПОЗВОНОЧНЫЕ (TETRAPODA, ИЛИ QUADRUPEDA)

---

## КЛАСС 3. ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (AMPHIBIA)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

Земноводные — первый класс наземных позвоночных, но они сохранили еще ряд черт водных предков. В индивидуальном развитии для них крайне характерна смена среды: начальные стадии развития происходят в воде, и личинка, приспособленная к жизни в воде, превращается (метаморфозировать) во взрослое животное, обитающее на суше.

Как наземные позвоночные земноводные характеризуются конечностями пятипалого типа с шарообразными суставами, черепом, сочлененным с позвоночником подвижно при помощи двух затылочных мышечков. Небноквадратный элемент срастается с черепной коробкой (аутостилия), и подвесок превращается в слуховую косточку — стремя. Органами дыхания служат легкие и кожа. В связи с легочным дыханием развиваются два предсердия и два круга кровообращения. В связи с кожным дыханием — смешанное кровообращение, обусловленное поступлением артериальной крови как через левое предсердие (из легких), так и через правое (из кожи) в один желудочек. Орган слуха имеет, кроме внутреннего, еще и среднее ухо и приспособлен к улавливанию звуковых волн в воздушной среде. В головном мозге прогрессивно развит передний мозг, разделяющийся на два полушария; крыша его содержит мозговое вещество.

Наряду с этими прогрессивными чертами организации наблюдается ряд особенностей, свидетельствующих о примитивности земноводных как наземных животных. Характер обмена веществ у них водный — органами выделения служат туловищные почки. Кожа голая, проникаемая для воды. Яйца лишены плотных яйцевых оболочек, и развитие их, как правило, возможно только в водной среде. Температура тела зависит от температуры и влажности окружающей среды (пойкилотермия).

### СИСТЕМАТИКА

Земноводные — самый малочисленный класс позвоночных, включающий лишь около 2100 современных видов. Из всех классов позвоночных земноводные занимают самое ограниченное пространство земного шара, будучи связаны с прибрежными частями только пресных водоемов, и отсутствуют как в море, так и на океанических островах.

Современные земноводные представлены тремя отрядами, весьма неодинаковыми по числу видов. Наиболее многочисленны бесхвостые амфибии (Ecaudata, или Anura), приспособившиеся к передвижению по суше прыжка-

ми при помощи удлинённых задних конечностей (отсюда их название *прыгающие* — *Salientia*) и распространённые по всем материкам. Более примитивны *хвостатые амфибии* (*Caudata*, или *Urodela*), типичными представителями которых могут служить *тритоны* и *саламандра*, встречающиеся много реже и распространённые почти исключительно в северном полушарии (около 280 видов). Наконец, третий, наиболее малочисленный отряд безногих (*Apoda*) включает лишь тропических *червяг*, которые являются, по видимому, остатками очень древних панцирных земноводных, доживших до наших дней благодаря специализации к роющему образу жизни (около 55 видов).

Таким образом, современных земноводных насчитывается три отряда, принадлежащих к разным подклассам (см. стр. 171).

### Класс 3. Земноводные, или амфибии (*Amphibia*)

Отряд безногие (*Apoda*, или *Gymnophiona*).

Отряд хвостатые (*Urodela*, или *Caudata*).

Отряд бесхвостые (*Anura*, или *Ecaudata*).

#### ***Представитель земноводных — лягушка травяная, или прудовая (Rana temporaria, или Rana esculenta)***

**Внешнее строение.** Лягушка имеет короткое и широкое туловище, которое незаметно переходит в большую плоскую голову, так как шея у лягушки не выражена. Хвоста нет. По бокам головы выпуклые глаза, которые снабжены характерными для наземных позвоночных органами — *верхними и нижними веками*. Кроме того, под нижним веком находится тонкая *мигательная перепонка*, или *третье веко*, свойственное громадному большинству наземных позвоночных. Позади глаз располагается по округлому участку, затянутому тонкой *барабанной перепонкой*. Над очень большим ртом лежит пара *ноздрей*, снабженных запирательными клапанами. Передние конечности сравнительно короткие и снабжены четырьмя пальцами. Четыре пальца на передних ногах — признак, характерный для всех современных групп земноводных. Задние конечности очень большие и несут по пяти пальцев, соединённых широкой *плавательной перепонкой*. Все пальцы лишены когтей. На заднем конце тела располагается единственное выводное отверстие — *клоачное*. Все тело покрыто голой кожей, которая всегда влажна благодаря слизи, обильно выделяемой многочисленными кожными железами.

При сравнении внешнего вида лягушки с хвостатыми земноводными, а также с рыбами и пресмыкающимися видно, что лягвы, как и все бесхвостые амфибии, являются формами, весьма уклонившимися от типичного облика позвоночных животных. Они утратили хвостовой отдел тела, и конечности их сильно видоизменены в связи с приспособлением к скакательным движениям. Значительно более типичны для первых наземных позвоночных хвостатые амфибии (тритоны, саламандры). Однако в организации внутренних органов лягвы сохраняют типичные признаки земноводных как низшего класса наземных позвоночных.

**Кожные покровы.** Кожа лягушки, как и всех земноводных, является исключительно важным органом дыхания и водного обмена. Она лишена роговых образований и чрезвычайно богата слизиотделительными железами. В этом отношении она сходна с кожей рыб, но отличается от нее тем, что у лягушки железы многоклеточные и кожный скелет отсутствует. Для кожи лягушки чрезвычайно характерно и то, что она прикрепляется к телу не на всем протяжении, а лишь в определенных участках, между которыми располагаются обширные пространства, заполненные лимфой — *лимфатические мешки* (рис. 104).

**Скелет.** Соответственно резким отличиям в строении конечностей при приспособлении к скакательным движениям и утере хвостового отдела скелет лягушки несет черты крайней специализации, т. е. вторичных отклонений от типичного строения скелета позвоночного. Это особенно касается строения позвоночного столба и передних и задних конечностей.

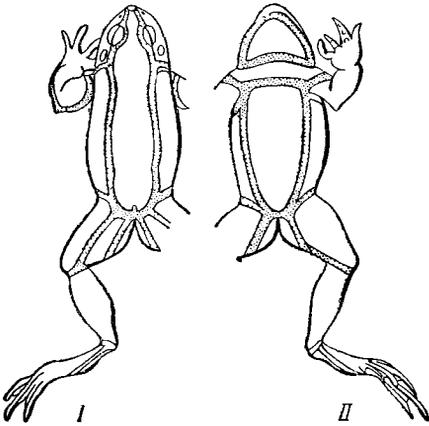


Рис. 104. Лимфатические мешки лягушки. I — сверху; II — снизу (по Брэму). Пунктирные полоски означают кожные перегородки между лимфатическими мешками

перечных и передних сочленовных отростков и несет на своей передней стороне две сочленовные ямки, при помощи которых соединяется с черепом.

**Позвоночник** (рис. 105) содержит только 9 позвонков и, в отличие от позвоночника рыб, имеет 4 отдела: *шейный, туловищный, крестцовый и хвостовой*. Туловищные позвонки имеют спереди вогнутую, а сзади выпуклую поверхность, т. е. относятся к типу *процельных*. Все они снабжены *верхними дугами*, ограничивающими спинномозговой канал, и заканчиваются *остистыми отростками*. С боков от позвонков отходят большие *поперечные отростки*, а спереди и сзади у основания верхних дуг лежит по паре коротких *сочленовных отростков*, служащих для соединения с соответствующими отростками соседних позвонков. Ребер нет.

Шейный отдел, как и у всех земноводных, содержит только один позвонок, который отличается от туловищных позвонков тем, что лишен поперечных и передних сочленовных отростков и несет на своей передней стороне две сочленовные ямки, при помощи которых соединяется с черепом.

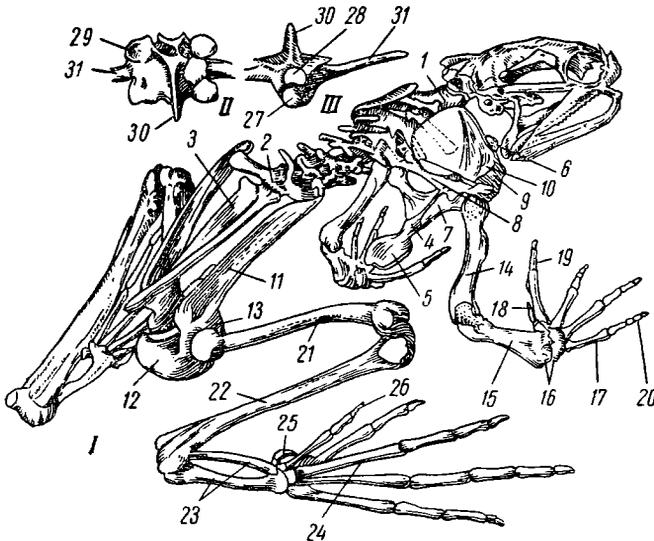


Рис. 105. Скелет лягушки. I — целый скелет; II — позвонок сверху; III — позвонок спереди:

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

Число туловищных позвонков у лягушки обычно равно семи.

Крестцовый отдел содержит только один позвонок, который в общем имеет типичное строение туловищного позвонка и характеризуется главным образом тем, что к его поперечным отросткам причленяются кости таза.

Хвостовой отдел представлен одной длинной косточкой — *уростилем* (urostyl), которая, как показывает история ее развития, образована многими слившимися друг с другом позвонками.

Черепная коробка лягушки, как и всех земноводных, имеет небольшое число хондральных костей и состоит почти сплошь из хряща. Снаружи она покрыта сравнительно небольшим количеством накладных

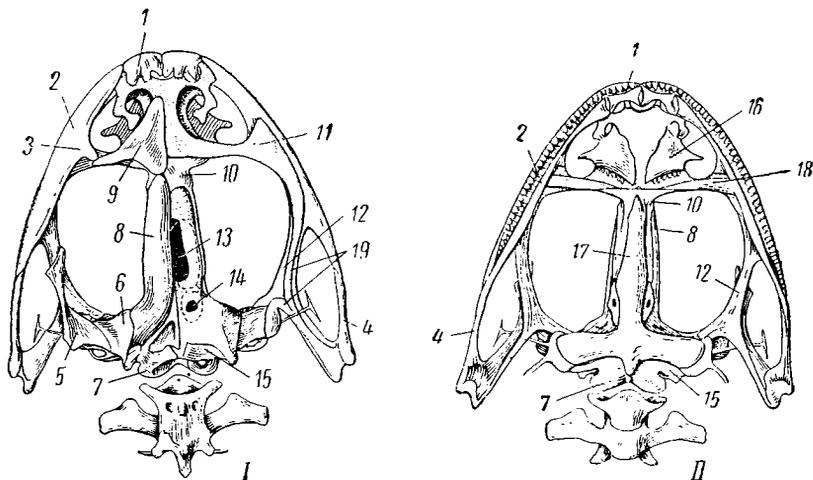


Рис. 106. Череп лягушки (по Паркеру), хрящ покрыт точками. I — сверху (справа покровные кости черепной коробки удалены); II — снизу:

1 — межчелюстная кость, 2 — верхнечелюстная кость, 3 — лобный отросток верхнечелюстной кости, 4 — квадратноскуловая кость, 5 — чешуйчатая кость, 6 — переднеушная кость, 7 — затылочный мыщелок, 8 — лобнотеменная кость, 9 — носовая кость, 10 — клинообонятельная кость, 11 — предглазничный отросток, 12 — крыловидная кость, 13 — лобная фонтанель, 14 — теменная фонтанель, 15 — боковая затылочная кость, 16 — сошник, 17 — парасфеноид, 18 — небная кость, 19 — небноквадратный хрящ

костей. Затылочный отдел черепа (рис. 106), как и у всех современных земноводных, содержит только *боковые затылочные кости* (exoccipitale), так как верхняя и нижняя затылочные кости не развиваются и соответствующие им части черепа остаются хрящевыми. Каждая боковая затылочная кость несет по сочленовному бугорку — *затылочному мыщелку* (condylus occipitalis). При помощи этих мыщелков череп подвижно сочленяется с шейным позвонком. Подвижное сочленение черепа с позвоночником свойственно всем наземным позвоночным. Присутствие именно двух затылочных мыщелков очень характерно для земноводных. В слуховой области из многих ушных костей рыб у лягушки, как и у всех земноводных, развивается только одна *парная переднеушная кость* (prooticum). Передняя часть глазничной области черепной коробки охвачена кольцевидной *клинообонятельной костью* (sphenethmoideum). Обонятельная область первичного черепа, как и у всех земноводных, остается сплошь хрящевой.

Покровные кости черепной коробки следующие. Крышу ее составляют парные *лобно-теменные* (fronto-parietalia) и *носовые* (nasalia) кости, прикрывающие большую лобную фонтанель хрящевого черепа, дно — большой крестообразный *парасфеноид* (parasphenoideum), впереди которого лежат *сошники* (vomere), у всех земноводных, в отличие от рыб, парные. С боков черепной коробки лежит парная *чешуйчатая кость* (squamosum), прикрывающая слуховую область.

Висцеральный череп (рис. 106). Верхний элемент челюстной дуги — palatoquadratum остается хрящевым и прирастает передними и задними концами к черепной коробке; череп земноводных *аутостигмический*. К нижней поверхности предглазничного отростка, соединяющего черепную коробку с передним концом небноквадратного хряща, прирастает парная палочковидная *небная кость* (palatinum), а к нижней поверхности самого небноквадратного хряща — одна парная *крыловидная кость* (pterygoideum). Функцию кусающих челюстей несут исключительно вторичные челюсти. Они образованы, как у костистых рыб и всех вышестоящих позвоночных, двумя парными костями: *межчелюстными* (praemaxillare) и *верхнечелюстными* (maxillare). Кзади от верхнечелюстной кости располагается *квадратноскуловая кость* (quadratojugale). Передним концом она соединяется с верхнечелюстной костью, а задним прирастает к небноквадратному хрящу,

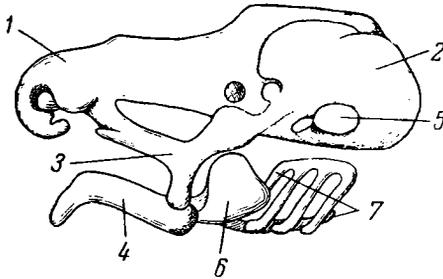


Рис. 107. Череп головастика:

1 — обонятельная капсула, 2 — слуховая капсула, 3 — небноквадратный хрящ, 4 — меккелев хрящ, 5 — стремя, 6 — нижняя часть подъязычной дуги, 7 — жаберные дуги  
1—IV

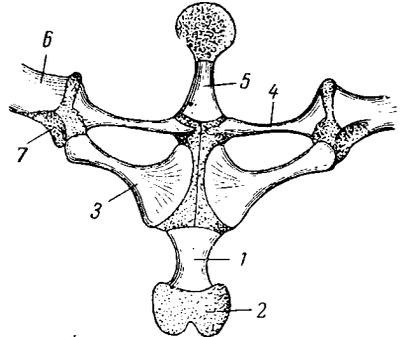


Рис. 108. Плечевой пояс лягушки спереди. Хрящ обозначен точками (по Паркеру):

1 — грудина, 2 — хрящевая задняя часть грудины, 3 — коракоид, 4 — ключица, лежит на прокоракоиде, 5 — предгрудина, 6 — лопатка, 7 — сочленовная впадина на лопатке для плеча

образуя по краю рта костный мостик, носящий название *нижней височной дуги*.

Нижняя челюсть образована главным образом меккелевым хрящом. Своим концом он сочленяется с задними концами небноквадратного хряща, а спереди окостеневает в маленькую *подбородочно-челюстную кость* (mento-mandibulare), которая соединяется со своей парой. Основная половина меккелева хряща прикрыта длинной накладной *угловой костью* (angulare), от которой отходит вверх *венечный отросток*, служащий для прикрепления жевательной мышцы. Передняя часть меккелева хряща прикрыта *зубной костью* (dentale).

Верхний элемент подъязычной дуги — hyomandibulare — представлен очень маленькой косточкой — *стремнем* (stapes), которая не принимает никакого участия в приращении челюсти к черепной коробке, а располагается в полости среднего уха и исполняет функцию слуховой косточки (см. рис. 110).

Нижние элементы — подъязычной и передних жаберных дуг, как и у всех наземных позвоночных, превратились в *подъязычный скелет*. Последний у лягушки представлен непарной хрящевой *подъязычной пластинкой*, от которой отходят две пары главных отростков. Передние из них — хрящевые, гомологичны гиоидам и носят название *передних рожков* (cornua anteriores); они направляются назад, затем вверх и, охватив с боков глоточную часть кишечной трубки, прикрепляются к стенкам слуховых капсул. Задние отростки, носящие название *задних рожков* (cornua posteriores), представляют собой пару удлиненных косточек, которые направляются оу подъязы-

зычной пластинки назад и наружу. Задние рожки, по-видимому, гомологичны нижним элементам IV жаберной дуги.

Для черепа земноводного в целом (рис. 107) как наземного позвоночного характерно: 1) первичная верхняя челюсть, в которой сохраняется в виде нерасчлененного хряща небноквадратный элемент, сращена с черепной коробкой (*аутостилия*); 2) скелет жаберной крышки полностью атрофируется; 3) благодаря этому *гиомандибуляре*, освободившаяся как от своей роли челюстного подвеса, так и от роли опоры для жаберной крышки, сильно уменьшается в размерах, выходит из состава челюстного аппарата и превращается в слуховую косточку — *стремя* (*stapes*); 4) жаберные дуги частично атрофируются, частично же превращаются в опору для языка — *подязычный скелет*; 5) небные и крыловидные кости входят в состав черепной коробки, так что функция верхних челюстей остается только за вторичными челюстями (межчелюстные и верхнечелюстные кости); 6) имеются два *затылочных мышелка*, при помощи которых череп сочленяется с первым шейным позвонком и может двигаться относительно него в вертикальной плоскости; 7) число накладных костей в черепе сравнительно с числом накладных костей у рыб очень невелико; 8) большая часть первичного черепа (*chondrocranium*) остается хрящевой; 9) в связи с тем, что у амфибий механизм легочного дыхания нагнетательного типа (см. ниже), происходит раздвигание квадратных костей в стороны и череп приобретает широкую и плоскую форму.

Плечевой пояс состоит из трех типичных для наземных позвоночных элементов (рис. 108): *лопатка* (*scapula*), *коракоид*, или *воронья кость* (*coracoideum*), и *прокоракоид* (*procoracoideum*). Эти три кости сходятся к месту приращения скелета свободной конечности. Из них лопатка располагается дорзально от этого приращения, а коракоид и прокоракоид лежат вентрально от него, причем прокоракоид находится впереди коракоида. Лопатка соответствует одноименному отделу рыб, а коракоид и прокоракоид гомологичны коракоидному отделу рыб. На хрящевом прокоракоиде лежит накладная *ключица* (*clavicula*). К дистальному концу лопатки прикрепляется широкий *надлопаточный хрящ*. Вентральную часть плечевого пояса составляет *надкоракоидный хрящ*. Впереди от него располагается костная *предгрудина* (*omosternum*), заканчивающаяся хрящом, а сзади — так называемая *грудина* (*sternum*), которая также заканчивается хрящом. Вследствие отсутствия ребер грудина не соединяется с осевым скелетом, грудной клетки нет, и пояс передних конечностей вместе с грудными элементами образует дугу, лежащую свободно в толще мускулатуры, что весьма характерно для земноводных.

Тазовый пояс, как и у всех наземных позвоночных, представлен тремя парными элементами: *подвздошным*, *седалищным* и *лобковым* (см. рис. 105). Подвздошный элемент образован *подвздошными костями* (*ilium*). Они длинны и прилегают проксимальными концами к поперечным отросткам крестцового позвонка, тогда как дистальные концы их соединяются друг с другом и принимают участие в образовании *вертлужной впадины* (*acetabulum*) — сочленовой ямки для головки бедра. В образовании вертлужной впадины участвуют также *седалищные кости* (*ischium*) и *лобковые элементы* (*pubis*), которые остаются у лягушки хрящевыми. Участие всех трех тазовых элементов в образовании вертлужной впадины крайне характерно для всех наземных позвоночных.

Скелет свободных конечностей лягушки имеет строение типичной пятипалой конечности наземных позвоночных (см. рис. 20). В противоположность плавнику рыбы в состав его входит только внутренний скелет, устроенный по принципу системы рычагов и оканчивающийся в типичном виде пятью пальцами. В схеме передние и задние конечности имеют сходное строение и состоят из трех основных отделов, из которых дистальный в свою очередь содержит три подотдела. В схеме скелет

парных конечностей наземных позвоночных может быть выражен следующим образом (см. рис. 20).

#### Передняя конечность

I отдел — плечо — содержит одну кость: плечевую (humerus);

II отдел — предплечье — содержит две кости: лучевую (radius) и локтевую (ulna);

III отдел — кисть — содержит:

1-й подотдел — запястье (carpus), состоящее из 9—10 косточек, а именно:

а) 1-й ряд содержит 3 элемента,

б) 2-й ряд содержит 1—2 элемента,

в) 3-й ряд содержит 5 элементов;

2-й подотдел — пясть (metacarpus) — содержит 5 удлинённых костей, расположенных в один ряд;

3-й подотдел — фаланги пальцев (phalanges digitorum) — содержит 5 продольных рядов по несколько костей в каждом.

#### Задняя конечность

I отдел — бедро — содержит одну кость: бедренную (femur);

II отдел — голень — содержит две кости: большую берцовую (tibia) и малую берцовую (fibula);

III отдел — стопа — содержит:

1-й подотдел — предплюсна (tarsus), состоящая из 9—10 косточек, а именно:

а) 1-й ряд содержит 3 элемента,

б) 2-й ряд содержит 1—2 элемента,

в) 3-й ряд содержит 5 элементов;

2-й подотдел — плюсна (metatarsus) — содержит 5 удлинённых костей, расположенных в один ряд;

3-й подотдел — фаланги пальцев (phalanges digitorum) — содержит 5 продольных рядов по несколько костей в каждом.

От этой схемы скелет конечностей лягушки отступает в следующем: 1) в передней конечности оба элемента предплечья сращены в одну кость; 2) три косточки дистального ряда запястья слились в одну кость; 3) V палец недоразвит, будучи представлен только пястной косточкой; 4) в задней конечности оба элемента голени сращены в одну кость, проксимальный ряд предплюсны представлен только двумя косточками, имеющими удлинённую форму; 5) часть дистальных и средних предплюсневых сращены; 6) перед I пальцем сохранился рудимент добавочного пальца (praehallux). Все эти изменения вторичного характера и являются в значительной мере приспособлениями к передвижению при помощи скачков.

**Мышечная система.** Отличается от таковой рыбы главным образом большим развитием мускулатуры конечностей и большей дифференцировкой туловищной мускулатуры, состоящей из сложной системы отдельных мышц. В результате первичная сегментация мускулатуры нарушается, хотя в некоторых брюшных и спинных мышцах она еще остается вполне отчетливой.

**Нервная система.** Головной мозг земноводных (рис. 109) отличается от мозга рыб главным образом большим развитием переднего мозга, полным разделением его полушарий и недоразвитым мозжечком, представляющим собой лишь небольшой валик из нервного вещества, прикрывающего переднюю часть IV желудочка. Развитие переднего мозга выражается не только в его увеличении и дифференцировке, но и в том, что, кроме дна боковых желудочков, их бока и крыша содержат нервное вещество, т. е. у земноводных появляется уже настоящий мозговой свод — *архипаллиум* (из современных рыб архипаллиум имеется у двоякодышащих). Обонятельные доли лишь слабо отграничены от полушарий. Промежуточный мозг сверху лишь слегка прикрыт соседними отделами. К крыше его прикрепляется теменной орган, а от дна отходит хорошо выраженная воронка, к которой прикрепляется гипофиз. Средний мозг хотя и представляет собой значительный отдел, но он относительно меньше, чем у рыб. Недоразвитие мозжечка, как и у двоякодышащих рыб, связано с несложностью движений тела: земноводные — вообще малоподвижные животные, у тех же из них, которые подобно лягушкам могут совершать быстрые движения, они ограничиваются прыжками, т. е. движениями очень простыми. От головного мозга, как и у костистых рыб, отходят только 10 пар головных нервов; XII па-

ра (подъязычный нерв) отходит за пределами черепной коробки, а XI пара (добавочный нерв) вообще не развита.

Настоящих спинномозговых нервов у лягушки 10 пар. Три передние пары принимают участие в образовании плечевого сплетения, иннервирующего передние конечности, а четыре задние пары — в образовании пояснично-крестцового сплетения, иннервирующего задние конечности.

Симпатическая нервная система лягушки, как у всех земноводных, развита очень хорошо и представлена главными образом двумя нервными стволами, которые тянутся с обеих сторон позвоночника и образуют цепью нервных узлов, связанных друг с другом тяжами и соединенных со спинномозговыми нервами.

**Органы чувств.** Органы зрения имеют строение, характерное для наземных позвоночных, будучи приспособлены для рассматривания предметов в воздухе на более или менее далеком расстоянии. Приспособления эти выражаются преимущественно в выпуклой форме роговицы, в фор-

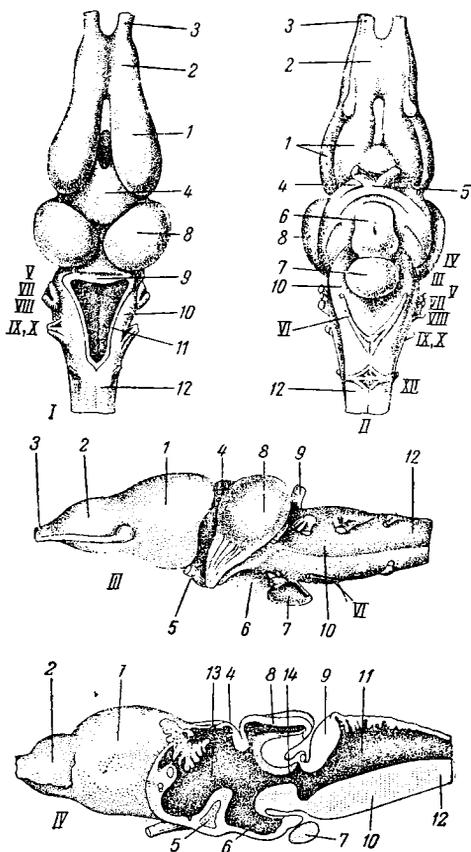


Рис. 109. Головной мозг лягушки. I — сверху; II — снизу; III — сбоку; IV — в продольном разрезе (по Паркеру):

1 — полушария переднего мозга, 2 — обонятельная доля, 3 — обонятельный нерв, 4 — промежуточный мозг, 5 — зрительная хиазма, 6 — воронка, 7 — гипофиз, 8 — средний мозг, 9 — мозжечок, 10 — продолговатый мозг, 11 — четвертый желудочек, 12 — спинной мозг, 13 — третий желудочек, 14 — силвиев водопровод, III—X — головные нервы, XII — подъязычный нерв

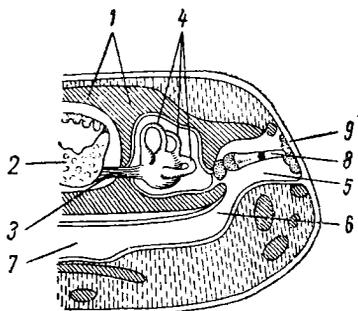


Рис. 110. Поперечный разрез через голову лягушки в области уха, схема (по Грегори):

1 — черепная коробка, 2 — продолговатый мозг, 3 — слуховой нерв, 4 — полукружные каналы, 5 — полость среднего уха, 6 — евстахиева труба, 7 — глотка, 8 — стремя, 9 — барабанная перепонка

ме хрусталика, имеющего вид двояковыпуклой линзы, и в присутствии подвижных век, защищающих глаза от высыхания. Но аккомодация, как и у рыб, достигается лишь перемещением хрусталика путем сокращения специальной мышцы (*m. retractor*). При сокращении ее хрусталик земноводного несколько выдвигается вперед.

Орган слуха земноводных еще в большей степени, чем глаза, отличается от соответствующего органа рыб и устроен уже вполне по наземному типу (рис. 110). Кроме внутреннего уха, он содержит второй отдел — *среднее ухо*, или *барабанную полость*, в котором помещается впервые появляющаяся у земноводных слуховая косточка — *стремя* (*stapes*). Как доказывают данные сравнительной анатомии и эмбриологии, полость среднего

уха представляет собой видоизменившееся брызгальце, наружная часть которого несколько расширилась и затянута тонкой *барабанной перепонкой*, а внутренняя сузилась и превратилась в *евстахиеву трубу* — узкий канал, конец которого, как и брызгальце, открывается в глотку. Далее в полость

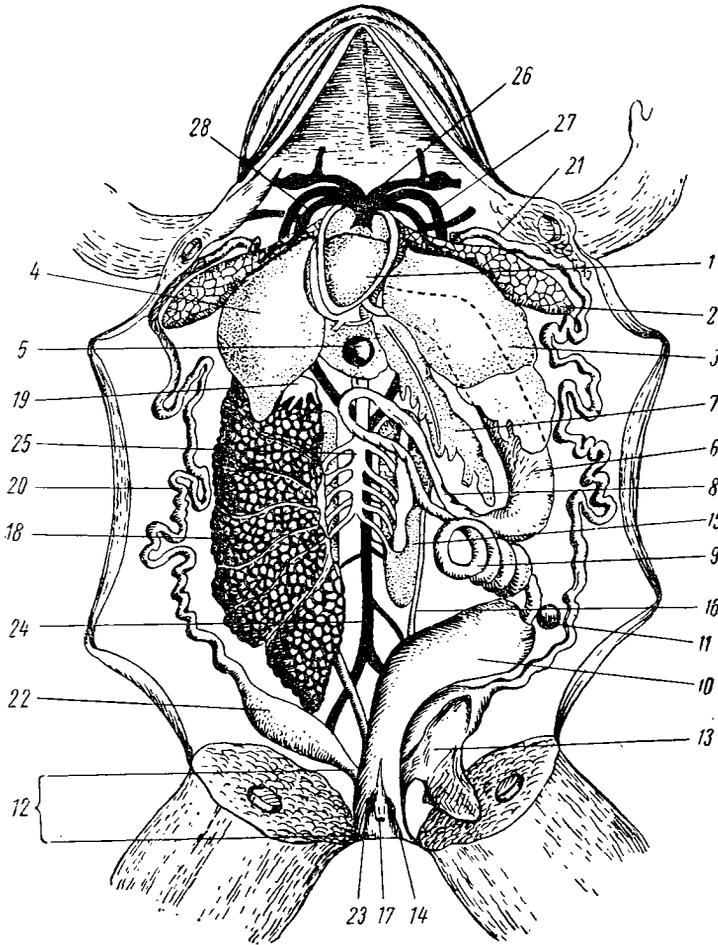


Рис. 111. Вскрытая лягушка, самка:

1 — сердце, 2 — легкое, 3 — левая лопасть печени, 4 — правая лопасть печени, 5 — желчный пузырь на средней лопасти печени, 6 — желудок, 7 — поджелудочная железа, 8 — двенадцатиперстная кишка, 9 — тонкая кишка, 10 — толстая кишка, 11 — селезенка, 12 — клоака, 13 — мочевой пузырь, 14 — отверстие мочевого пузыря в клоаку, 15 — почка, 16 — мочеточник, 17 — отверстие мочеточников в клоаку, 18 — правый яичник (левый удален), 19 — жировое тело, 20 — яйцевод правый, 21 — яйцевод левый, 22 — маточный отдел яйцевода, 23 — отверстие яйцевода в клоаку, 24 — спинная аорта, 25 — задняя полая вена, 26 — общая сонная артерия, 27 — левая дуга аорты, 28 — легочная артерия

среднего уха переместилось сильно уменьшившееся в размерах гиомандибуляре и превратилось в стремя. Процесс этот стал возможным у земноводных благодаря тому, что гиомандибуляре у них освободилось в связи с возникновением аутостилии и редукцией жаберной крышки от роли челюстного подвеса и опоры для жаберной крышки. Одним концом стремя упирается в барабанную перепонку, другим — в *овальное окно* (*fenestra ovale*), которое представляет истонченный участок перегородки, разделяющей полости среднего и внутреннего уха. Стремя служит для передачи колебаний барабанной перепонки внутреннему уху, тогда как роль евстахиевой трубы заключается в проведении наружного воздуха в среднее ухо, благодаря чему внутреннее

и внешнее давления на барабанную перепонку уравниваются, что предохраняет перепонку от разрыва.

Таким образом, орган слуха земноводных имеет значительно более сложное и совершенное, чем у рыб, строение. Это связано с тем, что воздух служит гораздо более плохим проводником звука, чем вода.

Органы обоняния земноводных снабжены наружными и внутренними ноздрями—хоанами. Они открываются у лягушки, как и у всех земноводных, в передней части ротовой крышки, наружные ноздри снабжены особыми клапанами, которые играют большую роль при акте дыхания.

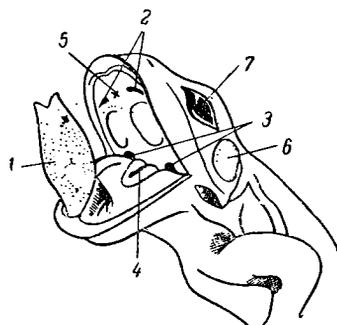


Рис. 112. Голова лягушки с открытым ртом:

1 — язык, 2 — хоаны, 3 — евстахиевы трубы, 4 — гортанная щель, 5 — сошниковые зубы, 6 — барабанная перепонка, 7 — глаза

**Органы пищеварения.** Как и рыбы, земноводные имеют общую ротоглоточную полость, короткий пищевод, переходящий в сравнительно слабо обособленный желудок, представляющий лишь расширение кишечного тракта. Желудок в свою очередь без резкой границы переходит в собственно кишечник, в котором передняя кишка лишь слабо отграничена от средней. Зато задняя (прямая) кишка хорошо обособлена, широка и заканчивается клоакой (рис. 111).

В ротоглоточную полость (рис. 112) открываются хоаны, евстахиевы трубы и гортанная щель, а также отсутствующие у рыб *слюнные железы*, секрет которых служит лишь для смачивания ротовой полости и не действует на пищу химически. В образовании ротовой крышки участвуют глазные яблоки, которые отделены от полости рта только слизистой оболочкой. При глотании, благодаря сокращению особой мышцы, глазные яблоки втягиваются, глубоко вдаваясь в ротовую полость, что способствует проталкиванию пищи. Такое участие глаз в акте глотания свойственно только земноводным. Большая печень снабжена желчным пузырем; поджелудочная железа, имеющая у лягушки вид плоского компактного тела, располагается, как всегда, в петле двенадцатиперстной кишки и желудка.

**Зубы** лягушки, как и у всех современных земноводных, имеют вид простых конусов, приращенных основанием к кости, а вершиной направленных назад. Они все однородны и служат лишь для удержания добычи, которая заглатывается целиком. Зубы у лягушки очень малы и сидят на внутреннем крае межчелюстных и верхнечелюстных костей, а также на сошниках. Присутствие сошниковых зубов характерно для земноводных. На нижнечелюстных костях у лягушки зубы отсутствуют, а у жаб, например, нет их и на верхней челюсти. По мере снашивания зубы выпадают и заменяются новыми.

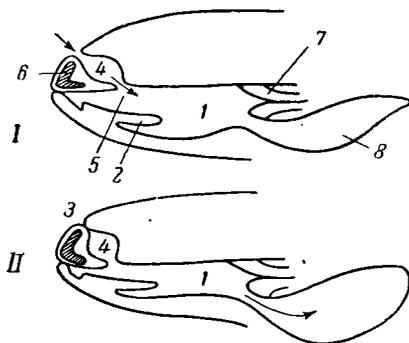


Рис. 113. Механизм акта дыхания у лягушки. I — первый этап вдоха: ротовая полость расширена, воздух в нее проходит через открытые ноздри; II — второй этап вдоха: ноздри закрыты, при поднятии дна ротовой полости воздух устремляется в гортанное отверстие, а из него — в легкие (стрелками указано направление движения воздуха):

1 — ротовая полость, 2 — язык, 3 — наружные ноздри, 4 — обонятельный мешок, 5 — хоаны, 6 — межчелюстная кость, 7 — вход в пищевод, 8 — легкие

Язык (*lingua*) помещается на дне ротовой полости лягушки; он обладает особой мускулатурой и может выбрасываться далеко вперед. Особенность языка лягушки заключается в том, что он прикрепляется лишь к передней части ротового дна, так что в спокойном состоянии вершина его обращена назад, к глотке. Вообще форма языка у земноводных разнообразна: у хвостовых он имеет форму гриба, сидящего на длинной и тонкой ножке, у многих бесхвостых — мясистого выроста, но всегда он служит для ловли добычи и покрыт клейким веществом, к которому прилипают мелкие животные, составляющие пищу земноводных. Отсутствует язык лишь у немногих форм, постоянно живущих в воде.

**Органы дыхания.** У взрослой лягушки органами дыхания служат *легкие* (*pulmones*) и в не меньшей степени *кожа*, к которой подходят большие кровеносные сосуды. У многих земноводных *кожное дыхание* почти единственный способ дыхания взрослых животных. Кожное дыхание часто дополняется *ротоглоточным дыханием* (почти у всех хвостатых и многих бесхвостых земноводных). В последнем случае газообмен осуществляется и через слизистую оболочку ротовой и глоточной полостей, снабженных густой сетью капилляров.

Легкие земноводных представляют собой простые парные мешки, имеющие тонкие, ячеистые с внутренней поверхности стенки. Дыхательная поверхность легких еще мала и относится к поверхности кожи как 2 : 3 (у млекопитающих дыхательная поверхность легких в 50—100 раз больше поверхности кожи).

Дыхательные пути у бесхвостых земноводных развиты крайне слабо и представлены лишь короткой *гортанно-трахейной камерой*, непосредственно переходящей в полость легких. Гортанную щель лягушки окружают парные *черпаковидные хрящи*, на которые натянуты *голосовые связки*, представляющие собой две складки слизистой оболочки. Эти складки ограничивают с боков гортанную щель. Они могут натягиваться, и когда воздух, выдыхаемый из легких, приводит их в колебательное движение, они издают звук. Скелет гортани, свойственный только высшим земноводным, по-видимому, гомологичен брюшному отделу последней, V жаберной дуге рыб.

В связи с отсутствием у земноводных грудной клетки механизм легочного дыхания у них, в отличие от других позвоночных, не всасывательного, а нагнетательного типа (рис. 113). Животное сперва набирает воздух в ротовую полость, для чего открывает ноздри и опускает ротовое дно. Затем оно закрывает ноздри клапанами, открывает гортанную щель и поднимает ротовое дно действием межчелюстной и межгиоидной мускулатуры, в результате чего воздух проталкивается в легкие. Объем перегоняемого воздуха возрастает пропорционально квадрату расстояния между ветвями челюсти. Поэтому череп земноводных и приобрел характерную широкую и уплощенную форму.

Удаление воздуха из легких происходит благодаря действию брюшной мускулатуры и спадению стенок легких.

**Кровеносная система.** Сердце лягушки (рис. 114) трехкамерное, т. е. состоит из двух вполне обособленных предсердий и одного желудочка, но, кроме того, оно содержит венозный синус и артериальный конус. Желудочек отличается от прочих отделов сердца толстыми стенками. От внутренней поверхности его отходят длинные мышечные тяжи, которые прикрепляются к свободным краям двух клапанов, прикрывающих *предсердно-желудочковое* (атриовентрикулярное) отверстие, общее для обоих предсердий. Артериальный конус снабжен клапанами у основания и на конце, но, кроме того, внутри него располагается длинный, продольный *спиральный клапан*.

Артериальная система лягушки (рис. 115), как и всех бесхвостых амфибий, сильно отличается от таковой рыб. Артериальный конус продолжается в общий ствол аорты, подразделенный продольной перегород-

кой на брюшной и спинной отделы; от него отходят 3 пары артериальных дуг. Передняя из них — общая сонная артерия (arteria carotis communis) — гомологична первой приносящей жаберной артерии рыб. Почти сейчас же после отделения от брюшной стороны общего артериального ствола она разделяется на два сосуда: внутреннюю и наружную сонные артерии (a. carotis interna и a. carotis externa), которые несут кровь к голове. Следующая артериальная дуга, тоже отходящая от брюшной стороны артериального ствола, гомологична второй жаберной дуге рыб и носит название дуги аорты (arcus aortae). Правая и левая дуги аорты, описав полную дугу и отослав каждая по большой подключичной артерии (arteria subclavia) к передним конечностям, соединяются ниже сердца в непарную спинную аорту (aorta dorsalis). Она тянется под позвоночником, отсылая от себя ряд артерий к внутренним органам, после чего разделяется на две подвздошные артерии (arteria iliaca), снабжающие кровью задние конечности. Наконец, ближайшая к сердцу артериальная дуга, гомологична IV жаберной дуге рыб, отходит от спинной стороны общего ствола и представляет собой легочнокожную артерию (a. pulmo-cutanea). Она идет в легкие, но перед вхождением в них отсылает по большой кожной артерии (a. cutanea magna), которая крайне характерна для земноводных, являясь основным приносящим сосудом кожного дыхания. Артериальная система лягушки, сильно отличаясь от соответствующей системы рыб, связана с ней переходными стадиями через кровеносную систему личинки и взрослых хвостатых земноводных.

**Венозная система** (рис. 116) лягушки в общем очень похожа на венозную систему двоякодышащих рыб, но задние кардинальные вены, сохраняющиеся еще у низших земноводных, у бесхвостых атрофируются. Венозная кровь от задних частей тела и задних конечностей собирается в парные воротные вены почек и в непарную брюшную вену (vena abdominalis). Кровеносные сосуды в почках распадаются на капилляры и вновь соединяются

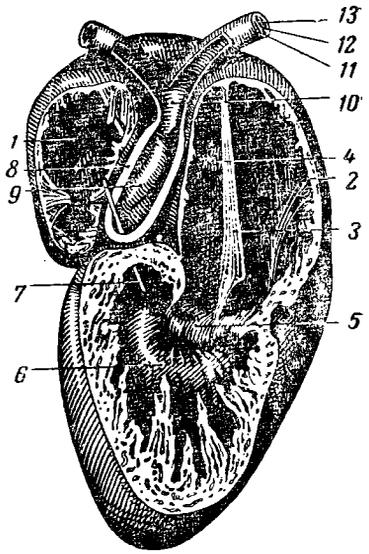


Рис. 114. Сердце лягушки с брюшной стороны в разрезе (по Паркеру):

1 — правое предсердие, 2 — левое предсердие, 3 — перегородка между предсердиями, 4 — отверстие венозной пазухи, 5 — атриовентрикулярный клапан, 6 — желудочек, 7 — зонд, продетый из желудочка в артериальный конус, 8 — артериальный конус, 9 — спиральный клапан артериального конуса, 10 — основание брюшной аорты, 11 — сонная артерия, 12 — дуга аорты, 13 — легочная артерия

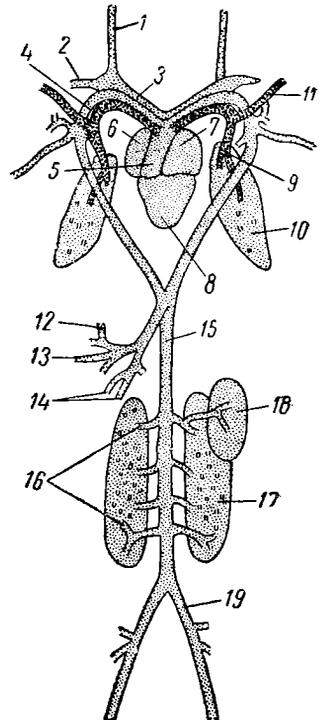


Рис. 115. Схема артериальной системы лягушки (по Паркеру):

1 — наружная сонная артерия, 2 — внутренняя сонная артерия, 3 — общая сонная артерия, 4 — легочнокожная артерия, 5 — артериальный конус, 6 — правое предсердие, 7 — левое предсердие, 8 — желудочек, 9 — легочная артерия, 10 — легкое, 11 — кожная артерия, 12 — печеночные артерии, 13 — желудочная артерия, 14 — кишечная артерия, 15 — спинная аорта, 16 — почечная артерия, 17 — почка, 18 — левый семяник (правый удален), 19 — подвздошная артерия

уже в непарную *заднюю полую вену* (v. cava posterior), которая, приняв в себя брюшную вену и парные печеночные вены, впадает в венозную пазуху. Венозная кровь из головы, от передних конечностей и от кожи собирается с каждой стороны в *яремные и подключичные вены*, которые сливаются в парные *передние полые вены* (v. cava anterior). В них же впадают крайне характерные для земноводных *большие кожные вены* (v. cutanea magna), несущие от кожи уже окисленную, артериальную кровь. Смешанную кровь передние полые вены вливают в венозную пазуху. Наконец, парные легочные вены, несущие артериальную кровь из легких, соединяются в *общую легочную вену* (v. pulmonalis communis), которая впадает непосредственно в левое предсердие.

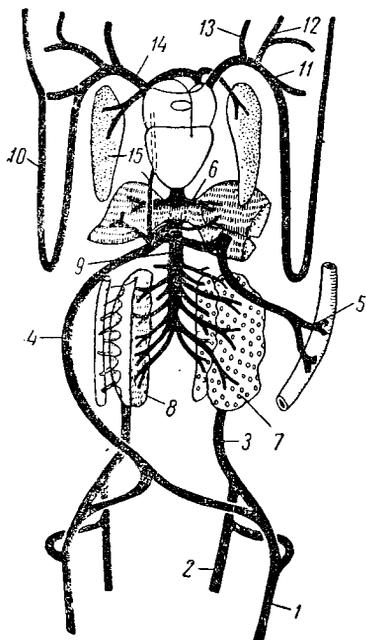


Рис. 116. Схема венозной системы лягушки (по Видерсгейму): 1 — бедренная вена, 2 — седалищная вена, 3 — подвздошная вена, 4 — брюшная вена, 5 — воротная вена печени, 6 — печеночная вена, 7 — левый яичник, 8 — почка, 9 — задняя полая вена, 10 — большая кожная вена, 11 — подключичная вена, 12 — внутренняя яремная вена, 13 — наружная яремная вена, 14 — передняя полая вена, 15 — легкое

Распределение крови в сердце и главных сосудах. Из венозной пазухи, где кровь оказывается смешанной благодаря слиянию *полых вен* (несущих венозную кровь) с большой кожной веной (несущей артериальную кровь), кровь движется в правое предсердие. При сокращении правого предсердия кровь поступает в желудочек, туда же поступает артериальная кровь при сокращении левого предсердия. Таким образом, у лягушки, как и у всех земноводных, не резко выражено характерное для высших наземных позвоночных животных деление сердца на венозное (правое) и артериальное (левое). Это связано с большим значением кожного дыхания. Смешение токов крови в трехкамерном сердце земноводных функционально обусловлено, так как иначе артериальная кровь из кожных вен поступала бы только в легкие. Особенно большое значение приобретает трехкамерность сердца с переходом к исключительно кожному дыханию (например, при длительном пребывании под водой). В этом случае левое предсердие становится венозным, а правое — артериальным.

При сокращении желудочка атрио-вентрикулярное отверстие замыкается клапаном, и смешанная кровь проталкивается из него в артериальный конус и далее распределяется в легочные артерии, дуги аорты и сонные артерии. Таким образом, ткани лягушки получают не чистую артериальную кровь, в отличие от рыб и высших наземных позвоночных, и для них характерно смешанное кровообращение благодаря соединению в сердце большого и малого кругов кровообращения. Сильное развитие кожного дыхания является важным приспособлением в двух направлениях: с одной стороны, оно компенсирует недостатки смешанного кровообращения, с другой — обеспечивает правильное снабжение артериальной кровью при дыхании под водой (например, зимой). Сохранение трехкамерности сердца является важным приспособлением к такому двойному дыханию в воздухе и в воде.

Лимфатическая система у лягушки, как и у всех земноводных, развита очень сильно и имеет, кроме лимфатических сосудов и сердец, уже упомянутые лимфатические мешки, располагающиеся под кожей (см. рис. 104). Мощное развитие лимфатических мешков связано с постоянным испарением влаги с поверхности кожи (кожное дыхание). Одна пара

лимфатических сердец помещается около третьего позвонка, другая — вблизи клоачного отверстия. Селезенка, имеющая вид небольшого круглого тела красного цвета, располагается на брюшине вблизи начала прямой кишки.

**Органы выделения.** Органы выделения состоят из парных *мезонефрических почек*, имеющих вид плоских красноватых тел, расположенных по бокам позвоночника, и пары *мочеточников*, открывающихся в клоачную полость и соответствующих вольфовым каналам. В клоаку же открывается большой *мочевой пузырь* (*vesica urinaria*), куда моча постоянно поступает из клоаки и из которого она, когда мочевой пузырь переполняется, снова через клоаку изгоняется наружу. На брюшной поверхности почек расположены *надпочечники*, которые являются важными железами внутренней секреции.

**Половые органы.** У самцов (рис. 117) лягушки они представлены парой округлых беловатых *семенников*, прилегающих к брюшной поверхности почек. Над семенниками лежит по характерному для земноводных жировому телу, имеющему неправильную форму и различные размеры: оно служит для питания семенника и развивающихся в нем сперматозоидов. Поэтому осенью, когда семенники еще малы, жировое тело велико, к весне же оно бывает почти все израсходовано на образование сильно увеличивающихся семенников. От семенников отходят многочисленные *семявыносящие канальцы*, которые, пройдя через почку, впадают в *мочеточник* (вольфов канал). Перед впадением в клоаку он образует расширение — *семенной пузырек*, который слу-

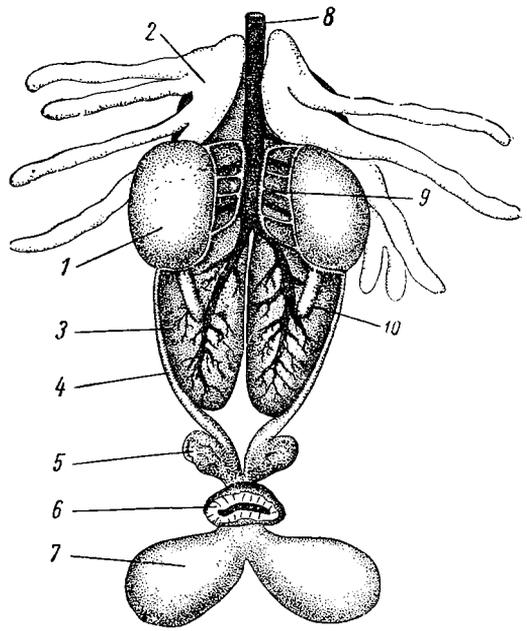


Рис. 117. Мочеполовые органы самца лягушки:

1 — семенник, 2 — жировое тело, 3 — почка, 4 — мочеточник (вольфов канал), 5 — семенные пузырьки, 6 — клоака, 7 — мочевой пузырь, 8 — задняя полая вена, 9 — семявыносящие канальцы, 10 — надпочечник

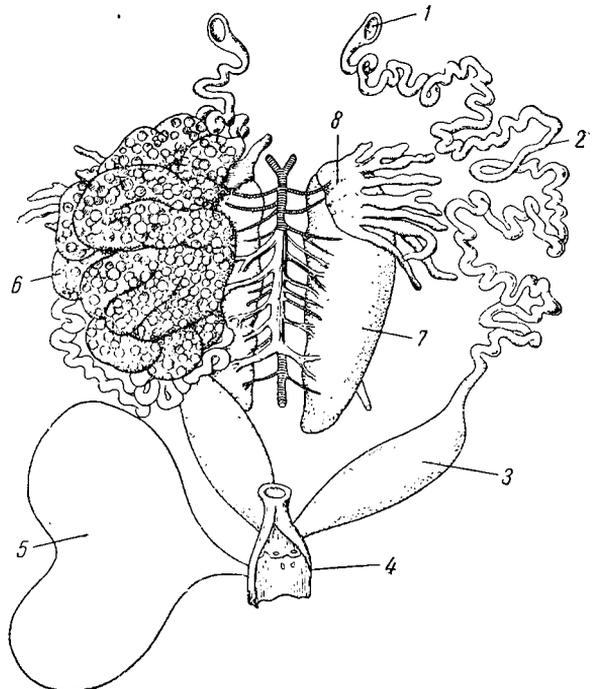


Рис. 118. Мочеполовые органы самки лягушки:

1 — воронка яйцевода, 2 — яйцевод, 3 — маточный отдел яйцевода, 4 — клоака, 5 — мочевой пузырь, 6 — правый яичник, 7 — почка, 8 — жировое тело

жит резервуаром для семени. Копулятивные органы у лягушки, как и у огромного большинства земноводных, отсутствуют.

**У с а м о к** (рис. 118) половые органы представлены парными яичниками, которые, в отличие от семенников, имеют зернистое строение. Над ними лежит, как и у самцов, по жировому телу. Размеры яичников изменчивы в зависимости от времени года: летом и осенью малы, к весне же очень велики и переполнены круглыми яйцами темного цвета. Созревшие яйца выпадают в полость тела, откуда они попадают во внутреннее отверстие яйцеводов. *Яйцеводы* (мюллеровы каналы) представляют собой парные сильно извитые трубки, небольшие внутренние отверстия которых располагаются рядом около позвоночника, вблизи корня легких, а наружные — открываются самостоятельно в клоаку. Воронки яйцеводов прирастают к сердечной сумке так, что при сокращении сердца они попеременно сжимаются и расправляются, насыщая яйца из полости тела. Ко времени размножения яйцеводы сильно удлиняются и приобретают очень толстые стенки. Таким образом, мочеполовая система лягушки, как и всех земноводных, устроена по тому же типу, как у хрящевых и двоякодышащих рыб.

**Вторичные половые признаки.** Самцы лягушек отличаются от самок и по наружным признакам. У самцов внутренний палец передних ног имеет у основания по большому бугру, который достигает особенного развития ко времени размножения и помогает самцам держаться за самок при оплодотворении икры. Кроме того, у самцов большинства лягушек имеются *голосовые мешки*, или *резонаторы*, которые располагаются по бокам головы и открываются в ротовую полость около углов рта. В действующем состоянии голосовые мешки наполняются воздухом и служат для усиления звука, издаваемого при квакании. У самцов зеленых лягушек резонаторы при квакании выпячиваются по бокам рта в виде больших округлых пузырей; у самцов бурых лягушек они внутренние и располагаются под кожей в подчелюстном лимфатическом мешке.

**Распространение и образ жизни.** Настоящие лягушки (род *Rana*) — одни из наиболее многочисленных земноводных (более 200 видов). Размеры их весьма различны: длина тела взрослых от 30 до 250 мм, вес до 600 г. Большинство видов, в том числе и лягушки нашей фауны, имеют размеры от 50 до 130 мм. Лягушки очень широко распространены, отсутствуют только в Австралии, Н. Зеландии, Полинезии и большей части Южной Америки. Среди них есть обитающие как постоянно в водоемах, так и вдали от них. Лягушки умеренных и северных широт зиму проводят в состоянии оцепенения на дне водоема или на суше, зарывшись в землю, спрятавшись в норы грызунов, под опавшей листвой и мхом и т. д. Весной, после пробуждения, они приступают к размножению. Самец крепко охватывает самку передними лапами, сидя у нее на спине, и поливает семенем выходящую икру. Следовательно, оплодотворение у лягушек, как почти у всех бесхвостых земноводных, наружное. Размножение и откладка икры у подавляющего большинства происходит в водоемах. Общее количество откладываемой икры различно у разных видов и колеблется в пределах от 600 до 20 тыс. икринок.

Яйцо лягушки черного или коричневого цвета и окружено студенистой оболочкой, выделяемой яйцеводами, которая разбухает в воде. Эта оболочка имеет большое биологическое значение: она предохраняет яйцо от механических повреждений, хищных беспозвоночных (жуков, моллюсков, ракообразных) и даже от рыб и птиц, так как скользкий комок икры трудно схватить или оторвать от него часть. Кроме того, толстые оболочки препятствуют сближению яиц в кладках, что способствует лучшей аэрации. Наконец, прозрачные оболочки, как линзы, концентрируют на яйце световые и тепловые лучи; при малой теплопроводности оболочек это повышает температуру в комке икры. По окончании размножения одни лягушки, например зеленые, остаются вблизи водоема, другие, например бурые, перебираются в леса, поля, огороды и т. д., где проводят все лето. Взрослые лягушки —

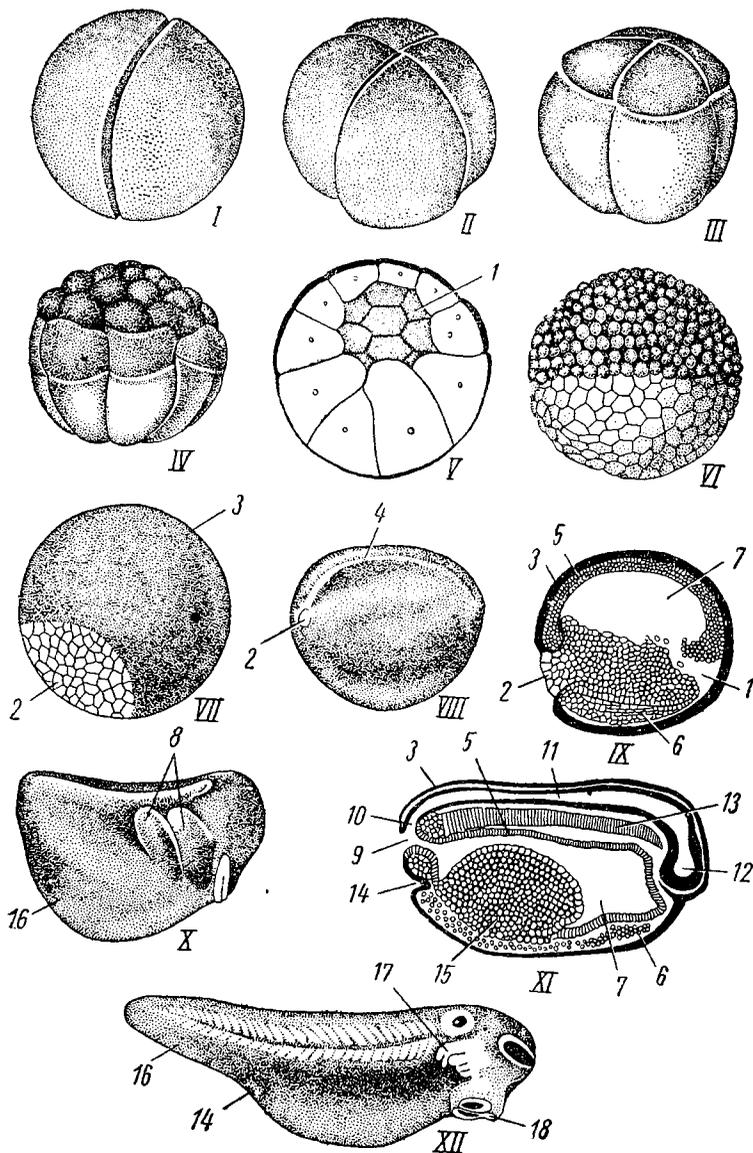


Рис. 119. Последовательные стадии развития лягушки (по Паркеру). V, IX и XI — в разрезе, прочие фигуры — общий вид: 1 — бластоцель. 2 — желточная пробка, 3 — эктодерма, 4 — медулярная борозда, 5 — энтодерма, 6 — мезодерма, 7 — первичная пищеварительная полость, 8 — углубления на месте будущих жаберных щелей, 9 — гастропор (бластопор), 10 — нервникошечный канал, 11 — спинной мозг, 12 — головной мозг, 13 — хорда, 14 — место будущего заднего прохода. 15 — желточные клетки, 16 — хвост, 17 — жабры, 18 — присоска

хищники, питающиеся преимущественно насекомыми, моллюсками, червями, паукообразными.

Головастики питаются главным образом одноклеточными водорослями-обратателями и простейшими, гниющими животными и растительными остатками. В 2—4-летнем возрасте большинство лягушек достигает половой зрелости. Продолжительность жизни в природе редко превышает 5—6 лет; в неволе отдельные особи доживали до 13—15 лет.

Наиболее известными и широко распространенными лягушками являются зеленые лягушки: *озерная* (*Rana ridibunda*), близкая к ней прудовая (*Rana esculenta*); а среди бурых лягушек — *травяная* (*Rana temporaria*) и *остромордая* (*Rana terrestris*). Последние отличаются от двух первых не только бурой окраской и присутствием по бокам головы удлиненого темного пятна, но и более наземным образом жизни. Озерная лягушка водится в Европе, Западной Азии и Северной Африке, прудовая лягушка — исключительно в Европе; травяная лягушка — в Европе, Западной Сибири, проникая на север за Полярный круг. Столь же далеко к северу проникает и остромордая лягушка, распространенная в Сибири и Восточной Европе.

**Развитие зародыша.** Желтка в яйцах земноводных сравнительно немного, но он распределен по всему яйцу неравномерно, будучи сконцентрирован к вегетативному полюсу (это можно заметить и невооруженным глазом, так как верхняя половина яйца черная, нижняя же, богатая желтком, — белая). В связи с этими особенностями яйцо претерпевает полное, но неравномерное дробление (рис. 119).

Первая реакция яйца на проникновение сперматозоида выражается выделением им жидкости под желточную оболочку, вследствие чего желточная оболочка несколько отстает от поверхности яйца. Через 3—4 часа после оплодотворения яйцо лягушки начинает дробиться. Первая борозда разделяет его на две половины — правую и левую; вторая борозда проходит перпендикулярно к первой и тоже по меридиану, тогда как третья располагается в горизонтальной плоскости, отделяя меньшую, темную *анимальную* часть от большей, нижней — *вегетативной*. В дальнейшем дробление идет как в меридианальном, так и в широтном направлениях, но так как дробление вегетативной части запаздывает, то в результате получается *бластула* с мелкими blastomeres на анимальном полюсе и крупными на вегетативном, поэтому blastocell оказывается сильно сдвинутым к анимальному полюсу. Приблизительно через сутки после оплодотворения мелкие темные blastomeres занимают уже  $\frac{2}{3}$  поверхности яйца. Это указывает на то, что *гастрюляция* происходит не только путем впячивания вегетативной части blastocell, но и путем нарастания на нее анимальных blastomeres — этот процесс называется *эпиволейей*. В результате этого процесса получается гастрюла, *гастропор* которой заполнен крупными вегетативными blastomeres, образующими *желточную пробку*. Через 2—3 дня от начала дробления гастропор представляет собой лишь узкое кольцо с желточной пробкой посередине, имеющей вид светлого пятнышка. На 3—4-й день зародыш начинает удлиняться, от гастропора остается лишь небольшая щель, и впереди нее появляются два параллельных друг другу валика, соединенных впереди поперечным. Между этими валиками располагается *медуллярная пластинка* — зачаток центральной нервной системы. Еще через 1—2 дня эти валики срастаются друг с другом, медуллярная пластинка под ними загибается, замыкается в *нервную трубку*, и начинают ясно обособляться голова и хвост. Приблизительно через неделю после оплодотворения яйца зародыш оказывается почти сформированным, а еще через 1—2 дня он прорывает яйцевые оболочки и выходит наружу в виде личинки — головастика.

**Личинка.** Только что вылупившийся головастик имеет длинный хвост, окруженный хорошо развитой плавательной перепонкой, по бокам головы сидят 2—3 пары наружных перистых жабр, парные конечности отсутствуют, имеются органы боковой линии, функционирующей поч-

кой является *пронефрос*. Вскоре наружные жабры исчезают, взамен их развиваются три пары жаберных щелей с жаберными лепестками. В это время головастик имеет значительное сходство с рыбой не только по своему внешнему виду, но и по внутреннему строению, так как сердце содержит только одно предсердие и один желудочек, у него существует только один круг кровообращения. Затем путем выпячивания из брюшной стенки пищевода развиваются парные легкие. На этой стадии развития артериальная система головастика (рис. 120) чрезвычайно похожа на артериальную систему двоякодышащих рыб; отличие сводится к тому, что благодаря отсутствию четвертой жабры (у земноводных вообще она никогда не развивается) IV приносящая жаберная артерия без перерыва переходит в легочную. Позже жабры редуцируются; впереди жаберных щелей с каждой стороны образуется складка кожи, которая, постепенно разрастаясь назад, затягивает эти щели, головастик переходит всецело на легочное дыхание и начинает всплывать на поверхность воды, чтобы заглатывать ртом воздух. На дальнейших

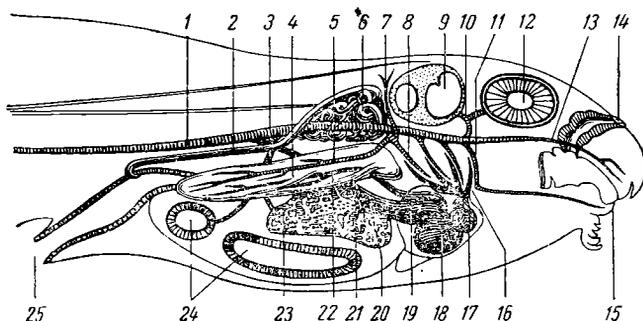


Рис. 120. Кровеносная система головастика (по Маршалю):

1 — спинная аорта, 2 — первичный почечный проток, 3 — брыжеечная артерия, 4 — легкое, 5 — легочная артерия, 6 — почка, 7 — кожная артерия, 8 — выносящая жаберная артерия 4-й жаберной дуги, 9 — орган слуха, 10 — внутренняя сонная артерия, 11 — выносящая жаберная артерия 1-й жаберной дуги, 12 — глаз, 13 — передняя небная артерия, 14 — наружное носовое отверстие, 15 — нижняя челюсть, 16 — приносящая жаберная артерия 1-й жаберной дуги, 17 — артериальный конус, 18 — желудочек, 19 — предсердие, 20 — печеночная вена, 21 — задняя полая вена, 22 — легочная вена, 23 — печень, 24 — тонкая кишка, 25 — заднепроходное отверстие

стадиях развития (рис. 121) у головастика развиваются парные конечности — сперва передние, потом задние (но передние дольше скрыты под кожей, так что наружу появляются сначала задние), хвост и кишечник начинают укорачиваться, появляется *мезонефрос*, и личинка переходит на питание теми же кормами, что и взрослые, и превращается в молодую лягушку, отличающуюся от взрослой только меньшими размерами.

**Метаморфоз.** Метаморфоз головастика в лягушку представляет огромный теоретический интерес, так как не только доказывает, что земноводные произошли от рыбообразных существ, но дает возможность в подробностях восстановить эволюцию отдельных систем органов, в частности систем кровообращения и дыхания, при превращении водных животных в наземных.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЗЕМНОВОДНЫХ

Современные земноводные представлены тремя отрядами: *хвостатые*, *безногие* и *бесхвостые*. Эти три отряда резко отличны друг от друга как анатомически, так и биологически, что определяется независимым развитием каждого из них по крайней мере с триаса.

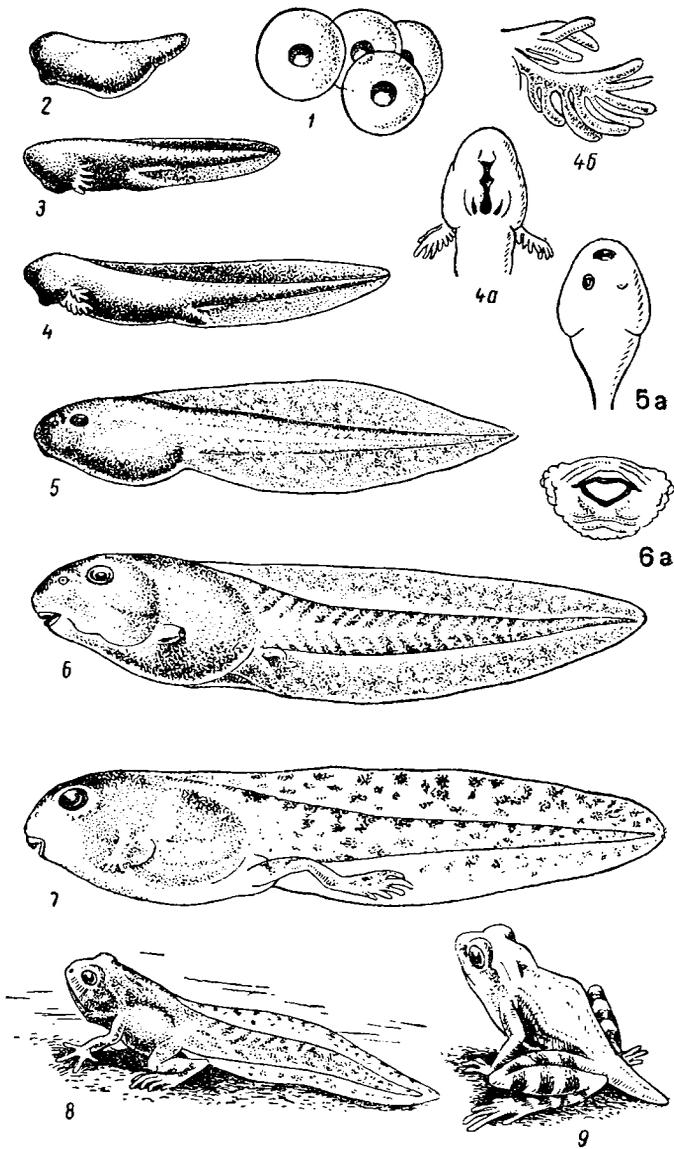


Рис. 121. Развитие остромордой лягушки — *Rana terrestris* (по Банникову):

1 — икринки, одетые слизистыми оболочками, 2 — личинка в момент выклева, 3 — головастик на стадии развития плавниковой оторочки, 4 — головастик с максимально развитыми наружными жабрами, 4а — передняя часть того же головастика снизу (видны личиночные органы прикрепления), 4б — увеличенные наружные жабры, 5 — стадия за­растания наружных жабр и редукция органов прикрепления, 5а — тот же головастик снизу, начало развития ротового аппарата, 6 — стадия появления задних конечностей, 6а — ротовой аппарат головастика на той же стадии, 7 — стадия подвижности задних конечностей (сквозь покровы просвечивают лежащие в жаберной полости передние конечности), 8 — начало метаморфоза головастика, прорыв жаберной полости, освобождение передних конечностей, 9 — выход на сушу хвостатого лягушонка в конце метаморфоза

Отряд хвостатые, к которым относятся различные тритоны, саламандры и т. д., содержит всего около 280 видов, объединяемых в 60 родов, 9 семейств и 5 подотрядов (см. рис. 124).

Подотряд *Cryptobranchioidea* — наиболее примитивные из современных хвостатых амфибий. Позвонки двояковогнутые (амфицельные), и сохраняется свободная угловая кость (angulare). Оплодотворение наружное. Сюда относится сем. *скрытожаберников* (*Cryptobranchidae*) с такими видами, как *гигантская саламандра* Японии и Китая — *Megalobatrachus* и американский *скрытожаберник* — *Cryptobranchus*. Семейство *углозубов* (*Hypobiiidae*) содержит такие виды, как наши *сибирский четырехпалый тритон* (*Hypobius keyserlingii*), *семиреченский лягушкозуб* (*Ranodon sibiricus*), *уссурийский когтистый тритон* (*Onychodactylus fischeri*).

Подотряд *Ambystomoidea* содержит лишь одно сем. *амбистом* (*Ambystomidae*), характеризующихся также двояковогнутыми позвонками, но отсутствием угловой кости. Среди амбистомовых широко развито явление *неотении* (см. стр. 175), и личинки их известны под названием *аксолотлей*.

Подотряд *Salamandroidea* характеризуется, как правило, задневогнутыми (опистоцельными) позвонками или, редко, двояковогнутыми. Угловая кость у них сростается с сочленовной. Оплодотворение внутреннее. Этот большой подотряд включает 3 семейства. Наиболее богато видами сем. *саламандр* (*Salamandridae*), характеризующееся задневогнутыми позвонками, хорошо развитыми веками, зубами в обеих челюстях, отсутствием во взрослом состоянии жабр. Сюда относятся наши *тритоны* рода *Triturus* и *саламандры* рода *Salamandra* и *Mertensiella*. В этот же подотряд включают сем. *безлегочных саламандр* (*Plethodontidae*); сем. *амфишумовых* (*Amphiumidae*), содержащих полуличиночные формы с зачаточными конечностями и жаберной щелью.

Подотряд *Meantes* содержит одно сем. *сирен* (*Sirenidae*); для них характерны наружные жабры у взрослых и только передние конечности.

Подотряд *Pratoidea* включает только одно сем. *протеев* (*Proteidae*), представляющих собой неотенических личинок неизвестных саламандр.

Все хвостатые земноводные характеризуются тем, что имеют удлиненное туловище, переходящее в хорошо развитый хвост и снабженное парными конечностями. Такая форма тела является наименее специализированной и наиболее характерной для земноводных вообще. У низших групп зачаточная хорда сохраняется в течение всей жизни. Позвонки амфицельные или опистоцельные. Настоящих ребер нет, но имеются короткие верхние ребра, гомологичные одноименным образованиям костных рыб. Лобные и теменные кости черепа не слиты, как это имеет место у бесхвостых, существует парная *глазноклиновидная* кость, замененная у бесхвостых непарной *клинообонательной*. Квадратноскуловой кости нет, так что задний край верхнечелюстной кости оканчивается свободно. Большая часть плечевого пояса хрящевая, и коракоиды подвижно налегают один на другой. Ключица отсутствует. Лучевая и локтевая кости, также большая и малая берцовые не сращены, точно так же, как косточки запястья и предплюсны (рис. 122). Барабанной полости и барабанной перепонки нет, что представляет вторичное явление. У чисто водных форм существуют в течение всей жизни органы боковой линии, жаберные дуги; предсердие имеет неполную перегородку; продольный клапан в артериальном конусе отсутствует. Кровеносная система у низших групп устроена по типу кровеносной системы молодого головастика. У высших групп, ведущих более наземную жизнь, во взрослом состоянии жаберные дуги зачаточные, имеются полная перегородка между предсердиями и продольный клапан в артериальном конусе. Кровеносная система их занимает промежуточное положение между чисто водными и бесхвостыми земно-

водными, так как имеется хвостовая артерия и у многих форм сохраняются все четыре артериальные дуги; в венозной системе наряду с задней полой веной существуют задние кардинальные вены, впадающие в кювьеровы протоки. Кепулятивных органов у хвостатых нет, но осеменение у большинства видов внутреннее и самки захватывают краями клоаки мешки с семенем (сперматофоры), отложенные самцами. У личинок развиваются и появляются наружу сперва передние конечности. Явление регенерации развито чрезвычайно сильно и в противоположность бесхвостым сохраняется в течение всей жизни.

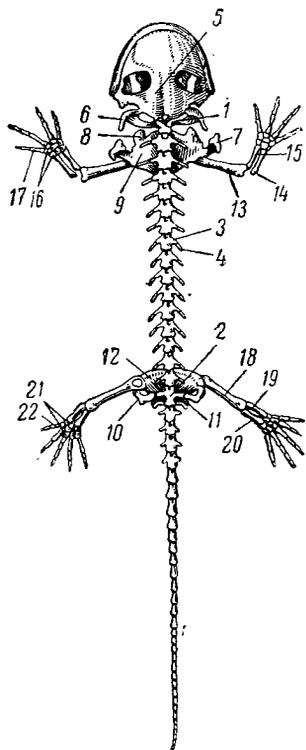


Рис. 122. Скелет хвостатого земноводного (амбистомы), вид сверху:

1 — шейный позвонок, 2 — крестцовый позвонок, 3 — поперечный отросток, 4 — «верхнее ребро», 5 — черепная коробка, 6 — подъязычный скелет, 7 — лопатка, 8 — прокораконд, 9 — кораконд, 10 — подвздошная кость, 11 — седлашная кость, 12 — локвовый хрящ, 13 — плечо, 14 — локтевая кость, 15 — лучевая кость, 16 — запястье, 17 — пястье, 18 — бедро, 19 — малая берцовая и 20 — большая берцовая кости, 21 — предплюсна, 22 — плюсна

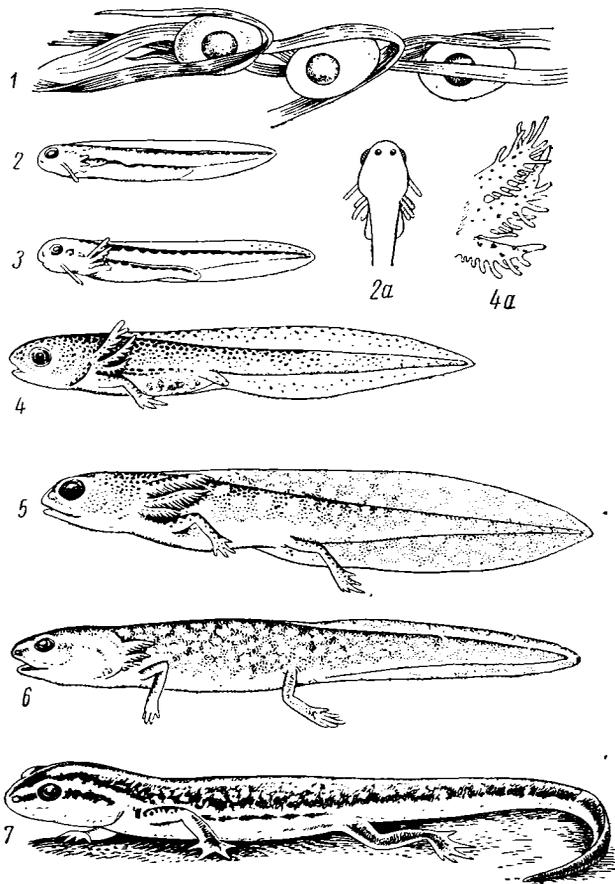


Рис. 123. Развитие тритона обыкновенного — *Triturus vulgaris* (по Банникову):

1 — икринки в оболочках, прикрепленные к растениям, 2 — личинки в момент выклева, 2a — передняя часть той же личинки снизу, 3 — стадия прорыва ротового отверстия и начала ветвления наружных жабр, 4 — стадия полного развития наружных жабр и расчленения передних конечностей, 4a — увеличенные наружные жабры, 5 — стадия расчленения передних и задних конечностей, 6 — начало редукции жабр и плавниковых отрочек, 7 — стадия выхода на сушу

У ряда форм наблюдается неотения, т. е. способность к размножению в личиночной стадии. Это явление представляет большой теоретический интерес, так как указывает на возможность эволюционного развития не от взрослой стадии предков, а от личиночной.

Представители отряда хвостатых в большинстве случаев живут в водоемах. Около 200 видов, 35 родов и 5 семейств представлены только постоянноводными формами. К этому следует добавить, что многие наземные виды, как, например, *обыкновенный тритон*, проводят в водоемах большую часть

летнего периода, а другие наземные виды, как, например, представители рода *амбистом*, (*Ambystoma*), часто имеют неотенических личинок, называемых *аксолотлями*, которых в больших количествах разводят в аквариумах. Таким образом, можно говорить о господстве среди хвостатых амфибий водных форм.

Чем больше связан с водоемом вид, тем, как правило, больше удлинено тело животного, хвост также удлиняется, и развивается мощный плавник; конечности, напротив, редуцируются. Так, у *обыкновенного* и *гребенчатого тритона* тело относительно короткое, конечности хорошо развиты, хвост вне периода размножения не имеет плавника. У *гигантской саламандры* (*Megalobatrachus*) — самого крупного современного земноводного, достигающего 1,5 м и постоянно живущего в реках, имеется мощный хвостовой плавник, но конечности относительно слабые. Североамериканская *амфиума* (*Amphiuma*) имеет тело длинное, а конечности очень слабые, снабженные лишь 2—3 пальцами. Живущий также в Северной Америке *сирен* (*Siren*) имеет угревидное тело и только передние конечности. Следует отметить, что виды, живущие в горных ручьях, в связи с быстрым течением отличаются, напротив, сильными конечностями, снабженными когтями, как, например, распространенный у нас в Уссурийском крае *когтистый тритон* (*Opuchodactylus fischeri*). Этот вид, в связи с хорошими условиями аэрации в горных ручьях, полностью утрачивает легкие и дышит только кожей. Жители же подземных водоемов, как, например, *протей* (*Proteus anguineus*) из подземных рек и озер Балканского полуострова, характеризуются отсутствием пигментов в покровах и редукцией глаз.

В противоположность водным хвостатым земноводным, немногие наземные виды характеризуются укороченным телом и длинными и мощными конечностями. Бег некоторых вполне наземных *южноевропейских* (*Hydromantis*) и *центральноамериканских* (*Oedipus*) саламандр подобен быстрому бегу ящериц. Они хорошо лазают по деревьям и даже прыгают. У этих наземных видов, как у лягушек, длинный выбрасывающийся язык. Среди сухопутных хвостатых есть и подземные виды, такие, как *батрахосенс* (*Batrachoseps*), которые имеют змеевидное тело с очень слабыми конечностями.

Для всех хвостатых земноводных характерен ряд особенностей биологии размножения: внутреннее оплодотворение, откладка малого количества икры, забота о потомстве: от простого случая закрывания яйца в листок у *обыкновенного тритона* (рис. 123) до охраны яйцевых кладок у *семиреченского тритона* (*Ranodon sibiricus*) и живорождения, свойственного всем полностью наземным видам (некоторые саламандры). Эти особенности размножения — одна из наиболее типичных черт отряда.

Хвостатые земноводные ограничены в своем распространении почти исключительно северным полушарием. Древность хвостатых доказывается и их географическим распространением. Во-первых, среди них имеются многочисленные случаи разорванного распространения, например, один вид *протей* (*Proteus anguineus*) живет в Западной Европе, а другой (*Necturus maculatus*) — в Северной Америке; *гигантская саламандра* ограничена в своем распространении Японией и Китаем, а близкий к ней *скрытожаберник* (*Cryptobranchus alleghamensis*) населяет Северную Америку. Во-вторых, многие хвостатые имеют чрезвычайно узкое распространение, например: *европейский протей* встречается исключительно в подземных водоемах западной Югославии, *семиреченский тритон* — только в Джунгарском Алатау, *уссурийский когтистый тритон* — только в Уссурийском крае, на Корейском полуострове и в Северо-Восточном Китае, *кавказская саламандра* (*Mertensiella caucasica*) — только в Западном Закавказье. Особенно много узкораспространенных форм в Юго-Западном Китае.

Таким образом, хвостатые земноводные обитают в северных и умеренных широтах, где сравнительно мало представителей прогрессивной группы бесхвостых земноводных.

## ОТРЯД БЕЗНОГИЕ (APODA, ИЛИ GYMNORHIONA)

К этому немногочисленному отряду относится около 55 видов, объединяемых в 19 родов и одно семейство *червяг* (Coeciliidae). Все они имеют удлинненно-червеобразное тело с частыми кольцевыми перехватами и лишены не только парных конечностей, но и хвоста, так как клоака располагается почти на конце тела. Все червяги, за исключением представителей двух южноамериканских родов *Typhlonectes*, *Desmophis*, живущих в воде, ведут подземную жизнь, прокладывая ходы во влажной земле и сгнившей растительности (рис. 124<sub>1-3</sub>).

Как приспособление к роющей жизни червяг следует рассматривать их удлиненную форму тела, отсутствие конечностей и их поясов, нижний рот, зачаточные глаза, рудиментарный слуховой нерв, отсутствие барабанной перепонки и сильно развитые органы обоняния, а также внутреннее осеменение, в связи с чем клоака самцов обладает способностью выпячиваться, выполняя роль копулятивного органа.

Но наряду с этими сильно специализированными признаками червяги обладают рядом чрезвычайно примитивных черт, которые сближают их с древними панцирными земноводными. Главнейшие примитивные признаки червяг следующие: под кожей у них скрыты костные чешуйки, по-видимому, гомологичные чешуям древних панцирных земноводных, покровные кости черепа развиты чрезвычайно сильно, что также, по-видимому, унаследовано ими от панцирных земноводных, слуховая косточка — стремя — еще сочленяется с квадратной, перегородка между предсердиями еще не полная, и в артериальном конусе отсутствует продольный клапан, свойственный большинству других групп земноводных, тела позвонков амфицельного (рыбьего) типа, имеется довольно хорошо развитая хорда. Характерным признаком является присутствие коротких настоящих (нижних) ребер.

Наряду с этим обращает на себя внимание крайне сильное развитие переднего мозга у червяг, который у них значительно крупнее, чем у всех прочих земноводных.

Питаются червяги насекомыми, червями и другими почвенными беспозвоночными. Процесс размножения у них мало связан с водоемом. Взрослые червяги, за исключением немногих водных видов, попав случайно в воду, тонут. У всех яйца развиваются вне воды, лишь последние стадии развития личинки в немногих случаях проходят в воде. Многие виды, как *цейлонский рыбозмей* (*Ichthyophis*), обвивают своим влажным телом крупные яйца (см. рис. 130<sub>1</sub>). У всех безногих хорошо выражена забота о потомстве. Водные червяги — живородящие.

Распространены червяги почти исключительно в пределах тропического пояса Африки, Азии, Центральной и Южной Америки.

Подземный образ жизни при узкой специализации, ярко выраженная забота о потомстве, вневодное размножение и значительное развитие головного мозга отличают червяг от других амфибий.

Два рассмотренных выше отряда имеют те общие черты, что, будучи примитивными по сравнению с господствующим отрядом бесхвостых земноводных, они имеют ряд прогрессивных черт: внутреннее оплодотворение, забота о потомстве. Эти прогрессивные черты наравне с уходом под землю безногих (*Apoda*) или возвратом в водоемы хвостатых (*Urodela*) позволили им дожить до наших дней.

## ОТРЯД БЕСХВОСТЫЕ (ECAUDATA, ИЛИ ANURA)

Бесхвостые земноводные являются наиболее высокоорганизованной и богатой представителями группой. Но, несмотря на свою многочисленность, все они в общем имеют очень однообразное строение. Туловище у них короткое и широкое, шея не выражена, хвоста нет, парные конечности хорошо развиты, причем задние значительно больше передних и служат для харак-

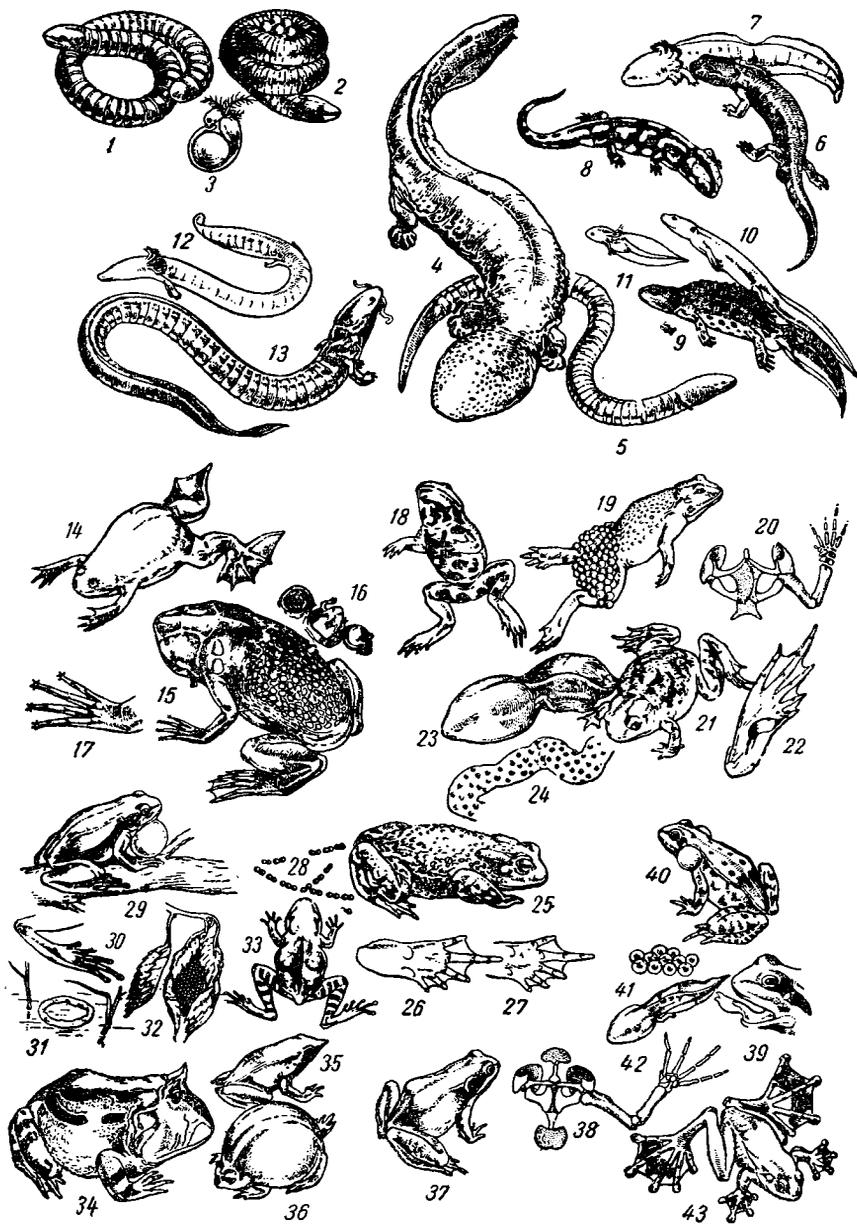


Рис. 124. Земноводные:

1 — кольчатая червьга, 2 — рыбозмей, 3 — личинка рыбозмея, 4 — гигантская саламандра, 5 — амфиума, 6 — амбистомы, 7 — аксолотль (личинка амбистомы), 8 — огненная саламандра, 9 — гребенчатый тритон (самка), 11 — личинка тритона, 12 — протей, 13 — сирен, 14 — шпорцевая лягушка, 15 — пипа, 16 — спинные яички пипы, 17 — передняя лапа пипы с коготками, 18 — жерлянка, 19 — повитуха (самец с намотанной на ногах икрой), 20 — подвижногрудый плечевой пояс жерлянки, 21 — чесночница, 22 — задняя лапа чесночницы с большой «шпорой», 23 — ее головастик, отличающийся большими размерами, 24 — икра чесночницы в виде толстого шнура, 25 — серая жаба, 26 — задняя лапа серой жабы (бугорки на подошве одиночные), 27 — задняя лапа зеленой жабы (бугорки на подошве одиночные), 28 — икра жабы, 29 — квакша, 30 — задняя нога квакши, 31 — гнездо квакши-кузнца, 32 — гнездо квакши-филломедузы, 33 — сумчатая квакша, 34 — рогатка, 35 — ринодерма, 36 — короткоголов, 37 — бурая лягушка, 38 — неподвижногрудый плечевой пояс лягушки, 39 — остромордая лягушка, 40 — зеленая лягушка, 41 — икра лягушки в виде комков, 42 — головастик лягушки, 43 — детоющая лягушка

терного передвижения скачками. Хорда у взрослых рудиментарная, позвонки процельные, хвостовой отдел позвоночника в виде одной длинной косточки (уростиль). Ребра, за редким исключением, отсутствуют. Лобные и теменные кости слиты в парную лобнотемную кость. Жаберные дуги изменены в подъязычный аппарат. Грудина состоит из нескольких частей. В плечевом поясе имеется ключица. Локтевая и лучевая кости сращены так же, как и малая и большая берцовые. Косточки запястья и предплюсны частично сращены. Есть среднее ухо с барабанной перепонкой, иногда скрытой под кожей. Ни жабры, ни жаберные щели у взрослых никогда не сохраняются. Кровеносная система характеризуется отсутствием связи между дугой аорты и сонными и легочными артериями и атрофией III артериальной дуги. Копулятивного органа нет, и осеменение внешнее. У личинки прорезаются сперва задние, а потом передние ноги (у хвостатых появление ног протекает в обратном порядке).

Число видов бесхвостых амфибий в 6,5 раз больше, чем хвостатых, и в 32 раза больше, чем безногих. Ныне живущих бесхвостых насчитывается около 1800 видов, объединяемых в 176 родов, 12 семейств и 5 подотрядов, наименование которых характеризуется сочленением позвонков в туловище.

**Подотряд Amphicoela** содержит наиболее примитивных бесхвостых земноводных, имеющих двояковогнутые (амфицельные) позвонки; у них сохраняются рудименты хвоста, имеющего значение при размножении (*Ascaphus* — Северная Америка), или рудименты хвостовых мышц (*Liopelma* — Новая Зеландия).

**Подотряд Opisthocoela** характеризуется задневогнутыми (опистоцельными) позвонками, отсутствием свободно выбрасывающегося языка и наличием свободных ребер. Сюда относятся *жерлянки* (*Bombina*), *жабы-повитухи* (*Alytes*), африканские *шпорцевые лягушки* (*Xenopus*) и американские *пиры* (*Pipa*).

**Подотряд Apomocoela**, объединяющий *чесночниц* (*Pelobates*), *крестовок* (*Pelodytes*) и ряд экзотических форм, характеризуется передневогнутыми (процельными) позвонками или процельными позвонками со свободными вставочными дисками. Крестцовый позвонок слит с уростилем или сочленяется с ним одним бугорком. Свободных ребер нет.

**Подотряд Procoela**, включающий *жаб* (*Bufo* и *Bufo*), *кваки* (*Hyla*) и многие группы тропических земноводных, характеризуется передневогнутыми (процельными) позвонками и двойным сочленением бугорком между крестцом и уростилем. Свободных ребер нет.

**Подотряд Diplasiocoela** объединяет наибольшее число видов. Сюда относятся настоящие *лягушки* (*Rana*), *короткоголовы* (*Brevicipitidae*) и *веслоноги* (*Polypedatidae*). Они характеризуются тем, что первые 7 туловищных позвонков процельные, последний амфицельный или, реже, все процельные, так же как и крестцовый. Ребер нет.

Однообразие в строении бесхвостых связано с приспособлением к передвижению прыжками, что первично было присуще всем представителям этого отряда. Одновременный толчок задними ногами повлек за собой выработку укороченного, клинообразного тела и удлинение задних конечностей. При этом возникает дополнительный отдел — предплюсна как эластичная вставка, продолжающая действие мускулатуры при прыжке. Образование узкого таза в виде характерного диска есть также приспособление к наиболее полному использованию силы при прыжке, поскольку при таком типе движения целесообразно иметь точки приложения сил максимально сдвинутыми. С этим же связано характерное удлинение подвздошных костей, способствующих перенесению точек приложения сил к центру тяжести животного.

Бесхвостые земноводные — главным образом сухопутные формы. Число водных форм сравнительно с хвостатыми очень невелико и не превышает 15%; лишь одно небольшое семейство *пировых* (*Pipidae*) целиком состоит из постоянно живущих в воде.

Среди сухопутных бесхвостых мы встречаем наземные, роющие и древесные виды.

Древесные формы встречаются среди бесхвостых весьма часто. В 6 семействах из 12 есть древесные виды, а одно из самых больших семейств — *квакши* (Hylidae) более чем на 90% состоит из древесных форм; многие виды *лягушек* и *жаб* ведут также древесный образ жизни. У живущих на деревьях видов, как, например, у нашей *квакши* (*Hyla arborea*), концы пальцев расширены в диски. На этих дисках образуется эпидермическая щетка и особые железы, выделяющие секрет, что позволяет животному удерживаться на вертикальных поверхностях. У некоторых древесных лягушек Южной Америки и Юго-Восточной Азии чрезвычайно развиты перепонки между удлинненными пальцами передних и задних лап. Эти лягушки, среди которых особенно известны *веслоногие лягушки* (*Polypedetes*), прыгая за насекомым планирующим полетом, пролетают до 10 и более метров с дерева на дерево.

Роющие формы, так же как и древесные, весьма многочисленны в отряде бесхвостых. Они встречаются среди представителей 6 семейств, и одно семейство *чесночниц* (*Pelobatidae*) состоит почти целиком из видов, ведущих роющий образ жизни. Роющие виды многочисленны среди настоящих *жаб* (*Bufo*nidae) и *короткоголовов* (*Brevicipitidae*) Африки и Австралии. Роют бесхвостые земноводные задними лапами, совершая попеременные движения ногами в стороны, так что погружаются в землю задним концом тела. Переход к роющему образу жизни влечет за собой укорочение конечностей, что лишает возможности совершать большие прыжки. Это видно уже у наших *жаб* и *чесночниц*, чаще передвигающихся шагом, чем прыгающих. Чередующиеся движения правой и левой лап приводят также к образованию подвижного сочленения в виде скользящих суставных поверхностей между подвздошными костями и крестцовыми позвонками при значительном расширении поперечных отростков последних. Наконец, появляются острые роговые «мозоли» на основании первого пальца, принимающие, как у *чесночниц*, вид «лопаты». С роющим образом жизни связаны кожные окостенения на голове, как у нашей *чесночницы*; эти образования могут принимать причудливую форму костного шлема.

Число в о д н ы х бесхвостых, как упоминалось, очень невелико. У водных форм, как и у роющих, происходит укорочение задних лап и образование подвижного сочленения таза с позвоночником, что хорошо видно, например, у нашей *жерлянки* (*Bombina bombina*), проводящей в воде весь летний период. У водных форм происходит также редукция языка вплоть до полного его исчезновения, редукция век и появление органов боковой линии, что имеет место у африканских *шпорцевых лягушек* (*Xenopus*).

Бесхвостые распространены очень широко по всем материкам (кроме Антарктики) и по всем материковым островам, исключая самые северные. Именно к ним относится общее положение, что чем теплее и влажнее страна, тем многочисленней и разнообразнее ее земноводные, которые во влаголюбивых тропических лесах достигают наибольшего расцвета. Заслуживает внимания, что наиболее примитивная из современных бесхвостых — *лиопельма* — водится на Новой Зеландии, отличающейся древностью своей фауны, что в лесах Южной Америки особенно пышно представлены *квакши* и малочисленны *настоящие лягушки*, тогда как в Африке, наоборот, *квакш* нет, и они замещены здесь разнообразными *древесными лягушками*.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ

**Древнейшие известные земноводные.** Долгое время все сведения о древнейших земноводных ограничивались отпечатками пятипалых конечностей, найденными в позднедевонских отложениях. Раскопки, произведенные в Гренландии и в Канаде в 30-х годах, обнаружили в слоях того же возраста неполные скелеты (череп) самих животных. Что эти остатки при-

надлежат земноводным, доказываются наряду с другими признаками присутствием затылочных мышечков, ушной вырезки в черепном панцире и видоизмененным в стремя гиомандибуляре. Но вместе с тем эти древнейшие из известных земноводных стоят ближе всех прочих ископаемых амфибий к рыбам по присутствию рудиментарной жаберной крышки и по наружным ноздрям, которые у них располагались на самом краю верхней челюсти — явление, свойственное двоякодышащим рыбам. И тем не менее эти животные — уже настоящие амфибии и относятся к отряду *Ichtyostegalia* (см. ниже), что свидетельствует о том, что разделение класса на группы произошло еще раньше, не позднее нижнего девона, так что классу земноводных не менее 300 млн. лет.

**Происхождение земноводных.** Если рассуждать теоретически, предками земноводных должны были быть рыбы, обладавшие легкими и такими пар-

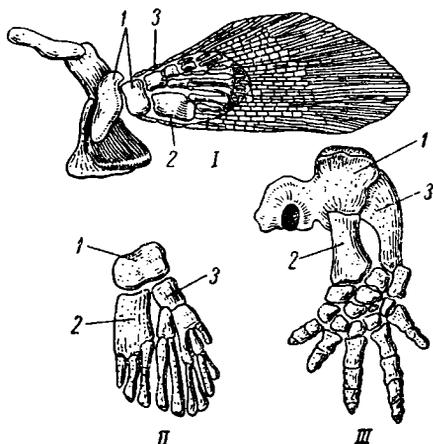


Рис. 125. Передняя конечность девонской кистеперой рыбы (*Sauripterus*) и пермского стегоцефала (по Давиташвили). *I* — плечевой пояс и плавник *Sauripterus*; *II* — внутренний скелет грудного плавника *Sauripterus*; *III* — скелет передней конечности стегоцефала: *1* — элемент, гомологичный плечевой кости, *2* — элемент, гомологичный лучевой кости, *3* — элемент, гомологичный локтевой кости

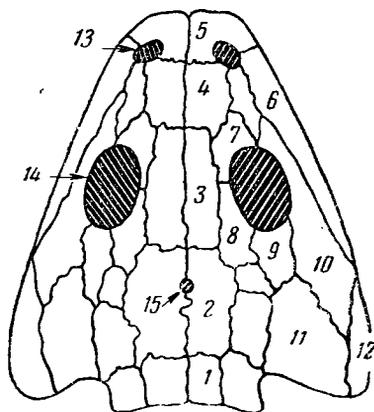


Рис. 126. Череп стегоцефала (по Шмальгаузену):

*1* — заднетеменная кость, *2* — теменная кость, *3* — лобная, *4* — носовая, *5* — межчелюстная, *6* — верхнечелюстная, *7* — предлобная, *8* — задчелюстная, *9* — заглазничная, *10* — скуловая, *11* — чешуйчатая, *12* — квадратноскуловая, *13* — ноздря, *14* — глазница, *15* — отверстие для темного органа

ными плавниками, из которых могли бы развиться пятипалые конечности. Таким требованиям удовлетворяют древние кистеперые рыбы, в частности *Eusthenopteron* и *Sauripterus* (рис. 125). На то, что предками земноводных были действительно древние кистеперые рыбы, указывает также поразительное сходство между покровными костями их черепа и соответствующими костями палеозойских земноводных. Наконец, судя по современным кистеперым и двоякодышащим, кровеносная система этих древних кистеперых рыб во многом походила на кровеносную систему земноводных. То, что двоякодышащие рыбы не могли быть прямыми предками земноводных, доказываются их крайне специализированным черепом, лишенным вторичных челюстей, своеобразными зубными пластинками, бисериальными парными плавниками и рядом других анатомических признаков. Однако следует еще раз подчеркнуть, что древние двоякодышащие рыбы стояли близко к древним кистеперым и располагались в системе, может быть, не очень далеко от прямых предков земноводных.

**Условия жизни в среднем палеозое.** В девоне появились настоящие наземные растения; в тот же период появились и наземные беспозвоночные, в том числе и насекомые. Появление наземных беспозвоночных, т. е. потен-

циальной пищи, позволило выйти на сушу и позвоночным животным. Однако как растительность, так и членистоногие и первые наземные позвоночные достигли пышного расцвета только в течение каменноугольного периода. Прибрежная растительность и водные растения многочисленных мелких пресных водоемов этого периода падали в воду и гнили. В результате вода лишалась кислорода. При этих условиях рыбы, перешедшие на дыхание атмосферным воздухом, оказались в выгодном положении. Таким образом, недостаток кислорода в водоемах, определивший возникновение органов воздушного дыхания у кистеперых рыб, подготовил выход предков амфибий на сушу. Однако ведущим биологическим фактором, определившим выход позвоночных на сушу, были огромные, не используемые до того запасы пищи на суше в виде наземных беспозвоночных при отсутствии конкуренции в новой среде обитания.

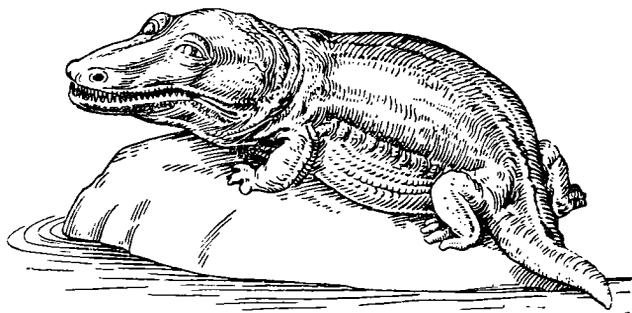


Рис. 127. Лабиринтодонт Mastodonsaurus (по Абелью)

**Стегоцефалы.** Палеозойские земноводные относятся к группе *стегоцефалов*, иначе — *панцирноголовых*. Их раньше выделяли в особый подкласс Stegoccephalia в противоположность современным земноводным, объединяемым в подкласс *беспанцирных* — Lissamphibia. Однако теперь выяснено, что различные современные отряды земноводных произошли от различных древних отрядов. Следовательно, такое разделение как не соответствующее кровно родственным отношениям искусственно. Характернейшей особенностью стегоцефалов был сплошной панцирь из кожных костей, покрывавший черепную коробку сверху и с боков (стегальный череп), так что оставались отверстия только для ноздрей, глаз и теменного органа, который у них был, по-видимому, хорошо развит (рис. 126). Кроме того, у большинства форм был брюшной панцирь, состоящий из налегающих друг на друга костных чешуек, покрывавший брюшную сторону животного. Этот панцирь мог иметь двоякое защитное значение: во время плавания по поверхности водоема (сверху тело не нуждалось в защите, так как тогда сухопутных позвоночных еще не существовало) и при ползании по неровной почве. Стегоцефалы отличались от современных земноводных рядом примитивных признаков, например у некоторых форм, судя по капролитам (окаменевший кал), имелся спиральный клапан, таз иногда еще не сочленялся с позвоночником, а плечевой пояс иногда сохранял еще связь с черепом, часто и передние конечности были снабжены пятью пальцами и т. д. Наконец, к примитивным признакам должен быть отнесен и костный панцирь, унаследованный ими от своих предков — кистеперых рыб. В течение каменноугольного и пермского периодов, обозначаемых часто как век земноводных, стегоцефалы достигли большой численности и разнообразия.

Учитывая ископаемые остатки стегоцефалов, палеонтологи в настоящее время разделяют класс земноводных на два подкласса: *дугопозвонок-овых* (Apsidospondyli) и *тонкопозвонок-овых* (Lepospondyli). Первый подкласс делят на два надотряда: надотряд Labyrinthodontia, объединяющий различных *лабиринтодонтов* (4—5 отрядов), и надотряд *прыгающих* (Salientia),

включающий найденных также недавно отдаленных родичей бесхвостых амфибий (*Amphibaneus* и *Protobatrachus*) и всех многообразных современных бесхвостых амфибий (отр. Анига). В настоящее время эти два ископаемых предка бесхвостых амфибий выделены в отдельные отряды (*Proanura* и *Eoanura*).

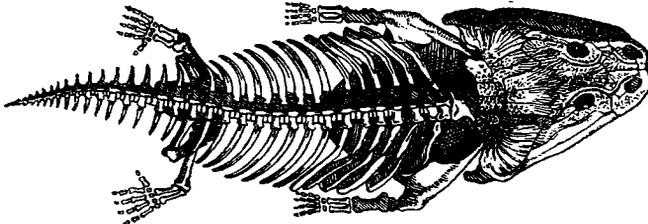


Рис. 128. Скелет стегоцефала *Metopias* (по Абелью)

Наиболее богаты были *лабиринтодонты* (*Labyrinthodontia*, рис. 127) — у них «лабиринтодонтный» тип зубов, имевшийся уже у древних кистеперых рыб, достиг наибольшего развития, так что поперечные разрезы зубов дают необычайно сложную картину разветвляющихся эмалевых петель. Сюда

относились почти все крупные земноводные каменноугольного, пермского и триасового периодов. За это время они претерпели большие изменения; ранние формы имели умеренные размеры и вообще рыбообразную форму тела, более поздние достигали очень крупной величины (череп до 1 м и больше), тело их было укорочено и утолщено и заканчивалось коротким толстым хвостом (рис. 128). Лабиринтодонты, помимо той выдающейся роли, которую они некогда играли на земном шаре, интересны и в другом отношении: наиболее примитивные из них настолько близки к первичным пресмыкающимся, что сомневаться в их непосредственном родстве не приходится.

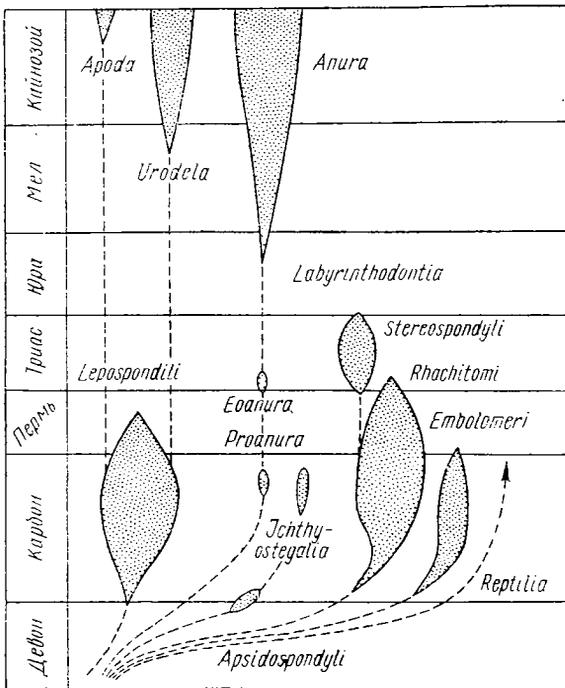


Рис. 129. Филогенетическое древо земноводных (по Ромеру, упрощено)

второй подкласс *Lepospondyli* включает три отряда *тонкопозвоноковых* стегоцефалов каменноугольного периода. Это были мелкие, но крайне специализированные к жизни в воде амфибии, многие из которых вторично утратили конечности. Этим лепоспондил считают исходными формами для современных отрядов хвостатых (*Urodela*) и безногих (*Apoda*) земноводных.

**Происхождение современных групп.** Стегоцефалы в основном вымерли в перми и в течение триаса доживали свой век лишь немногочисленные, крайне специализированные лабиринтодонты.

До последнего времени из нижне- и среднеюрских отложений остатков земноводных вообще не было известно, а начиная с верхней юры и нижнего

мела появляются вполне типичные бесхвостые и хвостатые (рис. 129). Амфибии третичного времени уже мало разнятся от ныне живущих и вполне укладываются в основные современные подразделения класса.

Одним из важнейших изменений, которое претерпели современные земноводные, является утрата брюшного и головного панцирей, в частности большинства покровных костей черепа. Современные бесхвостые и хвостатые настолько сильно разнятся между собою, что их разделение произошло, по всей вероятности, не позже пермского периода, а возможно еще и в каменноугольное время.

## КЛАССИФИКАЦИЯ (ВКЛЮЧАЯ ИСКОПАЕМЫЕ ГРУППЫ)

### Класс III. Земноводные (Amphibia)

Подкласс I. Апсидоспондилы, или дугопозвонковые (Apsidospondyli)

+ Надотряд 1. Лабиринтодонтия (Labyrinthodontia).

+ Отряд ихтиостегалия (Ichthyostegalia).

+ Отряд рахитомы (Rhachitomi).

+ Отряд стереоспондилы (Stereospondyli.).

+ Отряд эмболомери (Embolomeri).

Надотряд 2. Прыгающие (Salientia).

+ Отряд проанура (Proanura).

+ Отряд зоанура (Eoanura).

Отряд бесхвостые (Anura).

Подкласс II. Лепоспондилы, или тонкопозвонковые (Lepospondyli)

+ Отряд аистопода (Aistopoda).

+ Отряд нектридия (Nectridia).

+ Отряд микрозаурия (Microsauria).

Отряд хвостатые (Urodela).

Отряд безногие (Apoda).

## ЭКОЛОГИЯ ЗЕМНОВОДНЫХ

**Условия существования и распространение.** Земноводные относятся к группе пойкилотермных (холоднокровных) животных, т. е. температура их тела непостоянна и зависит от температуры окружающей среды. Жизнь земноводных сильно зависит и от влажности окружающей среды. Это определяется большой ролью в их жизни кожного дыхания, дополняющего, а иногда даже заменяющего несовершенное легочное дыхание. Голая кожа земноводных всегда влажная, поскольку диффузия кислорода может идти только через водную пленку. Влага с поверхности кожи постоянно испаряется, при этом испарение идет тем быстрее, чем меньше влажность окружающей среды. Испарение с поверхности кожи постоянно понижает температуру тела, и чем больше сухость воздуха, тем больше будет падать температура. Зависимость температуры тела от влажности воздуха в сочетании с пойкилотермностью («холоднокровностью») приводит к тому, что температура тела земноводных не только следует за температурой среды, как у рыб или пресмыкающихся, но, вследствие испарения, обычно ниже ее на 2—3° (эта разница при большей сухости воздуха может достигать 8—9°).

Большая зависимость земноводных от влажности и температуры обуславливает почти полное отсутствие их в пустынях и приполярных странах и, наоборот, быстрое увеличение числа видов по направлению к экватору и исключительное богатство их во влажных и теплых тропических лесах. Так, если на Кавказе водится 12 видов земноводных, то на огромных пространствах Средней Азии, превышающих Кавказ в 6 раз, живет только два вида — *зеленая жаба* и *озерная лягушка*. Лишь немногие виды проникают к северу до Полярного круга. Таковы *травяная* и *остромордая лягушки* и *сибирский четырехпалый тритон*.

Кожное дыхание у различных видов земноводных играет неодинаковую роль. Там, где дыхательная функция кожи невелика, кожа ороговевает и испарение с поверхности уменьшается, а следовательно, уменьшается и зависимость организма от влажности окружающей среды. Как правило, в связи со степенью участия кожи в дыхании стоит распределение видов по местам обитания.

К числу постоянно живущих в воде видов относятся среди наших земноводных уссурийский *когтистый тритон* и *семиреченский тритон*, у которых газообмен идет почти исключительно за счет одного кожного дыхания. Не отходя от водоемов на сколько-нибудь значительное расстояние наши *зеленые лягушки*, получающие более 50% необходимого для дыхания кислорода через кожу.

К сухопутным земноводным относятся почти все *жабы*, испаряющие с поверхности тела в два раза меньше воды, чем зеленые лягушки. Некоторые сухопутные земноводные значительную часть времени проводят, зарывшись в землю, как наша *чесночница*. Ряд видов живет на деревьях; примером типичной древесной формы служит *квакша*, водящаяся у нас в южных районах европейской части СССР, на Кавказе и Дальнем Востоке.

Особенность строения кожи земноводных имеет и еще одно экологическое следствие — представители этого класса не в состоянии жить в соленой воде с концентрацией, превышающей 1,0—1,5%, так как у них нарушается осмотическое равновесие.

**Цикличность.** Для земноводных характерны как суточная, так и сезонная цикличность, т. е. правильно чередующаяся смена периодов покоя и активности. В условиях резко меняющейся температуры и влажности, что свойственно большей части суши, земноводные не в состоянии добывать пищу в любое время года и в любое время суток. Животные избирают периоды с наиболее оптимальными условиями, проводя остальное время в укрытии. Суточная и сезонная цикличности возникают, таким образом, как биологическое приспособление, позволяющее земноводным обитать в условиях, где влажность и температура благоприятны для существования лишь часть года или суток.

Суточная цикличность имеет различный характер у сухопутных и водных видов. Сухопутные виды, такие, как *жабы*, *бурые лягушки* и *тритоны* (в период их жизни на суше), активны ночью, так как они в значительной степени зависят от влажности. У водных видов, находящихся в условиях постоянно высокой влажности, отчетливо видна зависимость суточной цикличности от температуры.

Сезонная цикличность в различных условиях температуры и влажности имеет различный характер. В тропическом лесу, с его постоянными температурами и влажностью, нет правильной как сезонной, так и суточной цикличности. В зоне тропических пустынь и саванн, с их постоянно высокими температурами, но резко сменяющимися друг друга периодами дождей и засух, годовая цикличность выражена резко. На засушливый период наземные виды земноводных впадают в спячку. При этом земноводные этих областей (*Chiroleptes*, *Breviceps* и др.) перед началом засухи, наполнив водой лимфатические полости, глубоко зарываются в почву, где и впадают в *летнюю спячку*.

Начиная с зоны субтропических лесов и далее к полюсам, где значительной величины достигают сезонные колебания температуры, уже не влажность, а температура оказывается основным фактором, определяющим характер сезонной цикличности; здесь появляется *зимняя спячка*. Продолжительность зимней спячки меняется в зависимости от климата местности и биологических особенностей вида. Так, период зимнего покоя у *травяной лягушки* на месяц короче такового у *озерной лягушки*. Характер убежища, где зимует вид, весьма различен. Наши *зеленые лягушки* и *травяная лягушка* зимуют на дне водоемов; *жабы*, *чесночницы*, *жерлянки*, *остромордая лягушка* и *тритоны* — на суше. Они чаще всего закапываются в норах гры-

зунов, в пустотах, образовавшихся на месте сгнивших корней, в ямах, подвалах и т. д. В зимний период у земноводных резко падает обмен, понижается возбудимость и проводимость нервных путей, падает выделение воды почками и т. д. Еще в осенний период, предшествующий спячке, начинается процесс отложения гликогена в печени, возрастает число функционирующих капилляров в коже. Другими словами, происходит подготовка организма к зимней спячке.

**Колебания численности** земноводных по годам весьма велики. За 1—2 года численность их может измениться в десятки раз. Основная причина, вызывающая падение численности, — это засуха. В результате засух при пересыхании водоемов в первую очередь гибнут головастики. Большую роль играют также весенние заморозки, губящие икру, а для наземных видов — промерзание мест зимовок.

**Питание.** Пища земноводных довольно однообразна. Отличия в кормах наших видов невелики: все они во взрослом состоянии питаются различными беспозвоночными — насекомыми, червями, ракообразными, моллюсками. Только *озерная лягушка*, самый крупный вид нашей фауны, в местах скопления мальков рыб истребляет их в значительных количествах. Нередко *озерная лягушка* поедает головастиков и только что закончивших метаморфоз лягушат. Известны случаи, когда она хватала мелких грызунов, землероек, птиц и ящериц. Основным кормом этого вида остаются беспозвоночные.

Список беспозвоночных, поедаемых земноводными умеренных широт, очень велик и, в общих чертах, сходен для большинства видов земноводных. Однако роль тех или иных компонентов в питании разных видов неодинакова. Различия в составе кормов определяются главным образом тем, где корм добывается. Так, у *тритонов* в период пребывания в воде почти все корма представлены водными животными, в числе которых более половины по весу составляют личинки двукрылых; большую роль играют также ракообразные и моллюски. У *жерлянки*, проводящей в водоемах весь активный период, водные животные составляют почти половину ее кормового рациона. У *зеленых лягушек*, часто выходящих на берег, водные животные в среднем составляют 5—10% ее питания. Водные животные в питании *бурых лягушек* играют ничтожную роль; они полностью отсутствуют в кормовом рационе наземных *жаб* и *чесночниц*. Относительно короткий, прикрепленный на большом протяжении язык и слабые конечности, не позволяющие делать больших прыжков, приводят к тому, что *жабы* берут корм главным образом на земле. Длинный язык хорошо прыгающих *лягушек* позволяет им брать корм с травы и на лету. При этом у *бурых лягушек*, активных ночью, число летающих форм меньше, чем у *зеленых*, активных днем. *Тритоны* и *жерлянки*, не обладающие выбрасывающимся языком, берут корм челюстями.

Исключительно большая зависимость земноводных от температуры и влажности делает невозможной специализацию в питании. Только в тропиках, где влажность и температура постоянны, встречаются специализированные формы. Здесь многие виды кормятся исключительно муравьями или термитами; некоторые виды питаются только ракообразными. Известны лягушки, ловящие других земноводных, например, африканская *Rana occipitalis* и южнокитайская *Rana spinosa*.

**Размножение.** Земноводным, как правило, присуща смена среды при развигии, поскольку большинство их сохраняет свойственный рыбам способ размножения в воде путем откладки икры и наружное оплодотворение. Эта наиболее характерная черта земноводных приводит к тому, что они в период размножения идут в водоем.

Яйца земноводных, как и рыб, имеют лишь слизистые оболочки, защищающие от высыхания только весьма непродолжительное время, и вода, необходимая зародышу для развития, поступает в развивающееся яйцо из окружающей среды. Однако у земноводных наружное оплодотворение имеет ряд особенностей. Самец всегда тем или иным способом обхватывает самку. Как приспособление к более крепкому обхватыванию у самцов развиваются

различные выросты, шипы, «мозоли» и т. д., чаще всего сглаживающиеся или исчезающие по окончании периода размножения. Самцы, по сравнению с самками, имеют более развитую мускулатуру передних лап и тяжелый скелет. Такое спаривание земноводных при наружном оплодотворении обеспечивает одновременное выделение яиц и спермы, что увеличивает процент оплодотворения яиц.

Метаморфоз, как и развитие в водной среде и наружное оплодотворение, в известной мере унаследован земноводными от их рыбообразных предков. Но, в отличие от рыб, органы дыхания, передвижения и пищеварения у личинок земноводных отличны от таковых у взрослых. Это связано с тем, что у рыб взрослый организм и малек обитают в одной и той же среде, а у земноводных в процессе развития происходит смена среды обитания.

В связи с этим у личинок земноводных, обладающих рядом признаков водных животных, уже на ранних стадиях развития, задолго до конца метаморфоза, начинают развиваться признаки, характерные для наземного организма. У лягушек примерно за месяц до конца метаморфоза появляются зачатки передних и задних конечностей. В то же время у головастика уже прорываются внутренние ноздри, имеются голосовая щель, прикрытая надгортанником, гортань и парные тонкостенные сосудистые мешки — легкие. Вскоре возникает перегородка в предсердии и формируется малый круг кровообращения и т. д. Другими словами, у вполне водной личинки уже заложены черты взрослого наземного организма.

Среди ныне живущих земноводных, в связи с особенностями их организации и образом жизни, существует значительное разнообразие в биологии размножения.

Ряд особенностей отличает в этом отношении представителей отрядов *хвостатых* и *безногих* земноводных. У них «забота о потомстве», в широком смысле слова, стоит на более высокой ступени развития. Прогрессивные особенности размножения этих амфибий, видимо, и явились одной из причин, позволивших выдержать конкуренцию с более высокоорганизованными группами бесхвостых. *Безногим* и большинству *хвостатых* земноводных свойственно особое внутреннее оплодотворение, существование которого возможно только при размножении в водной среде. Так, у наших *тритонов* самец не оплодотворяет непосредственно самку, а лишь откладывает в воду пакет сперматозоидов, так называемый «*сперматофор*», который самка отыскивает и схватывает клоакой. Сравнительно небольшое число откладываемых яиц и относительно большие размеры их у хвостатых и безногих земноводных, безусловно, связаны с внутренним оплодотворением и «заботой о потомстве». В простейшем случае эта «забота» проявляется в откладке одиночных яиц, которые самки приклеивают к растениям или подводным предметам (*гребенчатый тритон*). Некоторое усложнение встречается у *обыкновенного тритона*, самка которого чаще всего заворачивает каждое яйцо в лист водного растения, так что яйцо оказывается между половинками согнутого листа. У немногих хвостатых амфибий бывает наружное оплодотворение — тогда самцы охраняют икру (*четырёхпалый сибирский, дальневосточный когтистый и семиреченский тритоны*). У ряда хвостатых и многих безногих земноводных самцы обвивают своим телом отложенные на сушу яйца, защищая их от высыхания и от паразитов выделениями кожных желез. Среди водных форм безногих амфибий встречаются такие, все развитие которых происходит в яйцеводах самки.

**Личинки и метаморфоз.** Строение и образ жизни личинок *хвостатых* земноводных очень отличаются от таковых у *бесхвостых* земноводных (см. рис. 121.) Главнейшие различия личинок хвостатых и бесхвостых земноводных связаны с характером их питания. Одиночные, рассеянные на значительных пространствах личинки хвостатых, подобно взрослым, ведут образ жизни хищников, питаются мелкими беспозвоночными животными. В силу этого у них рано развивается рот с мощными хватательными челюстями, существенно не отличающийся по

строению от рта взрослых. По сравнению с головастиками очень рано развиваются глаза, необходимые для отыскания добычи и т. д.

Иначе обстоит дело у *бесхвостых* земноводных. Пищей им служит менее полноценный, но массовый корм; в противном случае они были бы обречены на голодание. Головастики питаются водными растениями, гниющими растительными и животными остатками, реже — мелкими беспозвоночными. Питание головастика тем самым резко отличается от питания взрослых, поэтому и вся пищеварительная система у него иная. Рот головастика — типичный личиночный орган, не похожий на рот лягушки или жабы. Он очень мал, и бахромчатые «губы» образуют небольшой конический хоботок или предротовую воронку. В глубине воронки лежит клюв, состоящий из двух крепких роговых челюстей. По свободному краю губ на внутренней их поверхности располагаются мелкие роговые зубчики. Таким образом, рот головастика обычно представляет собой мощный скользящий аппарат (см. рис. 121 *аа*). Питание малоцентрированными кормами привело к тому, что кишечный тракт головастика не только относительно, но и абсолютно длиннее, чем у взрослых форм.

В связи с различным образом жизни и неодинаковым строением личинок хвостатых и бесхвостых земноводных характер метаморфоза у них различен.

У *хвостатых* земноводных превращение личинки во взрослый организм происходит постепенно. На ранних стадиях развития вырастают конечности, далее животное переходит к кожно-легочному дыханию, исчезают наружные жабры, зарастают жаберные щели, происходит метаморфоз кожи, и превращение закончено.

У *бесхвостых* же земноводных метаморфоз связан с резкими, быстро следующими одно за другим изменениями строения. Головастик после отращения конечностей перестает питаться, у него резорбируется кишечник, затем сбрасываются роговые челюсти, рот приобретает форму, свойственную взрослому животному, метаморфозируют органы воздушного дыхания, кровообращения, перестраиваются глаза, исчезает хвост, сменяется кожа.

Таким образом, у бесхвостых земноводных во время метаморфоза совершаются гораздо более значительные изменения, чем у хвостатых.

**Неотения.** Однако у ряда видов хвостатых земноводных процесс метаморфоза в связи с особенностями условий существования может задерживаться на большее или меньшее время или не наступать совсем. Это явление получило название *неотении*, т. е. размножения личинок. Неотения известна почти у всех семейств хвостатых земноводных, но наиболее широко распространена у американских *амбистом*, личинки которых называются *аксолотлями*. Ряд наблюдений в природе, в частности над *Ambystoma tigrinum*, говорит о том, что в мелких пересыхающих водоемах с высокими температурами метаморфоз обязателен и идет относительно быстро. Напротив, в глубоких водоемах с низкими температурами, как правило, остаются неотенические личинки — аксолотли.

По всем данным, постоянножаберные хвостатые амфибии — это не что иное как неотенические личинки, потерявшие способность к метаморфозу. Они произошли от разных групп хвостатых амфибий. Например, *слепой тритон* пещер Техаса (*Typhlomolge*) — личинка *Typhlotriton* или близкой формы из того же семейства американских *безлегочных тритонов*. *Амфиума* — личинка какой-то *саламандры*. Вероятно, неотеническими личинками каких-то саламандр являются *протеи*.

Неотения, в том числе и необратимая, есть один из путей перехода к водному образу жизни. Хвостатые амфибии как наиболее примитивные формы, оттесняемые в водоем, находят там более благоприятные условия существования.

**Случаи наземного развития.** Несмотря на то что особенности размножения земноводных в целом типичны для водных организмов, среди представителей этого класса встречается ряд форм, развитие которых не в полной мере или совсем не связано с водоемом. Явление это наблюдается у относи-

тельно небольшого числа видов, но возникло конвергентно во всех трех отрядах (в 14 семействах из 19) и сопровождается «заботой о потомстве».

Все способы перехода к наземному развитию могут быть объединены в две основные группы: 1) неполное наземное развитие, когда яйца или личинки на ранних стадиях развиваются вне водоема; 2) полное наземное развитие, когда яйцо и личинка проходят все стадии развития вне водоема.

Можно наметить ряд переходов от использования случайных скоплений дождевой воды для развития яиц и личинок до полного развития их внутри яйцеводов самки.

Так, на Коста-Рика и в Панаме скопление воды в пазухах листьев бромелиевых имеет свою фауну, представленную 3 видами хвостатых и 8 видами бесхвостых амфибий. Свою фауну имеют также «водоемы» в пазухах листьев банановых и наполненные водой междоузлия бамбука. Ряд тропических *кваки* откладывает яйца в скоплениях воды в дуплах, пнях и т. д. В этих крошечных «водоемах» яйца и личинки полностью проходят развитие. В связи с тем что эти «водоемы» находятся под постоянной угрозой высыхания, виды, использующие их для выведения потомства, отличаются крайне ускоренным развитием. Своёобразно и питание личинок в таких «водоемах»: они едят личинок того же или других видов, развивающихся тут же, или имеют мощные скобящие аппараты и питаются за счет стенок своих убежищ.

Яйца могут откладываться на суше в очень влажных местах, как у многих американских *безлегочных тритонов* семейства *Plethodontidae*. Вылупившиеся личинки скатываются в воду, где и заканчивают свое развитие, или из яйца выклеывается вполне сформировавшаяся саламандра.

«Гнезда» над водой устраивают многие *кваки* и *филломедузы*. Так, *Phyllomedusa hypochondrialis*, придерживая задними лапами сближенные края листьев, откладывает яйца в образовавшуюся трубочку (рис. 130<sub>2</sub>). Слизистые оболочки яиц склеивают края листьев, и образуется «гнездо».

Несколько реже яйца развиваются на суше, будучи в большей или меньшей степени связанными с телом родителей. Плотный комок яиц, отложенный в норе, обвивает своим телом *цейлонская червяга* (рис. 130<sub>1</sub>); развитие здесь прямое, и из яйца выклеывается сформировавшийся организм. Самцы обитающей в Средней Европе *жабы-повитухи* (*Alytes obstetricans*) носят яйцевые шнуры на задних лапах. К моменту выхода личинок самец приходит в воду, где головастики покидают яйцевые оболочки. Самец чилийской *Rhinoderma darvini* носит яйца и вылупляющихся здесь же головастиков в голосовом мешке (рис. 130<sub>6</sub>). Благодаря росту головастиков голосовой мешок самца так раздувается, что сжимает пищевод и желудок, и самец временно не может питаться. У южноамериканских *сумчатых кваки* (*Gastrotheca*) яйца, лежащие на спине самки, обрастают общей кожной складкой (рис. 130<sub>4</sub>). В наиболее простом случае головастики заканчивают развитие в водоеме, покидая спину самки после выклева из яиц. У других видов все развитие яйца и личинки проходит на спине самки, где развиваются всего четыре—семь крупных яиц. Личинки *сумчатых кваки* имеют огромные жабры листовидной формы, плотно прилегающие к яйцевым оболочкам. Широко известно вынашивание потомства на спине у американской *пины*. Спина самки покрыта сетью ячеек, в которых и помещаются яйца (рис. 130<sub>5</sub>). Сверху ячейки покрыты роговыми крышечками. Питание и дыхание эмбрионов идет за счет материнского организма: длинный хвостовой вырост, богатый кровеносными сосудами, сростается со стенками ячеек. Потомство покидает спину матери вполне сформировавшимся.

Реже встречается у амфибий яйцеживорождение, т. е. развитие яиц в яйцеводах без образования плаценты. Яйцеживорождение присуще *обыкновенной саламандре*, у которой яйца развиваются в яйцеводах до стадии личинки; последняя заканчивает свое развитие в воде. У *альпийской саламандры* все развитие происходит в яйцеводах. В последнем случае из 30—40 образовавшихся яиц развиваются только 2—4, остальные идут на питание зародышей. Личинкам свойственны большие перистые жабры. Среди

бесхвостых амфибий живорождение достоверно известно только у пустынных африканских жаб рода *Nectophrynoides*.

Таким образом, у земноводных можно наметить четыре основных направления, по которым происходит переход к наземному развитию (полному или неполному): 1) откладка яиц в случайные скопления дождевой воды; 2) откладка яиц во влажные места на берегу, на растения у воды, в трещины

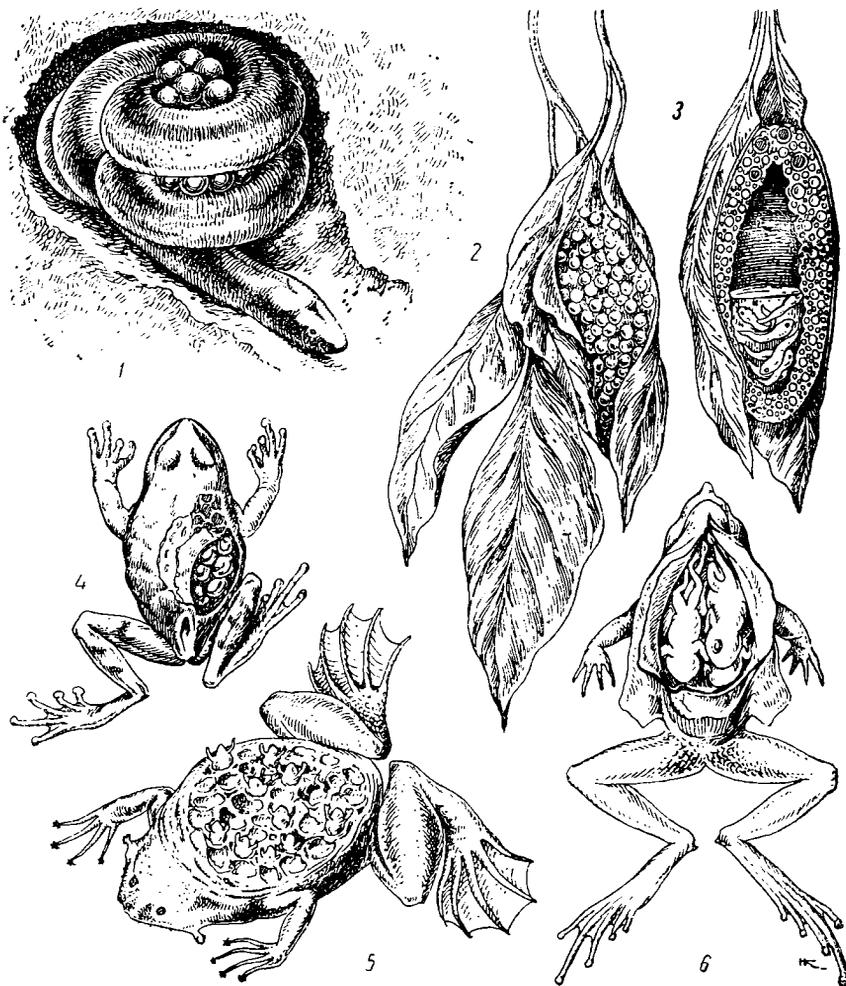


Рис. 130. Различные случаи вневодного развития у амфибий:

1 — самка цейлонской червяги, обвившаяся вокруг комка яиц, отложенных в норе, 2 — гнездо южноамериканской квакши *Phyllomedusa*, 3 — гнездо яванской летающей лягушки *Polypedatus* (*Rhacophorus*), 4 — сумчатая квакша *Gastrotheca marsupiata* с яйцами в выводковой сумке на спине (сумка на рисунке вскрыта), 5 — суринамская жаба с сетью выводковых ячеек на спине, 6 — самец чилийской лягушки (*Rhinoderma darvini*) с метаморфизирующими головастиками в голосовом мешке

скал и т. д., причем в ряде случаев родители создают искусственные убежища в виде нор, гнезд и т. д.; 3) яйца развиваются в соседстве с телом родителей; 4) яйца развиваются до стадии личинки или далее в яйцеводах самки.

Несмотря на обилие путей, по которым идет «вневодное» развитие, оно все же является частным приспособлением того или иного вида к своеобразным условиям существования. Это явление возникает главным образом в тропиках в связи с тяжелым кислородным режимом в водоемах. В то же время только в тропиках, благодаря высокой влажности окружающей среды,

возможно развитие «водного» яйца земноводных вне водоема. В засушливых областях и высокогорьях наземное развитие идет по пути яйцеживорождения и живорождения.

Появившись конвергентно в большинстве семейств, но сравнительно у небольшого числа видов, наземное развитие не стало господствующим для класса в целом и не имеет прогрессивного эволюционного значения. Только с появлением богатого желтком замкнутого яйца с плотными третичными и зародышевыми оболочками, присущего рептилиям и птицам, развитие поднялось на новую качественно отличную ступень эволюционного преобразования — стало вполне наземным.

**Защитные приспособления** в большинстве случаев имеют пассивный характер, например ядовитые кожные железы и приспособительная окраска.

Постоянно влажная голая кожа земноводных, казалось бы, служит прекрасным субстратом для плесеней и объектом для нападения комаров, москитов, клещей, пиявок и других кровососущих животных. Однако не только эктопаразиты, но и хищники сравнительно редко нападают на земноводных, особенно сухопутных. Значительную биологическую роль играют здесь ядовитые кожные железы. Они обычно образуют скопления, расположенные в виде подушкообразных возвышений по бокам головы (паротиды *жаб* и некоторых *саламандр*), или разбросаны в виде бородавок вдоль спины (большинство *лягушек* и *тритонов*). Поскольку наибольшей опасности как со стороны кровососущих паразитов, так и со стороны хищников подвергаются сухопутные виды, они имеют наиболее мощно развитые ядовитые железы. Напротив, секрет желез постоянно водных видов очень мало ядовит. Так, наиболее ядовит секрет, выделяемый железами *жаб*, *квакш* и *наземных саламандр*. Эти земноводные редко оказываются объектом нападения хищников. Яд их при инъекции млекопитающим и птицам дает тяжелые последствия, вызывая ослабление дыхания и мускульный паралич. Яд некоторых тропических видов особенно силен. Так, африканский *короткоголов* *Rhynchocheilus bifasciata* обжигает руку, а яд *бразильской жабы* *Bufo maritima* легко убивает собаку, неосторожно схватившую жабу. Известен яд южноамериканской *пятнистой древесницы* *Dendrobatus tinctorius*, издавна употребляемый охотниками Колумбии для отравления стрел; такая стрела с каплей яда умерщвляет крупную обезьяну или ягуара. Из наших видов наиболее ядовиты *жерлянки* и *обыкновенная саламандра*. Непосредственное соприкосновение секрета их желез со слизистыми оболочками вызывает очень сильное раздражение. Напротив, почти совершенно не ядовит секрет желез наших *зеленых лягушек*; в малой степени ядовит секрет *бурых лягушек*. Лягушки оказываются чаще всего добычей сомов, щук, цапель, канюков, норок, выдр и других хищников.

Большое защитное значение имеет **приспособительная окраска**. Подавляющее число земноводных окрашено в тон того субстрата, на котором они постоянно держатся. Таковы *зеленые лягушки*, имеющие цвет яркой водной растительности, *бурые лягушки* и *жабы*, окрашенные под цвет почвы и перегнивающей опавшей листвы. При этом весьма часто встречается **расчленяющая окраска**. Так окрашены задние лапы *травяной лягушки* (рис. 131), где расцветка создает кажущуюся разорванность сплошной поверхности, тогда как составные рисунки создают кажущуюся непрерывность разных частей. Очень часто расчленяющий рисунок захватывает глаз — наиболее трудно маскируемый орган. Темное височное пятно, присущее всем *бурым лягушкам*, представляет собой пример такой маскировки (рис. 132). Характер рисунка и окраски у некоторых земноводных в сочетании с поведением может достигать удивительных результатов «подражания» природе. Так, южноафриканская *жаба* *Bufo superciliaris* благодаря обманчивому узору окраски выглядит подобно тонкому, долго лежащему листу. Среди древесных форм многие обладают приспособительным сходством с корой дерева или лишайниками. Такова американская *квакша* *Hyla squierela*, короподобное, расчленяющее одеяние которой делает ее со-



Рис. 131. Задняя лапа травяной лягушки

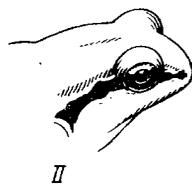
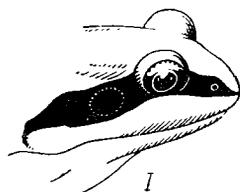


Рис. 132. Голова остромордой лягушки (I) и квакши (II)

вершено незаметной на соснах. Ряд земноводных обладает способностью быстро и приспособительно менять свою окраску. Наша *квакша* на листьях принимает ярко-зеленую окраску, а на стволах деревьев — бурую. У тропических форм быстрое изменение окраски может охватывать значительную часть видимого спектра. Несомненно, приспособительное значение имеет яркая «предупредительная» окраска ядовитых видов. *Жерлянки* и *обыкновенная саламандра* — наиболее ядовитые наши земноводные — имеют и наиболее яркую контрастирующую окраску. Одна из самых ядовитых лягушек земного шара, упомянутая выше *пятнистая древесница*, имеет окраску, состоящую из крупных пятен белого, желтого, красного и синего цветов, контрастирующих с темным фоном.

### ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЗЕМНОВОДНЫХ

Земноводные, питаясь беспозвоночными и обитая в самых разнообразных местах, приносят большую пользу садам, огородам, полям, лесам и сенокосам, истребляя вредителей. Особого внимания заслуживает то, что сухопутные виды земноводных охотятся ночью, когда подавляющее большинство насекомых и птиц спит. Преимущество *лягушек* и особенно *жаб* перед птицами заключается еще в том, что они не нуждаются в особых мероприятиях для своего привлечения и, будучи выпущены в известные участки, остаются жить в них.

Основными кормами ряда земноводных служат переносчики заболеваний и промежуточные хозяева паразитических червей — двукрылые насекомые и моллюски. Так, личинки комаров составляют большую долю в пищевом рационе *обыкновенного тритона*, а малый прудовик — *гребенчатого*.

Определенное значение имеют земноводные как кормовая база некоторых пушных зверей. Так, у черного хоря и норки около одной трети кормов составляют *лягушки*. Успех акклиматизации енотовидной собаки связан с численностью лягушек, составляющих более половины в кормовом рационе этого вида. Многие полезные птицы, такие, как утки, журавли, аисты, кормятся лягушками и головастиками. Ряд промысловых рыб, как-то: сом, щука, окунь — в зимний период существуют в основном за счет лягушек. Лягушки, кормясь летом наземными беспозвоночными, собираясь на зимовку в водоемах, оказываются там промежуточным звеном, которое расширяет кормность водоемов для рыб за счет наземных форм.

Земноводные могут иметь и отрицательное значение. По-видимому, отрицательная роль земноводных состоит в том, что некоторые виды оказываются природными хранителями таких опасных инфекций, как туляремия.

Следует помнить, что *лягушки*, *тритоны* и *аксолотли* широко используются в качестве лабораторных животных. Лаборатории крупных учебных и научных учреждений расходуют в год десятки тысяч лягушек. Без лягушек немислима работа биологических и медицинских институтов.

Наконец, *лягушки* имеют некоторое значение как пищевой продукт. Лягушачьи лапки высоко ценятся в большинстве стран как изысканное блюдо. Европа и Сев. Америка добывают сотни миллионов лягушек ежегодно.

## Анамнии и амниоты

**Экологические различия.** Хотя рыбы и земноводные сильно отличаются между собой, но все же они обладают рядом существенных общих признаков, по которым их объединяют в группу *Ampniota* и противопоставляют группе высших позвоночных (пресмыкающихся, птиц и млекопитающих), которая обозначается как *Amniota*.

**А н а м н и и** в той или иной степени связаны в своем существовании с водой, в которой проводят либо всю жизнь, либо по крайней мере ранние стадии развития—яйцевые и личиночные. Сравнительно редкие отклонения от этого правила, наблюдающиеся у некоторых земноводных, носят явно вторичный характер. Следовательно, **а н а м н и и** я в л я ю т с я п е р в и ч н о в о д н ы м и ж и в о т н ы м и, т. е. такими, предки которых были чисто водными существами. Да и до сих пор все рыбы и многие земноводные всю жизнь проводят в воде; те же из земноводных, которые во взрослом состоянии не нуждаются непосредственно в воде, в большинстве случаев нуждаются во влажном воздухе и лишь очень немногие формы амфибий приспособились к жизни в сухой атмосфере. Но и они для размножения, по крайней мере, как правило, перебираются в водоемы и в них откладывают бедные питательным желтком яйца, которые оплодотворяются в воде.

**А м н и о т ы**, наоборот, настоящие наземные животные, вся организация которых приспособлена к сухопутной жизни, и те немногие формы, которые большую часть жизни или даже всю жизнь проводят в воде, как явно свидетельствует об этом их анатомическое строение, вторично перешли к водному образу жизни. Доказывается это и тем, что амниоты, размножающиеся при помощи яиц, поступают как раз обратно тому, как поступают земноводные, т. е. они выползают на сушу и здесь уже откладывают свои оплодотворенные, богатые питательным желтком яйца, нуждающиеся для дыхания в атмосферном воздухе.

Следовательно, **амниоты** являются **первично-наземными позвоночными**, т. е. такими, предки которых (по крайней мере ближайшие) жили на суше.

**Различия яйцевых оболочек.** В противоположность икре рыб и земноводных, окруженной мягкой студенистой оболочкой, пресмыкающиеся и птицы имеют яйца, покрытые очень плотной скорлупой, защищающей яйцо от иссушающего влияния атмосферы. По своим физическим свойствам скорлуповая оболочка может быть пергаментобразной или пропитанной известью и очень твердой. Но в том и другом случае она всегда достаточно прочна, чтобы сдерживать жидкое содержимое, не давая ему растекаться. Эта функция скорлуповой оболочки важна именно для яиц, имеющих крупные размеры и развивающихся в воздушной среде, так как разница между удельным весом воздуха и жидким содержимым яйца очень значительна.

**Эмбриональные различия.** Различия в организации анамний и амниот, связанные с их коренными экологическими различиями, обнаруживаются и в зародышвом развитии. Первоначально зародыш у обеих групп развивается, свободно лежа на яйце, будучи окружен только яйцевыми оболочками. У анамний на последующих стадиях зародыш прорывает яйцевые оболочки и продолжает развиваться в воде, питаясь желтком яйца и дыша при помощи жабр. У амниот же на ранней стадии развития вокруг зародыша с поверхности яйца начинает подниматься кольцевая складка (рис. 133). Она, все больше увеличиваясь, обрастает зародыш; края ее сходятся и срастаются так, что внутренний и наружный листки становятся непрерывными. Наружный листок носит название *серозы* (*serosa*), внутренний — *амниона* (*amnion*). Теперь зародыш оказывается заключенным в *амниотическую полость*, в которой скопляется особая амниотическая жидкость, и зародыш плавает в ней подобно тому, как зародыш анамний плавает в воде. Таким образом,

амниотическая жидкость в одном случае и вода в другом предохраняют зародышей от высыхания и различного рода механических повреждений. Но, будучи заключен в небольшую полость, зародыш амниот не может дышать так, как дышит зародыш анамний, и не может, как он, выбрасывать продукты распада во внешнюю среду. В связи с этим у зародыша амниот одновременно с образованием амниона идет образование особого зародышевого органа — *аллантаиса* (allantois), или *зародышевого мочевого пузыря*. Последний образуется как выпячивание задней части кишки зародыша и, разросшись, превращается в большой пузырь, который располагается в полости между амнионом и серозой. В него-то зародыш и выделяет свои продукты распада. Но, кроме того, аллантаис служит органом дыхания зародыша, так как богатая кровеносными сосудами наружная стенка его срастается с серозой, и через пористую скорлупу яйца между кровью, содержащейся в капиллярах аллантаиса, и наружной средой происходит газообмен. Так обстоит дело у низших амниот (пресмыкающиеся и птицы), у высших же (млекопитающие) аллантаис претерпевает дальнейшие изменения, участвуя в образовании *плаценты*, или *детского места*, — особого органа, при помощи которого осуществляется связь между зародышем и телом матери. Что же касается жаберных щелей амниот, то из них только передняя пара сохраняется в виде среднего уха, все же прочие уже на ранних стадиях зародышевой жизни бесследно исчезают. Наконец, в то время как у анамний личиночная стадия имеет широкое распространение, у амниот она полностью отсутствует.

Благодаря этим эмбриональным приспособлениям амниоты смогли, в противоположность полуводным амфибиям, окончательно порвать с водной средой и расселиться по всей суше.

**Различия взрослых особей.** Глубокие различия между анамниями и амниотами имеются и у взрослых животных. В то время как у анамний тело покрыто слизистой кожей, приспособленной к жизни в воде или, по крайней мере, во влажной атмосфере (а если имеются чешуи, то они соединительнотканного происхождения), кожа амниот неслизистая, так как поверхностный слой эпидермиса ороговевает вследствие накопления в клетках эпидермиса рогового вещества (кератогиалина). Этот роговой покров, обладающий чрезвычайной химической стойкостью, предохраняет нижележащие слои кожи от различного рода вредных воздействий воздушной среды, в частности от высыхания. Кроме того, тело их защищено различного рода роговыми образованиями — роговыми чешуями, перьями, волосами. Столь характерные для первичноводных позвоночных органы боковой линии всегда отсутствуют.

С наземным образом жизни амниот связаны и большая дифференцировка отделов тела и более прочное приращение к осевому скелету парных конечностей, несущих опорную функцию. Дифференцировка тела выражается в присутствии хорошо развитой шеи, скелет которой содержит уже многочисленные позвонки. Передний из них (*атлас*) имеет форму кольца, а вто-

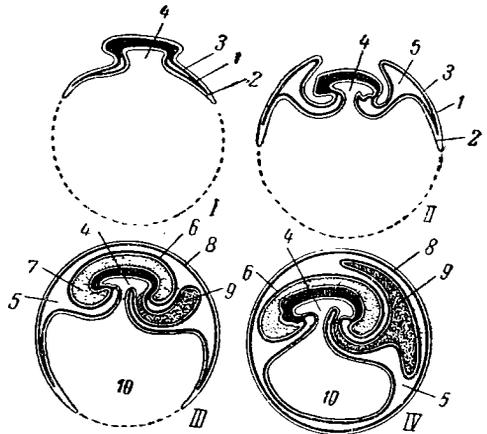


Рис. 133. Четыре стадии развития зародышевых оболочек у птиц (по Шмальгаузену):

1 — эктодерма, 2 — энтодерма, 3 — мезодерма, 4 — полость кишечника, 5 — внезародышевая полость, 6 — амнион, 7 — амниотическая полость, заполненная амниотической жидкостью, в которой плавает зародыш, 8 — сероза, 9 — аллантаис, 10 — желточный мешок

рой (*эпистрофей*) — снабжен *зубовидным отростком*, входящим в кольцо атласа. Благодаря такому устройству голова приобретает большую подвижность и может двигаться не только в вертикальной плоскости относительно первого шейного позвонка (как у земноводных), но и поворачиваться. В последнем случае череп вместе с первым шейным позвонком может поворачиваться на *зубовидном отростке* второго позвонка.

Туловищный отдел распадается на *грудной и поясничный* отделы, и скелетом грудного отдела являются ребра, соединенные с грудиной в *грудную клетку* — образование, свойственное только амниотам. Благодаря этому передние конечности получают прочную опору; крестец же, состоящий по крайней мере из двух позвонков, прочно соединяется с тазом, что дает более надежную точку опоры задним конечностям. Далее, благодаря подвижному сочленению ребер как с позвоночником, так и с грудиной, грудная клетка может расширяться и суживаться, что влечет за собою расширение и спадение легких. Таким образом, акт легочного дыхания происходит у амниот гораздо энергичнее, чем у анамний.

Во всех системах органов амниот так или иначе сказывается большая дифференцировка отдельных частей их, что особенно сильно выражается в кровеносной и мочеполовой системах. В первой происходят хотя бы частичное обособление правой и левой половин желудочка сердца и расщепление артериального ствола на легочные артерии и дуги аорты, что ведет к разделению артериального и венозного потоков крови. В мочеполовой системе на смену туловищной почки (мезонефроса) выступает тазовая почка (метанефрос), которая всецело берет на себя функцию органа выделения; туловищная же почка либо совсем редуцируется вместе с вольфовым каналом (самки), либо сохраняется лишь последний, выполняющий функцию только семяпровода (самцы).

Наконец, головной мозг амниот развит прогрессивнее, чем у анамний. Сказанное относится главным образом к переднему мозгу и мозжечку. Особенно велик передний мозг, уже снабженный бороздой, разделяющей полушария на нижний отдел, служащий для восприятия обонятельных раздражений, и верхний — центр высшей нервной деятельности. В связи с развитием переднего мозга вся нервная деятельность амниот находится на более высоком уровне, чем у анамний, что имеет большое значение в борьбе за существование.

## КЛАСС 4. ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (REPTILIA)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

Пресмыкающиеся — первый класс настоящих позвоночных, обладающих основными чертами высших наземных позвоночных — амниот. Они размножаются на суше путем откладывания крупных, богатых желтком яиц со скорлуповыми оболочками, предохраняющими зародыш от высыхания. Зародыш имеет в яйце, как и птицы, зародышевые органы — амнион и аллантоис. Кожа пресмыкающихся имеет покров в виде *роговых чешуй* и *щитков*; а тазовые почки — *метанефрос* — обеспечивают водный обмен. Кожных желез почти нет. Общий уровень жизнедеятельности рептилий более высокий по сравнению с амфибиями. В связи с подвижным образом жизни все органы обладают более совершенным строением.

Однако пресмыкающиеся обладают рядом общих признаков с земноводными. Они принадлежат к холоднокровным — *пойкилотермным* — животным с непостоянной температурой тела. Кровообращение у них смешанное, так как сердце имеет два предсердия и общий желудочек с неполной перегородкой. Но в отличие от земноводных артериальный конус отсутствует, и непосредственно от сердца отходят три самостоятельных сосуда: общая легочная артерия, правая и левая дуги аорты. Развита дыхательная система — трахея и бронхи. Дыхание реберное.

Кроме того, рептилии характеризуются прогрессивным развитием костного скелета, в частности сплошным окостенением черепа, усилением конечностей и их прикреплением к осевому скелету и обособлением пяти отделов позвоночника. Череп снабжен одним непарным затылочным мышцелком и имеет мощный покров накладных костей, образующих характерные для амниот скуловые дуги. В скелете свободных конечностей характерно *межзапястное* (интеркарпальное) и *межпредплюсневое* (интертарзальное) сочленения. Головной мозг характеризуется значительным развитием переднего мозга и мозжечка. В полушариях переднего мозга начинает развиваться новая мозговая кора — *неопаллиум*.

### СИСТЕМАТИКА

Современные рептилии представляют собой лишь разрозненные остатки богатого и разнообразного мира пресмыкающихся, населявших в мезозойскую эру не только всю сушу, но и все моря земного шара. В конце мезозоя они были вытеснены более прогрессивными позвоночными — птица-

ми и млекопитающими — и вымерли, за исключением четырех групп, доживших до нашего времени. К ним относятся клювоголовые, чешуйчатые, крокодилы и черепахи.

**Клювоголовые (Rhynchocephalia)** имеют лишь одного современного представителя — *гамтерию*, являющуюся наиболее древней и примитивной из ныне живущих пресмыкающихся. Сохранилась только в Новой Зеландии и на прилежащих островах.

**Чешуйчатые (Squamata)** объединяют *ящериц* (Lacertilia), *хамелеонов* (Chameleontes) и *змей* (Ophidia). Это наиболее молодая и единственная группа пресмыкающихся, которая находится в настоящее время в полном расцвете, будучи представлена 5700 видов.

**Крокодилы (Crocodilia)** населяют в числе около 20 видов материковые водоемы тропиков. Они представляют собой прямых потомков гигантских высокоорганизованных пресмыкающихся мезозоя.

**Черепахи (Chelonia)** — тоже древняя группа, дожившая до наших дней благодаря своеобразному защитному приспособлению — панцирю. Содержит довольно много (около 330 видов) сухопутных, пресноводных и морских форм.

Таким образом, современные рептилии представлены только четырьмя отрядами, сохранившимися из шести подклассов в прошлом (см. стр. 214).

### КЛАССИФИКАЦИЯ

#### Класс 4. Пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia)

Отряд клювоголовые (Rhynchocephalia).

Отряд чешуйчатые (Squamata).

Отряд крокодилы (Crocodilia).

Отряд черепахи (Chelonia).

### Представитель пресмыкающихся — прыткая ящерица (*Lacerta agilis*)

**Внешнее строение.** По форме тела прыткая ящерица похожа на хвостатое земноводное, в частности на саламандру, но отличается от нее более стройным телом, лучше выраженным шейным отделом, более тонким хвостом

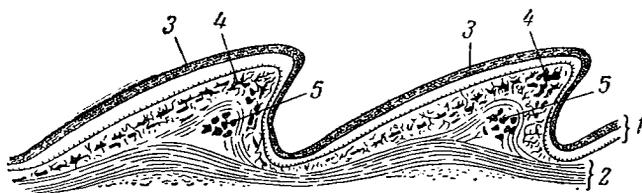


Рис. 134. Продольный разрез через кожу ящерицы *Lacerta* (по Бючли):

1 — эпидермис, 2 — собственно кожа, 3 — роговой слой, 4 — пигментные клетки, 5 — кожные окостенения

и несколько другим строением парных конечностей. Проксимальные отделы лучше развиты (благодаря чему тело ящерицы, по крайней мере его передняя часть, несколько приподнято), и коленное сочленение задних конечностей направлено не в бок, как у хвостатых земноводных, а вперед. В отличие от современных земноводных как задние, так и передние конечности ящерицы снабжены пятью пальцами.

**Кожные покровы.** Все тело ящерицы покрыто роговыми образованиями, которые на голове и брюхе представлены крупными *щитками*, а на прочих частях тела — более или менее мелкой *чешуей* (рис. 134). Пальцы вооруже-

ны хорошо развитыми когтями. Кожные железы отсутствуют, в связи с чем поверхность тела ящерицы, как и всех пресмыкающихся, всегда сухая. По внутреннему краю бедер тянется ряд чешуек, прободенных отверстиями — *бедренными порами*, из которых весной выступают нитевидные образования. Бедренные поры связаны с половой деятельностью, точнее функция их не выяснена. Кожа ящерицы, как и у всех пресмыкающихся, плотно прилегает к телу.

**Скелет.** Позвоночник (рис. 135) объединяет 4 отдела: шейный, пояснично-грудной, крестцовый и хвостовой. Тела позвонков спереди вогнутые, сзади выпуклые — *процельные позвонки*. *Верхние дуги* заканчиваются хорошо выраженным *остистым отростком*; от переднего края верхней дуги отходит пара коротких *передних сочленовных отростков*, а от заднего края той же дуги — пара *задних сочленовных отростков*. Никаких признаков остатков хорды у взрослых особей нет.

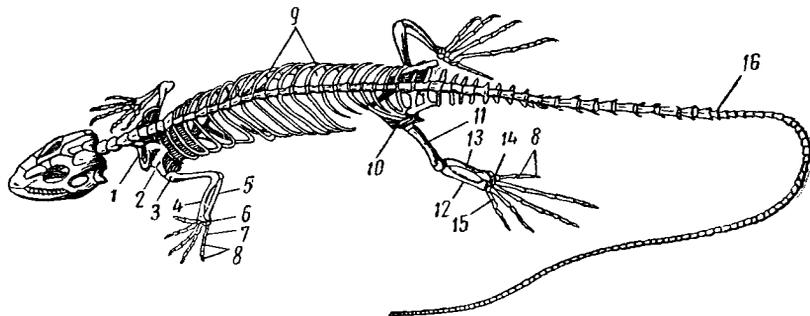


Рис. 135. Скелет ящерицы (по Брэм):

1 — ключица, 2 — лопатка, 3 — плечо, 4 — лучевая кость, 5 — локтевая кость, 6 — запястье, 7 — пясть, 8 — фаланги пальцев, 9 — ребра, 10 — таз, 11 — бедро, 12 — большая берцовая кость, 13 — малая берцовая кость, 14 — предплюсна, 15 — плюсна, 16 — хвостовые позвонки

*Шейный* отдел представлен восемью позвонками. Передний из них, носящий название *атласа* (atlas), или *атланта*, имеет характерную для всех амниот форму кольца. На передней стороне его нижней части находится непарная сочленовная поверхность, при помощи которой позвонок сочленяется с черепом. Отверстие атласа разделено связкой на две половины — верхнюю и нижнюю. Через верхнее отверстие проходит спинной мозг, а в нижнее входит *зубовидный отросток* (processus odontoideus), который прочно соединен, но не сращен со вторым позвонком, носящим название *эпистрофея* (epistropheus). Как доказывают эмбриологические данные, зубовидный отросток является отделившимся телом первого позвонка. Таким образом, атлас подвижен относительно собственного тела. Три последних шейных позвонка несут по паре хорошо развитых *шейных ребер*, которые подвижно причленяются к телам позвонков, постепенно увеличиваются по направлению кзади и оканчиваются свободно, не доходя до грудины. В целом шейный отдел пресмыкающихся отличается от такового земноводных не только большим количеством позвонков, но и более подвижным сочленением первого позвонка как с черепом, так и со вторым позвонком. В результате голова получает гораздо большую свободу движений.

*Пояснично-грудной* отдел у ящерицы содержит 22 позвонка. Все они снабжены подвижными ребрами, длина которых постепенно уменьшается по направлению кзади. Каждое ребро состоит из верхнего костного и нижнего хрящевого отделов. Первые пять пояснично-грудных позвонков (собственно грудные позвонки) имеют особенно длинные ребра, которые причленяются к грудине, образуя *грудную клетку* (thorax). *Грудина* (sternum) хрящевая и имеет форму ромбической пластинки. Эмбриональное развитие грудины амниот показывает, что она образуется путем срастания дисталь-

ных концов ребер и, следовательно, не гомологична «грудине» земноводных, образующейся самостоятельным путем. Таким образом, у ящерицы уже намечается крайне характерное для амниот разделение туловищного отдела позвоночника на грудной и поясничный.

*Крестцовый отдел* состоит из двух позвонков. Они несут широкие поперечные отростки, к которым причленяется таз. Таким образом, здесь сочленение таза с позвоночником прочнее, чем у земноводных.

*Хвостовой отдел* состоит из многочисленных позвонков (несколько десятков). Передние из них похожи на крестцовые, но тела у них длиннее, поперечные отростки тоньше, а остистые — длиннее. По направлению кзади хвостовые позвонки постепенно уменьшаются в размерах, утрачивают отростки и превращаются в небольшие палочковидные косточки.

Череп, в отличие от черепа земноводных, состоит сплошь из костей (только в обонятельной и отчасти слуховой области сохраняется хрящ), число которых очень велико (рис. 136). Этим череп ящерицы, как и вообще пресмыкающихся, сходен с черепом костистых рыб. Кроме того, для пресмыкающихся крайне характерно наличие крыши из покровных костей, лежащей кнаружи от первичного черепа.

Первичный череп — *хондрокраниум* — образован следующими костями. Вокруг затылочного отверстия (foramen occipitale) располагаются, как и у костистых рыб, четыре кости: две *боковые затылочные*, одна *верхнезатылочная* и одна *основная затылочная*. Под затылочным отверстием лежит непарный *затылочный мыщелок* (condylus

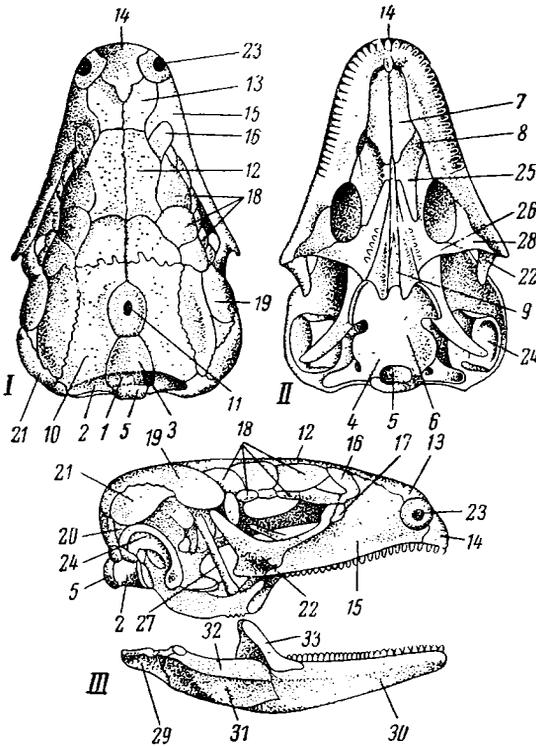


Рис. 136. Череп ящерицы (по Паркеру). I — сверху; II — снизу; III — сбоку:

1 — затылочное отверстие, 2 — боковая затылочная кость, 3 — верхнезатылочная, 4 — нижнезатылочная, 5 — затылочный мыщелок, 6 — основная клиновидная кость, 7 — сошник, 8 — хоаны, 9 — парасфеноид, 10 — теменная кость, 11 — отверстие для теменного органа, 12 — лобная кость, 13 — носовая кость, 14 — межчелюстная кость, 15 — верхнечелюстная кость, 16 — предлобная кость, 17 — слезная кость, 18 — надглазничная кость, 19 — заглазничные кости, 20 — чешуйчатая кость, 21 — надвисочные кости, 22 — скуловая кость, 23 — ноздря, 24 — квадратная кость, 25 — небная кость, 26 — крыловидная кость, 27 — столбчатая кость, 28 — поперечная кость, 29 — сочленовная кость, 30 — зубная кость, 31 — угловая кость, 32 — надуговая кость, 33 — венечная кость

occipitalis), в образовании которого принимают участие как основная, так и боковые затылочные кости. Присутствие одного затылочного мыщелка крайне характерно вообще для пресмыкающихся. Спереди к основной затылочной кости прирастает широкая *основная клиновидная кость* (basisphenoidium), образующая у пресмыкающихся, как и у всех амниот, дно черепной коробки и основу всего черепа, так как парасфеноид, выполняющий эту роль у рыб и земноводных, у пресмыкающихся недоразвивается. Прочих клиновидных костей у пресмыкающихся, как правило, обычно нет. В слуховой капсуле имеются три парных окостенения, из которых только одна кость — *переднеушная* — остается самостоятельной, две же другие срастаются с соседними костями: *верхнеушная* — с верхнезатылоч-

ной, а *заднеушная* — с боковой затылочной. Окостенения в обонятельной капсуле, как и у всех пресмыкающихся, не развиваются, и она остается хрящевой.

Из покровных костей дна черепной коробки хорошо выражены только парные *сошники* (vomер)<sup>1</sup>, позади и кнаружи от которых лежат хоаны. Парасфеноид, как уже указывалось, недоразвивается. У огромного большинства амниот он отсутствует совершенно, у ящериц же имеется в виде рудиментарной косточки, приросшей спереди к основной клиновидной кости.

Крышу черепа образуют следующие покровные кости, которые типичны для костного черепа позвоночных: парные *теменные*, которые у ящериц срастаются в непарную кость, имеющую в центре отверстие для теменного органа, парные *добные* и *носовые*.

Бока черепа образованы очень многочисленными парными покровными костями: *межчелюстными*, *верхнечелюстными*, *предлобными*, *слезными*, рядом *надглазничными*, *заглазничными* (postorbitalia), *чешуйчатыми*, *надвисочными*, *скуловыми*. В теменной области располагается у ящерицы большая вырезка, носящая название *боковой височной ямы*<sup>2</sup>, которая спереди ограничена скуловой костью, сверху — заглазничной, а сзади — квадратной. При взгляде на череп сзади видны парные задние височные ямы, которые располагаются по бокам первичной черепной коробки, между нею и боковыми покровными костями черепа, и соединяются с боковыми височными ямами соответствующей стороны.

Из элементов первичного *небноквадратного* хряща развивается только уже упомянутая *квадратная кость*. У ящериц, как и у всех чешуйчатых, она подвижно сочленяется с черепной коробкой.

Из *покровных* костей *небноквадратного* хряща имеются следующие парные кости: *небные*, *крыловидные*, *столбчатые* (epipterygoideum), которые соединяют крыловидные с теменными и свойственны только ящерицам (и гаттерии), и характерные для пресмыкающихся *поперечные кости* (transversum), соединяющие крыловидные с задними концами верхнечелюстных костей.

Основу нижней челюсти, как и у земноводных и рыб, образует гомолог меккелева хряща — *сочленовная кость*, сочленяющаяся с квадратной. Передняя часть сочленовной кости покрыта большой *зубной костью*, задний нижний край прикрыт *угловой*, задний верхний край — *надугловой* (supraangular), впереди которой находится *вечная кость* (согопаге), а внутреннюю поверхность сочленовной кости прикрывает *пластинчатая косточка* (spleniale).

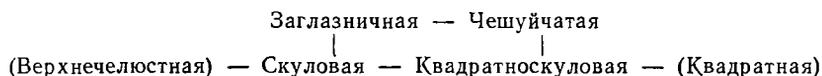
Верхний элемент подъязычной дуги, как и у земноводных, входит в состав органа слуха в виде слуховой косточки — *стремени*. Остальная часть висцерального скелета представлена *подъязычным аппаратом*, который состоит из непарного тела и трех пар рожков. Хрящевое тело гомологично сросшимся копулам, передние рожки — гиоиду, а средние и задние — основным парным элементам двух передних жаберных дуг.

Редукция костного панциря черепа. Чтобы понять строение черепа пресмыкающихся, необходимо проследить его палеонтологическое развитие (рис. 137). У древних пресмыкающихся (группа *анапсида*) покровные кости не только составляли крышу хондрокраниума, но покрывали также боковые и передние его части, образуя сплошной панцирь, в котором сверху были отверстия лишь для ноздрей, глаз и теменного органа (рис. 137). Такой череп, носящий название *стегального*, был унаследован ими от древних панцирных земноводных, которые в свою очередь унаследовали его от древних кистеперых рыб. В процессе дальнейшей эволюции черепной панцирь стал частично редуцироваться, так как наружный костный панцирь стеснял возможность прогрессивного развития челюстной мускулатуры, расположенной в просветах между черепной коробкой и наружным костным

<sup>1</sup> Точнее — предсошники (praevomer).

<sup>2</sup> Точнее — слившиеся воедино боковая и верхняя височные ямы.

панцирем. При этом редукция шла у разных филогенетических ветвей пресмыкающихся различными путями, наметив, таким образом, подразделение класса рептилий на основные систематические группы — подклассы. У одних пресмыкающихся (рис. 137<sub>II</sub>) возникли два отверстия в височной области панциря: *боковая височная яма* и *верхняя височная яма*. В результате образовались два костных мостика: один, располагающийся под боковой височной ямой, который носит название *нижней скуловой дуги*, и другой, разделяющий боковую и верхнюю височные ямы друг от друга, который носит название *верхней скуловой дуги*. В состав верхней скуловой дуги входят заглазничная и чешуйчатая кости, в состав нижней — скуловая и квадратноскуловая. Схемой это можно изобразить так:



У некоторых современных пресмыкающихся — *гаттерии*, *крокодилов*, пошедших по пути редукции черепного панциря (группа *диапсиды*), сохранились обе дуги, у некоторых других ящериц — только верхняя, у третьих

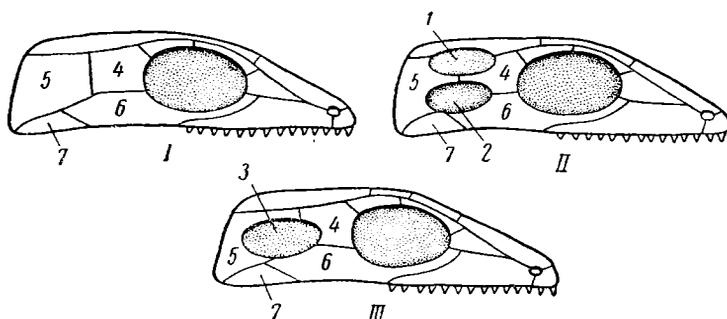
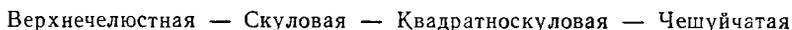


Рис. 137. Схема редукции черепного панциря у пресмыкающихся (по Гудричу). *I* — стегальный тип черепа, лишенный височных ям, свойственный анапсидам; *II* — тип черепа с двумя височными ямами, свойственный диапсидам; *III* — тип черепа с одной височной ямой, свойственный синапсидам:

*1* — верхняя височная яма, *2* — боковая височная яма, *3* — височная яма, *4* — заглазничная кость, *5* — чешуйчатая кость, *6* — скуловая кость, *7* — квадратноскуловая кость

(змей, некоторых ящериц) редуцировались обе дуги, наконец, у птиц, происшедших от пресмыкающихся с двумя дугами, сохранилась только нижняя дуга.

У других пресмыкающихся (рис. 137<sub>III</sub>) редукция панциря пошла по иному пути (группа *синапсиды*). Именно в височной области образовалась яма, в результате чего получилась одна *скуловая дуга* следующего строения:



Следовательно, в состав ее входят элементы как нижней, так и верхней дуг. По этой схеме пошла редукция черепного панциря у *звероящеров* и *млекопитающих*. У *черепах*, относящихся к группе анапсида, имеется ряд переходов от стегального черепа к открытому с одной скуловой дугой, но своеобразным путем, через вырезку сзади.

**П л е ч е в о й п о я с** (рис. 138) состоит в основном из костного *коракоида*, несущего сочленовную ямку для плечевой кости. К нему сверху приращена костная *лопатка*, к которой в свою очередь приращивается *надлопатка*. Снизу коракоид сочленяется с грудиной, а спереди к нему приращен *прокоракоид*. Впереди прокоракоида и лопатки располагается тонкая па-

лочковидная ключица, которая сочленяется как с дистальной частью лопатки, так и со своей парой. Наконец, к брюшной стороне грудины, прокоракоидов и ключиц прикрепляется весьма характерная для рептилий тонкая накладная кость, имеющая форму креста, — надгрудинник (episternum).

Тазовый пояс (рис. 139) состоит из двух безымянных костей (inpinata), которые с одной стороны причленяются к крестцу, с другой — соединяются друг с другом с брюшной стороны при помощи хряща, образуя симфиз. Как показывает история развития, каждая безымянная кость состоит из трех типичных элементов: подвздошной, седалищной и лобковой костей. Все они принимают участие в образовании вертлужной впадины. В отличие от земноводных, у ящерицы, как и у всех прочих пресмыкающихся, лобковые и седалищные элементы широко раздвинуты, благодаря чему

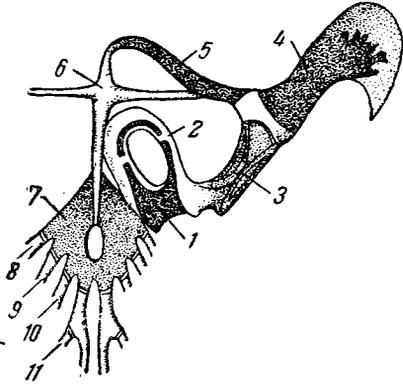


Рис. 138. Плечевой пояс ящерицы (по Паркеру):

1 — коракоид, 2 — прокоракоид, 3 — лопатка, 4 — надлопатка, 5 — ключица, 6 — надгрудинник, 7 — грудина, 8—11 — ребра

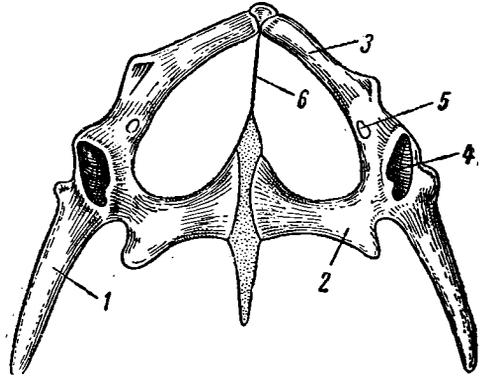


Рис. 139. Таз ящерицы снизу (по Паркеру):

1 — подвздошная кость, 2 — седалищная кость, 3 — лобковая кость, 4 — вертлужная впадина, 5 — отверстие для запирающего нерва, 6 — связка

в целом тазе получается большое лобково-седалищное отверстие. Это ведет к облегчению таза, но не ослабляет его, так как таз теперь имеет двойное (лобковое и седалищное) сочленение, что способствует его укреплению. Кроме того, имеется особое отверстие для запирающего нерва.

Скелет свободных конечностей имеет в общем вполне типичное строение скелета пятипалой конечности, но пяточное сочленение располагается не между голенью и стопой, а между двумя рядами косточек предплюсны, образуя так называемое интертарзальное (межпредплюсневое) сочленение.

**Мышечная система.** Дифференцирована значительно сильнее, чем у лягушки, и существует уже полное расчленение сегментальной мускулатуры на самостоятельные мышцы, так что от первичного метамерного строения в туловищном отделе почти ничего не сохраняется, в хвостовом же хотя и сохраняется, но в сильно нарушенном виде. Кроме того, появляются характерные для амниот межреберные мышцы, играющие важную роль при акте дыхания. Наконец, у пресмыкающихся имеется подкожная мускулатура, прикрепляющаяся к кожным чешуям, но развита она очень слабо.

**Нервная система.** Головной мозг (рис. 140) отличается от такового у лягушки главным образом следующими чертами. Полушария переднего мозга развиты значительно сильнее, что зависит преимущественно от увеличения мозгового свода; в них обособляются теменные доли, и большие обонятельные доли более дифференцированы. Продолговатый мозг образует в вертикальной плоскости резкий изгиб, характерный вообще для амниот. Мозжечок сравнительно с земноводными развит хорошо. Теменной

орган у ящериц достигает исключительного развития и имеет строение глаза, так как в нем можно различить образования, сходные с хрусталиком и сетчаткой. Наблюдения показывают, что у многих ящериц этот орган даже функционирует как светочувствительный аппарат: когда тень от палочки, которой проводят над головой ящерицы, падает на теменной орган, животное реагирует резким движением тела. Наконец, имеется II пар головных нервов: XII нерв отходит от мозга в пределах черепа, а от X еще не обособляется XI нерв — *добавочный* (nervus accessorius). От спинного мозга отходят сегментальные спинномозговые нервы, образуя типичные плечевое и тазовое сплетения.

**Органы чувств.** Орган слуха содержит внутреннее и среднее ухо, снабженное барабанной перепонкой, слуховой косточкой — стремнем — и евстахиевой трубой. Таким образом, строение его в общем сходно с органом слуха лягушки, но несколько более сложное. Это выражается в больших размерах улитки и в том, что в слуховой капсуле ниже овального окна имеется второе затянутое перепонкой отверстие — *круглое окно* (fenestra rotunda). Благодаря этому эндолимфа приобретает большую подвижность, что ведет к лучшей передаче ею звуковых колебаний, передаваемых от барабанной перепонки через стремя перепончатому лабиринту.

Орган зрения отличается от такового лягушки присутствием в склере кольца из тонких костных пластинок; наличием *гребешка* (pecten) — богатого кровеносными сосудами выроста, который отходит от задней стенки глазного яблока и вдается в стекловидное тело, и развитием в ресничном теле поперечнополосатой мускулатуры. При аккомодации эта мускулатура не только несколько перемещает хрусталик, но и изменяет самую его форму. Как и у лягушки, имеются верхние и нижние веки и мигательная перепонка, но глазные яблоки не могут втягиваться, а способны лишь к вращательным движениям.

Органы обоняния открываются наружу парными ноздрями, расположенными на конце морды, а в полость рта — парными щелевидными хоанами, лежащими близ средней линии неба. Строение органов обоняния значительно более сложное, чем у лягушки, так как в полость их от наружных стенок вдается вырост — *челюстная раковина* (maxilloturbinale), которая отчасти под-

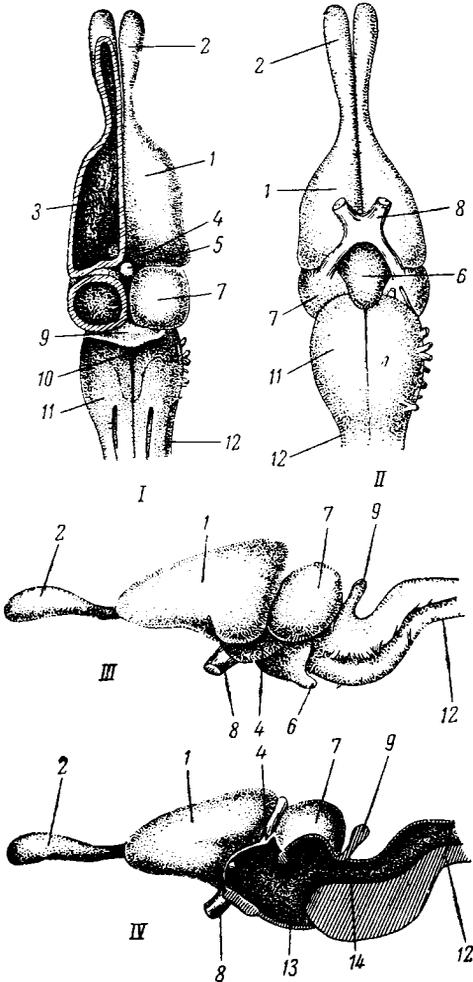


Рис. 140. Головной мозг ящерицы (по Паркеру). I — сверху; II — снизу; III и IV — сбоку (IV в разрезе):

1 — полушарие переднего мозга, 2 — обонятельная доля, 3 — полосатое тело, 4 — промежуточный мозг, 5 — теменной орган, 6 — гипофиз, 7 — средний мозг, 8 — перекрест зрительных нервов (хиазма), 9 — мозжечок, 10 — четвертый желудочек, 11 — продолговатый мозг, 12 — спинной мозг, 13 — третий желудочек, 14 — сильвиев водопровод

разделяет носовую полость на нижний — *дыхательный* и верхний — *обонятельный* отделы (рис. 141). У ящериц очень сильно развит так называемый *якобсонов орган*, представляющий собой полость, которая сообщается при помощи канала с полостью рта. По-видимому, якобсонов орган служит для восприятия запаха пищи, находящейся во рту.

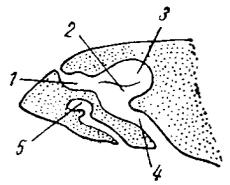


Рис. 141. Схема строения обонятельного мешка ящерицы (по Шимкевичу):

- 1 — преддверие, 2 — дыхательный отдел,
- 3 — обонятельный отдел,
- 4 — носоглоточный ход, 5 — якобсонов орган

**Органы пищеварения.** Отличаются от таковых у земноводных большей дифференцировкой отдельных частей кишечного тракта: ротовая полость хорошо отграничена от глотки; пищевод в связи с развитием шеи — длиннее; желудок, характеризующийся толстыми мышечными стенками, лучше обособлен, точно так же, как отделы собственно кишечника, причем на границе тонкой и толстой кишок отходит зачаточная *слепая кишка*. Заканчивается кишечник *клоакой*. Большая печень снабжена *желчным пузырем*. Поджелудочная железа, расположенная в своем обычном месте, т. е. в петле двенадцатиперстной кишки, имеет вид длинного плотного тела. В складке брюшины у заднего конца желудка помещается *селезенка*, имеющая вид небольшого красного тела (рис. 142 и табл. II).

На межчелюстных, верхнечелюстных, крыловидных и зубных костях сидят мелкие конические *зубы*, приросшие основаниями к кости и служащие лишь для схватывания и удержания добычи. В отличие от лягушки, зубы на сошниках отсутствуют.

Ко дну ротовой полости прикрепляется мускулистый язык, который к концу утончается и расщепляется на две половинки. Он может сильно вытягиваться и служит добавочным *органом осязания*.

**Органы дыхания.** Отличаются от таковых у земноводных несколько большей дифференцировкой самих легких, а главное — дыхатель-

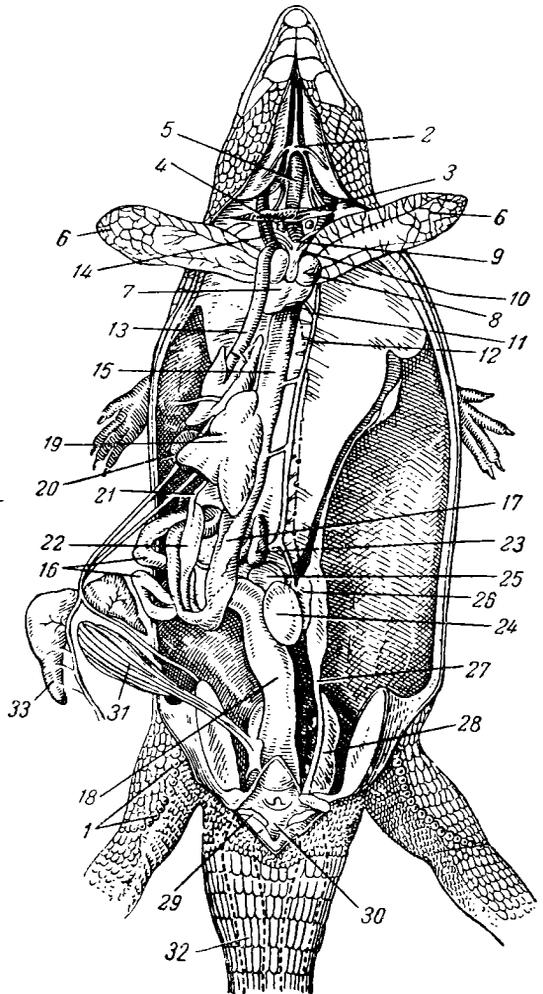


Рис. 142. Вскрытая ящерица (*Lacerta viridis*), самец (по Огневу):

- 1 — бедренные поры, 2 — подязычная кость, 3 — щитовидная железа,
- 4 — зобная железа, 5 — дыхательное горло, 6 — легкое, 7 — желудочек сердца,
- 8 — левое предсердие, 9 — левая общая сонная артерия, 10 — левая дуга аорты, 11 — место соединения правой и левой дуг аорты, 12 — спинная аорта, 13 — печеночная вена,
- 14 — правая яремная вена, 15 — пищевод, 16 — тонкая кишка, 17 — желудок, 18 — прямая кишка, 19 — печень,
- 20 — желчный пузырь, 21 — желчный проток, 22 — поджелудочная железа, 23 — селезенка, 24 — левый и 25 — правый семенники, 26 — надпочечник, 27 — левый семяпровод, 28 — почка, 29 — правое мочеполовое отверстие, 30 — задняя стенка клоаки, 31 — мочевой пузырь, 32 — правый копулятивный орган (втянут), 33 — жировое тело

ных путей. Хотя легкие имеют вид мешков, внутренние стенки их покрыты сложной сетью мелких перекладин, напоминающих пчелиные соты. Гортанная щель, лежащая позади языка, ведет в гортанную камеру, которую поддерживают *перстневидный* и парные *черпаловидные хрящи*. От гортани отходит длинная дыхательная трубка, или *трахея* (trachea), поддерживаемая многочисленными *хрящевыми кольцами*. Сзади трахея разделяется на две трубки, каждая из которых входит в соответствующее легкое. Эти трубки носят название *bronхов* (bronchi) и свойственны только амниотам. Акт дыхания, как и у всех амниот, происходит путем расширения и сужения грудной клетки, что достигается движением ребер.

**Кровеносная система.** Сердце (рис. 143), как и у земноводных, содержит венозную пазуху, два предсердия и один желудочек, т. е. является трехкамерным, однако имеются следующие отличия: желудочек разделен неполной перегородкой на две половины, правую — венозную и левую — артериальную; артериальный конус редуцирован, венозная пазуха сливается с правым предсердием, внутренняя поверхность предсердия покрыта сетью мышечных перекладин, и атриовентрикулярное отверстие разделено перегородкой предсердий на две половины.

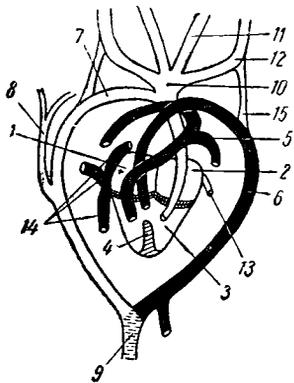


Рис. 143. Сердце и основные сосуды ящерицы (светлым — сосуды с артериальной кровью; пунктиром — со смешанной кровью; черным — с венозной):

1 — правое предсердие, 2 — левое предсердие, 3 — желудочек, 4 — неполная перегородка, разделяющая желудочек на левую и правую половины, 5 — легочная артерия, 6 — левая дуга аорты, 7 — правая дуга аорты, 8 — подключичная артерия, 9 — спинная аорта, 10 — общий ствол сонных артерий, 11 — левая внутренняя сонная артерия, 12 — левая наружная сонная артерия, 13 — легочная вена, 14 — задняя полая вена и передние полые (яремные) вены, 15 — сонный проток

От правой (венозной) половины желудочка отходят легочная артерия и левая дуга аорты, а от левой (артериальной) — правая дуга аорты. При сокращении желудочка его перегородка, прикрепленная к брюшной стенке, доходит до спинной стенки желудочка, вполне разобщая правую и левую половины его.

Артериальная система отличается от таковой у лягушки главным образом тем, что общий артериальный ствол у ящерицы, как и у всех пресмыкающихся, распадается на три самостоятельных сосуда: *легочную артерию* (arteria pulmonalis), которая вскоре делится на две (на левую и правую) легочные артерии, и *правую и левую дуги аорты* (рис. 144). Каждая дуга аорты загибается назад вокруг пищевода: одна справа, другая слева. Сойдясь друг с другом под позвоночником, они соединяются в непарную *спинную аорту*. От правой дуги аорты отходят общим стволом две *сонные артерии* (правая и левая), которые сперва идут параллельно соответствующим дугам аорты, затем отсылают собственно сонные артерии к голове и соединяются с соответствующей дугой аорты при помощи *сонного протока* (ductus caroticus). Ниже от правой же дуги аорты отходят парные *подключичные артерии* (правая и левая), несущие кровь в передние конечности. Спинная аорта тянется назад, отсылая по пути ряд крупных артерий к внутренним органам и многочисленные мелкие артерии к стенкам тела, после чего отделяет пару крупных *подвздошных артерий*, идущих в задние конечности. Сама же продолжается в непарную *хвостовую артерию*.

**Венозная система.** Венозная кровь из хвоста собирается в *хвостовую вену*, которая затем разделяется на две *тазовые вены*. Последние, приняв в себя вены от задних конечностей и отделив пару *воротных вен почек*, соединяются в *брюшную вену*. Брюшная вена принимает в себя ряд вен от внутренних органов и входит в печень в качестве *воротной вены*. Выносящие вены почек сливаются в *заднюю полую вену*, которая, приняв

в себя *печеночную вену*, впадает в венозную пазуху. Последняя у ящериц, как и у огромного большинства пресмыкающихся, развита слабее, чем у земноводных.

Венозная кровь из головы собирается в парные *яремные вены*, а из передних конечностей — в *подключичные*. С правой стороны имеются две яремные вены, внутренняя и внешняя, а слева — одна внутренняя. Яремная и подключичная вены каждой стороны впадают в *переднюю полую вену*. Правая и левая полые вены тоже впадают в венозную пазуху.

**Органы выделения.** Метанефрические *почки*, имеющие вид пары компактных тел, прилегают к спинной стенке тазовой области. От них отходит по *мочеточнику* (ureter), впадающему в клоаку со спинной стороны. С брюшной стороны в клоаку открывается тонкостенный *мочевой пузырь*. Наружное отверстие клоаки имеет вид поперечной щели.

**Половые органы.** Семенники парные, имеют вид овальных тел белого цвета, располагаются по бокам поясничного отдела позвоночника (см. табл. II). От семенника отходит многочисленный каналцы, образующие в совокупности *придачок семенника* (epididymis). Последний продолжается в *семяпровод* (vas deferens), открывающийся в мочеточник соответствующей стороны вблизи его впадения в клоаку. От заднего отдела клоаки отходят своеобразные *копулятивные органы*, представляющие собой два мешка, стенки которых богаты кровеносными сосудами. При половом возбуждении они могут выпячиваться наружу в виде цилиндрических образований с расширенной и раздвоенной вершиной (рис. 145). Копулятивные органы такого строения свойственны вообще только ящерицам и змеям.

Яичники, имеющие вид двух овальных тел неправильной формы с бугорчатой поверхностью, лежат под позвоночником в поясничной области полости тела (см. табл. II). Парные *яйцеводы* (мюллеровы каналы), представляющие собой тонкостенные широкие трубки, открываются одним концом в переднюю часть полости тела, другим — в задний отдел клоаки.

**Вторичные половые признаки.** Самец ящерицы рода *Lacerta* отличается от самки более толстой головой, более вздутым основанием хвоста, несколько большей общей величиной и обычно более яркой зеленой окраской. Самка буроватая, самцы часто тоже имеют буроватую окраску.

**Развитие.** Пряткая ящерица откладывает на суше небольшое число (5 — 11) крупных яиц, покрытых плотной кожистой оболочкой. Ее яйца отличаются от яиц птиц отсутствием белка.

Осеменение внутреннее, и первые этапы развития до стадии зародыша с зачатками конечностей протекают в яйцеводах самки. Дробление типично дискоидальное. Процесс гастрюляции у пресмыкающихся имеет характерные черты, отличающие его от соответствующего процесса у всех других теплоцелитальных яиц с дискоидальным дроблением. Гастральное утолщение

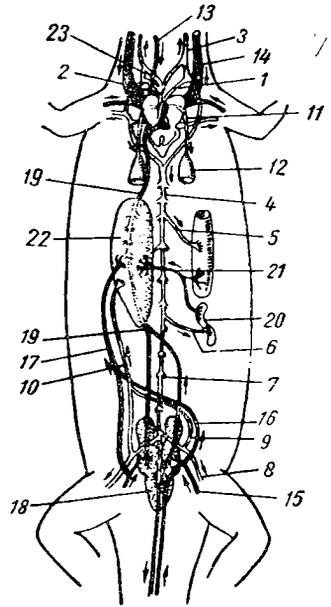


Рис. 144. Схема кровообращения ящерицы (по Огневу): 1 — левая дуга аорты, 2 — правая дуга аорты, 3 — сонная артерия, 4 — спинная аорта, 5 — внутренностная артерия, 6 — мезентеральная артерия, 7 — межпозвоночная артерия, 8 — артерия задней конечности, 9 — левая брюшная артерия, 10 — наружная мезентеральная артерия, 11 — легочная артерия, 12 — легкое, 13 — наружная яремная вена, 14 — левая внутренняя яремная вена, 15 — вена задней конечности, 16 — левая тазовая вена, 17 — брюшная вена, 18 — почки, 19 — задняя полая вена, 20 — тонкая кишка, 21 — воротная вена печени, 22 — печень, 23 — сонный (каротидный) проток

и вворачивание происходит не на краю бластодермического диска, а несколько отступя от его края (рис. 146). Этот процесс связан с образованием мезодермы, а не энтодермы, поэтому полость, образуемая путем впячивания, называется *мезодермальным мешочком*. Энтодерма образуется до

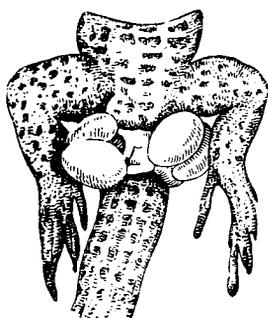


Рис. 145. Наружные половые органы самца ящерицы. Видны два выпятившихся копулятивных мешка

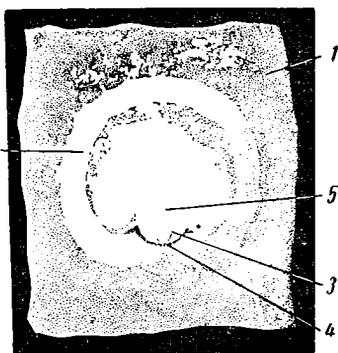


Рис. 146. Зародышевый диск пресмыкающегося (черепахи) во время гастрюляции, вид с поверхности (по Иванову):

1 — внезародышевая бластодерма, 2 — зародышевый диск, 3 — верхняя губа гастропора, 4 — гастропор, 5 — область гастрального впячивания

возникновения мезодермального мешочка путем обособления энтодермальных клеток от желтка. Далее, как и у птиц, на зародышевой пленке обособляется зародыш путем образования

нервной полоски и нервных валиков впереди от гастропора (бластопора) (рис. 147). Вместе с развитием нервной пластинки происходит развитие хорды и сегментация мезодермы. Одновременно начинается образование зародышевых органов: амниона и серозной оболочки, развивающихся в виде амниотической складки, окружающей зародыш и постепенно смыкающейся над ним, и аллантаидного пузыря. На стадии откладки яиц зародыш уже обособляется от желточного мешка, с которым он остается связан при помощи (на этой стадии еще очень широкого) пупочного канатика. Голова составляет значительную часть всего зародыша

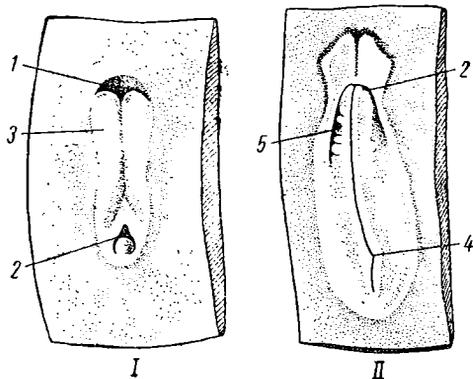


Рис. 147. Зародыши ящерицы на двух последовательных стадиях образования нервных валиков (по Иванову):

1 — передняя складка амниона, 2 — гастропор, 3 — нервные валики, 4 — нервнокишечный канал, 5 — сомиты

благодаря сильному развитию головного мозга, изогнутого в петли и расчлененного на отделы, а также благодаря большим глазам. На вентральной стороне зародыша помещается крупное петлеобразное сердце, а впереди него — ряд жаберных щелей, соответствующих жаберным щелям водных позвоночных. Непосредственно позади сердца закладываются передние конечности, а в задней части туловища — задние. При дальнейшем развитии желток постепенно поглощается зародышем, и из яйца вылупляется уже вполне сформировавшееся молодое животное, отличающееся от взрослого главным образом маленькими размерами.

**Образ жизни и распространение.** Обыкновенная, или пряткая, ящерица живет в самых разнообразных условиях: в лесах, в кустарнике, на лугах

и т. д., но повсюду предпочитает держаться на открытых, хорошо освещенных местах. Это настоящее дневное животное, подвижное на солнце и вялое, будучи лишено его. Пищу ящерицы составляют различные насекомые, их личинки и пр., за которыми она быстро и ловко бегаёт. Ночь проводит в норках. Последние она роет сама или пользуется чужими. Как и все пресмыкающиеся северных и умеренных широт, ящерицы на зиму впадают в спячку в своей норе, вход в которую закрывают мхом, травой и т. п. Весной происходит спаривание, после чего молодые самки откладывают 5—7, старые 9—11 яиц. Яйца помещаются в ямку или прямо в песок, имеют продолговато-овальную форму и покрыты плотной кожистой оболочкой. За лето ящерица претерпевает несколько линек, во время которых поверхностный слой чешуи сходит клочками.

Прыткая ящерица широко распространена в западных и южных районах европейской части СССР, а также в Южной Сибири до Забайкалья на востоке.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

Из семи различных подклассов многообразной фауны рептилий мезозойской эры, каждый из которых был представлен несколькими отрядами (см. стр. 214), сохранились лишь 4 группы, которые сильно отличаются между собой: 1) *клювоголовые*; 2) *чешуйчатые*; 3) *крокодилы*; 4) *черепахи*.

### ОТРЯД КЛЮВОГОЛОВЫЕ (RHYNCHOSERIALIA)

Этот отряд относится к подклассу лепидозавров (Lepidosauria). Единственный современный представитель отряда клювоголовых — *гаттерия*, или *туатера* (*Sphenodon punctatum*, рис. 153), является примитивным сов-

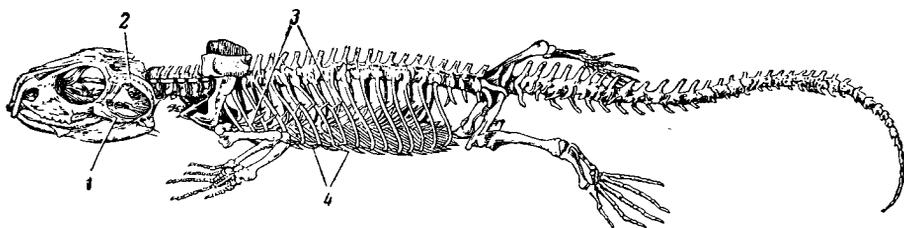


Рис. 148. Скелет гаттерии (по Брэму):

1 — нижняя височная дуга, 2 — верхняя височная дуга, 3 — крючковидные отростки.  
4 — брюшные ребра

ременным пресмыкающимся. Гаттерия достигает длины 75 см, внешне очень похожа на ящерицу, но анатомическое строение ее весьма своеобразно (рис. 148). Позвоночник состоит из двояковогнутых — *амфицельных* — позвонков, между которыми сохраняются остатки хорды — общий признак с некоторыми наиболее примитивными ящерицами. Позвоночные отделы ребер несут короткие, направленные назад *крючковидные отростки* (*processus uncinatus*) — общий признак из современных позвоночных лишь с крокодилами и птицами. Под кожей вдоль брюха располагается ряд тонких косточек покровного происхождения, носящих название *брюшных ребер* (*gastralis*), которые, кроме гаттерии, свойственны из современных групп только крокодилам, но были широко распространены среди ископаемых форм. Они не имеют ничего общего с настоящими (хондральными) ребрами и представляют, по-видимому, рудименты брюшного панциря сте-

гоцефалов. В черепе гаттерии, как и у крокодилов, сохраняются две дуги, и квадратная косточка неподвижно сочленена с черепной коробкой, но хоаны лежат в самой передней части ротовой крыши, располагаясь по бокам сошников. Сверху, между теменными костями, находится большое отверстие для теменного органа, который развит лучше, чем у кого-либо из современных пресмыкающихся, и имеет строение настоящего глаза с сетчаткой, хрусталиком и роговицей. У молодых гаттерий имеются зубы, сидящие как на челюстных и небных костях, так и на сошнике (единственный случай среди современных пресмыкающихся). С возрастом они совершенно стираются. Копулятивного органа нет — это единственное исключение среди пресмыкающихся.

Гаттерия живет в норах и ведет ночной образ жизни, питаясь насекомыми, моллюсками и червями. Откладывает 8—16 яиц, которые имеют твердую скорлупу, причем развитие зародыша длится целых 12—14 месяцев. Населяла до конца XIX в. Новую Зеландию и прилегающие острова. В настоящее время встречается только на островах к востоку и югу от Новой Зеландии. Охраняется законом.

### ОТРЯД ЧЕШУЙЧАТЫЕ (SQUAMATA)

Из всех отрядов пресмыкающихся чешуйчатые (Squamata), относящиеся также к подклассу лепидозавров, наиболее многочисленны: общее число современных видов — 5700. Это единственная группа пресмыкающихся, находящаяся в настоящее геологическое время в полном расцвете. К характерным признакам чешуйчатых относятся следующие. Тело покрыто роговыми чешуями, под которыми лишь иногда имеются небольшие костные чешуйки. Позвонки, как правило, прочельные. Квадратная кость, в отличие от всех прочих современных пресмыкающихся, подвижно сочленена с черепной коробкой. Из двух височных дуг либо сохраняется одна — верхняя, либо исчезают обе дуги. Хоаны открываются в передней части ротовой крыши. Копулятивные органы крайне своеобразны и имеют вид двух полых мешков. Размножение происходит или путем откладывания яиц, которые, в отличие от крокодилов и черепах, почти лишены белка и покрыты пергаментообразной оболочкой, или детеныши рождаются живыми.

Чешуйчатые делятся на 3 подотряда.

### Подотряд ящерицы (Lacertilia)

Ящерицы имеют весьма разнообразную форму тела, и хотя большинство снабжено хорошо развитыми пятипальными конечностями, среди них существуют и безногие. Однако в отличие от змей у всех ящериц имеется грудина, обычно сохраняются пояса конечностей, кости челюстного аппарата прочно сочленены друг с другом, обе половины нижней челюсти спереди срощены в симфиз, обычно имеются подвижные веки и хорошо развитая барабанная перепонка.

Около 3 тыс. видов ящериц группируются в 30 семейств, из которых ниже приводятся лишь главнейшие представители (рис. 153<sub>2-19</sub>).

Г е к к о н ы (Geckonidae) — наиболее примитивные ящерицы, ведущие ночной, преимущественно лазящий образ жизни. К характерным примитивным признакам относятся амфицельные позвонки, между которыми сохраняются остатки хорды, и мелкие бугорчатые щитки, покрывающие все тело; к признакам специализации — вертикальный зрачок и присоски, которыми обычно оканчиваются пальцы. Откладывают чаще 2 яйца, на пергаментообразной оболочке которых образуются отдельные кристаллы извести. У нас несколько видов *гекконов* (род *Gymnodactylus*, *Alsophylax* и др.), ведущих наземный образ жизни. Широко распространены в Средней

Азии. Там же водится своеобразный *сцинковый геккон* (*Ceratascincus scincus*) — типичный обитатель сыпучих песков (рис. 153<sub>2-4</sub>).

**Агамы** (*Agamidae*) характеризуются мелкими чешуйками, покрывающими голову, мясистым языком и зубами, присосшими к верхнему краю челюсти (*акродонтные* зубы). Типичные представители (рис. 153<sub>5-19</sub>): *степная агама* (*Agama sanguinolenta*), населяющая пустынные местности Средней Азии; многочисленные круглоголовки (*Phrynoscephalus*), в частности *ушастая круглоголовка* (*Phrynoscephalus muniticeps*), отличающаяся присутствием у углов рта кожистых складок, которые могут расправляться, увеличивая ротовую полость; индийский *летучий дракон* (*Draco volans*) — небольшая ящерица, на выдающихся ребрах которой натянута тонкая перепонка, играющая роль парашюта при прыжках.

**Игуаны** (*Iguanidae*) внешне напоминают агам, которых они замещают в Америке. Характеризуются зубами, присосшими к наружному краю челюсти (*плевродонтные* зубы). Типичные представители: *игуана* (*Iguana tuberculata*) и *фринозома* (*Phrynosoma cornutum*).

**Веретеницевые** (*Anguidae*) — безногие безобидные ящерицы, к которым относятся широко распространенная в европейской части СССР *веретеница* (*Anguis fragilis*) и *желтопуз* (*Ophisaurus aopus*). Населяют южные области европейской части СССР и Среднюю Азию.

**Ядозубы** (*Helodermatidae*) — единственные ядовитые ящерицы. Обитают в Мексике, Неваде и Аризоне. Яд вырабатывается в подъязычных слюнных железах. Он стекает при укусе в ранку и убивает птиц и мелких зверьков, которыми питаются ядозубы. Для человека укус очень болезнен, но не смертелен.

**Варановые** (*Varanidae*) характеризуются очень крупными размерами. В Средней Азии водится *серый варан* (*Varanus griseus*) (см. рис. 153), который достигает длины 1 м 25 см. Промышляются ради кожи. Особенно много варанов обитает в Юго-Восточной Азии и Африке. Самый крупный современный варан (*V. komodensis*) обитает на островах Комодо и Флорес (Индонезия); он достигает длины 2 м 65 см и веса 150 кг. Кормится птицами, млекопитающими, в том числе дикими свиньями и тиморскими оленями.

**Амфисбены** (*Amphisbaenidae*) ведут роющий образ жизни. Имеют червеобразное удлиненное тело, плотная кожа их лишена чешуй. Типичный представитель — американский *хирот* (*Chirotes canaliculatus*), еще сохранивший передние конечности, тогда как прочие амфисбены лишены их.

**Настоящие ящерицы** (*Lacertidae*) — одно из наиболее обильных видов семейств. Типичными представителями являются *прыткая ящерица* (*Lacerta agilis*) и маленькая *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*), распространенная по всей средней полосе СССР и проникающая дальше всех на север.

**Сцинковые** (*Scincidae*) — близкое к настоящим ящерицам семейство. Для сцинков характерно удлиненное тело и гладкая, напоминающая рыбу чешуя. Ведут роющий образ жизни. Типичный представитель — водящийся у нас в Закавказье и Средней Азии *длинноногий сцинк* (*Eumeces schneideri*). У большинства других форм ноги в большей или меньшей степени редуцированы; есть и безногие.

## Подотряд змей (*Ophidia*, или *Serpentes*)

Змеи представляют своеобразно изменившуюся ветвь ящериц, приспособившуюся к ползанию на брюхе и заглатыванию целиком крупной добычи. Как свободные конечности, так и их пояса и грудина у змей атрофировались (только у немногих групп сохранился рудиментарный таз, а у удавов — и зачатки задних конечностей). Позвонки змей приобрели однообразное строение, так что весь позвоночник делится лишь на два отдела — туло-

вищенный и хвостовой. Все туловищные позвонки снабжены подвижными ребрами, которые упираются в брюшные щитки. Последние могут приводиться в движение подкожной мускулатурой, что помогает животному при ползании. Приспособлением к заглатыванию крупной добычи служит характерное для змей подвижное соединение не только костей ротового аппарата, но и небных, крыловидных, поперечных и чешуйчатых, связанных друг с другом лишь при помощи сильно растяжимых связок. У многих змей имеются ядовитые зубы (рис. 149). Они сидят на верхнечелюстных костях, отличаются крупными размерами и прободены каналом или снабжены лишь бороздкой, по которой яд стекает при укусе. В отличие от большинства ящериц полость среднего уха и барабанная перепонка у змей атрофировались. Веки неподвижны, сращены друг с другом, прозрачны и прикрывают глаза наподобие часового стеклышка. У гремучих змей хорошо

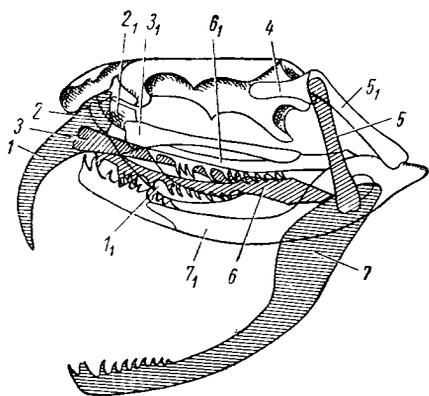


Рис. 149. Схематическое изображение черепа ядовитой змеи (небнечелюстной аппарат заштрихован при открытой пасти и дан контуром при закрытой):

1, 1<sub>1</sub> — ядовитый зуб, 2, 2<sub>1</sub>, 3, 3<sub>1</sub> — верхнечелюстная кость, 4 — чешуйчатая кость, 5, 5<sub>1</sub> — квадратная кость, 6, 6<sub>1</sub> — крыловидная кость, 7, 7<sub>1</sub> — нижняя челюсть

развиты специфические парные органы — *лицевые ямки* (между глазом и ноздрей). Каждая лицевая ямка состоит из внутренней и наружной камер, разделенных тончайшей мембраной (0,025 мм), снабженной сетью нервных окончаний. Это органы чувств — *термолокаторы*, они способны улавливать тепловые лучи и определять местонахождение нагретого тела на расстоянии нескольких десятков сантиметров, если оно имеет температуру, отличающуюся от температуры среды более чем на 0,2 °С. С помощью этого органа змеи разыскивают теплокровных зверьков и птиц. Органы термоллокации известны и у других змей, например, гадюк и удавов, но у последних они имеют вид небольших ямок на верхних губах.

Змеи, к которым относится около 2700 видов, делятся на десять семейств. Главнейшие из них следующие (см. рис. 153).

**С л е п у н ы** (Typhlopidae) — маленькие безвредные червеобразные змейки с зачаточными глазами и однообразной чешуей, ведущие роющий образ жизни. Типичный представитель: *слепозмейка* (Typhlops vermicularis), водящаяся у нас в Закавказье и южной части Средней Азии (рис. 153<sub>21-23</sub>).

**У д а в ы** (Boidae) — обычно очень крупные змеи, достигающие в исключительных случаях длины 10 м. Имеются зачаточные задние конечности, ядовитых зубов нет, добычу умерщвляют ударом головы или обвиваясь вокруг нее и сжимая. Большинство видов встречается в тропических странах Америки, Азии и Африки. Типичный представитель — *удав* (Boa constrictor), водящийся в Южной Америке. У нас в Средней Азии и на Кавказе живет *стенной удавчик* (Eguch jaculus), который, несмотря на свои небольшие размеры (до 1 м), является типичным представителем семейства (рис. 153<sub>24-26</sub>).

**У ж о в ы е** (Colubridae) — самое обширное семейство змей, включающее более тысячи видов. Сюда относятся *обыкновенный уж* (Natrix natrix), *водяной уж* (Natrix tessellata), *гладкий уж*, или *медянка* (Coronella austriaca), многочисленные виды *полозов* (роды Zamenis, Elaphe, Coluber и др.).

Кроме того, к ужовым относятся многочисленные «подозрительные» змеи, яд которых на человека совсем или почти совсем не действует. У нас они встречаются на Кавказе и в Средней Азии, например, широко распро-

страненная здесь *стрела-змея* (*Taphrometopon lineolatum*, рис. 153<sub>27-33</sub>) Сюда же относятся *контия* (*Contia*), *кошачья змея* (*Tarborphis*) и др.

**Аспиды** (*Elapidae*) объединяют крайне ядовитых змей: *очковая змея* (*Naja naja*), *аспид* (*Elaps*), *бунгар* (*Bungarus*). Крайне ядовита *кобра*, или *очковая змея*; она встречается у нас в южной части Средней Азии.

**Морские змеи** (*Hydrophiidae*) — исключительно тропические формы; из них наиболее известна *пеламида веслохвостая* (*Pelamides platurus*). Морские змеи ядовиты, питаются рыбами. Живородящи.

**Гадюковые** (*Viperidae*) объединяют также ядовитых змей, характеризующихся прободенным каналом ядовитыми зубами (у аспидов зубы эти снабжены лишь бороздкой). Типичные представители: *обыкновенная гадюка* (*Vipera berus*), которая широко распространена по всему СССР, обитающая в Средней Азии и Закавказье *гюрза* (*V. libetina*) и др.

**Гремучие змеи** (*Crotalidae*) сходны с гадюками, но у большинства на конце хвоста образуется трещотка («гремучка») из кожных колец. При возбуждении змея вибрирует кончиком хвоста, издавая своеобразный шелест. Типичный представитель — *полосатая гремучая змея* (*Crotalus horridus*), широко распространенная в Северной Америке. Обитающий у нас в Средней Азии, Казахстане и Южной Сибири *щитомордник* (*Ancistrodon halys*) не имеет на хвосте трещотки, также ядовит (рис. 153<sub>37-39</sub>).

### Подотряд хамелеоны (Chameleontes)

Хамелеоны настолько уклоняются от типичных ящериц, что их иногда выделяют в особый отряд. Во всей их организации сказывается крайняя специализация к древесной жизни: лапы в виде клешней, так как пальцы срослись в две противопологающиеся группы, длинный цепкий хвост. Это безобидные существа, единственный способ защиты которых — остаться незамеченными, что достигается малой подвижностью животного и его сильно развитой способностью изменять окраску, которая соответствует окраске окружающей среды и меняется произвольно. Пищу медлительного хамелеона составляют подвижные насекомые, которых он отыскивает при помощи обоих глаз, обладающих замечательной способностью двигаться независимо один от другого. Ловит добычу языком, который может выбрасываться на расстояние, превышающее длину тела животного. Типичный представитель: *обыкновенный хамелеон* (*Chameleon vulgaris*; рис. 153<sub>20</sub>).

Немногочисленные и в общем довольно однообразные виды этого подотряда встречаются в Африке, на Мадагаскаре (где особенно многочисленны), в тропической Азии, в Европе только в южной Испании. В СССР не водятся.

### ОТРЯД КРОКОДИЛЫ (CROCODILIA)

Современный отряд крокодилов (*Crocodylia*), насчитывающий около 20 видов, — остаток многообразного подкласса архозавров (*Archosauria*).

Крокодилы — наиболее высокоорганизованные из современных пресмыкающихся, что выражается главным образом в устройстве их кровеносной системы: сердце содержит два желудочка. Кроме того, в черепе имеются хорошо развитое вторичное небо и сидящие в отдельных ячейках зубы. Но наряду с этим крокодилы сохраняют многие весьма примитивные черты: две дуги в черепе, брюшные ребра и др. Наконец, имеются признаки специализации в связи с водным образом жизни: плавательные перепонки на задних лапах, клапаны, закрывающие ноздри и ушные отверстия, небная занавеска, — особая складка, расположенная в глубине ротовой поло-

сти перед глоткой. Она может закрываться, и тогда животное, выставив наружу одни ноздри, может дышать в воде с открытой пастью.

Тело крокодила покрыто роговыми щитками и бляшками, под которыми располагаются большие костные щитки (отсюда другое название этого отряда — *панцирные гады*).

Наиболее характерными чертами в строении черепа, наряду с двумя дугами и неподвижной квадратной костью (примитивные признаки, общие с гаттерией), является мощное развитие *вторичного неба* (рис. 150). Оно образовано небными отростками межчелюстных, верхнечелюстных, небных и крыловидных костей, которые срастаются по средней линии и разделяют первичную ротовую полость на два этажа: нижний — *вторичная ротовая полость* и верхний — *носоглоточный проход*. В носоглоточный проход спереди открываются первичные хоаны, сзади же он сообщается с глоткой при помощи вторичных хоан.

В позвоночнике заслуживают особого внимания вполне развитый поясничная отдел (2—4 позвонка) и прочельная форма тел позвонков. Ребра характеризуются присутствием двойной головки, из которых верхняя сочленяется с поперечным отростком, нижняя — с телом позвонка. Имеются, как у гаттерии, *крючковидные отростки* (*processus uncinatus*). Плечевой пояс состоит только из лопатки и коракоида. Таз отличается очень широкими для пресмыкающихся подвздошными костями и присутствием большого *запирательного отверстия* (*foramen obturatum*), которое образовано слиянием подвздошно-лобкового отверстия и отверстия для запирательного нерва. Большое запирательное отверстие свойственно и черепахам, но вообще характерно для млекопитающих.

Головной мозг отличается большим мозжечком, состоящим из средней и двух боковых долей.

Зубы располагаются только на межчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях. Все они однотипные, конические, сидят в отдельных альвеолах (единственный случай среди современных пресмыкающихся) и сменяются по мере снашивания. Тол-

стый, мясистый язык неподвижно прикреплен к дну ротовой полости. Желудок хорошо дифференцирован и делится на 2 части: переднюю — тонкостенную и заднюю — с толстыми мышечными стенками. Очень большие легкие имеют сложное строение. В кровеносной системе, кроме полной перегородки между желудочками, следует отметить редукцию венозного синуса и то, что спинная аорта не образуется путем слияния обеих дуг аорты, а представляет продолжение правой дуги, с которой левая дуга соединяется лишь анастомозом. В строении мочеполовых органов заслуживает особого внимания непарный *половой член* (*penis*), снабженный глубокой продольной бороздкой. Отверстие клоаки в виде продольной щели.

Крокодилы обитают в разнообразных пресных или опресненных водоемах, из которых выходят, только чтобы поспать, отложить яйца или перебраться из одного водоема в другой. Питаются различными животными, преимущественно рыбой, крупные же особи нападают даже на больших млекопитающих. По отношению к человеку ведут себя весьма различно:

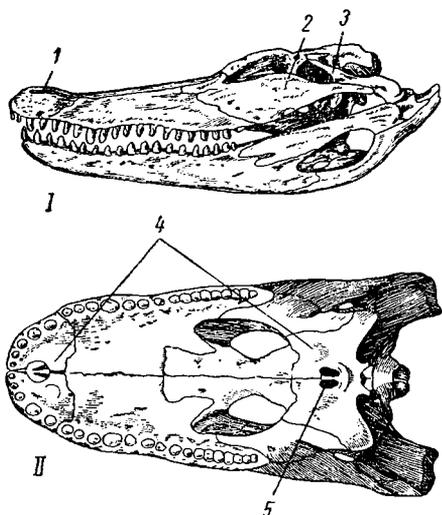


Рис. 150. Череп крокодила. I — сбоку; II — снизу:

1 — наружная ноздря, 2 — нижняя височная дуга, 3 — верхняя височная дуга, 4 — вторичное небо, 5 — вторичные хоаны

местами население очень боится их, местами не обращает на них никакого внимания. Сухое время года некоторые крокодилы проводят в спячке, для чего зарываются в ил. Яйца, покрытые известковой скорлупой, откладывают в ямку наподобие гнезда, которая охраняется самкой. В кладке от 20 до 100 яиц.

Распространены во всех тропических странах всех частей света. Типичные представители: *нильский крокодил* (*Crocodylus niloticus*), достигающий 10 м длины; *гавиал* (*Gavialis*), отличающийся длинным рылом и живущий в реках Индии (рис. 153<sub>40-43</sub>); *аллигатор* (*Alligator*) и *кайман* (*Caiman*), обитающие в Америке.

### ОТРЯД ЧЕРЕПАХИ (CHELONIA)

Черепahi, относящиеся к подклассу анапсида (*Anapsida*), составляют наиболее отклонившуюся ветвь пресмыкающихся. У них выработался своеобразный пассивный орган защиты — костный панцирь, в котором заключено туловище (рис. 151). Верхний щит этого панциря, носящий на-

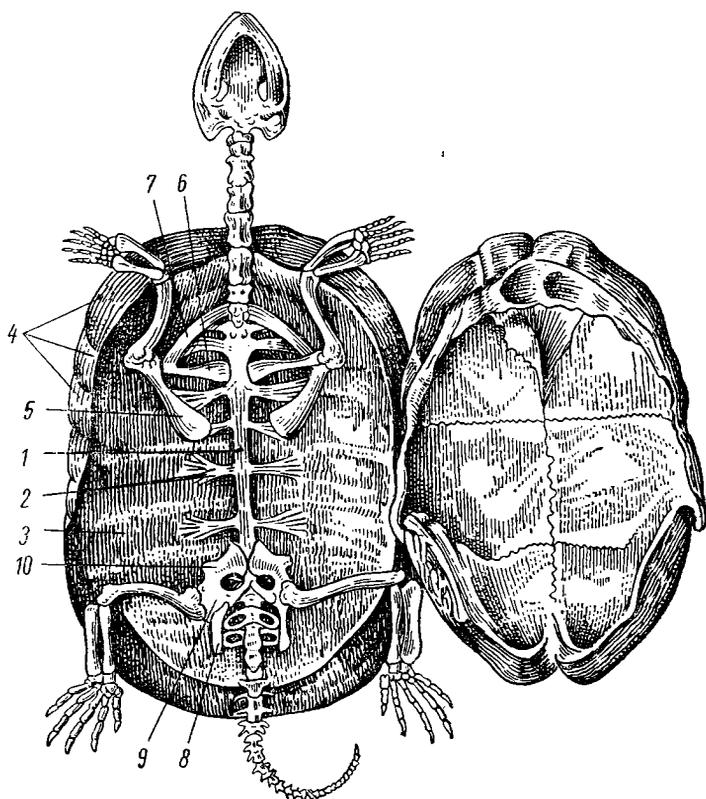


Рис. 151. Скелет черепахи снизу, брюшной щит отделен и откинут влево (по Брэму):

1 — позвоночник, 2 — ребро, 3 — реберная пластинка, 4 — краевые пластинки, 5 — кораконд, 6 — брюшной отросток лопатки, 7 — лопатка, 8 — подвздошная кость, 9 — седалищная кость, 10 — лобковая кость

звание *карапакса* (сагарах), образован костными пластинками кожного происхождения, с которыми обычно сливаются расширенные остистые отростки позвонков и ребра. Пластинки карапакса всегда располагаются в определенном порядке: в середине лежит продольный *хребтовый* ряд, с бо-

ков его — парный боковой ряд, а весь карапакс окружен многочисленными краевыми пластинками. Нижний щит, или *пластрон* (plastron), состоит из четырех парных костных пластинок и одной непарной, вклинившейся между передней парой. Непарная пластинка гомологична надгрудиннику, передняя пара — ключицам, а остальные, по-видимому, брюшным ребрам. Как карапакс, так и пластрон покрыты сверху роговыми щитками (у одной группы — мягкой кожей), границы которых обычно не соответствуют границам костных пластинок, что способствует укреплению панциря. Плечевой пояс образован только двумя костями — лопаткой и коракоидом. Лопатка своим дорзальным концом соединяется при помощи связки с внутренней поверхностью карапакса и снабжена большим брюшным отростком, который, как и коракоид, оканчивается свободно. Таз, как и у крокодилов, прободен большим запирательным отверстием. Конечности имеют типичное строение. В противоположность неподвижному туловищному отделу хвостовой и шейный отделы очень подвижны, причем шейные позвонки отличаются различным строением своих сочленовных поверхностей: передние — опистоцельные, задние — процельные, а между ними лежит позвонок, обе поверхности которого выпуклые.

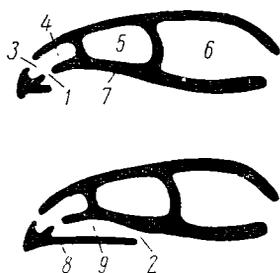


Рис. 152. Схема образования вторичного твердого неба у пресмыкающихся (по Шмальгаузену):

1 — первичные хоаны, 2 — вторичные хоаны, 3 — дыхательная и 4 — чувствующая части обонятельной полости, 5 — орбита, 6 — черепная полость, 7 — первичное небо, 8 — вторичное твердое небо, 9 — носоглоточный проход

Череп характеризуется присутствием скуловой дуги (единственный случай среди современных пресмыкающихся), в состав которой входят скуловая, квадратноскуловая и чешуйчатая кости. (У некоторых групп височная область покрыта сплошным панцирем). Имеется ряд переходов от форм со слабо развитым вторичным небом до форм, у которых оно развито хорошо (рис. 152). Квадратная кость сочленяется с черепной коробкой неподвижно. Поперечные кости, столь характерные для пресмыкающихся других групп, отсутствуют. Теменного отверстия нет. Челюсти лишены зубов и покрыты роговыми чехлами. Язык мясистый. Пищевод постепенно переходит в толстостенный желудок, который резко отделен от собственно кишечника. Отверстие клоаки круглое или в виде продольной щели. Большие легкие имеют, как и у крокодилов, сложно-губчатое строение. В связи с неподвижностью грудной клетки акт дыхания совершается у черепах путем нагнетания воздуха (конвергентное сходство с земноводными), но, кроме того, в этом акте принимают участие

плечевые и тазовые мышцы: при втягивании конечностей легкие опорожняются, при вытягивании — расширяются и наполняются воздухом. У водных групп имеются еще добавочные органы дыхания в виде глоточных валиков или двух анальных пузырей. В половых органах заслуживает особого внимания непарный копулятивный орган самца, имеющий строение, сходное с копулятивным органом крокодилов.

Все черепахи обладают исключительной живучестью как в смысле перенесения ранений, так и в смысле голодания. Известны, например, случаи, когда эти животные жили годами без всякой пищи. Большинство черепах на неблагоприятное время года впадают в спячку. Размножаются путем откладывания яиц, которые обычно имеют твердую известковую скорлупу, реже — пергаментообразную оболочку. По образу жизни черепах делят на 2 экологические группы, лишь отчасти соответствующие систематическим: на сухопутных, медлительных, преимущественно растительноядных, и на водных, подвижных, ведущих преимущественно жизнь хищников.

Современные черепахи, которых насчитывается около 330 видов, объединяются в 4 подотряда: 1) *морские черепахи*, 2) *мягкокожистые черепахи*, 3) *скрытошейные черепахи*, 4) *бокошейные черепахи*.

## Подотряд морские черепахи (Chelonidea)

Населяют тропические моря. Передние лапы очень большие, ластообразные (рис. 153). Тело уплощенное, так что голова и конечности не могут быть втянуты под панцирь. Костное основание панциря сильно редуцировано, и от пластрона остается лишь кольцо, а в карапаксе образуются многочисленные боковые отверстия. Прекрасные пловцы, способные нырять на глубину до 150—200 м, при этом передние мощные лапы служат основными органами движения, задние лапы выполняют роль руля. Питаются морские черепахи рыбой, моллюсками, ракообразными. Для размножения выходят на песчаные берега малонаселенных островов, где откладывают по нескольку сот яиц. Некоторые виды, как *бисса* (*Chelonia imbricata*), издавна добываются ради роговых пластинок панциря, а *слоновая черепаха* (*Chelonia mydas*), достигающая веса 450 кг, употребляется в пищу.

## Подотряд мягкокожистые черепахи (Trionyschoidea)

Обитают в пресноводных бассейнах Африки, Северной Америки и Юго-Восточной Азии. Один вид — *китайская черепаха* (*Amudya sinensis*) — встречается у нас в Уссурийском крае. Представители подотряда отличаются от других черепах тем, что костный панцирь у них покрыт не роговыми щитками, а мягкой кожей. Морда вытянута в длинный подвижной хоботок. Костный панцирь этих черепах, как и морских, сильно редуцирован, но от пластрона остается не кольцо, а расширенная в центре перемычка. Органы движения в воде служат не столько передние, сколько задние лапы, снабженные перепонками. Черепахи хорошо ныряют, быстро передвигаются по дну и способны оставаться под водой по нескольку часов. Этому способствуют дополнительные органы дыхания в виде особых желез в глотке, богатых капиллярными кровеносными сосудами. Питаются моллюсками, ракообразными и рыбой. Яйца в числе нескольких десятков откладывают в песок на берегу водоема. Повсеместно добываются ради мяса.

## Подотряд скрытошейные черепахи (Cryptodira)

Характеризуются тем, что при втягивании головы под панцирь шея изгибается S-образно в вертикальной плоскости. Это наиболее многочисленные, широко распространенные, разнообразные по строению и биологии черепахи; отсутствуют только в Австралии. Среди скрытошейных черепах встречаются как сухопутные, так и водные формы.

С у х о п у т н ы е черепахи, к числу которых относятся наши *среднеазиатская* (*Testudo horsfieldi*) и *кавказская* (*T. graeca*), *слоновая черепаха* (*T. elephantops*) Галапагосских островов и многие другие виды, растительноядны. У них особенно сильно развит панцирь, что позволяет им кормиться весь день без угрозы подвергнуться нападению хищников. У взрослых сухопутных черепах почти нет врагов, чем и определяется их долголетие. Сравнительно мелкие среднеазиатские черепахи доживают в природе до 20—25 лет; кавказские — 35—40 лет, а очень крупные слоновые, достигающие веса 200 кг, — до 100 и более лет. Черепахи, обитающие в пустынях, как наша среднеазиатская, при выгорании растительности впадают в летнюю спячку, которая может перейти непосредственно в зимнюю. Весной черепахи откладывают яйца в песок в числе немногих десятков, чаще двумя-тремя кладками. После 2—2,5 месяца развития из яиц выклевываются черепашки с мягким панцирем. Будучи беззащитными, они долго не показываются на поверхности земли; у наших видов молодые черепашки выходят на поверхность обычно лишь следующей весной.

В о д я н ы е черепахи, к числу которых относятся *болотная черепаха* (*Emys orbicularis*), обитающая в степной полосе европейской части СССР, Крыму, на Кавказе, и *каспийская черепаха* (*Clemmys caspica*), держатся по

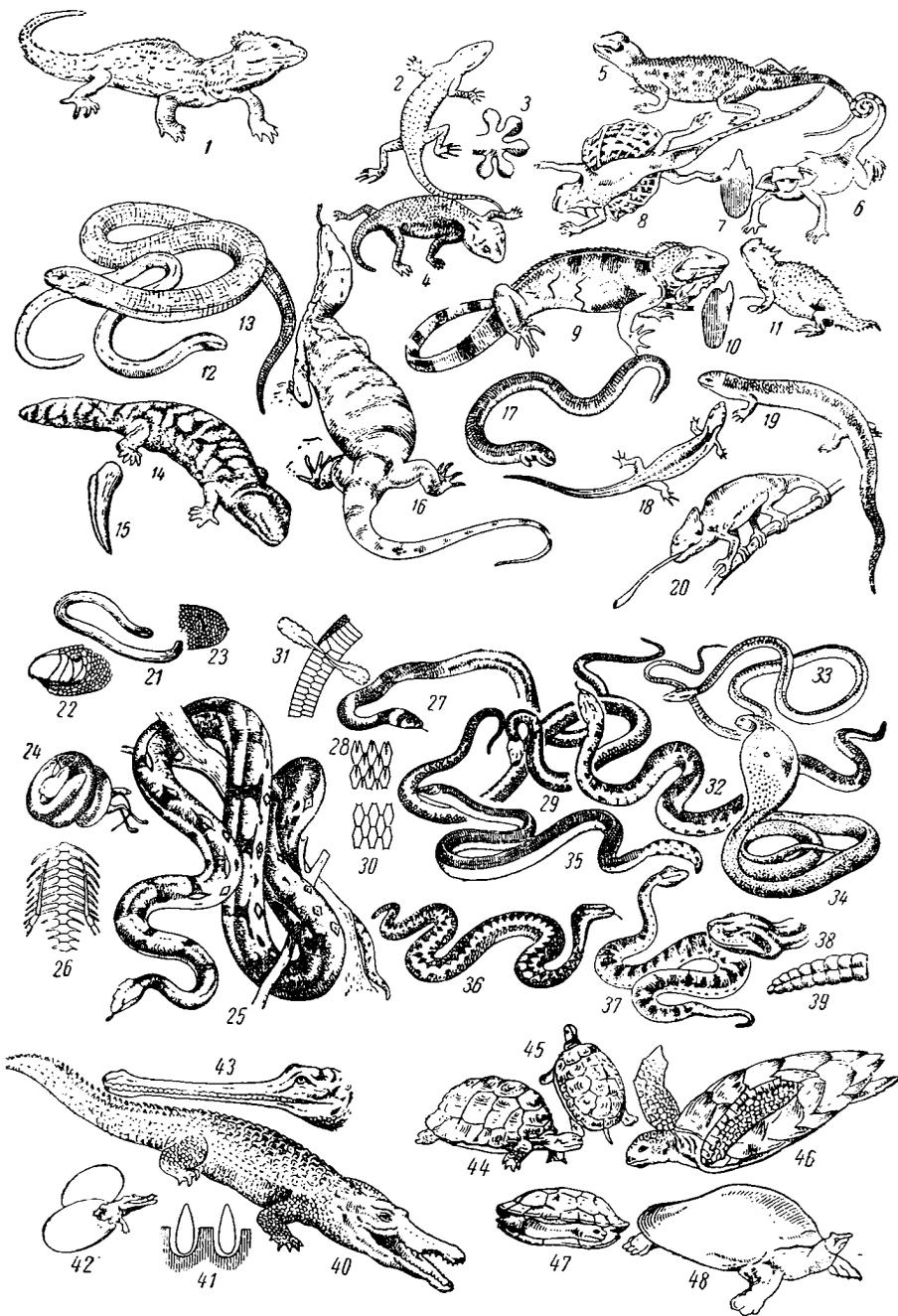


Рис. 153. Современные пресмыкающиеся:

1 — гаттерия, 2 — серый геккон, 3 — лапа широкопалого геккона, 4 — сцинковый геккон, 5 — степная агама, 6 — ушастая круглоголовка (в позе угрозы), 7 — зуб агамы, 8 — летучий дракон, 9 — игуана, 10 — зуб игуаны, 11 — фринозома рогатая, 12 — веретеница, 13 — желтопуз, 14 — ядозуб, 15 — зуб ядозуба с бороздой, 16 — серый варан, 17 — хирот, 18 — прыткая ящерица, 19 — длинноногий сцинк, 20 — хамелеон, 21 — слепозмейка, 22 — голова слепозмейки, 23 — задний конец тела слепозмейки, 24 — степной удавчик (душит тушканчика), 25 — обыкновенный удав, 26 — скелет пояса задних конечностей удава, 27 — обыкновенный уж, 28 — чешуя ужа (с ребрышками), 29 — медянка, 30 — чешуя медянки (гладкая), 31 — копулятивный орган змеи, 32 — узорчатый полоз, 33 — стрела-змея, 34 — очковая змея (в позе угрозы), 35 — морская змея пелагида, 36 — гадюка, 37 — щитомордник, 38 — голова гремучей змеи, 39 — конец хвоста гремучей змеи, 40 — крокодил, 41 — зубы крокодила, 42 — яйца крокодила, 43 — гавиал, 44 — среднеазиатская черепаха, 45 — болотная черепаха, 46 — каретта, 47 — змеейшая черепаха, 48 — мягкокожистая черепаха

берегам водоемов. Они хорошо плавают и ныряют, находя в воде убежище при малейшей опасности. Питаются черепахи водными и наземными беспозвоночными, земноводными и рыбой; каспийская черепаха, помимо того, ест и сочные водные растения. На берегах водоемов они откладывают в почву 2—3 десятка яиц. На зиму скрываются на дне водоемов, где и впадают в спячку.

### Подотряд бокошейные черепахи (Pleurodira)

Характеризуются тем, что, втягивая шею, они изгибают ее в горизонтальной плоскости, и голову помещают сбоку между пластроном и карапаксом. Распространены они только в южном полушарии: Австралии, Южной Африке и Южной Америке. Как внешне, так и биологически похожи на водных и полуводных скрытошейных черепах. Наиболее известна из них *arrau* (*Podocnemis*), образующая большие скопления на отмелях рек Амазонки и Ориноко. Миллионы яиц этих черепах собираются местными жителями.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

Ископаемые пресмыкающиеся представляют исключительный интерес, так как, во-первых, к ним принадлежат многочисленные группы, когда-то господствовавшие на земном шаре, во-вторых, древние группы этого класса дали начало не только современным пресмыкающимся, но и птицам и млекопитающим.

**Условия жизни в конце палеозоя.** Уже к концу каменноугольного периода до тех пор влажный, ровный и теплый климат, господствовавший на значительном протяжении суши, стал ухудшаться, и появились холодные зимы. Доказательством этому служат годичные кольца на стволах деревьев того времени, найденных в ископаемом состоянии. На границе со следующим, пермским, периодом земная кора претерпела большие геологические изменения, после чего на значительных пространствах суши установился сухой, местами жаркий климат, что повлекло за собой образование обширных пустынь. Лишь кое-где сохранились гигантские хвойцы и некоторые древовидные папоротники предшествовавшего периода, вообще же на смену пышной болотной растительности каменноугольного времени появились чисто наземные хвойные и саговниковые. Создались условия, способствовавшие развитию пресмыкающихся, которые благодаря своей защищенной от испарения коже, наземному способу размножения и сравнительно высокоразвитому мозгу стали одерживать верх в борьбе за существование над земноводными и уже к началу мезозоя окончательно оттеснили их на задний план.

**Древнейшие пресмыкающиеся.** Древнейшие пресмыкающиеся, относящиеся к отряду *котилозавров*, или *цельночерепных* (*Cotylosauria*), из подкласса анапсида, известны уже из верхних каменноугольных отложений, но только в пермских отложениях этот отряд достигает значительного развития, а в триасе уже вымирает. Котилозавры были массивными животными на толстых пятипалых ногах и имели длину тела от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров. Череп был покрыт сплошным панцирем из кожных костей с отверстиями лишь для ноздрей, глаз и теменного органа (рис. 154). Такое строение черепа, а также многие другие признаки указывают на чрезвычайную близость котилозавров к примитивным стегоцефалам, которые, несомненно, были их предками.

Наиболее примитивной из до сих пор известных котилозавров, а следовательно, рептилий вообще является нижнепермская *сеймурия* (*Seymouria* рис. 155<sub>1</sub>). Это сравнительно небольшое (до 0,5 м длины) пресмыкающееся

обладало целым рядом признаков, характерных для земноводных; шея была почти не выражена, длинные острые зубы еще сохранили лабиринтодонтное строение, имелся лишь один крестцовый позвонок, а кости черепа обнаруживают замечательное сходство даже в деталях с черепной крышкой стегоцефалов (рис. 154 ср. с рис. 126). Вообще сеймурия настолько близка к примитивным стегоцефалам, что некоторые исследователи относят ее к земноводным, хотя позвоночник, пояса конечностей и сами конечности наряду с некоторыми признаками строения черепа у нее были рептильного типа.

Новые ископаемые остатки сеймуриноморфных рептилий, найденные в СССР (Kotlasia и др.), дали возможность советским палеонтологам определить их систематическое положение как представителей особого подкласса *батрахозавров* (Batrachosauria), занимающего промежуточное положение между земноводными и котилозаврами.

Котилозавры — весьма разнообразная группа. Самыми крупными представителями ее являются неуклюжие растительноядные *парейазавры* (Pareiasaurus, рис. 155<sub>2</sub>), достигавшие 2—3 м длины. Поздние скелеты их были найдены в Южной Африке и у нас на Северной Двине.

Дальнейшая эволюция пресмыкающихся. Котилозавры были, по-видимому, исходной группой, давшей начало всем прочим основным группам пресмыкающихся (рис. 155). Эта эволюция в основном протекала по пути возникновения более подвижных форм: конечности стали удлиняться, в образовании крестца приняли участие не менее двух позвонков (свойство, имеющееся уже у большинства котилозавров), весь скелет, сохраняя свою прочность, стал легче, в частности, первоначально сплошной костный панцирь черепа стал редуцироваться путем возникновения височных ям. Последнее явление

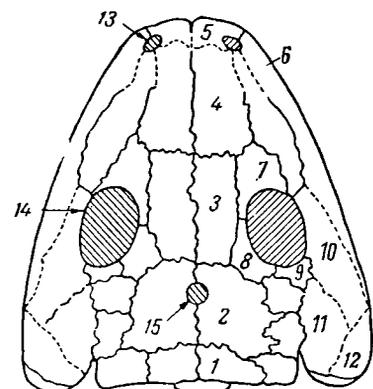


Рис. 154. Череп сеймурии (по Шмальгаузену):

1 — заднетеменная кость, 2 — теменная кость, 3 — лобная, 4 — носовая, 5 — межчелюстная, 6 — верхнечелюстная, 7 — предлобная, 8 — заднелобная, 9 — заглазничная, 10 — скуловая, 11 — чешуйчатая, 12 — квадратноскуловая, 13 — ноздря, 14 — глазница, 15 — отверстие для теменного органа

не только облегчило череп, но, что особенно важно, способствовало усилению мышц, сжимающих челюсти, так как, если в костной пластинке, к которой прикрепляются мускулы, образуется отверстие, мышца при своем сокращении может несколько выпячиваться в это отверстие. Редукция черепного панциря, как уже отмечалось, пошла двумя основными путями: путем образования одной височной ямы, ограниченной снизу скуловой дугой, и путем образования двух височных ям, в результате чего образовались две скуловые дуги (см. рис. 137). Таким образом, всех пресмыкающихся можно разделить на три группы: 1) *анапсиды* — с цельным черепным панцирем (котилозавры и черепахи); 2) *синанпсиды* — с одной скуловой дугой (звероподобные, плезиозавры и, возможно, ихтиозавры) и 3) *дианпсиды* — с двумя дугами (все прочие пресмыкающиеся). Первая и вторая группы содержат по одному подклассу, последняя распадается на ряд подклассов и множество отрядов.

Группа анапсиды является древнейшей ветвью рептилий, имеющей по строению черепа много общих черт с ископаемыми стегоцефалами, так как не только многие ранние формы их (котилозавры), но даже некоторые современные (некоторые черепахи) имеют сплошной черепной панцирь.

Черепахи (Chelonia) являются единственными ныне живущими представителями этой древнейшей группы рептилий. Они отделились, по-види-

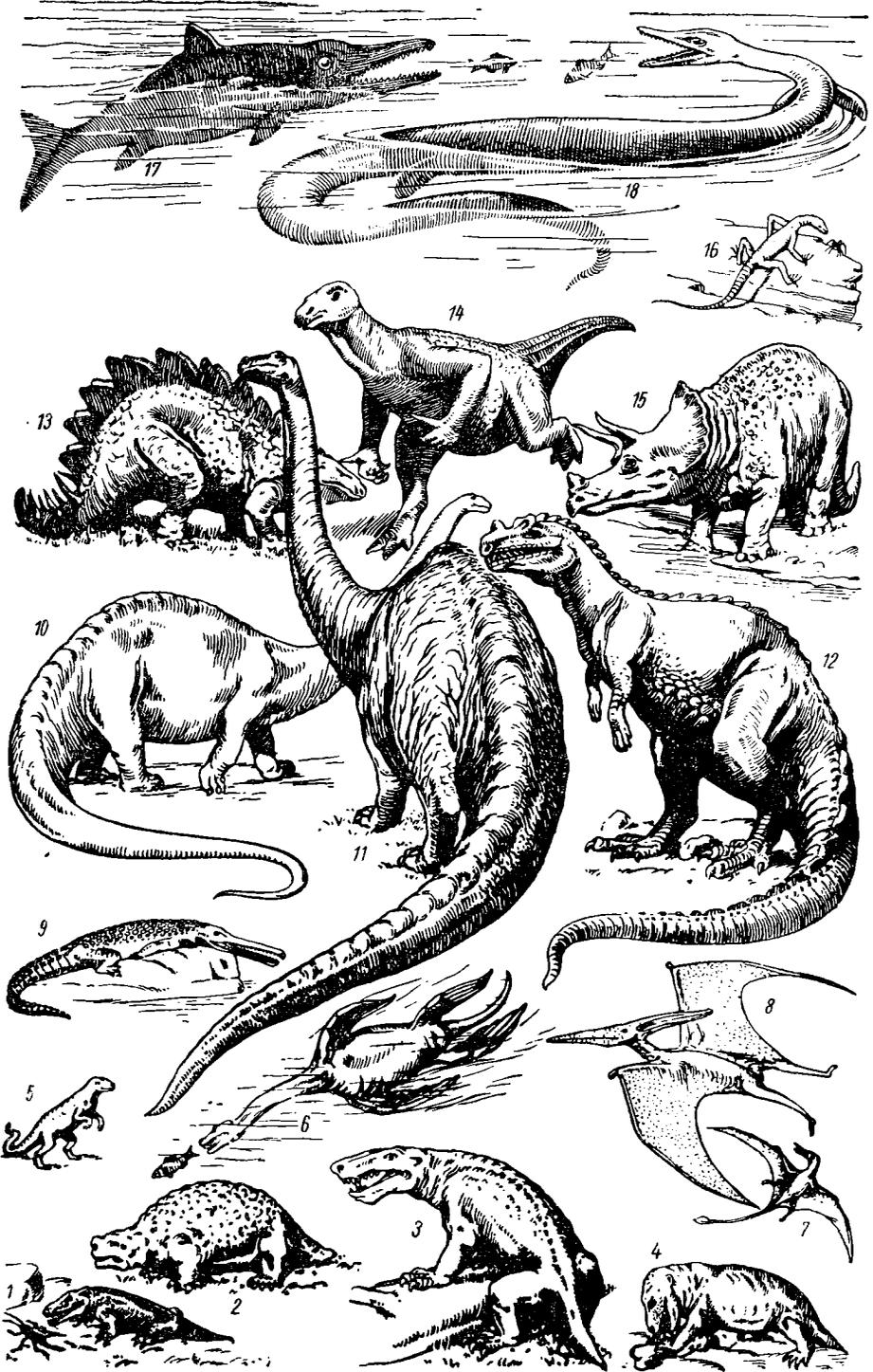


Рис. 155. Ископаемые пресмыкающиеся:

1 — сеймурия (около 0,5 м длины), 2 — парейзавр (до 2—3 м), 3 — иностранцевия (около 3 м), 4 — циногнатус (2 м), 5 — орнитозух (35 см), 6 — плезиозавр (до 15 м), 7 — рамфоринх (размах крыльев до 1 м), 8 — птеродактиль-птеранодон (размах крыльев до 7 м), 9 — белодон, 10 — диплодок (до 26,5 м), 11 — бронтозавр (до 30 м), 12 — цератозавр (около 10 м), 13 — стегозавр (9 м), 14 — игуанодон (длина до 10 м, высота до 5 м), 15 — трицератопс (до 6 м), 16 — аркоцеллис (95 см), 17 — ихтиозавр (7—13 м), 18 — мозазавр (до 15 м)

тому, непосредственно от котилозавров. Уже в триасе эта древняя группа вполне сложилась и благодаря своей крайней специализации дожила до настоящего времени, почти не изменившись, хотя в процессе эволюции некоторые группы черепах по несколько раз переходили от наземного образа жизни к водному, в связи с чем они то почти утрачивали костные щиты, то вновь приобретали их.

От группы котилозавров отделились морские ископаемые рептилии — *ихтиозавры* и *плезиозавры*, вместе с другими более редкими формами составившие два самостоятельных подкласса: *ихтиоптеригий* (*Ichthyopterygia*) и *плезиозавров*, или *синаптозавров* (*Synaptosauria*).

*Плезиозавры* (*Plesiosauria*) были настоящими морскими пресмыкающимися. Они имели широкое, бочонкообразное, несколько уплощенное туловище, две пары чрезвычайно мощных конечностей, видоизмененных в плавательные ласты, очень длинную шею, заканчивающуюся маленькой головой, и короткий хвост (рис. 155<sub>6</sub>). Кожа была голая. Многочисленные острые зубы сидели в отдельных ячейках. Размеры этих животных варьировали в очень широких пределах: некоторые виды имели лишь полметра длины, но были и гиганты, достигавшие 15 м. Характерная особенность их скелета заключалась в недоразвитии спинных частей поясов конечностей (лопатки, подвздошной кости) и исключительной мощности брюшных отделов поясов (коракоида, брюшного отростка лопатки, лобковой и седалищной костей), а также брюшных ребер. Все это свидетельствует об исключительно сильном развитии мышц, приводящих в движение ласты, служащие лишь для гребли и не могущие поддерживать тело вне воды.

Хотя в пределах подкласса синаптозавров переход от наземных форм к водным восстановлен довольно отчетливо, но происхождение группы в целом во многом еще неясно.

*Ихтиозавры* (*Ichthyosauria*), в то время как плезиозавры, приспособившись в водной жизни, еще сохранили облик наземных животных, приобрели замечательное конвергентное сходство с рыбами и дельфинами. Тело ихтиозавра было веретенообразное, шея не выражена, голова удлиненная, хвост с большим обратно гетероцеркальным плавником (т. е. позвоночник продолжался в нижнюю лопасть), конечности в виде коротких ластов, причем задние значительно меньше передних (рис. 155<sub>7</sub>). Кожа была голая, многочисленные острые зубы (приспособление к питанию рыбой) сидели в общей борозде, имелась лишь одна скуловая дуга, но крайне своеобразного строения, таз был рудиментарный, не только имелось увеличенное количество фаланг, но (в отличие от плезиозавров) у наиболее специализированных форм наблюдалось и увеличение числа пальцев (до 7). Размеры варьировали от 1 до 13 м. Новейшие находки подтвердили, что ихтиозавры рождали живых детенышей. Ихтиозавры настолько своеобразны, что должны были очень рано отделиться от основного ствола рептилий, и вопрос об их происхождении еще не очень ясен.

Группа диапсиды включает два подкласса: *лепидозавров* и *архозавров*.

Наиболее раннюю (верхняя пермь) и наиболее примитивную группу лепидозавров составляет отряд *эозухий* (*Eosuchia*). Они еще очень плохо изучены, лучше других известна *Jounginia* — мелкое, напоминающее телосложением ящерицу пресмыкающееся со сравнительно слабыми конечностями, имевшими обычное рептильное строение. Примитивные черты ее выражаются главным образом в строении черепа, в частности в строении затылочного отдела и неба. Имелось теменное отверстие, зубы располагались как на челюстях, так и на небе.

Первые *клювоголовые* (*Rhynchcephalia*) известны с раннего триаса. Некоторые из них были чрезвычайно близки к современной гаттерии. Отличия клювоголовых от эозухий заключаются в присутствии рогового клюва и в том, что зубы их приращены к кости, тогда как челюстные зубы эозухий сидели в отдельных ячейках. По последнему признаку клювоголовые

даже примитивнее эозухий, и, следовательно, должны были произойти от каких-то еще не найденных примитивных форм последней группы.

*Чешуйчатые* (Squamata), именно ящерицы, известны лишь с самого конца юры. От основного ствола чешуйчатых — ящериц — уже в начале мела, видимо, отделились *мозазавры* (Mosasaugia, рис. 155<sub>18</sub>). Это были морские пресмыкающиеся, имевшие длинное змеевидное тело и две пары ко-

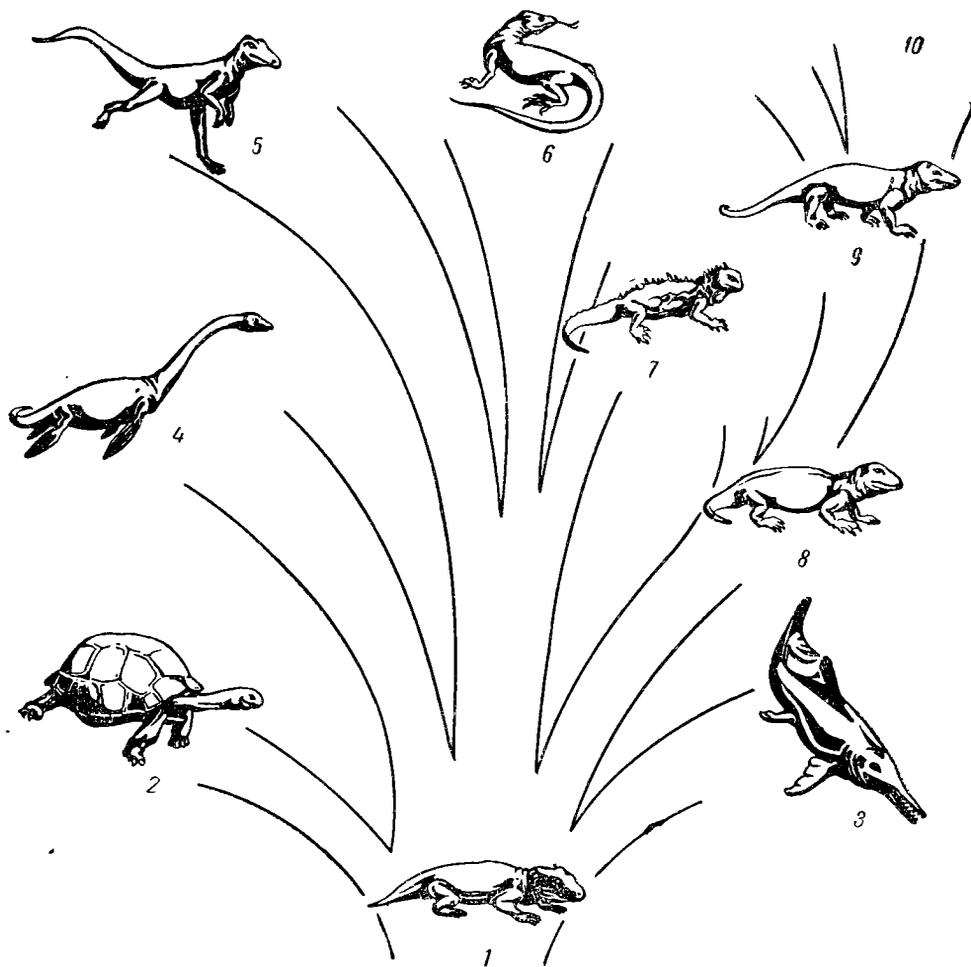


Рис. 156. Обобщенное родословное дерево рептилий (по А. Ромеру):

1 — основной корень рептилий (котилозавры) — сеймурия (Seimouria), 2 — черепахи (Chelonia), 3 — икhtiозавры (Ichtyosauria), 4 — плезиозавры (Plesiosauria), 5 — архозавры (Archosauria), 6 — чешуйчатые (Squamata), 7 — ящерицы и змеи, 8 — примитивные звероподобные рептилии, 9 — высшие звероподобные рептилии, 10 — млекопитающие (Mammalia)

нечностей, видоизмененных в лапы. Некоторые представители этого отряда достигали длины 15 м. В конце мела они бесследно вымерли. Несколько позже мозазавров (конец мела) от ящериц отделились змеи.

По всей вероятности, от эозухий же берет начало большая прогрессивная ветвь *архозавров* (Archosauria) — именно *псевдозухии*, распавшиеся впоследствии на три основные ветви — водную (*крокодилы*), наземную (*динозавры*) и воздушную (*крылатые ящерицы*). Наряду с двумя типичными дугами, наиболее характерной чертой этой, несомненно, вполне естественной группы была склонность эволюционировать в направлении «двуногости», т. е. передвижения на одних задних конечностях. Правда, некоторые из наиболее примитивных архозавров только начали изменяться в этом на-

правлении, и потомки их пошли по другому пути, а ряд групп вторично вернулись к передвижению на четырех конечностях. Но в последнем случае прошлая история оставила след на строении их таза и самих задних конечностей (рис. 156).

*Псевдозухии* (*Pseudosuchia*) впервые появляются лишь в начале триаса. Ранние формы были небольшими животными, но уже с относительно очень длинными задними ногами, которые, по-видимому, одни и служили им для передвижения. Зубы, имевшиеся только на челюстях, сидели в отдельных ячейках, вдоль спины почти всегда располагались в несколько рядов костные пластинки, темное отверстие отсутствовало. Эти мелкие формы, типичными представителями которых являются орнитозухи (см. рис. 155), и ведущие, по-видимому, древесную жизнь *Scleromochlus* (рис. 157), были очень многочисленны и дали начало не только ветвям, получившим расцвет позже — в юре и мелу, но и ряду сильно специализированных групп, бесследно вымерших еще в триасе.

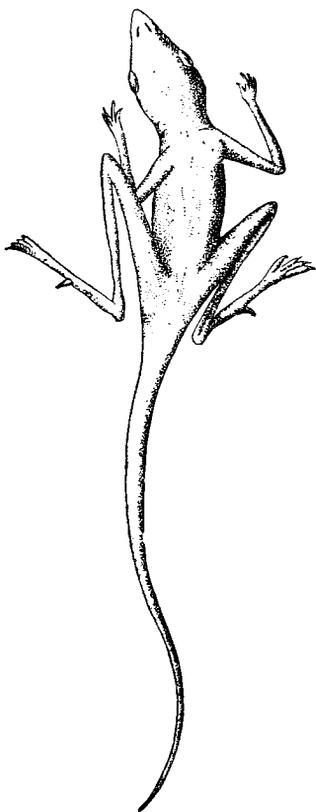


Рис. 157. Реставрация псевдозухии *Scleromochlus* (по Шмальгаузену)

Наконец, псевдозухии, в частности, если не сам орнитозух, то формы, близкие к нему, могли быть предками птиц.

*Крокодилы* (*Crocodylia*) очень близки к некоторым триасовым псевдозухиям, например *белодону* (*Belodon*, или *Phytosaurus*, см. рис. 155). Начиная с юры, появляются уже настоящие крокодилы, но окончательно выработался современный тип крокодилов лишь в течение мелового периода. На этом длинном пути эволюции можно шаг за шагом проследить, как развивался характерный признак крокодилов — вторичное небо. Как сперва появились лишь горизонтальные отростки на верхнечелюстных и небных костях, как затем эти небные отростки сошлись, а еще позже к ним присоединились небные отростки крыловидных костей, как одновременно с этим процессом шло передвижение ноздрей вперед, а вторичных хоан — назад, амфицельные позвонки превратились в процельные, исчезла ключица и т. д.

*Динозавры* (*Dinosauria*) — наиболее многочисленная и разнообразная группа пресмыкающихся, когда-либо жившая на свете. Сюда относились и небольшие формы, размером с кошку и мелче, и гиганты, достигавшие почти 30 м длины и 40 — 50 т веса, легкие и массивные, подвижные и неуклюжие, хищные и травоядные, лишённые чешуи и покрытые костным панцирем с различными выростами; многие из них бегали скачками на одних задних конечностях, опираясь на хвост, другие передвигались на всех четырех. Голова у динозавров была обычно сравнительно мала, полость же черепной коробки — совсем крошечная. Зато спинномозговой канал в области крестца был очень широк, что указывает на местное расширение спинного мозга.

Динозавры разделялись на две большие группы — *ящеротазовых* и *птицетазовых*, которые возникли совершенно самостоятельно от псевдозухий. Различия их заключаются главным образом в строении пояса задних конечностей.

*Ящеротазовые* (*Saurischia*), филогенетические связи которых с псевдозухиями удалось проследить вполне отчетливо, первоначально были только хищными. В дальнейшем, хотя большинство форм продолжало оставаться

хищными, часть превратилась в растительноядных. Хищные, хотя и достигали огромных размеров (до 10 м длины), имели сравнительно легкое телосложение и мощный череп с острыми зубами. Передние конечности их, служившие, по-видимому, лишь для схватывания добычи, были сильно уменьшены, и животное должно было передвигаться, прыгая на задних и опираясь на хвост. Типичный представитель таких форм — *цератозавр* (*Ceratosaugus*, рис. 155<sub>12</sub>).

В противоположность хищным растительноядные формы передвигались на обеих парах конечностей, которые достигали у них почти равной длины и оканчивались пятью пальцами, по-видимому, покрытыми роговыми образованиями вроде копыт. К ним относились самые крупные четвероногие животные, когда-либо жившие на земном шаре, например, *бронтозавр* (рис. 155<sub>11</sub>), достигавший свыше 20 м длины и, может быть, 30 т веса, и *диплодок* (рис. 155<sub>10</sub>). Последний был стройнее и несомненно значительно легче, но зато превосходил бронтозавра длиной, которая у одного экземпляра превышала 26 м; наконец, неуклюжий *брахиозавр*, длиной около 24 м, должно быть, весил около 50 т. Хотя полые кости облегчали вес этих животных, все же трудно допустить, чтобы такие гиганты могли свободно двигаться по суше. По-видимому, они вели лишь полуназемную жизнь и, подобно современным бегемотам, большую часть времени проводили в воде. На это указывают и их очень слабые зубы, пригодные для поедания лишь мягкой водной растительности, и то, что, например, у диплодока ноздри и глаза были сдвинуты кверху, так что животное могло видеть и дышать, выставив из воды только часть головы.

*Птицетазовые* (*Ornithischia*), имевшие пояс задних конечностей, чрезвычайно похожий на птичий, никогда не достигали таких огромных размеров. Зато они были еще разнообразнее. Большинство этих животных вторично вернулось к передвижению на четырех ногах и обычно имело хорошо развитый панцирь, иногда осложненный различного рода выростами в виде рогов, шипов и т. д. Все они с самого начала и до конца оставались растительноядными, и большинство сохранило лишь задние зубы, тогда как передняя часть челюстей была, по-видимому, покрыта роговым клювом.

Как характерных представителей различных групп птицетазовых можно указать игуанодонов, стегозавров и трицератопсов. *Игуанодоны* (*Iguanodon*, рис. 155<sub>14</sub>), достигавшие от 5 до 9 м высоты, бегали на одних задних ногах и были лишены панциря, но зато I палец передних конечностей у них представлял собою костный шип, который мог служить хорошим орудием защиты. *Стегозавр* (рис. 155<sub>13</sub>) имел крошечную голову, двойной ряд высоких треугольных костных пластин на спине, и несколько острых шипов сидело на хвосте. Длина этого динозавра достигала 6 м. *Трицератопс* (*Triceratops*, рис. 155<sub>15</sub>) внешне походил на носорога: на конце его морды располагался большой рог, но, кроме того, пара рогов возвышалась над глазами, а по заднему расширенному краю черепа сидели многочисленные заостренные отростки.

*Птеродактили* (*Pterosauria*), подобно птицам и летучим мышам, были настоящие летающие животные. Их передние конечности представляли собой настоящие крылья, но крайне своеобразного устройства: не только предплечье, но и сращенные друг с другом пястные кости были сильно удлинены, первые три пальца имели нормальное строение и размеры, пятый отсутствовал, тогда как четвертый достигал чрезвычайной длины и между ним и боками тела была натянута тонкая летательная перепонка. Ключица отсутствовала, зато лопатка у некоторых видов сочленялась дистальным концом с позвоночником (рис. 158). Челюсти были вытянуты, у некоторых форм имелись зубы, у других — беззубый клюв. Длина хвоста сильно варьировала. Птеродактили обнаруживают ряд общих черт с птицами: сращенные грудные позвонки, большая грудина с килем, сложный крестец, полые кости, лишенная швов черепная коробка, большие глаза. Но сходство это чисто конвергентного характера. Питались крылатые ящеры, по-види-

тому, рыбой и жили, вероятно, по прибрежным скалам, так как, судя по строению задних конечностей, подняться с ровной поверхности они не могли. Сюда относятся довольно разнообразные формы: сравнительно примитивная группа *рамфоринхов* (рис. 155<sub>7</sub>), имевших длинный хвост, и *собственно птеродактили* с зачаточным хвостом. Размеры колебались от величины воробья до гигантского *птеранодона* (рис. 155<sub>8</sub>), размах крыльев которого достигал 7 м.

Хотя промежуточные формы между псевдозухиями и крылатыми ящерами до сих пор не найдены, вопрос об их происхождении не возбуждает разногласия.

Группа *синапсида* составляет самостоятельный подкласс рептилий как особая боковая ветвь, отделившаяся от древних котилозавров.

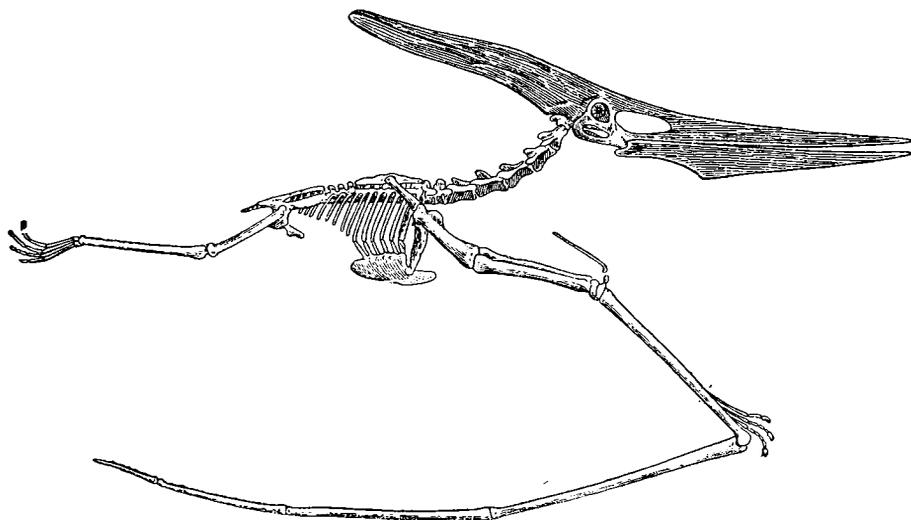


Рис. 158. Птеродактиль *Pteranodon* (по Ромеру)

Они характеризуются усилением челюстного аппарата путем образования своеобразной височной впадины для очень мощной челюстной мускулатуры и прогрессивной дифференцировкой зубной системы — разнозубостью, или гетеродонтностью. Это связывает их с высшим классом позвоночных — млекопитающими.

*Звероподобные* (*Theromorpha*), примитивные представители которых еще очень близки к котилозаврам, несомненно, произошли от последней группы (рис. 159). Отличие их заключается главным образом в присутствии скуловой дуги и более легком телосложении. Звероподобные известны уже из верхних каменноугольных отложений, а начиная с нижней перми становятся очень многочисленными и в течение всего этого периода, вместе с котилозаврами, являются почти единственными представителями своего класса. Несмотря на все свое разнообразие (среди них имелись хищные, растительноядные и насекомоядные формы), все звероподобные были строго наземные животные, передвигавшиеся исключительно при помощи обеих пар конечностей. Обычно их разделяют на два отряда — низших звероподобных, или *пеликозавров* (*Pelycosauria*), и высших, или *зверообразных* (*Therapsida*).

Наиболее примитивные представители *пеликозавров* (например, *Vaupops*) имели небольшие размеры и внешне должны были напоминать ящериц. Однако зубы их, хотя и однородные, уже сидели в отдельных ячейках. У большинства форм еще сохранились брюшные ребра. У ряда более специализированных видов (*Dimetrodon* и др.) остистые отростки позвонков были

вытянуты в длиннейшие спицы, по-видимому, соединявшиеся при жизни кожей в перепонку.

*Зверообразные*, сменившие пеликозавров со средней перми, объединяли чрезвычайно разнообразных животных, из которых многие были узко специализированы (например, *Dicynodon*, имевший лишь пару огромных верхних клыков). Прimitивные формы были очень близки к пеликозаврам: они имели почти недифференцированные зубы, зубная кость была умеренных размеров, квадратная же — хорошо развита, вторичное небо отсутствовало, затылочный мыщелок был непарным. У более поздних форм теменное отверстие исчезло, зубы дифференцировались на резцы, клыки и коренные, образовалось вторичное небо, один мыщелок разделился на два, зубная кость сильно увеличилась, прочие же кости нижней челюсти уменьшились.

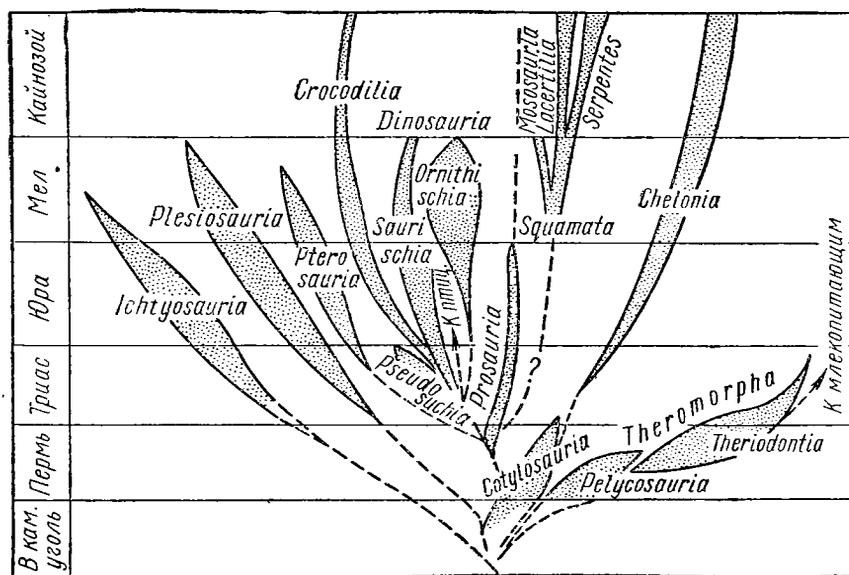


Рис. 159. Филогенетическое древо пресмыкающихся (по Ромеру, упрощено)

Как пример специализированной хищной формы можно указать *иностранцевию* (*Inostrancevia alexandrovi*), добытую на Северной Двине, и как крайне прогрессивную, но мало специализированную — *циногнамуса* (*Cynognathus*) (рис. 153, 4).

**Вымирание древних пресмыкающихся и причины этого явления.** Причины вымирания животных вообще, в частности древних рептилий, до сих пор не вполне ясны. Наиболее правдоподобное объяснение этого явления следующее. В процессе борьбы за существование отдельные формы все более приспособляются к определенным условиям среды, все более специализируются. Такая специализация крайне полезна, но лишь до тех пор, пока продолжают существовать те условия, к которым приспособился организм. Стоит же им измениться, такие животные оказываются в худших условиях, чем менее специализированные формы, которые их и вытесняют в борьбе за существование. Кроме того, в борьбе за существование некоторые группы могут приобретать свойства, повышающие всю их организацию на высшую ступень, т. е. свойства, повышающие их общую жизнедеятельность. В противоположность узкой адаптации, или *идиоадаптации*, это явление получило название *ароморфоза*. Например, теплокровность дала возможность организмам, приобретшим это свойство, меньше зависеть от климата по сравнению с животными с переменной температурой тела. В течение долгой мезозойской эры происходили лишь незначительные изменения ландшафтов и климата, в связи с чем пресмыкающиеся все более и более специализи-

ровались и процветали. Но в конце этой эры земная поверхность стала претерпевать такие огромные горообразовательные процессы и связанные с ними климатические изменения, что большинство пресмыкающихся не смогло их пережить и бесследно вымерло к концу мезозоя, получившего название эпохи великого вымирания. Однако было бы ошибкой объяснить этот процесс исключительно физико-географическими причинами. Не меньшую роль сыграли и борьба за существование с другими животными, именно с птицами и млекопитающими, которые благодаря теплокровности и высоко развитому мозгу оказались лучше приспособленными к этим внешним явлениям и вышли победителями в жизненной борьбе.

### КЛАССИФИКАЦИЯ (ВКЛЮЧАЯ ИСКОПАЕМЫЕ ГРУППЫ)

#### Класс 4. Пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia)

Подкласс I. Анапсида (Anapsida).

+ Отряд сеймуриоморфа (Seymouriomorpha).

+ Отряд котилозавры (Cotylosauria).

Отряд черепахи (Chelonia).

+ Подкласс II. Ихтиоптеригия (Ichthyopterygia).

+ Отряд мезозавры (Mesosauria).

+ Отряд ихтиозавры (Ichtyosauria).

+ Подкласс III. Синаптозавры (Synaptosauria).

+ Отряд проторозавры (Protosauria).

+ Отряд зауроптеригия, или плезиозавры (Sauroptrygia).

Подкласс IV. Лепидозавры (Lepidosauria).

+ Отряд эозухия (Eosuchia).

Отряд клювоголовые (Rhynchocephalia).

Отряд чешуйчатые (Squamata).

+ Подкласс V. Архозавры (Archosauria).

+ Отряд текодонты (Thecodontia).

Отряд крокодилы (Crocodylia).

+ Отряд птерозавры (Pterosauria).

+ Отряд ящеротазовые динозавры (Saurischia).

+ Отряд птицетазовые динозавры (Ornithischia).

+ Подкласс VI. Синапсида (Synapsida).

+ Отряд пеликозавры (Pelycosauria).

+ Отряд терапсида (Therapsida).

### ЭКОЛОГИЯ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

**Условия существования и распространение.** Пресмыкающиеся — первые настоящие наземные животные. Приобретение ими способности размножаться на суше путем откладывания крупных яиц, одетых плотной оболочкой, дало возможность и в период размножения не быть связанными с водоемами.

Вместе с тем пресмыкающиеся, в отличие от земноводных, независимы и от влажной окружающей среды. Ороговение кожи и потеря кожей дыхательной функции позволили пресмыкающимся заселить области с низкой влажностью. Благодаря ороговевшей коже для рептилий доступны засоленные почвы и морская вода — места обитания, совершенно недоступные земноводным. Вместе с этим произошло усиление дыхательной функции легких за счет усложнения их внутреннего строения и замены глоточного дыхания дыхательными движениями грудной клетки.

Заселив все климатические области земного шара, за исключением приполярных областей, пресмыкающиеся дали исключительное разнообразие жизненных форм. Среди них есть наземные, подземные, водные, древесные. Ископаемые рептилии имели крылья и летали.

Однако сохранившаяся от предков пойкилотермия, т. е. зависимость температуры тела от температуры окружающей среды, связанная с низким обменом веществ, определяет как специфику распространения, так и многие биологические черты пресмыкающихся.

Пресмыкающиеся, в отличие от земноводных, широко расселились не только во влажных тропиках, но и в пустынях, которые очень благоприятны по температурным условиям. Однако по мере движения к полюсам число видов рептилий уменьшается. Так, у нас в Средней Азии обитает около 50 видов пресмыкающихся, на Северном Кавказе — 28, в Средней Европе — 15, у Северного полярного круга — 2.

**Цикличность.** Правильная сезонная или суточная смена периодов покоя и активности носит у пресмыкающихся несколько иной характер, чем у земноводных. Цикличность рептилий — это биологическое приспособление к неблагоприятным условиям температуры и кормности мест обитания. С условиями влажности, как у земноводных, она не связана.

Суточная цикличность связана с температурой. Пресмыкающиеся активны при наиболее оптимальных температурах. Оптимум же у всех рептилий лежит в области высоких температур и колеблется у разных видов в пределах 20—40°C.

Будучи теплолюбивыми, большинство пресмыкающихся умеренных широт — дневные, немногие виды — сумеречные и только гекконы — ночные. В тропических пустынях, напротив, очень много ночных видов рептилий, так как днем там очень жарко.

Даже в умеренных широтах днем температура почвы бывает выше оптимальной, а в Средней Азии она нередко достигает 60°C и выше. При такой температуре все рептилии могли бы погибнуть через несколько минут от перегрева. Однако, перемещаясь в течение суток, они выбирают те участки биотопа, где температура в данное время ближе всего к оптимуму. Утром держатся на солнцепечных склонах барханов, затем переходят на теневые склоны, при нагревании почвы взбираются на гребень бархана или куст и т. д. Путем таких перемещений рептилии избегают перегрева и поддерживают температуру тела на высоком и относительно постоянном уровне, близком к температуре тела гомойотермных (теплокровных) животных, т. е. они оказываются «экологически теплокровными» животными. Особенность почвы удерживать дневное тепло используется ночными видами рептилий. Так, *сцинковый геккон*, охотясь ночью, время от времени закапывается в теплый песок, т. е. активность его распадается на ряд периодов.

Будучи биологическим приспособлением, суточный цикл активности меняется в разные сезоны в зависимости от условий температуры. Так, весной пресмыкающиеся активны только в середине дня — в наиболее теплые часы суток. В середине лета активность рептилий многих видов приурочена, напротив, только к утренним и вечерним часам.

Большое значение в терморегуляции пресмыкающихся имеет солнечная радиация. Так, в горах при температуре воздуха —5°C и поверхности почвы 5°C температура тела ящерицы может достигать на солнце 19°C.

Зависимость активности от температуры у змей не столь очевидна. Проглатывая целиком очень большую добычу (до  $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$  своего веса) и медленно переваривая ее, змеи могут быть не активны 5—8 дней. Голодная же змея выходит из убежища и при довольно низких температурах, далеких от оптимума.

Сезонная цикличность, как и у земноводных, служит приспособлением, позволяющим обитать в зонах, пригодных для существования лишь в теплый период года. У рептилий тропиков нет правильной сезонной смены периодов активности и покоя. Она слабо выражена в субтропиках и появляется лишь в умеренных широтах, где пресмыкающиеся впадают в зимнюю спячку.

Продолжительность активного периода меняется в зависимости от температурных условий. Так, *живородящая ящерица* (*Lacerta vivipara*) в Южной Европе активна 9 месяцев, в средней полосе европейской части СССР — 5,5 месяцев, а на севере — еще меньше.

У пресмыкающихся разных видов продолжительность зимней спячки

различна и связана с холодоустойчивостью вида. Так, *обыкновенная гадюка* (*Vipera berus*) появляется весной раньше других, обитающих в данной местности змей, и позже них уходит на зимовку.

При благоприятных температурных условиях большинство пресмыкающихся могут не впадать в зимнюю спячку. Например, в теплых постройках человека в Средней Азии обычно впадающие в зимнюю спячку *агамы* и *гекконы* оказываются активными всю зиму. В связи с относительно теплыми зимами и частыми оттепелями в Средней Азии *гюрза*, *эфа*, *щитомордник*, ряд видов *ящурок* и *круглоголовок* регулярно появляются на поверхности земли и греются на солнце, так что у них нет непрерывной зимней спячки.

Характер убежищ, где зимуют пресмыкающиеся, весьма различен. Большинство зимует в норах грызунов, трещинах почвы, в пустотах, образовавшихся на месте выгнивших корней, и т. д. Излюбленные места зимовок *живородящей ящерицы* — полости, образовавшиеся в болотистых местах под дерном при опускании уровня грунтовых вод. *Ужи* в большом количестве собираются на зиму в навозных кучах и подвалах. *Полозы* нередко зимуют в пещерах, *болотные черепахи* — на дне водоемов.

Большинство пресмыкающихся зимует поодиночке или небольшими группами в 2—3 особи. Однако некоторые образуют зимой большие скопления. Так, обыкновенные *ужи* собираются в клубки по несколько сотен и даже тысяч особей; в клубках зимующих *гадюк* и *щитомордников* находили десятки змей. Среди ящериц нашей фауны известны большие скопления зимующих *золотистых мабуй* (*Mabuia aurata*) в Туркмении.

На период зимовки у пресмыкающихся накапливаются запасные питательные вещества, а интенсивность обмена веществ резко падает.

У некоторых пресмыкающихся наблюдается летняя спячка, однако она определяется не влажностью, как у земноводных, а отсутствием полноценного корма. Так, в пустынях Средней Азии в летнюю спячку впадает *среднеазиатская черепаха* (*Testudo horsfieldi*). В конце мая или начале июня, вслед за высыханием растительности, которой они питаются, черепахи выкапывают норы и впадают в оцепенение. В тех местах, где растительность не высыхает, например на орошаемых полях, черепахи активны все лето. Следовательно, цикличность в этом случае зависит от кормности мест обитания.

**Колебания численности.** Колебания численности пресмыкающихся по годам относительно невелики. Для немногих изученных в этом отношении видов известно изменение численности за смежные годы в 2—3 раза. Основной причиной падения численности является гибель в местах зимовок. В отдельных случаях существенно может падать численность в результате деятельности хищников.

**Питание.** Корма пресмыкающихся, как и способы добывания пищи, весьма разнообразны; среди них встречаются насекомоядные, рыбаодные, хищники, растительноядные и т. д.

Насекомыми кормится большинство ящериц. *Круглоголовки* (*Phrynoscephalus*) в основном ловят муравьев, мелких жуков, *ящурки* (*Eremias*) — прямокрылых и полужесткокрылых. Настоящие *ящерицы* (*Lacerta*) питаются жуками, паукообразными и моллюсками. Моллюски составляют основу питания *веретеницы* и *желтопузика*. Самые крупные ящерицы — *вараны*, кроме насекомых, ловят мышевидных грызунов и птиц. Среди змей немногие, например *слепозмейка*, *контии* (*Contia*), кормятся насекомыми. Насекомые составляют большую долю в питании *степной гадюки*. Головоногими моллюсками и ракообразными кормится *морская пелагида* (*Pelastodius*), ракообразными, моллюсками, насекомыми, реже рыбой — пресноводные *черепахи*.

Основу питания большого числа видов *змей* составляют позвоночные животные. *Обыкновенный уж* и *большеглазый полоз* (*Ptyas*) ловят главным образом земноводных; *водяной уж* (*Natrix tessellata*) и *морские черепахи* — рыб. *стрела-змея*, *краснополосый полоз* (*Coluber rhodorhachis*), *волкозуб*

(Lycodon), *афганский литоринх* (*Lytorhynchus*) — ящериц, *гадюки* — мышевидных грызунов. Грызуны составляют основу питания *эфы* (*Echis carinatus*), *гюрзы* (*Vipera libetina*) и большинства наших *полозов*. Некоторые полозы, например *амурский* (*Elaphe schrenki*), хорошо лазая по деревьям, ловят на гнездах птенцов и взрослых, птицы составляют заметную долю в питании и *гюрзы*. Есть змеи, пожирающие других змей. Так, распространенная у нас в Нижнем Поволжье и на Кавказе *ящерицная змея* (*Malpolon monspessulanus*) кормится не только ящерицами, но и степными гадюками, предпочитая последних.

Змеи вообще наиболее специализированы по питанию. Так, например, африканская *яичная змея* (*Dasypeltis*) кормится только яйцами птиц, в связи с чем у нее имеются своеобразные приспособления. Зубной аппарат этой змеи развит очень слабо, зато передние позвонки имеют направленные вперед отростки, которые прободают пищевод, вдаваясь в его полость. Змея заглатывает яйцо целиком, и оно, проходя через пищевод, разрезается отростками позвонков, после чего жидкое содержимое яйца стекает по пищеводу, скорлупа же выбрасывается через рот. Крупные тропические *удавы* нападают на таких больших животных, как обезьяны и даже мелкие копытные.

Неядовитые змеи пожирают добычу живьем (например, ужи — лягушек) или предварительно душат ее, обвиваясь вокруг жертвы кольцами. Однако, сдавливая добычу, они не ломают ее костей, которые могли бы поранить змею при заглатывании добычи. Ядовитые змеи предварительно убивают жертву молниеносным броском, вонзая в нее свои ядовитые зубы, после чего заглатывают целиком.

Реже всего встречаются растительноядные пресмыкающиеся. Растительноядны почти все *сухонутные черепахи*, в том числе и наши — *среднеазиатская* и *кавказская черепахи* (*Testudo horsfieldi*, *T. graeca*). В питании немногих ящериц, главным образом тропических *агам* и *игуан*, также значительную роль могут играть растительные корма. Среди наших ящериц *агама* иногда питаются цветками и плодами, а *длинноногие сцинки* (*Eumeces schneideri*) — ягодами шелковицы.

Большинство пресмыкающихся активно разыскивает добычу. Так, пользуясь слухом и зрением, отыскивают добычу *гекконы*, *сцинки*, *ящурки*, *ящерицы*, *варан*. Отыскивают добычу, используя главным образом осязание, *кобра*, *эфа*, *щитомордник*, *стрела-змея*, *полозы*. Напротив, подстерегают свою добычу, подобно кошкам, *агама*, *круглоголовки*, а из змей — *гюрза*, *удавчики*.

**Размножение.** У пресмыкающихся как настоящих наземных позвоночных животных размножение и развитие происходят на суше. Даже ведущие вполне водный образ жизни *крокодилы*, *морские змеи* и *морские черепахи* выходят в период размножения на сушу.

Оплодотворение у рептилий внутреннее, и у всех, кроме *гаттерии*, имеются органы совокупления. У большинства видов в период размножения наблюдается «гон» — повышенная активность, нередко сопровождаемая у черепах и ящериц драками самцов.

Большинство пресмыкающихся откладывает небольшое число (8—16) крупных яиц, одетых кожистой или твердой известковой скорлупой (черепахи, крокодилы). Благодаря плотным кожистым и известковым оболочкам яйца пресмыкающихся могут развиваться на суше при незначительной влажности (от 3% до 15%). Они откладываются обычно в почву или, как у *гекконов* и у некоторых *агам* и *игуан*, в трещины скал и под кору деревьев. *Крокодил* откладывает яйца в почву или в гнезда из сухих листьев и травы.

Скорость развития яиц зависит от температуры и в связи с этим может изменяться в 2—3 раза. У большинства видов нашей фауны развитие начинается лишь при 12—15° С, но температура в 40—42° С оказывается губительной; обычно температура в местах развития яиц бывает равна 20—30° С. Пресмыкающиеся пустынь чаще откладывают яйца в тенистых

местах и на значительной глубине. Напротив, ящерицы в умеренных широтах выбирают хорошо прогреваемые солнцем места. *Обыкновенный уж* откладывает яйца в кучи гниющих веществ, где температура оказывается на 3—5° С выше температуры окружающей среды. В наших широтах срок развития яиц пресмыкающихся — 2—3 месяца.

У змей бывает одна кладка яиц в год, у *гекконов* — две. Ящерицы и черепахи откладывают 3—4 и более кладок в год. Число яиц в кладках зависит от количества кладок, размера яиц и возраста животных. Всего пресмыкающиеся откладывают несколько десятков яиц в год, т. е. значительно меньше, чем земноводные. Меньшая плодовитость рептилий прямо связана с более совершенным строением яйца.

В тех местах, где много животных, поедающих яйца, кладки охраняются родителями (*крокодилы, кобры, некоторые удавы* и др.). При этом у *питонов*, обвивающих кладку своим телом, наблюдаются явления «насиживания»; при этом температура тела змей поднимается на 2—4° С выше температуры окружающего воздуха.

Среди пресмыкающихся довольно широко развито *живорождение*. Оно встречается только у форм с мягкими яйцевыми оболочками, благодаря которым яйца сохраняют возможность водного обмена со средой. У *черепах* и *крокодилов*, яйца которых обладают белковой оболочкой и скорлупой, живорождение не наблюдается. Первый шаг к живорождению — задержка оплодотворенных яиц в яйцеводах, где и происходит частичное развитие. Так, у *прыткой ящерицы* яйца могут задерживаться в яйцеводах на 15—20 дней, и в отложенных яйцах оказывается зародыш, сформированный более чем на  $\frac{1}{3}$ . На 30 дней может происходить задержка у *обыкновенного ужа*, так что в отложенном яйце оказывается наполовину сформированный эмбрион. При этом чем севернее район, тем, как правило, происходит более длительная задержка яиц в яйцеводах.

У других видов, например, у *живородящей ящерицы, веретеницы, гадюки, медянки* и др., яйца задерживаются в яйцеводах до момента выклева зародышей. Такое явление получило название *яйцеживорождения*, поскольку развитие идет за счет запасных питательных веществ в яйце, а не за счет материнского организма.

Наконец, у некоторых видов сцинков и ящериц яйцевые волокнистые оболочки редуцируются, и часть яйцевода соприкасается с хоррионом. Хоррион может образовывать выступы-ворсинки, внедряющиеся в стенки яйцевода. Образуется подобие плаценты млекопитающих. При этом заметно уменьшается количество желтка в яйцах, и питание идет в значительной мере за счет материнского организма (*Lygosoma, Seps* и др.). Подобные случаи носят название *истинного живорождения*.

Основной причиной, вызывающей яйцеживорождение у пресмыкающихся, следует считать холодный климат. В этом можно убедиться, обратившись к карте распространения живородящих форм (рис. 160). Процент живородящих видов повышается при движении к северу и в горы. Весьма характерно, что виды, распространенные далее всего к северу, так же как и виды, поднимающиеся выше в горы, живородящи. Примером могут служить *гадюки* и *живородящая ящерица*. При этом один и тот же вид, например, тибетская круглоголовка (*Phrynoscephalus teobaldi*), на высоте 2000 м — яйцекладущая, а на высоте 4000 м — оказывается живородящей.

Другой причиной, вызывающей живорождение у немногих видов, может быть водный образ жизни, что мы часто встречаем у *морских змей*.

**Защитные приспособления.** У пресмыкающихся защитные приспособления носят не только пассивный характер, как у земноводных, но могут принимать и форму активной защиты.

К числу пассивных защитных приспособлений относится приспособительная окраска, достигающая у многих видов большой степени совершенства. Преобладающее число рептилий имеет окраску под цвет субстрата, на котором они постоянно держатся. При этом часто встречаются расчленяю-

щая окраска и приспособительная окраска глаза. Особого совершенства достигла приспособительная окраска у древесных *плетевидных змей*, *гекконов* и *хамелеонов*. Последние получили широкую известность благодаря своей способности быстро менять окраску в зависимости от условий окружающей среды.

Приспособительное значение имеет контрастная и яркая окраска многих ящериц и змей. При опасности такие пресмыкающиеся выставляют яркоокрашенную часть тела напоказ, принимая при этом устрашающие позы. У кобр хорошо известны складки кожи по бокам шеи, которые змея раздувает, поворачиваясь к противнику контрастными полосами, или

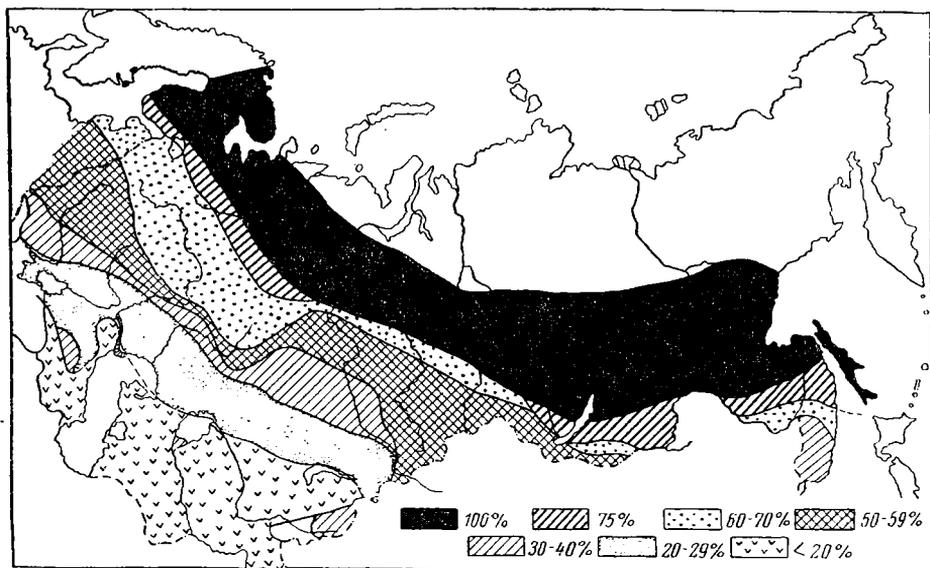


Рис. 160. Карта распространения живородящих пресмыкающихся СССР (в процентах) (по А. Сергееву)

очками. Раздувают шею, хотя и не в такой степени, многие *полозы* и *ужы*. *Агамы* и *круглоголовки* открывают при опасности рот и раздувают горловой мешок. *Ушастая круглоголовка* дополнительно поднимает складки кожи в углах рта, которые наливаются кровью и становятся красно-синими. Огромных размеров достигает такая складка в виде мантии у австралийской *плащеносной ящерицы*, принимающей при опасности соответствующую позу (рис. 161).

К числу пассивных способов защиты относится панцирь черепах, получивший наибольшее развитие у сухопутных форм, вынужденных в связи с растительностью быть активными длительное время.

Активная защита состоит в приспособительном поведении. Некоторые *круглоголовки*, а из змей — *эфа*, спасаясь от врага, закапываются в песок, начиная быстро перемещать тело то влево, то вправо, и как бы «утопают» в нем. Эфа, как и некоторые другие змеи, если не может сразу скрыться, ползет вспять, но благодаря особым движениям тела создает впечатление нападения.

Ряд рептилий издают предостерегающе-устрашающие звуки. Громко шипят многие сухопутные черепахи. Шипят почти все змеи, а *гремучие змеи* шелестят роговыми кольцами хвоста. Свистящий звук хвостом издает *сцинковый геккон*.

Большинство *круглоголовок* и *ящерок* роют на охотничьем участке большое количество защитных нор, куда они скрываются при опасности.

Наконец, довольно широкое распространение имеет активная защита — нападение. Так действуют при опасности почти все круглоголовки. Нападает *варан*, который не только способен нанести значительную и долго болящую рану зубами, но и очень сильный удар хвостом. Среди ящериц ядозубы (*Helodermatidae*) могут при укусе вызвать тяжелое состояние у человека.

Ядовитые железы — довольно частое явление у змей. Для человека ядовитыми следует считать около 450 видов, из них 10 видов обитают в пределах СССР. Видоизмененная слюнная железа, выделяющая яд, появляется у ряда видов, не имеющих ядовитых зубов, например, у *удавчиков* и *ужей*. Яд последних очень слаб, но действует на холоднокровных подобно яду кобры.

Для настоящих ядовитых змей характерно появление специализированных зубов. Ядовитые зубы могут быть двух типов: *заднебороздчатые*

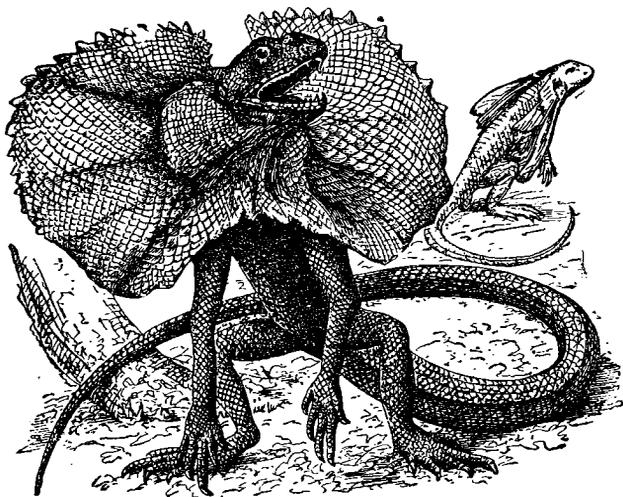


Рис. 161. Поза устрашения у плащеносной ящерицы

(*Opistoglypha*) и *переднебороздчатые* (*Proteroglypha*). У змей с зубами первого типа, например у *стрелы-змеи* или *ящерицной змеи*, ядовитые зубы сидят на заднем конце верхнечелюстной кости и имеют бороздку для стекания капли яда. Этот яд действует на холоднокровных. У змей с зубами второго типа, например у *гадюк*, *кобры*, *щитомордника*, ядовитые зубы сидят на переднем конце верхнечелюстной кости, сильно увеличены и чаще имеют внутренний канал. Яд этих змей действует и на теплокровных животных. На различных животных яд действует по-разному. Так, одно и то же количество яда кобры может убить 10 змей, 25 собак, 60 лошадей и 300 тыс. голубей.

### ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

В пустынях и степях, где численность пресмыкающихся высока, они играют заметную роль в биоценозах. Большинство ящериц и змей, уничтожая значительное количество вредных насекомых, моллюсков и грызунов, приносят пользу сельскому хозяйству. Многие ящерицы в пустынях служат кормом для ряда важных промысловых зверей, например лисицы и хорька.

Некоторые виды приносят местами заметный вред. *Среднеазиатская черепаха* в ряде районов оказывается вредителем на бахчах и особенно в

питомниках фисташки; вредная деятельность этой черепахи усугубляется прокапыванием его насыпей и стен оросительной системы.

На рыборазводных станциях серьезный вред приносят *водяные ужи*, уничтожающие большое количество мальков промысловых рыб: карпа, лосося, осетра. В районах рыборазведения водяные ужи подлежат полному уничтожению, что лучше всего делать ранней весной на местах их зимовок.

Вероятна отрицательная роль ряда пресмыкающихся, особенно *сухпутных черепах*, некоторых ящериц и змей, в распространении ряда заболеваний человека и домашних животных, поскольку на них живут нимфы и взрослые иксодовые клещи.

В некоторых странах серьезный вред человеку приносят ядовитые змеи. Количество жертв от ядовитых змей обычно сильно преувеличено, но все же в жарких странах, особенно в Юго-Восточной Азии и Южной Америке, ежегодно от укусов змей умирают тысячи людей. Так, в Бразилии регистрировали 3—5 тыс. смертей в результате укуса ядовитыми змеями, в Африке — около 800 человек. В США в среднем за последние 50 лет ежегодно погибало от укусов змей 15 человек. В Западной Европе далеко не ежегодно регистрируются единичные случаи смерти людей от укусов ядовитых змей. В СССР, в республиках Средней Азии, где наибольшая численность ядовитых змей, ежегодно от укусов змей умирает 12—15 человек и смертельные случаи составляют около 6% (главным образом дети, укушенные в лицо). Прежде, до применения сывороток, укусы наиболее ядовитых змей — *кобры*, *гюрзы*, *эфы* давали от 15 до 30% смертельных случаев, *гадюка* — 5—6%.

В зависимости от характера действия яда различают две группы ядовитых змей. Человек, укушенный змеей I группы, к которым относятся *гюрза*, *эфа*, *гадюка*, ощущает сильную боль, окружающая ранку ткань краснеет и опухает. Развивающийся отек распространяется от места укуса на всю конечность. Появляется сонливость, выступает холодный пот. В ряде случаев бывает лихорадочное состояние, тошнота, бред. Вследствие подкожных точечных кровоизлияний на теле часто появляются фиолетово-красные пятна. В тяжелых случаях наступает некроз тканей, образуются нарывы и язвы. Может наступить смерть.

Человек, укушенный змеей II группы, яд которой действует через нервную систему, — к ним относится кобра, обычно не чувствует боли в месте укуса. Однако вскоре после укуса развивается слабость в конечностях — начинается паралич. Распространяясь, паралич захватывает все органы, затрудняет дыхание, речь, опускаются веки, парализуются губы, язык. Лицо синее. В тяжелых случаях наступает смерть.

Большое значение для лечения укушенного имеет своевременное оказание помощи. С укушенного места следует снять остатки яда крепким раствором марганцовокислого калия, давать больному крепкий чай, кофе и обеспечить полный покой и тепло. Больного необходимо скорее доставить в больницу, где ему будет введена специальная сыворотка. Сыворотка хранится в ампулах или в сухом виде с указанием дозировки. Обычно вводят под кожу 10 см<sup>3</sup>, но в тяжелых случаях прибегают к венозным инъекциям большими дозами.

Увеличивать ранку надрезами для усиления кровотечения бесполезно. Только вред могут принести прижигание, прикладывание всевозможных «змеиных» камней, земли и т. д. Наложение жгута — опасное и практически также бесполезное средство, так как оно не задерживает всасывание яда. В большинстве случаев тяжелые последствия после укуса ядовитых змей бывают вызваны не действием яда, а прижиганиями, кровопусканиями, перетягиванием конечностей жгутом выше места укуса и т. д.

Змеиный яд применяется для приготовления лечебных сывороток против укусов змей. Сыворотка приготавливается из крови лошади, которую подвергли прививкам возрастающих доз яда в течение 16 месяцев, в ре-

зультате чего кровь приобрела такой иммунитет, что животное может переносить одновременно вспыскивание 80-кратной смертельной дозы.

Изготавливают моновалентные сыворотки, специфичные по отношению к яду одного вида змей, и поливалентные — действующие против яда нескольких видов змей.

Из яда гадюк готовят также лечебные препараты, например випротоксин, випроксин, випрозид, леботокс и другие, применяемые при лечении радикулита, ишиаса, ревматизма. Из яда *гюрзы* и *щитомордника* изготавливают кровоостанавливающие средства; из яда *гремучей змеи* — препараты, излечивающие эпилепсию, яд *кобры* употребляют для изготовления препаратов, применяемых при лечении бронхиальной астмы и ряда других заболеваний. Яд змей находит широкое применение в биохимии.

Для получения яда организуют *питомники* змей. Первый такой питомник — серпентарий — был создан еще в 1901 г. в Бразилии около города Сан-Пауло (Бутантан); он и сейчас самый крупный в мире. Подобные питомники имеются в Индии, Индонезии, Южной Африке и других странах. У нас питомники организованы в Ташкенте, Фрунзе, Термезе, Баку, Сухуми. В питомниках яд у змей берут постоянно, не убивая их.

Известное значение имеют пресмыкающиеся как источник сырья для промышленности. Издавна кожа крокодилов, крупных змей и ящериц идет на изготовление чемоданов, портфелей, обуви и т. д. Особенно ценится кожа крокодилов, которых в начале этого века заготавливали по 500 тыс. экземпляров в год. Местами численность крокодилов настолько сократилась, что они были взяты под охрану и сделаны попытки искусственного разведения их. Так, фермы Флориды содержали до 12 тыс. крокодилов, поставляя на рынки до 3000 экземпляров в год. Среди наших видов как сырье для кожевенной промышленности имеют значение *вараны* и крупные *полозы*. Используется панцирь некоторых морских черепах, особенно *биссы* (*Chelonia imbricata*), роговые щитки которых в горячей воде и под давлением спрессовываются в однородную массу. Из этой высококачественной по пластическим свойствам красивой массы изготавливают гребни, оправы для очков и т. п.

Некоторые рептилии употребляются в пищу: наиболее часто мясо и яйца черепах. Существует регулярный промысел *мягкокожих черепах* и *морских черепах* некоторых видов, особенно зеленых черепах. В Северной Америке промышленно *террапинов*, которых стали разводить и на фермах. Среди наших видов вполне съедобно мясо *кавказской*, *среднеазиатской* и *дальневосточной мягкокожистой* черепах. Можно употреблять в пищу желтки яиц всех наших черепах. В ряде стран употребляют в пищу крупных ящериц и даже змей.

Мясо черепах идет также на откорм пушных зверей. Так, звероводческие хозяйства Казахстана ежегодно заготавливают более 100 тыс. *среднеазиатских черепах*.

## КЛАСС 5. ПТИЦЫ (AVES)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

По анатомическому строению птицы очень близки к своим непосредственным предкам пресмыкающимся и представляют собой лишь прогрессивную ветвь последних, которая приобрела постоянную температуру тела и приспособилась к полету.

Главнейшие черты сходства с пресмыкающимися выражаются в отсутствии кожных желез, наличии лишь одного затылочного мышцелка, межплюсневых и межзапястного сочленений конечностей, в том, что правая дуга аорты несет артериальную кровь, в сходном строении всей мочеполовой системы и почти тождественном развитии зародыша, аллантоис которого сохраняет свою первоначальную функцию резервуара для продуктов обмена веществ и органа зародышевого дыхания.

В отличие пресмыкающихся для птиц в основном характерно: 1) прогрессивное развитие органов зрения, слуха и координации движений вместе с соответствующими им центрами головного мозга (дна полушарий переднего мозга, среднего мозга и мозжечка), с чем связан высокий уровень их высшей нервной деятельности; 2) установление постоянной высокой температуры тела (гомойотермность), что повышает всю жизнедеятельность организма и дает возможность меньше зависеть от среды, в частности от окружающей температуры—это достигается наличием четырехкамерного сердца и несмешанного кровообращения за счет атрофии венозной (левой) дуги аорты, а также развитием перьевого покрова; 3) сложный комплекс приспособлений к полету, открывший широкие возможности расселения и добывания пищи.

Главнейшие приспособления к полету выражаются: а) в общей обтекаемой форме тела с облегченными конечностями; в преобразовании передних конечностей в крыло, с чем связано образование киля на груди, а также передвижение по суше на двух ногах и развитие сложного крестца; б) в развитии сложно дифференцированного перьевого покрова, обеспечивающего пластичность движения при полете; в) в наличии облегченных костей, полости в которых заполнены воздухом благодаря развитию системы воздушных мешков, отходящих от легких, пронизывающих все тело и играющих исключительно важную роль при акте дыхания во время полета; г) в редукции зубов, замененных роговым клювом, задней кишки и обособлением мускульного желудка.

Кратко птицы могут быть охарактеризованы как двуногие амниоты, передние конечности которых видоизменены в крылья, тело покрыто перьями, температура тела постоянная и очень высокая, сердце четырехкамер-

ное с двумя предсердиями и двумя желудочками, дуга аорты одна — правая, головной мозг прогрессивно развит за счет дна полушарий переднего мозга, среднего мозга и мозжечка.

## СИСТЕМАТИКА

Птицы, к которым относится около 8 600 видов, после рыб наиболее богатый видами класс позвоночных. Однако, будучи чрезвычайно разнообразными в деталях строения, по основным чертам организации все птицы очень однородны. В этом отношении птицы представляют собой прямую противоположность пресмыкающимся. Объясняется это тем, что пресмыкающиеся — древний, почти вымерший класс, основные современные группы которого в процессе эволюции успели далеко разойтись, тогда как птицы — наиболее молодой класс позвоночных, получивший сразу пышный расцвет в новейшую эпоху истории Земли.

Класс птиц делится на два подкласса: ящерохвостых и веерохвостых. К подклассу *ящерохвостых* (Saurigae) относится только один ископаемый вид *археоптерикс* (Archaeopteryx), обнаруживающий значительное сходство с пресмыкающимися; к огромному подклассу *веерохвостых* (Ornithurae), или типичных птиц, — все прочие ископаемые и современные виды. Последние в свою очередь распадаются на многочисленные отряды, которые объединяются в надотряды: *бескилевые*, *пингвины* и *килевые*. Бескилевые (страусы, казуары, киви) — примитивная группа, утратившая способность к полету и перешедшая всецело к передвижению по земле. Пингвины тоже утратили способность к полету, но перешли к плаванию. Килевые же, составляющие основную массу птиц, за отдельными исключениями сохранили способность к полету, и многие группы их достигли в этом отношении исключительного совершенства. Число отрядов килевых птиц очень велико.

### Класс 5. Птицы (Aves)

Подкласс веерохвостые (Ornithurae, или Neornithes).

Надотряд 1. Бескилевые (Ratitae), или бегающие (Gradientes).

Отряд африканские страусы (Struthionies).

Отряд американские страусы (Rheae).

Отряд австралийские страусы (Casuarii).

Отряд киви, или бескрылые (Apteryges).

Надотряд 2. Пингвины (Impennes), или плавающие (Natantes).

Отряд пингвины (Sphenisci).

Надотряд 3. Килевые (Carinatae), или летающие (Volantes).

Отряд скрытохвосты (Tinami).

Отряд куриные (Galli).

Отряд трехперстки (Turnices).

Отряд голуби (Columbae).

Отряд рябки (Pterocletes).

Отряд пастушки (Ralli).

Отряд лапчатоноги (Heliornithes).

Отряд солнечные цапли (Eurypygae).

Отряд кагу (Rhinocheti).

Отряд кариама (Cariamae).

Отряд журавли (Grues).

Отряд дрофы (Otides).

Отряд зобатые бегунки (Thinocori).

Отряд кулики (Limicolae).

Отряд чайки (Lari).

Отряд чистики (Alcae).

Отряд поганки (Colymbi).

Отряд гагары (Gaviae).

Отряд трубконосые (Tubinares).

Отряд пластинчатоклювые (Anseres).

Отряд веслоногие (Steganopodes).

Отряд голенастые (Gressores).  
 Отряд дневные хищники (Accipitres).  
 Отряд совы (Striges).  
 Отряд кукушки (Cuculi).  
 Отряд попугаи (Psittaci).  
 Отряд козодои (Caprimulgi).  
 Отряд ракши (Coraciidae).  
 Отряд доды (Upidae).  
 Отряд трогоны (Trogonidae).  
 Отряд птицы-мыши (Coliidae).  
 Отряд длиннокрылые (Macrochiroptera).  
 Отряд дятловые (Picariae).  
 Отряд воробьиные (Passeridae).

## **Представитель птиц — сизый голубь (*Columba livia*)**

**Внешнее строение.** Тело голубя, как и всякой птицы, покрыто перьями, которые в значительной степени скрывают очертания самого тела и придают ему обтекаемую форму. Туловище, как и у всех птиц, имеет более или менее яйцевидную форму. Скрытая в перьях шея длинная и тонкая. Голова небольшая, округлая. Заканчивается клювом, в котором различают верхнюю челюсть, или *надклювье*, и нижнюю челюсть, или *подклювье*. У основания надклювья лежат ноздри. У голубя они прикрыты мягкой вздутой кожей, носящей название *восковицы*. По бокам головы располагаются большие глаза, снабженные верхними и нижними веками и мигательной перепонкой. За глазами лежат ушные отверстия; они скрыты под перьями и затянуты барабанной перепонкой. Хвост уменьшен до небольшого мясистого бугра, на котором сидят длинные широкие перья, могущие расправляться веером. Измененные в крылья передние конечности имеют форму буквы Z, так как три основных отдела всегда расположены под большим или меньшим углом друг к другу и не могут быть вполне выпрямлены. Этому препятствуют особые растяжимые *крыловые перепонки* (*pata gium*), из которых одна соединяет бока груди с плечом, а другая — плечо с предплечьем. Вдоль заднего края крыльев сидит ряд длинных перьев, образующих в расправленном крыльях широкую поверхность, значительно превосходящую поверхность туловища. Задние конечности, которые одни служат опорой для всего тела при передвижении по земле, своеобразно видоизменены: они состоят из бедра, голени и длинной тонкой *цевки*, к которой прикрепляются пальцы. Последних у голубя, как и у большинства птиц, четыре; три из них направлены вперед и один назад.

**Кожные покровы.** Для птиц характерна тонкая кожа, полное отсутствие в ней каких-либо костных образований, своеобразный роговой покров, состоящий из перьев. Единственная железа — *копчиковая* — расположена над корнем хвоста. Она выделяет секрет, которым птица с помощью клюва смазывает перья. Этот жирный секрет предохраняет перья от смачивания водой. Особенно сильно развита копчиковая железа у водоплавающих птиц, у некоторых же наземных форм отсутствует. На верхней и нижней челюстях производные кожи — характерные для птиц роговые чехлы, на цевке и пальцах — роговые чешуи, а на концах пальцев — когти.

**Перья** покрывают тело голубя не сплошь, а располагаются лишь на определенных участках кожи — *птерилиях*, между которыми находятся участки, лишенные перьев — *аптерии* (рис. 162). Такое расположение перьев связано с полетом, так как расположение перьев участками представляет удобство для сокращения мышц во время полета. Лишь у очень немногих, преимущественно нелетающих, птиц аптерии отсутствуют, и перья равномерно покрывают все тело.

**Перо** (рис. 163) (реппа) в типичном случае состоит из упругого ствола (*rachis*) и более или менее мягких боковых пластинок — наружного

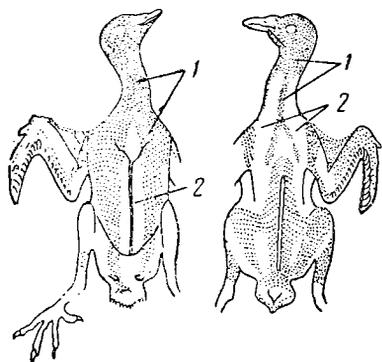


Рис. 162. Расположение птерилий (1) и аптерий (2) на коже голубя (по Паркеру)

и внутреннего опахал (pogonium). Большая верхняя часть ствола, к которому прикрепляются опахала, носит название стержня (scapus) и имеет в поперечном сечении четырехугольную форму, причем верхняя поверхность ствола выпуклая, нижняя же несет продольную борозду. Нижняя, лишенная опахал часть ствола называется очиню (calamus) и имеет в поперечном сечении круглую форму, а у основания снабжена отверстием. В то время как внутренняя часть ствола занята ячеистой сердцевинной, полость очина содержит цепочку из нежных вставленных друг в друга роговых колпачков — душку пера, которая представляет собой омертвевший сосочек, питавший кровью молодое, растущее перо. Каждое опахало образовано многочисленными удлиненно-треугольными пластинками — бородками I порядка, на которых сидят более мелкие бородки II порядка. Каждое из них на конце снабжено микроскопическими крючочками, которые сцепляются с такими же крючочками соседних бородок II порядка, принадлежащих уже другой бородке I порядка (рис. 164). В результате этого сцепленное опахало в целом представляет собой упругую пластинку, которая может быть механически разорвана (например, ветром), но сейчас же восстанавливается, как только крючки вновь придут в соприкосновение.

Контурные перья составляют большую часть оперения взрослой птицы, они определяют форму тела животного. Отдельные группы их носят специальные названия: над-

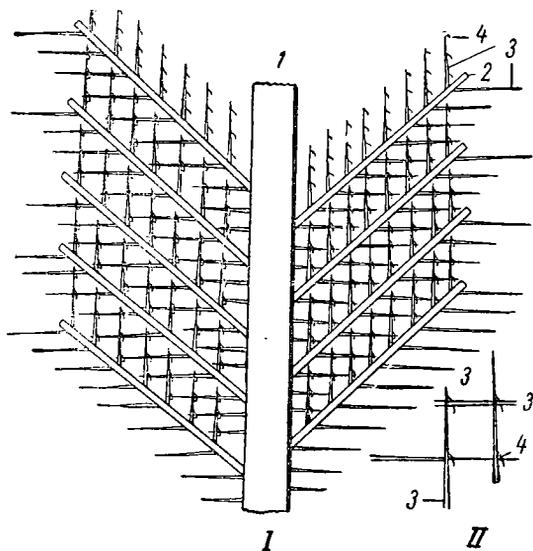


Рис. 164. Схема строения опахала пера (I) и отдельные увеличенные бородки второго порядка (II) (по Гессе):

1 — стержень, 2 — бородки первого порядка, 3 — бородки второго порядка, 4 — крючочки

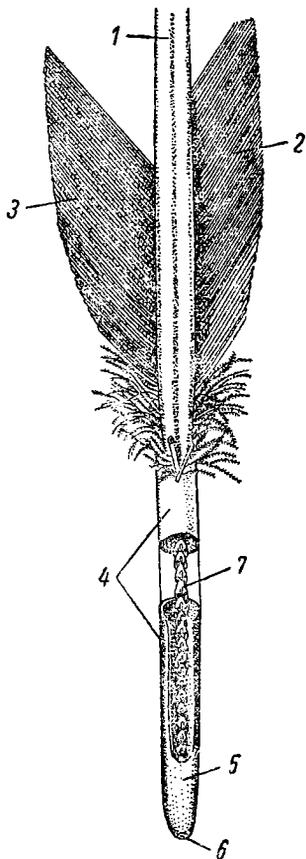


Рис. 163. Контурное перо. Очин вскрыт, чтобы показать дужку пера:

1 — стержень, 2 — наружное опахало, 3 — внутреннее опахало, 4 — ствол, 5 — очин, 6 — отверстие очина, 7 — дужка пера

хвосте, кроющие уха, верхние кроющие крыла. Большие перья, растущие по заднему краю крыла и играющие исключительно важную роль при полете, называются *маховыми перьями*, или *махами*. Различают *маховые I порядка*, или *большие маховые*, которые сидят на кисти, и *маховые II порядка*, или *малые*, которые прикрепляются к предплечью. Небольшие перья, но имеющие типичное строение маховых и располагающиеся группой на зачаточном I пальце, называются *крылышком*. Большие перья хвоста, играющие до некоторой степени роль руля при полете, носят название *рулевых перьев*, или *рулей*.

**Пуховые перья** обычно сидят под контурными перьями, отличаются тонким стержнем и лишены крючочков, благодаря чему не имеют цельных опахал, которые как бы рассучены.

**Пух** представляет собой пуховое перо, стержень которого укорочен, так что все бородки отходят от его вершины одним пучком.

**Нитевидные перья и щетинки** располагаются у большинства птиц около углов рта и являются пуховыми перьями, сохранившими стержень, но утратившими все бородки; они не имеют никакого отношения к волоскам млекопитающих, несмотря на внешнее сходство с ними.



Рис. 165. Схема положения маховых перьев (в поперечном разрезе) и действие сопротивления воздуха (направление указано стрелками) при опускании крыла (I) и при подъеме его (II) (по Гессе)

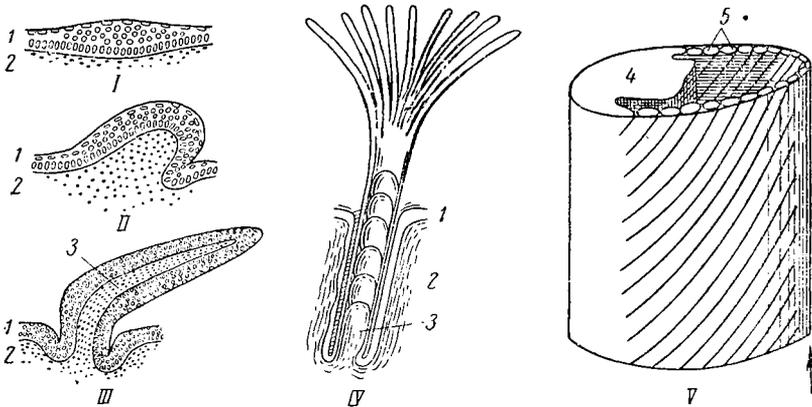


Рис. 166. Схема развития пера (по Гессе). I, II и III — продольные разрезы через зачатки пера разного возраста; IV — эмбриональное перо в разрезе; V — стереограмма развивающегося контурного пера:

1 — эпидермис, 2 — кутикула, 3 — сосочек пера, 4 — зачаток стержня, 5 — зачатки бородок, после сбрасывания наружной кожицы бородки опахала освобождаются и раздвигаются в обе стороны по линии, указанной стрелкой

Расположение маховых перьев приспособлено к полету. Маховые перья имеют сравнительно узкие наружные и широкие внутренние опахала, располагаются в развернутом крыле так, что наружное опахало прикрывает сверху лишь край внутреннего опахала соседнего махового пера. Благодаря такому расположению и тому, что каждое перо способно несколько вращаться вокруг своей оси, при поднимании крыла воздух свободно проходит между перьями; наоборот, при опускании крыла перья образуют сплошную поверхность, оказывающую сильное сопротивление воздуху (рис. 165). Значение этого явления для полета ясно; следует только добавить, что время, которое идет на поднятие крыла, значительно меньше времени, которое идет на его опускание. Так, у голубя отношение времени поднятия и опускания крыльев равно 2 : 3.

Значение перьевого покрова чрезвычайно велико. Это очень легкий, прочный и плохо проводящий воздух и тепло покров, что особенно важно для птиц как для летающих существ, обладающих постоянной и притом очень высокой температурой тела. Кроме того, он придает телу птицы обтекаемую поверхность, а маховые и рулевые перья составляют существеннейшую часть летательного аппарата.

Развитие пера протекает следующим образом (рис. 166). Сперва в поверхностном слое собственно кожи образуется скопление мезодермических клеток, которые приподнимают эпидермис в виде бугорка. На этой стадии развития перо сходно с зачатком чешуи пресмыкающегося. Затем этот бугорок разрастается назад, а основание его несколько углубляется в кожу, давая начало влагалищу пера. В дальнейшем соединительнотканная часть бугорка превращается в богатый кровью сосочек пера, а разросшийся эпидермический слой дифференцируется на продольные утолщения, которые лежат ближе к центру, и на тонкий поверхностный слой, образующий *чехлик* растущего пера. На следующих стадиях продольные утолщения ороговевают и распадаются на бородки *эмбрионального пера*, которые сбрасывают с себя *чехлик*. Окончательное (дефинитивное) перо образуется под эмбриональным на том же сосочке, впоследствии становится своего предшественника. Развитие дефинитивного пера протекает в общем сходно с развитием эмбрионального, но одно продольное утолщение (будущий стержень пера) разрастается особенно сильно, а другие утолщения (будущие бородки I порядка) отходят уже от него, так что после спадения чехлика они оказываются расположенными на стержне.

Сезонная смена покровов у птиц принципиально ничем не отличается от таковой у рептилий (и млекопитающих). У птиц сменяются все наружные слои покровов и на птерилиях и на аптериях.

О к р а с к а п е р ь е в зависит от пигмента и от микроскопической структуры пера.

Основные пигменты птиц распадаются на две группы: имеющие вид зернышек и палочек *меланины* и находящиеся в растворе *липохромы* (близкие к каротиноидам). Меланины обуславливают черный, бурый, серый цвета; липохромы — красный, желтый, зеленый. Черный пигмент в комбинации с желтым обуславливает различные оттенки зеленого цвета, а вместе с красным — различные оттенки красных, коричневых и бурых цветов; желтый пигмент вместе с красным вызывает оранжевую окраску и т. д. Синий и фиолетовый пигменты у птиц неизвестны, и эти часто встречающиеся цвета обусловлены соединением пигментации со сложной микроскопической структурой пера, содержащего многоугольные призматические клетки, преломляющие свет.

Но у перьев многих птиц бывает и другого рода окраска, которая непостоянна и изменяется в зависимости от положения птицы по отношению как к источнику света, так и к наблюдателю. Такая металлическая блестящая окраска, отливающая различными цветами, обусловлена отражением световых лучей или от гладкой поверхности пера, или от тончайших пластинок, расположенных на его верхней стороне. Примерами такой окраски может служить оперение скворца, грача, а также перья на zobу и шее голубя.

**Скелет.** Скелет в целом характеризуется, с одной стороны, легкостью костей, с другой — прочностью как самих костей, так и их сочленений друг с другом. Прочность и легкость костей достигаются тем, что они пневматичны, т. е. содержат полости, занятые воздухом, а согласно законам механики, при прочих равных условиях, трубка прочней сплошной балки того же веса.

П о з в о н о ч н и к птиц разделяется лишь на 4 отдела: *шейный*, *грудной*, *крестцовый* и *хвостовой*, так как поясничный отдел у взрослой птицы входит в состав крестца.

*Шейный отдел* (рис. 167) отличается чрезвычайной подвижностью.

Это обуславливается своеобразной формой сочленовных поверхностей позвонков, которые у всех современных птиц *седлообразны*, т. е. в сагиттальном разрезе позвонки опистоцельны, а в фронтальном — прочеллы. Такие позвонки, свойственные только птицам, носят название *гетероцельных*. Как и у представителей прочих классов, от тел позвонков отходят верхние дуги, заканчивающиеся непарными остистыми отростками, и короткие передние и задние сочленовные отростки. Шейные ребра рудиментарны и сращены как с телом позвонка, так и с поперечным отростком, благодаря чему по бокам позвонка образуется канал, в котором помещаются позвонковые артерии. Два последних шейных позвонка представляют исключение: они имеют свободные ребра. Однако и эти ребра довольно коротки и не доходят до грудины. Атлас, несущий одну сочленовную поверхность для затылочного мышцелка, и эпистрофей имеют вполне типичное строение, причем зубовидный отросток прирастает к телу эпистрофея. Число шейных позвонков у голубя равно 14, но у разных птиц количество их различно и колеблется от 9 до 25.

*Грудной отдел* содержит 4 грудных позвонка, которые, в противоположность шейным, срослись друг с другом и с крестцом. Они несут по паре ребер, которые доходят до грудины и подвижно сочленяются с ней. Каждое ребро состоит из двух костных отделов — спинного и брюшного, которые тоже подвижно сочленяются друг с другом. Благодаря

этому грудина может при сокращении соответствующих мышц то приближаться, то удаляться от позвоночника при акте дыхания. На спинных отделах ребер имеется по крючковидному отростку. Налегая на соседние задние ребра, эти отростки способствуют прочности грудной клетки. Грудина (sternum) очень велика и имеет вид широкой пластинки, на которой у всех птиц с развитыми крыльями располагается высокий гребень — *грудной киль* (crista sterni), служащий местом прикрепления мощных мышц, которые приводят в движение крыло.

*Крестцовый отдел* у голубя содержит 14 позвонков, но, как и у всех птиц, зародыш первоначально имеет лишь 2 собственно крестцовых позвонка, к которым позже прирастают спереди все поясничные позвонки (у голубя 6) и последний грудной, а сзади — часть хвостовых. В результате образуется чрезвычайно характерный для птиц *сложный крестец* (synsac-

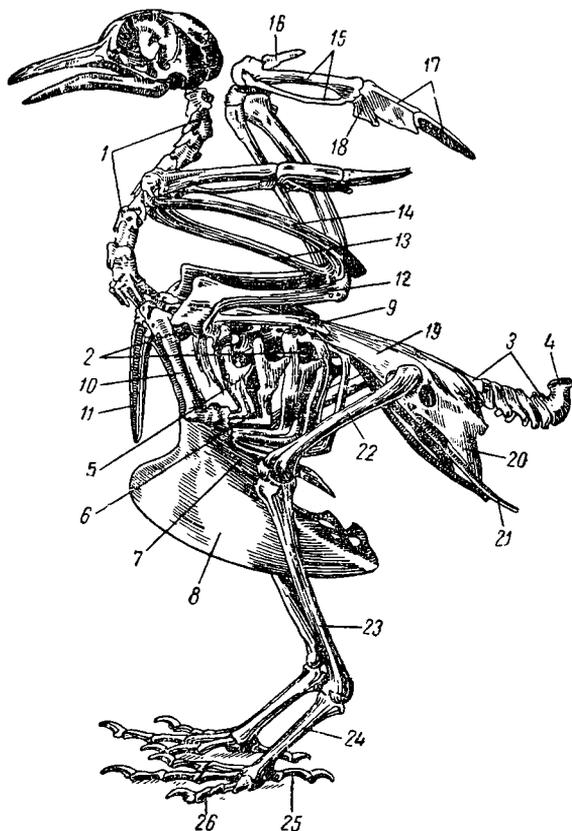


Рис. 167. Скелет голубя (по Брэму):

1 — шейные позвонки, 2 — грудные позвонки, 3 — хвостовые позвонки, 4 — копчиковая кость, 5 — спинная часть ребра с крючковидным отростком, 6 — брюшная часть ребра, 7 — грудина, 8 — киль грудины, 9 — лопатка, 10 — коракоид, 11 — ключица, 12 — плечо, 13 — лучевая кость, 14 — локтевая кость, 15 — пясть, 16 — I палец, 17 — II палец, 18 — III палец, 19 — подвздошная кость, 20 — седалищная кость, 21 — лобковая кость, 22 — бедро, 23 — голень, 24 — цевка, 25 — I палец, 26 — IV палец

гит), дающий через посредство таза прочную опору задним конечностям. Последний грудной позвонок, вошедший в состав крестца, сохраняет ребра, которые доходят до грудины, что тоже способствует укреплению таза. Образование сложного крестца — не приспособление к полету, а связано с передвижением по суше на двух ногах. Это доказывается тем, что сходный сложный крестец был у двуногих ископаемых рептилий с рудиментарными передними конечностями.

*Хвостовой отдел* у голубя содержит свободных 6 хвостовых позвонков, причем последний элемент, носящий название *копчиковой кости* (os coccygis), имеет вид вертикальной пластинки и представляет несколько слившихся позвонков.

Череп птицы очень близок к черепу пресмыкающегося, от которого отличается большей легкостью и очень объемистой мозговой коробкой, заканчивающейся клювом, а с боков несущей огромные глазницы. Характерно также расположение затылочного отверстия на дне черепа, а не в задней его стенке. У взрослой птицы все кости черепной коробки срастаются до полного исчезновения швов. В этом отношении птицы сходны с птеродактилями и летучими мышами — т. е. тоже с летающими животными. Причина этого сходства объясняется, по-видимому, потребностью в облегчении черепа, так как сочленение при помощи швов требует известной толщины костей.

У молодой птицы, в частности голубя, можно различить следующие кости черепной коробки (рис. 168). В состав затылочного отдела входят 4 типичные затылочные кости, располагающиеся вокруг затылочного отверстия: непарная *основная затылочная*, парные *боковые затылочные* и непарная *верхнезатылочная*. Как и у рептилий, под затылочным отверстием

Рис. 168. Череп молодого голубя (по Брэму). I — сбоку; II — снизу; III — сверху:

1 — основная затылочная, 2 — боковая затылочная, 3 — затылочный мыщелок, 4 — большое затылочное отверстие, 5 — верхнезатылочная кость, 6 — ушная, 7 — основная клиновидная, 8 — переднеклиновидная, 9 — крыловисочная, 10 — глазоклиновидная, 11 — межглазничная перегородка, 12 — средняя обонятельная кость, 13 — теменная, 14 — лобная, 15 — носовая, 16 — слезная, 17 — межчелюстная, 18 — верхнечелюстная, 19 — скуловая, 20 — квадратноскуловая, 21 — чешуйчатая, 22 — квадратная, 23 — сошник, 24 — крыловидная, 25 — сочленовная, 26 — зубная, 27 — угловая

лежит непарный затылочный мыщелок. В слуховой капсуле, как и у пресмыкающихся, развиваются три ушные кости, которые рано срастаются как между собой, так и с соседними костями: *верхнеушная* — с верхнезатылочной, *заднеушная* — с боковой затылочной; *переднеушная* остается самостоятельной. Основу черепа составляет *основная клиновидная кость*, расположенная впереди основной затылочной и покрытая сверху покровной *основной височной* (basitemporale). Спереди с ней срастается парасфеноид, образуя рострум. В состав задней части глазницы входят небольшие парные боковые *клиновидные* и *глазноклиновидные* кости. Очень тонкая межглазничная перегородка образована в передней части непарной *средней обонятельной костью* (mesethmoideum). Крышу черепа образуют парные *теменные*, *лобные*, *предлобные* (очень рано срастающиеся с лобными),

*носовые* и *чешуйчатые*, а самую переднюю стенку глазницы — *слезные*; все эти кости, как всегда, покровного происхождения.

Большая часть верхнего клюва образована *межчелюстными* костями, которые срастаются в непарный элемент, имеющий вид трех длинных отростков, сходящихся к вершине клюва. Верхний отросток, образующий конек клюва, срастается с *носовыми костями*, а боковые, составляющие края клюва, — с *верхнечелюстными*. Последние сзади срослись с отростками носовых костей и с тонкими *скуловыми костями*, которые вместе с палочковидными *квадратноскуловыми* костями, сочленяющимися с *квадратной*, образуют характерную для птиц *нижнюю скуловую дугу*. Большая квадратная кость, как и у чешуйчатых пресмыкающихся, подвижно сочленяется с черепной коробкой. У голубя, как и большинства птиц, вторичного неба нет, крыша ротовой полости образована длинным тонким непарным *сошником* и расширенными *небными* костями, которые срастаются спереди с верхнечелюстными. Между небными и квадратными костями располагаются *крыловидные* кости.

Нижняя челюсть, как показывают эмбриологические данные, состоит из двух костей, гомологичных меккелеву хрящу: задней — *сочленовой* кости и передней — *подбородочной*. Кости эти обложены, как и у рептилий, многочисленными покровными костями: *зубной*, *пластинчатой*, *угловой*, *надугловой* и *дополнительной* (*complementare*). Все эти кости у взрослой птицы срослись друг с другом до полной утраты швов, так же как правая и левая половины нижней челюсти.

Слуховая косточка — *стрема* — сходна с одноименной костью пресмыкающихся.

Подъязычный аппарат весь костный и состоит из удлинённого тела и очень длинных рожков, которые гомологичны первой паре жаберных дуг.

Плечевой пояс образован тремя костями: *лопаткой*, *коракоидом* и *ключицей*. Лопатка имеет характерную для птиц длинную «саблевидную» форму, лежит поверх грудной клетки и срослась с коракоидом. Последний представляет собой очень мощную кость, один конец которой дает опору плечу, другой — упирается в грудину, с которой он сочленяется подвижно. Обе ключицы срастаются снизу и образуют непарную кость — *дужку*, или *вилочку* (*furcula*), что крайне характерно для птиц. Таким образом, весь плечевой пояс значительно приспособлен к полету: свободно скользящая по ребрам лопатка не стесняет крыло в его движении и в то же время дает прочную опору плечу; мощные коракоиды еще в большей степени содействуют прочному прикреплению крыла к туловищу, а тонкая упругая вилочка, препятствуя сближению коракоидов, играет роль распорки.

Передняя конечность содержит все типичные отделы, но кисть своеобразно видоизменена и частично редуцирована. Плечо состоит из очень большой и крепкой плечевой кости, предплечье — из локтевой и лучевой костей, причем локтевая значительно короче лучевой. Проксимальные элементы запястья срастаются в две маленькие косточки, а дистальные — прирастают к пясти, которая представлена лишь двумя удлинёнными косточками, которые сращены как в проксимальной, так и в дистальной частях, образуя одну *пястно-запястную кость* (*carpometacarpus*). Из пальцев сохраняются только три. Первый палец, соответствующий II пальцу типичной пятипалой конечности, представлен одной фалангой; второй, соответствующий III пальцу, представлен двумя фалангами, и третий, соответствующий IV пальцу, — тоже одной фалангой.

Все кости передней конечности сочленяются друг с другом так, что могут двигаться только в одном направлении — в плоскости крыла, складывая и расправляя его. Благодаря этому при взмахе крыло движется как одно целое и потому имеет большую устойчивость, необходимую при полете.

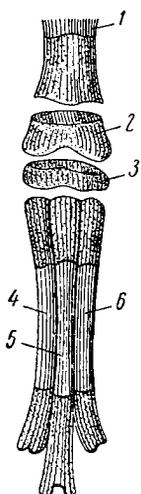


Рис. 169. Часть левой ноги еще не выключившегося птенца голубя (по Паркеру). Хрящ обозначен точками:

1 — большая берцовая кость, 2 — проксимальный предплюсневый хрящ, 3 — дистальный предплюсневый хрящ, 4, 5, 6 — II, III и IV плюсневые кости

Тазовый пояс обладает рядом особенностей, связанных, с одной стороны, с необходимостью дать прочную опору задним конечностям, с другой — с откладыванием крупных яиц, покрытых твердой скорлупой. Как приспособление к последнему явлению следует рассматривать то, что кости тазового пояса не соединяются друг с другом и их брюшные отделы широко раздвинуты. Такой таз, получивший название *открытого*, очень характерен для птиц. Прочность же таза достигается тем, что подвздошные кости очень велики и срослись на всем своем протяжении со сложным крестцом. Седалищные кости обычно тоже велики и срослись у голубя с подвздошными до полной утраты швов. Наоборот, лобковые кости тонки и имеют характерную форму длинных палочек, прикрепленных к наружному краю седалищных костей.

Как и у всех наземных позвоночных, в образовании вертлужной впадины принимают участие все три тазовые кости.

Задняя конечность содержит три основных отдела: бедренный, голень, стопу. Бедренный отдел имеет типичное строение и представлен мощным бедром. Голень образована двумя типичными костями — большой и малой берцовыми, из которых первая очень велика, вторая же рудиментарна и приросла к большой берцовой. Однако, как показывает эмбриональное развитие (рис. 169), дистальная часть голени образована проксимальным рядом косточек предплюсны, которые срастаются с собственно голенью до полной утраты швов. Поэтому голень птиц обозначается специальным термином — *тибиотарзус* (tibio-tarsus). Следующий отдел представлен у взрослой птицы одной костью — *цевкой* (tarso-metatarsus). Она, как показывает ее эмбриональное развитие, образуется путем слия-

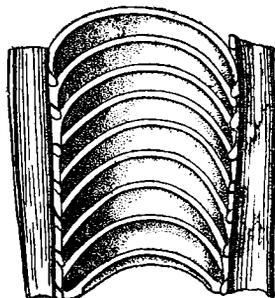
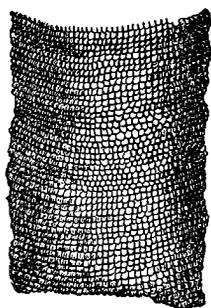


Рис. 170. Приспособления, удерживающие пальцы птиц согнутыми (по Гессе); слева — нижняя поверхность сухожилия глубокого сгибателя пальца, справа — нижняя часть влагалища глубокого сгибателя пальцев с поперечными насечками (вид изнутри)

ния костей плюсны, к которым прирастают дистальные косточки предплюсны. Таким образом, у птиц пяточное сочленение располагается, как и у пресмыкающихся, между двумя рядами предплюсны, образуя *межпредплюсневое*, или *интертарзальное*, сочленение. Как и у большинства птиц, у голубя имеются 4 пальца: три из них направлены вперед, один — назад.

**Мышечная система.** Характеризуется тем, что все крупные мышцы, приводящие в движение парные конечности, располагаются на туловище. Особого внимания заслуживают огромные *грудные* мышцы (musculus pectoralis), вес которых у голубя достигает  $\frac{1}{5}$  общего веса птицы — они прикрепляются к килю грудины и служат для опускания крыльев, и *подключичные* мышцы (musculus supracoracoidei deus, или subclavius), лежащие тоже на

грудине, но под грудной мышцей и служащие для поднимания крыла. Противоположное действие этих мышц объясняется тем, что в то время как грудные мышцы прикрепляются к нижней поверхности проксимальной части плеча, подключичные продолжают в сухожилия, которые перекидываются через коракоид и прикрепляются к верхней поверхности основания плеча.

Из мышц задней конечности особого внимания заслуживает *глубокий сгибатель пальцев* (*musculus flexor digitorum perforans*). Его сухожилия, идущие к концам пальцев, имеют шероховатую, как рашпиль, нижнюю поверхность и двигаются в особых хрящевых влагалищах, внутренняя поверхность которых снабжена поперечными ребрышками (рис. 170). Когда птица садится на ветку и сжимает пальцы, шероховатая поверхность сухожилий под тяжестью тела прижимается к влагалищу, и сухожилия закрепляются на его ребрышках. Таким образом птица может автоматически крепко держаться на ветке без напряжения мускулов, что имеет большое биологическое значение, позволяя птице крепко держаться на ветке даже во время сна. Подкожная мускулатура, поднимающая перья, когда птица «нахохливается», развита довольно хорошо.

**Нервная система.** Головной мозг (рис. 171) отличается от мозга пресмыкающихся большими общими размерами, очень крупными полушариями и зрительными долями, огромным мозжечком и очень маленькими обонятельными долями. Мозговые изгибы выражены резко. Как и у пресмыкающихся, большая часть переднего мозга образована его дном — *полосатыми телами* (*corpus striatum*), а крыша представляет в значительной степени *первичный свод* (*archipallium*). Стриатные области мозга тонко дифференцированы и являются у птиц конечным звеном анализа многих раздражителей. Важно, однако, учесть, что многие функции, выполняемые у млекопитающих на уровне коры, здесь локализируются в нижележащих отделах, в частности в зрительных долях среднего мозга.

Промежуточный мозг мал, эпифиз развит слабо, гипофиз выражен хорошо. Зрительные доли благодаря развитию мозжечка и переднего мозга отодвинуты в бока. Мозжечок сверху соприкасается с полушариями, а сзади прикрывает значительную часть продолговатого мозга и состоит главным образом из средней доли — *червячка* (*vermis*), который покрыт характерными поперечными бороздами. Головных нервов 12 пар, хотя одиннадцатая пара еще не вполне дифференцирована.

Развитие мозжечка связано с полетом, требующим очень точно коор-

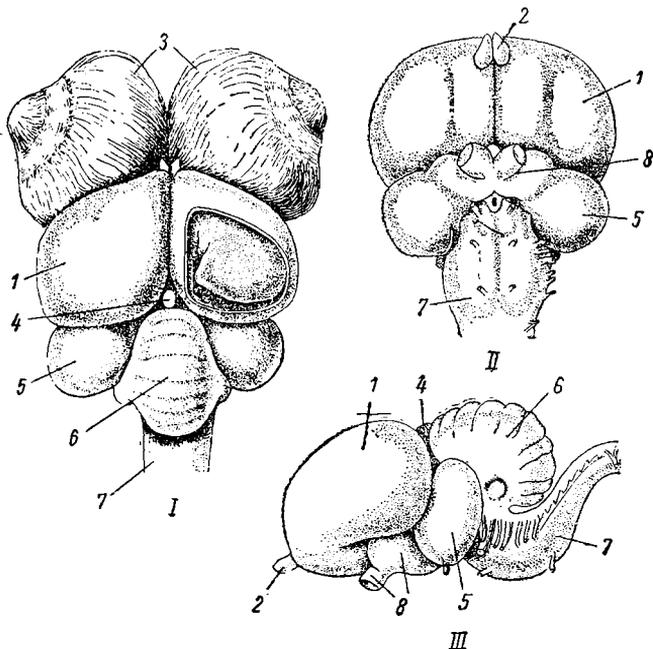


Рис. 171. Головной мозг голубя (по Паркеру). I — сверху; II — снизу; III — сбоку:

1 — большие полушария, 2 — обонятельные доли, 3 — глазные яблоки, 4 — эпифиз, 5 — зрительные доли, 6 — мозжечок, 7 — продолговатый мозг, 8 — зрительные нервы

динированных движений; развитие зрительных долей — с большими глазами, а маленькие обонятельные доли — с недоразвитием органов обоняния.

Спинной мозг имеет большие утолщения в плечевой и поясничной областях, где от него отходят нервы к передним и задним конечностям, образуя по пути мощные плечевое и тазовое сплетения. В поясничном утолщении центральный канал расширяется и образует ромбическую ямку, прикрытую сверху лишь соединительноткаными оболочками.

**Органы чувств.** Орган слуха состоит из внутреннего, среднего и наружного уха. Внутреннее и среднее ухо обнаруживает сходство с таковым рептилий, тогда как наружное ухо является важным приобретением птиц. Оно представлено глубоким наружным слуховым проходом, высокими кожными складками и перьями специализированной структуры.

Органы обоняния развиты очень слабо: по-видимому, птицы, по крайней мере большинство из них, лишены способности воспринимать запахи.

Органы зрения достигают очень больших размеров и являются основными органами ориентировки птиц (рис. 172). По строению они близки к глазам пресмыкающихся: имеют богатый кровеносными сосудами вырост, вдающийся в заднюю полость глаза, — *гребешок* (рестен) и кольцо из тонких плоских косточек, заложенных в

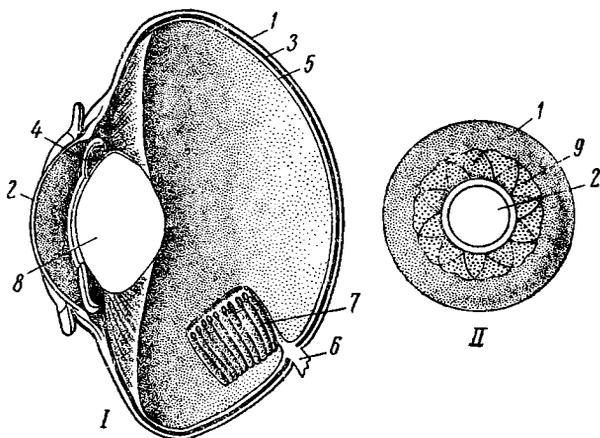


Рис. 172. Глаз голубя (по Паркеру). I — сагиттальный разрез; II — вид спереди;

1 — склера, 2 — роговица, 3 — сосудистая оболочка, 4 — радужина, 5 — сетчатка, 6 — зрительный нерв, 7 — гребешок, 8 — хрусталик, 9 — окостенение склеры

склере. Но характерная особенность глаза птицы — его способность к аккомодации не только путем изменения формы хрусталика под влиянием ресничной мышцы, но и путем увеличения и укорочения расстояния между хрусталиком и сетчаткой, что достигается действием кольцевых мышц, окружающих склеру; при сокращении изменяют форму самого глазного яблока. Таким образом, птицы обладают *двойной аккомодацией* глаза.

Недоразвитие обоняния и исключительное развитие органов зрения связано с образом жизни птиц: при быстром полете обоняние не играет сколько-нибудь заметной роли, зрение же имеет огромное значение.

**Органы пищеварения.** Голубь, как и большинство птиц, имеет небольшую ротовую полость. На крыше ее располагается продольная щель, в которую открываются парные хоаны. Зубы у всех современных птиц отсутствуют. Ко дну ротовой полости прикрепляется язык; конец его заостренный и ороговелый. В короткую глотку открываются евстахиевы трубы и узкая гортанная щель. Длинный пищевод образует у голубя, как и у многих птиц, большое расширение — *зоб* (см. рис. 173 и табл. III). Он располагается у самого основания шеи и служит не только местом временного хранения пищи: она подвергается здесь также предварительному химическому воздействию. У голубя стенки зоба во время вывода птенцов обладают способностью выделять особую сывороткообразную жидкость — так называемое «молочко», которым птица кормит своих птенцов.

Желудок птицы состоит из двух частей: из переднего тонкостенного

*железистого* отдела, где пища подвергается химическому воздействию, и из заднего толстостенного *мышечного* отдела, где пища обрабатывается механически. В то время как внутренние стенки железистого желудка покрыты многочисленными пищеварительными железами, внутренние стенки мышечного желудка выделяют вещество, затвердевающее в рогоподобную пленку. Как и у всех птиц, питающихся твердыми семенами, зерном, стенки мышечного желудочка у голубя очень толсты. Успешному измельчению пищи в мышечном желудке способствуют небольшие играющие роль жерновов камешки, которые заглатываются птицами. Двенадцатиперстная кишка отходит от мышечного желудка рядом с отверстием железистого желудка и образует характерную петлю вокруг плотной поджелудочной железы. Длинная *тонкая* кишка (ileum) извивается спирально и переходит в короткую *толстую* кишку, которая непосредственно открывается в клоаку. На границе между этими отделами кишечника у голубя располагаются два полых отростка — *слепые* кишки. От верхней стенки клоаки отходит слепой вырост — *фабрициева сумка* (bursa Fabricii). Этот орган, вырабатывающий лимфатические клетки, свойствен только птицам и с возрастом уменьшается в размерах. Большая печень голубя лишена желчного пузыря, который у большинства птиц имеется.

Таким образом, органы пищеварения птиц характеризуются отсутствием зубов, функцию которых в смысле измельчения пищи берет на себя мышечный желудок, короткой задней кишкой, не дифференцированной на толстую и прямую, и присутствием своеобразной фабрициевой сумки. Положение наиболее тяжелой части пищеварительных органов — мышечного желудка — соответствует общему принципу строения птиц, у которых все наиболее тяжелые органы сконцентрированы в передней части туловища.

В связи с недоразвитием прямой кишки, которая вообще служит лишь резервуаром для фекальных масс, птицы часто испражняются, что можно рассматривать как приспособление к облегчению их тела.

**Органы дыхания.** Крайне своеобразно строение как дыхательных путей, так и легких птиц.

Гортанная щель, располагающаяся сейчас же за языком, ведет в *гортань* (larynx), которая поддерживается типичными хрящами — *перстневидным* и *парными черпаловидными*. Но этот орган, в противоположность наземным позвоночным других классов, не функционирует как голосовой аппарат. У птиц голосовым аппаратом служит только им свойственная так называемая *нижняя гортань* (syrix). Она располагается в месте отхождения от трахеи бронхов и устроена в общем по тому же принципу, что и верхняя гортань: расширенные стенки ее поддерживаются костными кольцами, которые являются видоизмененными хрящевыми кольцами трахеи и бронхов. Внутрь ее от наружных стенок вдаются *наружные голосовые перепонки*, а снизу от места расхождения бронхов в полость гортани вдаются *внутренняя голосовая перепонка*. При сокращении особых *певчих мышц* эти перепонки могут напрягаться; воздух же, выдыхаемый из легких через голосовые щели, приводит перепонки в колебательное движение, и они издают звук.

**Л е г к и е** птиц представляют собой не мешки, как это имеет место у земноводных и большинства пресмыкающихся, а плотные губчатые тела. Сравнительно со всем телом птицы они малы и мало растяжимы. Бронхи, войдя в легкие, пронизывают их насквозь и от концов их главных разветвлений отходят огромные тонкостенные *воздушные мешки*, во много раз превосходящие по объему легкие (рис. 174 и табл. III). Всего у птицы, кроме носоглоточных, четыре парных и один непарный воздушный мешок (рис. 174). Парными мешками являются *шейные*, *переднегрудные*, *заднегрудные* и *брюшные*, непарным — *межключичный*. Воздушные мешки располагаются между внутренними органами птицы, а многочисленные отростки их проникают между мышцами, под кожу и в полости костей. Значение

воздушных мешков многообразно: они служат и для термоизоляции и для облегчения тела, главная же их функция проявляется при дыхании во время полета.

Акт дыхания у птиц при покое совершается, как и у всех амниот, путем расширения и сужения грудной клетки, что достигается приближением и удалением грудины от позвоночника (рис. 175). Но в полете такое дыхание в связи с работой грудных мышц становится невозможным, и оно совершается при помощи воздушных мешков. При каждом подъеме крыльев воздушные мешки механически растягиваются

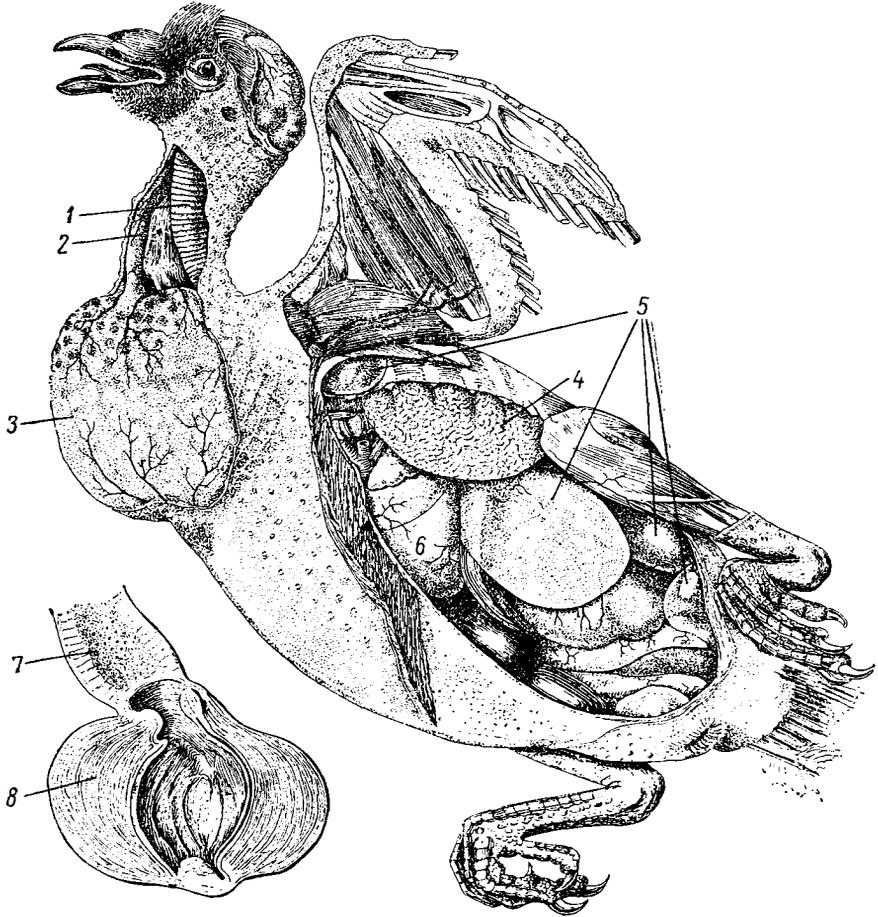


Рис. 173. Вскрытый голубь сбоку:

1 — трахея, 2 — пищевод, 3 — зоб, 4 — легкие, 5 — воздушные мешки, 6 — сердце, 7 — железистый желудок, 8 — мышечный желудок

и наполняются через легкие воздухом, при опускании же крыльев они сжимаются, и воздух через легкие вновь выходит наружу. В самих воздушных мешках окисления крови не происходит, но так как объем их во много раз превосходит объем легких, то лишь часть кислорода воздуха, входящего в мешки, используется легкими, и при выходе еще богатый кислородом воздух вновь окисляет кровь в легких. Таким образом, кровь окисляется при вдохе и выдохе. Это явление получило название *двойного дыхания*. Так достигается усиленный газообмен, необходимый птицам в связи с их усиленной работой в полете. Благодаря тому что движение крыльев связано с актом дыхания, птица при полете не может «задохнуться», так как чем сильнее она машет крыльями, тем интенсивнее дышит.

**Кровеносная система.** Сердце птиц в связи с атрофией венозной паузы содержит только 4 отдела — два предсердия и два желудочка, причем имеется полное разобщение между правыми и левыми отделами сердца. Поэтому можно говорить, что у птиц, как и у млекопитающих, имеются два сердца: правое — венозное и левое — артериальное. Правый более тонкостенный желудочек в значительной степени охватывает левый толстостенный. В правом атриовентрикулярном отверстии имеется только один большой мускульный клапан, так как перепончатый клапан, свойственный пресмыкающимся, атрофируется; в левом — один сухожильный клапан, разделенный на две (у некоторых птиц — на три) отдельные створки. Сердце у птиц сравнительно очень велико, что связано с его усиленной работой при полете.

**Артериальная система** (рис. 176). Из двух дуг аорты, свойственных зародышу, у взрослых птиц сохраняется только *правая дуга аорты*, отходящая от левого желудочка. По выходе из сердца аорта отделяет от себя большие парные *безымянные артерии* (a. innoмипата), сама же заворачивает вокруг правого бронха, отсылая артерии к внутренним органам, продолжается прямо назад под позвоночником в виде *спинной аорты*.

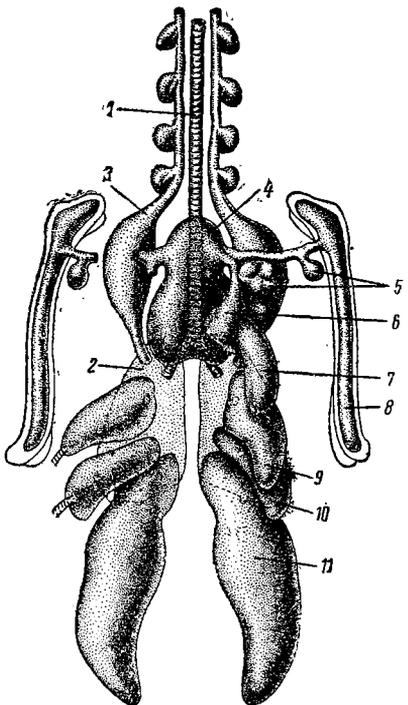


Рис. 174. Схема воздушных мешков птицы с вентральной стороны (по Элленбергеру и Бауму):  
 1 — трахея, 2 — легкие, 3 — шейный мешок, 4 — межключичный мешок, 5, 6, 7 и 8 — выросты межключичного мешка (подмышечные, грудной, реберный и плечевой), 9 — передний грудной мешок, 10 — задний грудной мешок, 11 — брюшной мешок

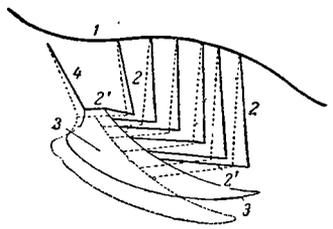


Рис. 175. Схема движения ребра и грудины при акте дыхания у птиц (по Гессе). Положение частей при выдыхании обозначено сплошными линиями, при вдыхании — пунктирными:  
 1 — позвоночник, 2 — позвоночный и 2, — брюшной отделы ребер, 3 — грудина, 4 — кораконд

В области крестца между долями почки от спинной аорты отходят большие парные *бедренные* и *седалищные артерии*, аорта же продолжается назад в виде небольшой *хвостовой артерии*. Очень крупные безымянные артерии, диаметр которых превосходит диаметр аорты, разделяются на *сонные*, *подключичные* и *грудные артерии*. Последние идут к грудным мышцам и особенно велики. От правого желудочка отходят общим стволом парные *легочные артерии*.

**Венозная система** (рис. 176). Для птиц характерна неполная воротная система почек. Небольшая *хвостовая вена* разделяется на две *воротные вены почек*. Помимо этого, имеются венозные стволы с клапанами, которые тянутся вперед через вещество почек и, слившись с бедренными венами, несущими кровь из задних конечностей, образуют парные *подвздошные вены*. Последние сливаются друг с другом в *заднюю полую вену*. В месте разветвления хвостовой вены отходит большая непарная *копчиково-брыжеечная вена* (vena cossuigeomesenterica), впадающая в во-

ротную вену печени. Эта вена очень характерна для птиц. Брюшная вена земноводных и пресмыкающихся, которая возвращала кровь из брюшной стенки тела, заменена у птиц *надкишечной веной* (vena epigastrica), принимающей кровь от брыжейки и впадающей в печеночную вену. Задняя полая и парные передние полые вены впадают в правое предсердие, а четыре легочные вены — в левое предсердие.

**К р о в о о б р а щ е н и е.** Таким образом, процесс разделения одного круга кровообращения на два, который начался у двоякодышащих рыб и земноводных, у птиц оказывается вполне законченным. Достигается это полным разобщением правой и левой половины сердца и присутствием лишь одной дуги аорты. Благодаря этому артериальная кровь, поступающая из левого предсердия в левый желудочек, откуда она течет по

аорте и ее разветвлениям во все органы тела, возвращается в качестве венозной в правое предсердие (большой круг кровообращения). Из правого предсердия кровь поступает в правый желудочек и течет по легочным артериям прямо в легкие, из которых в качестве артериальной возвращается в левое предсердие (малый круг). Артериальная и венозная кровь у птиц не смешивается, в результате все органы получают чисто артериальную кровь, что ведет к усиленному обмену веществ. Этому способствует и то, что красных кровяных клеток (эритроцитов) у птиц очень много и гемоглобин крови птиц имеет сравнительно слабое сродство с кислородом (слабее, чем у млекопитающих). Благодаря этому выделение кислорода в ткани происходит очень интенсивно. Отчасти в связи с этим температура тела у птиц очень высокая: в среднем около  $42^{\circ}\text{C}$  (колеблется у разных видов от  $38$  до  $45^{\circ},5$ ).

Кроветворным органом служит селезенка, которая в виде овального красного тельца прикреплена с правой стороны железистого желудка.

**Органы выделения.** Строение органов выделения сходно с таковыми пресмыкающихся.

Парные метанефрические *почки* (рис. 177) очень велики, что связано с усиленным обменом веществ у птиц. Почки представляет собой удлиненное плоское тело, подразделенное на три лопасти. Располагаются почки под спинными стенками таза. От каждой почки отходит мочеточник, открывающийся в средний отдел клоаки. В клоаке происходит обратное поглощение воды из мочи.

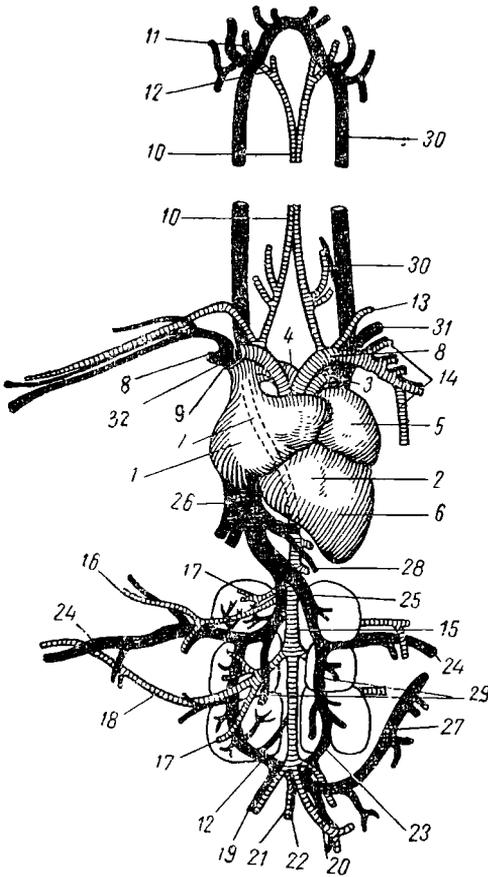


Рис. 176. Кровеносная система голубя (по Паркеру):

- 1 — правое предсердие, 2 — правый желудочек, 3 — правая легочная артерия, 4 — левая легочная артерия, 5 — левое предсердие, 6 — левый желудочек, 7 — дуга аорты, 8 — левая безымянная артерия, 9 — правая безымянная артерия, 10 — общая сонная артерия, 11 — наружная сонная артерия, 12 — внутренняя сонная артерия, 13 — подключичная артерия, 14 — левая грудная артерия, 15 — спинная аорта, 16 — правая бедренная артерия, 17 — почечные артерии, 18 — правая седалищная артерия, 19 — подвздошная артерия, 20 — задняя брыжеечная артерия, 21 — хвостовая артерия, 22 — хвостовая вена, 23 — воротная вена, 24 — бедренная вена, 25 — подвздошная вена, 26 — задняя полая вена, 27 — кишечнорабрижеечная вена, 28 — надкишечная вена, 29 — почечные вены, 30 — левая яремная вена, 31 — левая подключичная вена, 32 — левая передняя полая вена

Мочевому пузырю нет. Благодаря этому густая, кашицеобразная моча птиц, состоящая, как и у пресмыкающихся, главным образом из мочевой кислоты, не задерживается в организме, что способствует облегчению тела, а также экономному расходованию воды в организме птицы.

**Надпочечники** в виде небольших парных тел желтоватого цвета располагаются вблизи переднего края почек.

**Органы размножения.** Семенники представлены парой бобовидных тел, лежащих вблизи почек. Семенники варьируют в размерах по временам года, сильно увеличиваясь в период размножения птицы. От семенника

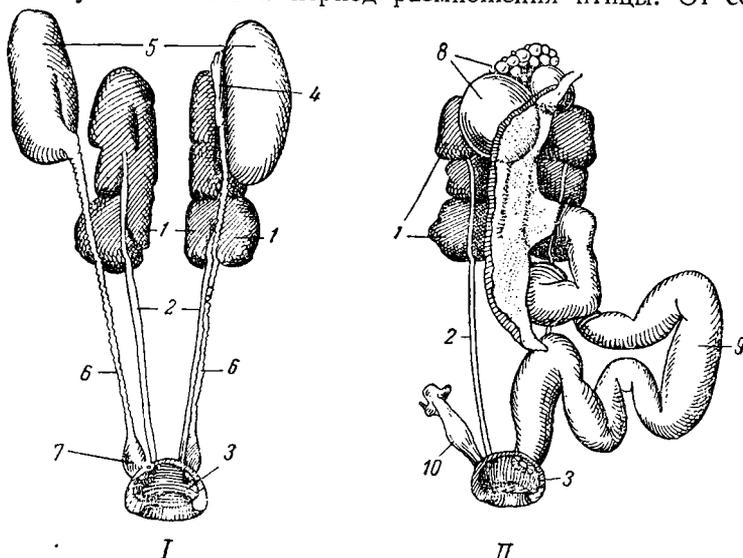


Рис. 177. Мочеполовые органы голубя (по Гудричу). I — самец; II — самка:

1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — клоака, 4 — надпочечник, 5 — семенник, 6 — семяпровод, 7 — семенной пузырь, 8 — яичник, 9 — яйцевод, 10 — рудимент правого яйцевода

отходит извитой выносящий канал (*vas deferens*), который перед впадением в клоаку образует небольшое расширение — *семенной пузырек*. Копулятивного органа у голубя, как и у большинства птиц, нет (непарный копулятивный орган, снабженный бороздой и вполне сходный с *penis* крокодилов, имеется у страусовых, гусиных и некоторых других птиц).

**Яичник**, так же как и яйцевод, у птиц вполне развит только левый. Яичник в виде зернистого тела неправильной формы и весьма различных размеров (что зависит от степени зрелости содержащихся в нем яиц) располагается вблизи верхнего края почек. Левый яйцевод, открывающийся расширенной воронкой в полость тела около яичника, представляет собой толстостенную, сильно извитую трубку, которая открывается в клоаку. Верхний, самый длинный отдел яйцевода, носящий название *фаллопиевой трубы* (*tuba Fallopii*), внутри покрыт многочисленными белковыми железами и складками. Следующий, более широкий, но сравнительно тонкостенный отдел носит название *матки* (*uterus*). В свою очередь матка переходит в узкое *влагалище* (*vagina*), которое открывается в клоаку. Правый яичник и яйцевод обычно зачаточные.

**Яйцо.** Зрелое яйцо (рис. 178), выпавшее из яичника в полость тела, состоит из толстых концентрических слоев *желтого желтка*, между которыми располагаются тонкие слои *белого желтка*. В одном месте белый желток образует скопление, пронизывающее яйцо до самого центра. На поверхности этого скопления находится небольшой диск, состоящий из протоплазмы с ядром, который носит название *рубчика* и противостоит под названием *образовательного желтка* всему прочему веществу яйца, обозначаемому как *питательный желток*. Двигаясь по фаллопиевой тру-

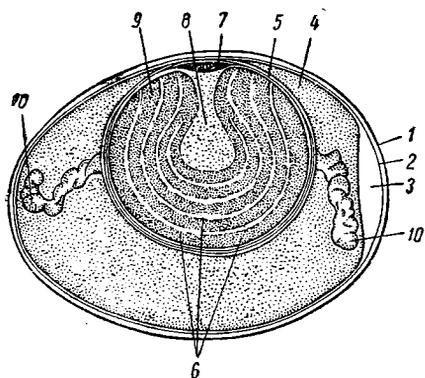


Рис. 178. Продольный разрез через яйцо курицы (по Рагозиной):

1 — скорлупа, 2 — подскорлуповые оболочки, 3 — воздушная камера, 4 — белок, 5 — желточная оболочка, 6 — желток, 7 — зародышевый диск, 8 — белый желток, образующий латобру под зародышевым диском, 9 — желтый желток, 10 — канатики (халазы)

оно начинает покрываться белком, и приступает сейчас же после оплодотворения к дроблению, то в отложенном яйце на месте рубчика имеет уже зародышевый диск. Если яйцо не оплодотворено, то развитие его не происходит, и оно носит название жирового яйца. Непосредственно к желтку прилегает тонкий, но очень тягучий слой белка, от которого у обоих полюсов яйца отходят длинные, скрученные шнуры — градинки, канатики, или халазы. Эти шнуры пронизывают два других слоя белка (внутренний — более жидкий и наружный — более плотный) и прикрепляются к внутренней скорлуповой оболочке. Благодаря небольшому удельному весу зародышевый диск при любом положении яйца всегда располагается сверху, что имеет большое значение для нормального насиживания яйца и, стало быть, для правильного развития зародыша.

**Развитие.** К тому времени, когда яйцо отложено, зародышевый диск уже успевает превратиться в бластодиск — округлую пленку из клеток, под которой находится полость дробления, так что бластодиск располагается на поверхности желтка подобно часовому стеклышку. При насиживании под влиянием температуры тела птицы развитие возобновляется. Центральная тонкая и прозрачная часть бластодиска приподнимается над желтком и получает название светлого поля (агеа pellucida). Задний край светлого поля начинает выпячиваться назад и посредине его образуется утолщение — первичная полоска — место образования мезодермы. Передний утолщенный конец первичной полоски — гензеновский узелок, соответствует гастропору. Более толстые и менее прозрачные края бластодиска называются темным полем (агеа ораса).

В дальнейшем происходят два независимых друг от друга процесса: 1) разрастание бластодиска, приводящее к полному окружению желтка, и 2) развитие самого зародыша, начинающееся посредине зародышевого щитка впереди от первичной полоски. Впереди от гензеновского узелка образуется так называемый головной отросток — клеточный тяж, растущий между экто- и энтодермой, из которого развивается хорда. Эктодерма, лежащая над зачатком хорды, дает начало нервной пластинке, превращающейся в нервную трубку, по бокам которой располагается мезодерма. Далее мезодерма сегментируется на сомиты, из переднего конца нервной трубки образуются 3 мозговых пузыря и от бластодермического диска постепенно обособляется головной конец зародыша. Уже на ранних стадиях,

бе, яйцо обволакивается белком, а при прохождении через матку покрывается двумя тонкими скорлуповыми оболочками и самой скорлупой. Вещество скорлупы при его выделении маточными железами имеет вид тягучежидкой массы, которая скоро затвердевает. Скорлупа состоит главным образом из углекислой извести и пронизана многочисленными порами, через которые происходит газообмен между зародышем и внешней средой. Наружная скорлуповая оболочка прилегает к внутренней поверхности скорлупы, а внутренняя лежит непосредственно на белке. На тупом конце яйца эти оболочки расходятся, образуя воздушную камеру, которая играет роль запасного пространства при изменении объема белка под влиянием температуры. Так как яйцо оплодотворяется в начале фаллопиевой трубы еще до того, как

около края зародышевого диска образуются многочисленные кровеносные сосуды, питающие зародыш. Этот кольцевой участок носит название *сосудистого поля*. Позже вокруг зародыша с поверхности яйца приподнимается кольцевая складка, которая в дальнейшем полностью окружает его (рис. 179)

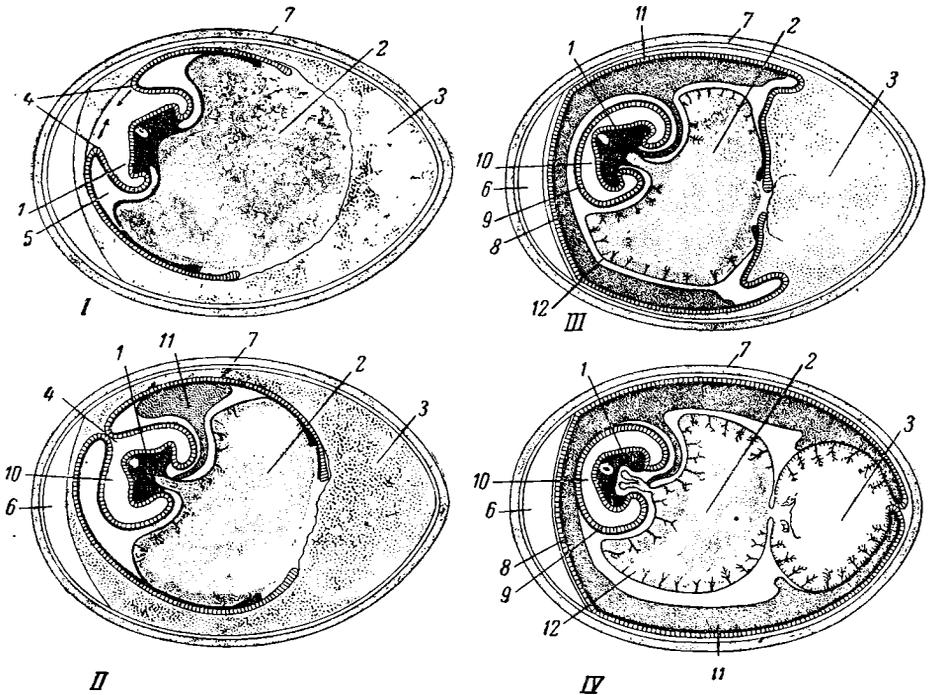


Рис. 179. Продольный разрез куриного яйца на разных стадиях насиживания, схема (по Заварзину):

1 — зародыш (разрез прошел поперек тела), 2 — желток, 3 — белок, 4 — амниотические складки, 5 — незародышевая полость тела, 6 — воздушная камера, 7 — скорлупа, 8 — сероза, 9 — амнион, 10 — амниотическая полость, 11 — аллантоис, 12 — желточный мешок

Таким образом возникают зародышевые оболочки: внутренняя — *амнион*, и наружная — *сероза*, а между ними вырастает зародышевый мочевой пузырь — *аллантоис*, который, как и у пресмыкающихся, выполняет функцию зародышевого органа дыхания.

На ранних стадиях развития зародыш имеет очень большую голову, в частности, очень большие головной мозг и глаза, по бокам шеи располагается 5 пар жаберных щелей (но жаберные лепестки никогда не развиваются), парные конечности имеют вид простых выростов, хвост сравнительно длинный. В дальнейшем жаберные щели, кроме передней, зарастают, появляется клюв, шея удлиняется, конечности сильно вырастают и на них образуются пальцы, хвост укорачивается, желточный мешок и белок сокращаются, аллантоис же достигает очень больших размеров (рис. 179). Наконец, уже незадолго перед вылуплением, желточный мешок и стенки тела птенца замыкаются под ним, птенец поворачивается, просовывает свой клюв сквозь внутреннюю скорлуповую оболочку в воздушную камеру, делает первый вдох и, пробив твердым бугорком на конце клюва скорлупу, выклевывается.

Кровеносная система зародыша заслуживает особого внимания (рис. 180). На ранних стадиях развития сердце представляет собой искривленную трубку, расположенную под самой глоткой. В задний конец его (венозную пазуху) впадают парные кювьеровы протоки, образован-

ные передними и задними кардинальными венами каждой стороны, и еще желточные вены, а от переднего конца сердца отходит общий артериальный ствол, от которого берут начало несколько артериальных дуг, впадающих в спинную аорту. Таким образом, на этой стадии развития и положение сердца под глоткой, и его простое строение, и ход главнейших кровеносных

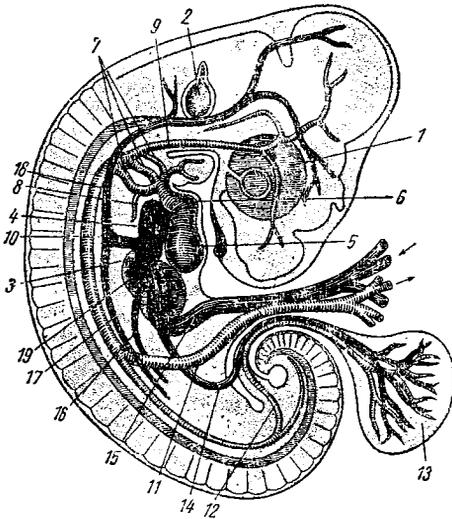


Рис. 180. Кровеносная система куриного зародыша в конце пятого дня насиживания (по Маршаллу):

1 — глаз, 2 — слуховая капсула, 3 — венозная пазуха, 4 — правое предсердие, 5 — правый желудочек, 6 — артериальный ствол, 7 — три артериальные дуги правой стороны, 8 — легочная артерия, 9 — сонная артерия, 10 — спинная аорта, 11 — желточная артерия, 12 — аллантоидная артерия, 13 — аллантоис, 14 — аллантоидная вена, 15 — желточная вена, 16 — задняя полая вена, 17 — правая задняя кардинальная вена, 18 — правая передняя кардинальная вена, 19 — печень

сосудов поразительно сходны с таковыми рыб и головастика. Отличие, собственно говоря, сводится к тому, что у зародыша птиц в связи с отсутствием жабр артериальные дуги идут не прерываясь (т. е. нет системы капилляров между приносящими и выносящими жаберными артериями). Но наряду с этим имеются и весьма существенные отличия как от рыб, так и от вылупившейся птицы, обусловленные тем, что зародыш птиц: 1) питается за счет желточного мешка и 2) дышит при помощи аллантоиса. Именно от спинной аорты зародыша отходят два больших сосуда — желточная и аллантоидные парные (пупочные) артерии, и соответственно этому в венозную систему его впадают одноименные вены. Последнее обстоятельство обуславливает то, что кровь в сердце смешанная, ибо сюда наряду с венозной кровью, поступающей из тела, и смешанной, чрезвычайно богатой питательными веществами кровью, поступающей из желточного мешка, вливается еще артериальная кровь из аллантоиса.

Перед вылуплением происходит перестройка, приводящая к превра-

щению кровеносной системы зародыша в кровеносную систему взрослой птицы: 1) желточная и аллантоидная вены в связи с полным усвоением желточного мешка и сбрасыванием аллантоиса атрофируются, в результате задняя полая вена вливает в сердце уже венозную кровь; 2) отверстие между желудочками сердца замыкается, благодаря чему в левый желудочек поступает только артериальная кровь (из легочных вен); 3) *боталловы протоки*, т. е. дистальные части легочных артерий, соединяющие их с корнями аорты, атрофируются, и, следовательно, венозная кровь из легочных артерий не может попасть в аорту. Левая дуга аорты редуцируется.

## ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ПТИЦ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ

Птицы и пресмыкающиеся настолько близки между собой, что их объединяют в один надкласс *лице рообразных* (Saugopsida). Сходство это выражается во всех системах органов. Роговая чешуя пресмыкающихся и перо — образования вполне гомологичные, и на известных стадиях эмбрионального развития они вполне сходны. Кроме того, на ногах страуса имеются образования, переходные от чешуй к перьям, а у пингвинов крылья покрыты чешуеобразными перышками, которые в противоположность перьям прочих птиц при линьке не выпадают, а сбрасывают лишь поверхностный

слой, — явление, характерное при линьке чешуйчатого покрова пресмыкающихся. Роговой чехол птичьего клюва сходен с роговым чехлом, покрывающим челюсти черепах.

Кожа у особой обеих классов очень бедна железами. Пяточное сочленение располагается интертарзально. Характерный открытый таз птиц, с длинными, направленными назад лобковыми костями чрезвычайно похож на таз ископаемых пресмыкающихся из группы динозавров. Крючковидные отростки на ребрах имеются только у птиц и у некоторых пресмыкающихся (из современных — у крокодилов, гаттерии). Только у представителей этих двух классов имеются свободные шейные ребра.

Череп птиц обнаруживает замечательное сходство с черепом рептилий по общему плану строения и присутствию непарного затылочного мышелка. Органы зрения и слуха очень сходны, в частности, гребешок глаза присущ только птицам и пресмыкающимся. Характерное для птиц разделение желудка на два отдела намечается уже у крокодилов, которые, как и птицы, заглатывают камешки, играющие в мышечном желудке роль жерновов. Кровеносная система птиц близка к таковой крокодилов. Зачаточные воздушные мешки свойственны некоторым ящерицам, особенно же они развиты у хамелеонов. Почки имеют сходное строение и у представителей обоих классов выделяют не мочевину, а мочевую кислоту. Характерное для птиц отсутствие мочевого пузыря свойственно также змеям и крокодилам. Половые органы чрезвычайно сходны, так же как богатые желтком яйца, причем у черепах и крокодилов яйца содержат много белка, и скорлупа их богата известью и тверда, как и у птиц.

Развитие яйца, претерпевающего частичное дискоидальное дробление, протекает у представителей обоих классов одинаково, и аллантоис играет роль зародышевого органа дыхания. Наконец, у только что вылупившихся крокодилов, черепах и гаттерий, как и у птенцов птиц, имеется *яйцевой бугорок* — роговое возвышение сверху на конце клюва (птицы) или на конце морды (рептилии), который служит для разламывания скорлупы яйца и вскоре по вылуплении спадает.

Признаки, отличающие птиц от пресмыкающихся, таким образом, носят преимущественно характер приспособлений к полету.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ПТИЦ

Как уже сказано выше, все современные птицы, а также все до сих пор известные ископаемые птицы третичного и мелового периодов объединяются в подкласс веерохвостых (Ornithurae). Наиболее характерные признаки представителей этого подкласса заключаются в наличии большой костной грудины, отсутствии брюшных ребер и свободных пальцев на передней конечности и в том, что хвост укорочен, так что рулевые перья располагаются на нем в виде веера. Эти признаки резко отличают веерохвостых от ископаемых юрских ящерохвостых птиц (подкласс Saururae).

Современные птицы могут быть разделены на 3 надотряда: 1) *бескилевые*, или *бегающие*, 2) *пингвины*, или *плавающие*, и 3) *килевые*, или *летающие*.

### НАДОТРЯД 1. БЕСКИЛЕВЫЕ (RATITAE). ИЛИ БЕГАЮЩИЕ (GRADIENTES)

Здесь относятся *африканские, южноамериканские и австралийские страусы и киви*. Это исключительно бегающие птицы с недоразвитыми крыльями и плоской, лишенной кила грудиной. Все наиболее характерные признаки страусов связаны с отсутствием способности к полету: скелет передних конечностей недоразвит, коракоид и лопатка очень малы и срас-

таются в одну кость, ключицы рудиментарны или совсем отсутствуют, кия на груди не, копчиковая кость мала или совсем не выражена; все перья вследствие отсутствия крючочков на бородках II порядка лишены цельных опахал, рассучены; у взрослых птиц оперение равномерно покрывает все тело, т. е. нет аптерий и птерилий (у птенцов они имеются). Размеры, исключая киви, очень крупные. Как и у некоторых килегрудых птиц, копчиковая железа отсутствует; у самцов имеется копулятивный орган.

Все страусовые относятся к выводковым птицам (см. стр. 271). Пищу их составляют различные растительные вещества и мелкие животные. Распространены они в настоящее время почти исключительно в южном полушарии.

Разделяются современные страусовые на следующие четыре хорошо обособленных отряда.

#### ОТРЯД АФРИКАНСКИЕ СТРАУСЫ (STRUTHIONES)

Представлен одним видом — *страусом* (*Struthio camelus*). Это самая крупная современная птица — взрослый самец достигает 2 м 75 см высоты и около 75 кг веса. Страусы (рис. 181) характеризуются присутствием на ногах лишь двух пальцев (единственный случай среди птиц) и закрытым тазом, причем симфиз образуют лобковые кости. Живут стаями, но относятся к моногамам, и в высиживании яиц и в воспитании молодых участвуют оба пола. Распространены в пустынно-степных местностях Африки и Аравийского полуострова. Ископаемые остатки страусов найдены в Малой Азии и Китае, а в пределах СССР — на Украине, в Закавказье, в Казахстане и Забайкалье.

#### ОТРЯД АМЕРИКАНСКИЕ СТРАУСЫ (RHEAE)

Представлен одним родом *нанду* (*Rhea*) с двумя видами. Таз закрытый, причем симфиз образован седалищными костями. Самец — полигам: 5—7 самок откладывают яйца в общее гнездо. Высиживает яйца и заботится о молодых только самец. Населяют степные и горно-степные пространства Южной Америки.

#### ОТРЯД АВСТРАЛИЙСКИЕ СТРАУСЫ, ИЛИ КАЗУАРЫ (CASUARII)

Представлен двумя родами — *казуаров* и *эму*. Они имеют открытый таз, перья снабжены добавочным стволем, достигающим размеров основного ствола. Всю заботу о потомстве берет на себя самец. *Эму* (*Dromiceius*), имеющие однообразную серую окраску, обитают в степях Австралии, а 3 вида *казуаров* (*Casuarius*), отличающихся черным оперением и большим роговым шлемом на голове (рис. 181<sub>2</sub>), населяют леса Новой Гвинеи, соседних с нею островов и северных частей Австралии.

#### ОТРЯД КИВИ, ИЛИ БЕСКРЫЛЫЕ (APTERYGES)

Киви — наиболее уклоняющийся отряд страусовых — представлен тремя близкими видами, распространенными исключительно на островах Новой Зеландии (рис. 181<sub>3</sub>). Размером с курицу. Крылья снаружи едва заметны, ноги четырехпалые, рулевые перья отсутствуют, таз открытый, клюв длинный, с ноздрями, расположенными на самом конце (единственный случай среди птиц). Обитают киви в гористых местностях, покрытых густой кустарниковой и древесной растительностью. Самка откладывает в норку под корнями деревьев 1—2 яйца, которые сравнительно очень велики. В высиживании яиц принимает участие и самец. В противоположность другим страусовым, киви ведут ночной образ жизни и питаются преимущественно червями и насекомыми.

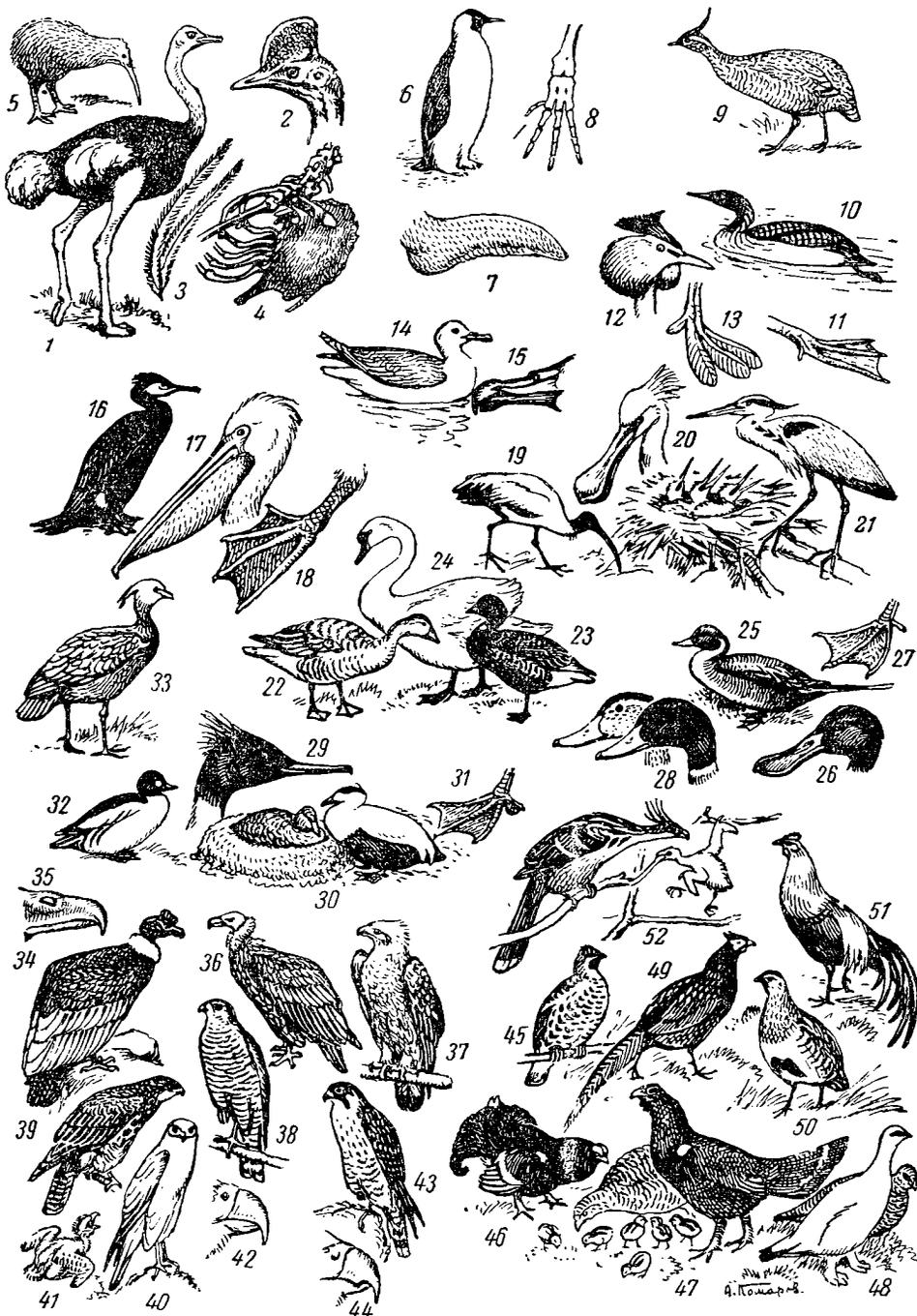


Рис. 181. Птицы:

1 — африканский страус, 2 — казар, 3 — двойное перо эму, 4 — плечевой пояс и грудина страуса, 5 — киви, 6 — императорский пингвин, 7 — крыло пингвина, 8 — скелет ноги пингвина с короткой цевкой, 9 — хохлатый тинаму, 10 — гагара, 11 — лапа гагары, 12 — большая поганка, 13 — лапа поганки, 14 — буревестник, 15 — клюв буревестника, 16 — баклан, 17 — пеликан, 18 — лапа пеликана, 19 — священный ибис, 20 — колпица, 21 — серая цапля с гнездом, 22 — серый гусь, 23 — черная казарка, 24 — лебедь-шипун, 25 — шилохвость, 26 — широконоска, 27 — лапа настоящей утки (задний палец без лопасти), 28 — кряква (впереди селезень, сзади утка), 29 — крохаль, 30 — обыкновенная гага ♂ и ♀ (самка на гнезде), 31 — лапа нырковой утки (задний палец с кожистой лопастью), 32 — гоголь, 33 — хохлатая паламедея, 34 — кондор, 35 — клюв американского грифа (со сквозными воздрыгами), 36 — белоголовый гриф, 37 — степной орел, 38 — ястреб-тетеревятник, 39 — канюк, 40 — степной лунь, 41 — птенец дневного хищника, 42 — клюв луня, 43 — сокол-сапсан, 44 — клюв сокола с предвещанным зубцом, 45 — рябчик, 46 — тетерев-косач, 47 — глухарь и глухарка с птенцами, 48 — белая куропатка (впереди — в зимнем пере, сзади — в летнем), 49 — фазан (самец), 50 — серая куропатка, 51 — банкивский петух, 52 — гоацин (взрослая птица и птенец)

## НАДОТРЯД 2. ПИНГВИНЫ (IMPRENNES), ИЛИ ПЛАВАЮЩИЕ (NATANTES)

Сюда относится только один отряд *пингвинов* (Sphenisci). Пингвины, которых насчитывают около полутора десятков видов, отличаются рядом настолько своеобразных черт, что в последнее время их выделяют в самостоятельный надотряд (рис. 181<sub>с-г</sub>). Это нелетающие, но превосходно плавающие и ныряющие птицы, которые отличаются от всех прочих птиц тем, что передние конечности у них видоизменены в ласты, цевка примитивная; в состав ее входят три, еще разделенные отверстиями плюсовые кости, кости непневматичные, тяжелые, содержат маслянистый костный мозг, оперение своеобразное. Последнее образовано мелкими перышками, состоящими главным образом из широкого плоского ствола; перья плотно и равномерно покрывают все тело и при линьке выпадают, выталкиваемые вполне развитыми новыми перьями. Грудина несет высокий гребень.

Пингвины — обитатели Антарктики, т. е. полярного пояса южного полушария, но следуя холодным течениям, они проникают далеко к северу, местами до экватора. Большую часть жизни пингвины проводят в воде, то спокойно плавая при помощи далеко отодвинутых назад и снабженных перепонками ног, то ныряя в погоне за рыбой и быстро гребя крыльями, как бы летая под водой. Гнездятся большими, порой огромными колониями или в глубоких норах, которые соединяются друг с другом подземными ходами, или на поверхности земли, на снегу или камнях. Представители некоторых видов имеют на брюхе у основания ног складку кожи, в которой они согревают свое яйцо. Оба пола высидывают и воспитывают птенцов. Последние вылупляются покрытые густым бурым пухом, но беспомощные и слепые.

## НАДОТРЯД 3. КИЛЕВЫЕ (CARINATAE), ИЛИ ЛЕТАЮЩИЕ (VOLANTES)

Сюда относятся все прочие птицы, которых насчитывают около 8500 видов. Для них характерны нормально развитые контурные перья с сомкнутыми опахалами, крылья, служащие для полета, и грудина, снабженная килем (исключение составляют лишь отдельные формы, утратившие способность к полету, имеющие плоскую грудину, лишенную килия). Плечевой пояс — нормального для птиц строения, имеется копчиковая кость. Перья, за редким исключением, располагаются лишь по птерилиям.

Килевые делятся на 35 отрядов.

В приводимой ниже табл. 2 дано распределение видов птиц по главнейшим отрядам в мировой фауне и в фауне СССР.

### ОТРЯД КУРИНЫЕ (GALLI)

Характерно плотное телосложение, сильные ноги с притупленными когтями, приспособленными для рытья, крепкий, средней длины клюв с изогнутым верхним ребром, короткие закругленные крылья (рис 181<sub>45-51</sub>). Все куриные относятся к выводковым птицам; огромное большинство видов полигамны, причем самцы, как правило, резко отличаются от самок крупными размерами и яркой окраской. Большинство куриных птиц СССР имеет очень большое промысловое значение.

Основными семействами являются фазаньи (Phasianidae) и тетеревиные (Tetraonidae).

Фазаньи характеризуются присутствием на ногах самцов большого шипа — «шпоры» и неоперенными ногами. К ним относятся североамериканские

## Распределение главнейших отрядов птиц в мировой фауне и фауне СССР

Отряд	Общее число видов	В том числе в СССР
Скрытохвосты (Tupnati) . . . . .	241	
Куриные (Galli) . . . . .	32	20
Трехперстки (Turnices) . . . . .	16	1
Голуби (Columbae) . . . . .	292	11
Рябки (Pterocletes) . . . . .	16	4
Пастушки (Ralli) . . . . .	132	11
Лапчатоноги (Heliornithes) . . . . .	3	—
Пастушковые куропатки (Mesoenades) . . . . .	3	—
Солнечные цапли (Eurypygae) . . . . .	1	—
Кариу (Rhinocheti) . . . . .	1	—
Кариама (Cariamae) . . . . .	2	—
Журавли (Grues) . . . . .	18	7
Дрофы (Otides) . . . . .	23	3
Зобатые бегунки (Thipocori) . . . . .	4	—
Кулики (Limicolae) . . . . .	193	73
Чайки (Lari) . . . . .	89	33
Чистики (Alcae) . . . . .	22	17
Поганки (Colymbi, или Podicipites) . . . . .	20	5
Гагары (Gaviae) . . . . .	3	3
Трубноносые (Tubinares) . . . . .	93	10
Пластинчатоклювые (Anseres) . . . . .	148	53
Веслоногие (Steganopodes) . . . . .	54	11
Голенастые (Gressores) . . . . .	111	22
Дневные хищники (Accipitres) . . . . .	271	46
Совы (Striges) . . . . .	134	19
Кукушки (Cuculi) . . . . .	146	6
Попугаи (Psittaci) . . . . .	315	—
Козодои (Caprimulgi) . . . . .	92	3
Ракши (Coraciae) . . . . .	141	8
Удоды (Upirae) . . . . .	52	1
Трогоны (Trogones) . . . . .	34	—
Птицы-мыши (Colli) . . . . .	6	—
Длиннокрылые (Macrochires) . . . . .	398	5
Дятловые (Picariae) . . . . .	389	13
Воробьиные (Passeres) . . . . .	5093	292
Всего . . . . .	8588	677

риканская дикая *индейка* (*Meleagris gallopavo*) — предок домашних индеек; африканские цесарки, из которых *обыкновенная цесарка* (*Numida meleagris*) является предком домашней формы; индийский *павлин* (*Pavo cristatus*); четыре вида индийских петухов, из которых *банкивский петух* (*Gallus gallus*) — предок домашних; *фазаны*, *куропатки*, *перепела*.

В пределах СССР из фазаньих широкое распространение имеют несколько форм фазанов, населяющих южные части Союза (Кавказ, Среднюю Азию, Дальний Восток) и образующих многочисленные географические расы, *серая куропатка* (*Perdix perdix*) и *перепел* (*Coturnix coturnix*), живущие преимущественно в степной и лесостепной полосах.

Тетеревиные характеризуются отсутствием у самцов «шпор», оперенной, по крайней мере до половины, цевкой и присутствием по краям пальцев (если они не оперены) роговых зубчиков. Сюда относятся *тетерев* (*Lyrurus tetrrix*), *глухарь* (*Tetrao urogallus*), *рябчик* (*Tetrastes bonasia*), *белая куропатка* (*Lagopus lagopus*) и *тундрная куропатка* (*L. mutus*). Все они широко распространены по лесной полосе СССР, но рябчик предпочитает смешанную тайгу, тетерев придерживается разреженного леса, перемежающегося с полями и лугами, глухарь — житель высокоствольной глухой тайги, а белая куропатка — кустарниковых зарослей, растущих по моховым болотам; последняя широко распространена и в тундре. Первые три вида — в значительной степени древесные птицы. Белая куропатка — птица наземная. Летом она имеет коричневатое оперение, под цвет почвы, а зимой — сплошь белое, под цвет снега. Зимой ноги белой куропатки вплоть до концов пальцев одеваются особенно густым оперением, а когти сильно отрастают, так что птица может ими хорошо разрывать обледенелый снег, добывая из-под него корм.

К отряду куриных относятся *сорные куры* (*Megapodiidae*), живущие в Австралии и на некоторых островах Тихого океана и интересные тем, что они не строят гнезд, а закапывают яйца в песок или в кучи растительного материала.

К отряду куриных относится также южноамериканский *гоацин* (*Opisthocomus hoazin*) (рис. 181<sub>52</sub>). Эта крайне своеобразная, хорошо лазающая, но плохо летающая птица совмещает признаки таких отдаленных групп, как куриные, пастушки, голуби и кукушки. Птенец гоацина, еще одетый редкими эмбриональными перышками, отлично лазает по деревьям, пользуясь для этого не только ногами и клювом, но и передними конечностями, I и II пальцы которых очень подвижны и снабжены когтями. По способу передвижения птенца гоацина можно судить о том, как в свое время лазала первоптица. Интересно еще то, что хвост птенца несколько удлинен, и зачатки рулевых перьев располагаются по его сторонам. Гоацин занимает промежуточное положение между птенцовыми (см. стр. 271) и выводковыми птицами: с одной стороны, только что выклюнувшиеся птенцы едва покрыты редким пухом, и родители выкармливают их отрываемой из зоба пищей; с другой — птенцы уже могут лазать и даже плавать и нырять; с возрастом эта способность утрачивается.

#### ОТРЯД ГОЛУБИ (COLUMBAE)

Сюда относятся многочисленные *голуби*, особенно богато представленные в тропиках яркоокрашенными, чисто древесными *плодоядными голубями*. Есть и наземные формы. Типичные представители нашей фауны: *дикий сизый голубь* (*Columba livia*), *вишневый голубь* (*Columba palumbus*) (рис. 182<sub>7</sub>) и широко распространенная *обыкновенная горлица* (*Streptopelia turtur*). Кормятся они различными семенами.

#### ОТРЯД РЯБКИ (PTEROCLETES)

Пустынно-степные птицы, внешне отчасти напоминающие куропаток, от которых, однако, их легко отличить по острым крыльям и чрезвычайно быстрому полету.

В противоположность голубям рябки — выводковые птицы. Типичный представитель — *саджа* (рис. 182<sub>8</sub>), или *копытка* (*Syrnhyartes padoxus*), имеет оперенные расширенные и частично сросшиеся пальцы. Саджа получила широкую известность вследствие своих массовых вылетов из азиатских пустынных степей в европейскую часть Союза и Западную Европу.



Рис. 182. Птицы:

1 — журавль (взрослый и птенец), 2 — лысуха, 3 — дрофа, 4 — чайка серебристая, 5 — топорик, 6 — кроншнеп, 7 — голубь-витулень, 8 — саджа, 9 — кукушка, 10 — серый попугай, 11 — череп-попугая, 12 — сизоворонка, 13 — змородок, 14 — золотистая щурка, 15 — стриж, 16 — колибри-эльф (самец и самка в гнезде), 17 — козодой, 18 — птица-носорог, 19 — березовая сова, 20 — филин, 21 — птенец совы, 22 — большой пестрый дятел, 23 — голова дятла со снятой кожей, 24 — лапа дятла, 25 — тукан, 26 — каменный петушок, 27 — лирохвост, 28 — большая райская птица, 29 — серая ворона, 30 — розовый скворец, 31 — ласточка-касатка, 32 — мухоловка-пеструшка, 33 — славка, 34 — дрозд-рябинник, 35 — соловей, 36 — оляпка, 37 — свистель, 38 — сорокопут, 39 — белая трясогузка, 40 — большая синица, 41 — домовый воробей, 42 — жаворонок, 43 — жаворонок

## ОТРЯД ПАСТУШКИ (RALLI)

Средней величины и мелкие птицы, обычно плохо летающие, но хорошо лазающие среди густых зарослей или быстро бегающие. Многие ведут ночной образ жизни. На лугах, особенно в поймах рек, обитает *коростель*, или *дергач* (*Sorex sorex*), — птица размером со скворца, характерная своим скрипучим голосом. На болотах и по берегам водоемов держатся *погоньши* (*Porzana porzana*), *камышиница* (*Gallinula chloropus*) и др. Хорошо ныряющая *лысуха* (*Fulica atra*) имеет промысловое значение (рис. 182<sub>2</sub>).

## ОТРЯД ЖУРАВЛИ (GRUES)

Крупные, с длинными ногами и шеей птицы, обычно хорошо бегающие. Характерен широко распространенный в СССР *серый журавль* (*Grus grus*) (рис. 182<sub>1</sub>). На юге, в степных районах гнездится *малый журавль*, или *красавка* (*Grus virgo*).

## ОТРЯД ДРОФЫ (OTIDES)

Крупные трехпалые птицы. В связи с обитанием в открытых сухих ландшафтах степей и пустынь копчиковая железа отсутствует. Наиболее крупный представитель *дрофа* (рис. 182<sub>3</sub>), или *дудак* (*Otis tarda*), до 16 кг весом, гнездится среди степей и полей. В целинных степях обитает *стрепет* (*Otis tetrax*) размером с курицу.

## ОТРЯД КУЛИКИ (LIMICOLAE)

*Кулики* — мелких или средних размеров птицы, обычно имеют длинные ноги с пальцами, лишь иногда соединенными плавательными перепонками, длинный клюв и скромную сероватую окраску. Все они выводковые, в громадном большинстве случаев болотные или береговые птицы.

Типичные представители: *турухтан* (*Philomachus rugnax*), самцы которого к весне надевают «брачный наряд» с большим воротником из перьев вокруг головы и пучками в виде ушей, причем в это время года окраска самцов бывает до того разнообразной, что найти двух с одинаковой окраской очень трудно (один из лучших примеров индивидуальной изменчивости); *плавунчики* (*Phalaropus*), самки которых несколько крупнее и ярче окрашены, чем самцы; *бекас* (*Gallinago gallinago*); *большой кроншнеп* (*Numenius arquatus*) — очень крупный кулик, достигающий размера утки (рис. 182<sub>6</sub>). Многие кулики составляют предмет спортивной охоты. В лесной полосе наиболее распространена охота на *вальдишника* (*Scolopax rusticola*). Ранней весной, после захода солнца, самцы начинают летать («тянуть») над лесными полянами, издавая при этом особые звуки — хорканье и цыканье.

## ОТРЯД ЧАЙКИ (LARI)

Водные, в большинстве случаев морские птицы среднего и крупного размера. Хорошо летают и плавают. *Настоящие чайки* — чаще светлоокрашенные, с сильным клювом. Типичные представители: *речная чайка* и *серебристая чайка* (*Larus ridibundus* и *L. argentatus*) (рис. 182<sub>4</sub>).

Сюда относятся также *крачки* (*Sternidae*) — длиннокрылые птицы, обычно имеющие вильчатый хвост, например *речная крачка* (*Sterna hiundo*). Темноокрашенные *поморники* (*Stercorariidae*) — морские птицы. Они разоряют гнезда, отнимают добычу у чаек и крачек, т. е. ведут образ жизни хищника.

## ОТРЯД ЧИСТИКИ (ALCAE)

Здесь относятся *собственно чистики* (Cephus), *топорики* (Fratercula) (рис. 182<sub>5</sub>), *кайры* (Uria). Вместе с чайками некоторых видов гнездятся на северных и дальневосточных островах огромными колониями, образуя так называемые птичьи базары, или птичьи горы.

## ОТРЯД ПОГАНКИ (COLUMBI, ИЛИ PODICIPITES)

У *поганок* каждый палец обрамлен самостоятельной широкой кожистой оторочкой. Перо очень плотное; шкурки этих птиц, так же как гагар, используются для отделки платьев, изготовления воротников, шапочек и т. д. Типичный представитель поганок — *большая поганка* (Podiceps cristatus), широко распространенная по озерам и рекам СССР. У самца весной на голове вырастает «брачное» украшение. Как и все поганки, строит плавучее гнездо (рис. 181<sub>12,13</sub>).

## ОТРЯД ГАГАРЫ (GAVIAE)

У *гагар* три передних пальца соединены сплошной плавательной перепонкой, тело удлиненно-брусковидное, ноги отодвинуты далеко назад, перо необычайно плотное, клюв длинный, прямой, острый. По земле передвигаются очень плохо, но хорошо ныряют. Типичный представитель — *чернозобая гагара* (Gavia arctica) (рис. 181<sub>10,11</sub>).

## ОТРЯД ТРУБКОНОСЫЕ (TUBINARES)

Содержит морских, преимущественно океанских, превосходно летающих птиц, внешне напоминающих чаек; крылья длинные острые, ноги короткие, снабжены плавательными перепонками. Отличаются от представителей всех прочих отрядов клювом с ноздрями, расположенными на концах коротких трубочек. Типичные представители — *буревестники* (Puffinus) (рис. 181<sub>14,15</sub>) и *альбатросы*. Обыкновенный альбатрос (Diomedea exulans), живущий в южном полушарии, имеет длину до 1 м, размах крыльев — 3,5 м. В северных морях СССР трубконосы представлены *глушьком* (Fulmarus), на Дальнем Востоке — *качурками* (Oceanodroma).

## ОТРЯД ПЛАСТИНЧАТОКЛЮВЫЕ (ANSERES)

К типичным пластинчатоклювым птицам относятся *гуся*, *лебеди* и разнообразные *утки* (рис. 181<sub>22-32</sub>). Для них характерен клюв, покрытый более или менее мягкой кожей, на конце которого имеется твердый «ноготок», а по краям — поперечные роговые пластинки или зубчики. Три передних пальца соединены перепонкой. У самцов имеется копулятивный орган. Все — выводковые птицы.

Отряд имеет очень большое промысловое значение, так как почти все многочисленные представители его являются охотничьими птицами. Наибольшее промысловое значение имеют гуси, настоящие и нырковые утки и гага.

Гуси, которых в пределах СССР водится 12 видов, — преимущественно северные птицы, гнездятся в огромном количестве в тундре и лесотундре. Сравнительно более южный, широко распространенный по СССР *серый гусь* (Anser anser) считается предком домашнего «русского» (красноклювого) гуся, тогда как предком «китайского» (черноклювого) гуся является крупный центральноазиатский *сухонос* (Cygnopsis cygnoid), распространенный также на юге Восточной Сибири.

Утки представлены многими видами, из которых *кряква* (Anas platyrhynchos), *свиязь* (A. penelope), *шилохвость* (A. acuta) и другие широко распространены в СССР. Предком домашних пород уток является *кряква*.

Из уклоняющихся форм к этому отряду относятся южноамериканские *паламедеи* (*Palamedea*, рис. 181<sub>33</sub>) — грузные птицы, имеющие небольшой загнутый клюв и ноги, лишенные плавательных перепонок. Из своеобразных черт паламедей следует отметить два больших шипа, сидящих на сгибе крыла, отсутствие на ребрах крючковидных отростков, равномерное распределение оперения, т. е. отсутствие аптерий, и исключительно сильное развитие пневматичности костей, в связи с чем эти тяжелые с виду птицы хорошо парят и летают.

#### ОТРЯД ВЕСЛОНОГИЕ (STEGANOPODES)

Из наиболее известных птиц сюда относятся *бакланы* и *пеликаны* (рис. 181<sub>16-18</sub>). От прочих отрядов веслоногие легко отличаются тем, что все четыре пальца у них соединены общей плавательной перепонкой, а под нижней челюстью располагается кожистый мешок, развитый в различной степени. *Большой баклан* (*Phalacrocorax carbo*) широко распространен по всем морям и большим пресным бассейнам СССР; *кудрявый* (*Pelecanus crispus*) и *розовый пеликан* (*P. onocrotalus*) встречаются у нас лишь на самом юге европейской части Союза и Средней Азии.

*Кудрявый пеликан* — самая крупная птица СССР: длина его тела достигает 1 м 80 см, размах крыльев — почти 3 м. Бакланы превосходно плавают и ныряют, пеликаны же, благодаря исключительно сильному развитию пневматичности костей и воздухоносным полостям, расположенным под кожей, нырять не могут, вода выпирает птицу, как пробку. Бакланы и пеликаны часто охотятся за рыбой совместно: они располагаются полукругом и плывут к берегу, причем пеликаны с силой хлопают по воде крыльями, а бакланы ныряют. В результате у берега скопляется большое количество рыбы, достающейся птицам.

#### ОТРЯД ГОЛЕНАСТЫЕ (GRESSORES)

К этому отряду относятся *аисты*, *ибисы* и разнообразные *цапли* (см. рис. 181<sub>19-21</sub>). Все они имеют длинные ноги, лишенные плавательных перепонок, длинную шею и клюв, у аистов и цапель прямой, а у ибисов изогнутый дугой вниз (исключение представляют лишь некоторые тропические цапли и наша *колпица*, имеющая клюв на конце уплощенный и расширенный). Внешне аисты и цапли несколько напоминают журавлей, а ибисы имеют сходство с некоторыми куликами, но как от тех, так и от других голенастые отличаются (наряду с другими признаками) образом жизни, так как все они — типичные птенцовые. Многие из них гнездятся колониями, иногда высоко на деревьях. Так поступает, например, обыкновенная *серая цапля* (*Ardea cinerea*), *аист* же (*Ciconia ciconia*) охотно гнездится не только на деревьях, но и на крышах строений. К этому же отряду относится *фламинго*, или *краснокрыл* (*Phoenicopterus roseus*), имеющий плавательные перепонки; гнездится у нас на Каспии и в Средней Азии.

#### ОТРЯД ДНЕВНЫЕ ХИЩНИКИ (ACCIPITRES)

Сюда относятся *соколы*, *орлы*, *коршуны*, *грифы* (см. рис. 181<sub>34-44</sub>) — словом, все настоящие хищные птицы, за исключением сов. Характеризуются они изогнутым крючком клювом, основание которого прикрыто восковицей, и острыми загнутыми когтями; отличаются от сов тем, что имеют плотное, а не рыхлое оперение, и наружный палец не может оборачиваться назад (исключение составляет *скопа*, имеющая обратнопалую лапу). Наконец, они имеют зуб, тогда как совы лишены его.

Дневные хищники — птицы, живущие парами; особи разного пола у них, за редким исключением, имеют сходную окраску тусклых тонов, но самки крупнее самцов.

Почти все наши хищники — полезные птицы, истребляющие вредных грызунов, а также насекомых.

Отряд этот делится на 2 подотряда: *американские грифы* (Cathartae) и *нормальные дневные хищники* (Falcones).

Американские грифы имеют большое конвергентное сходство с принадлежащими к другому подотряду грифами Старого Света, что объясняется одинаковым способом питания крупной падалью. Сходство это выражается в голой голове и шее (благодаря чему эти органы, которые птица погружает в гниющие внутренности, сравнительно мало пачкаются, что предохраняет от различных накожных заболеваний), в огромных крыльях, дающих возможность облетать громадные пространства в поисках падали — добычи сравнительно редкой, в больших, но слабых ногах (они не убивают добычу) и мощном клюве, служащем для раздиранья падали. Однако американские грифы отличаются от всех прочих хищников отсутствием перегородки между ноздрями («сквозными» ноздрями) и тем, что задний палец расположен не на одном уровне с передними, а выше. Возможно, что отряд хищных имеет полифилетическое происхождение, т. е. происходит от двух корней.

Типичный представитель американских грифов — *кондор* (Vultur gryphus), имеющий длину около 1 м, а размах крыльев —  $2\frac{3}{4}$  м.

Из нормальных дневных хищников интересен *секретарь* (Sagittarius serpentarius) — своеобразный длинноногий африканский хищник, питающийся преимущественно змеями. *Бурый гриф* (Aegyptus monachus) обитает в горных областях южной части СССР, откуда он залетает и в среднюю полосу. Настоящие *орлы* (Aquila) отличаются от всех прочих наших хищных тем, что имеют цевку, оперенную спереди и сзади до самых пальцев. *Канюки* (Buteo) имеют плотное туловище с широкими крыльями. *Коршуны* (Milvus) характеризуются длинными крыльями и вильчатым хвостом. *Ястреба* — *тетеревятник* (Accipiter gentilis) и *перепелятник* (A. nisus) — отличаются короткими округлыми крыльями и длинным хвостом, благодаря чему они могут превосходно управлять полетом и хватать птиц в густой чаще. *Луны* (Circus) — тонкотелые, с длинными крыльями и хвостом. *Соколы* (Falco) характеризуются сильным телосложением, острыми крыльями и предвершинным зубцом на клюве. *Скопа* (Pandion haliaetus) питается рыбой, которую она с налета выхватывает из воды своими оборотнопальными лапами.

### ОТРЯД СОВЫ (STRIGES)

*Совы* характеризуются загнутым крючком клювом, оборотнопальными ногами с острыми когтями, мягким оперением, лицевыми перьями, расходящимися от глаза как от центра и образующими так называемые «лицевые диски» (см. рис. 182<sub>19-21</sub>). Ведут ночной образ жизни.

Типичные представители: *болотная сова* (Asio flammeus), распространенная почти по всему земному шару; *белая сова* (Nyctea scandiaca), ведущая дневной образ жизни и гнездящаяся в тундре, но зимой кочующая до самого юга СССР; *филин* (Bubo bubo), питающийся в значительной мере зайцами, чем наносит местами вред охотничьему хозяйству. Все прочие совы чрезвычайно полезны истреблением вредных грызунов.

### ОТРЯД КУКУШКИ (CUCULI)

Этот немногочисленный отряд объединяет главным образом настоящих *кукушек* (см. рис. 182<sub>9</sub>). Для них характерно средних размеров туловище с длинным хвостом. Настоящих кукушек (Cuculidae) насчитывается около 150 видов. Они обитают преимущественно в тропиках, ноги приспособлены для лазания, т. е. два пальца направлены вперед и два назад. Птенцовые.

Типичный представитель — *обыкновенная кукушка* (Cuculus canorus) — полезная птица, истребляющая в огромном количестве вредных насекомых,

в частности волосатых гусениц. Широко известна своим гнездовым паразитизмом: откладывает яйца в гнезда других птиц, и выведшийся кукушонок выбрасывает яйца или птенцов хозяина гнезда.

### ОТРЯД ПОПУГАИ (PSITTACI)

Этот отряд содержит более трехсот видов ярко окрашенных тропических птиц с лазательными ногами и массивным, загнутым крючком клювом, верхняя половина которого подвижно соединена с черепом. Особенно многочисленны попугаи в тропической Америке (см. рис. 182<sub>10,11</sub>).

Типичные представители: крупные длиннохвостые американские *ара* (Ara), особенно часто содержащийся в неволе зеленый *амазонский попугай* (Amazona), хохлатые австралийские *какаду* (Cacatuidae), африканские *жако* (Psittacus), новозеландский *нестор* (Nestor), интересный тем, что на памяти европейцев из растительной птицы превратился в хищника, нападающего на овец и выклеивающего из них мясо; нелетающий новозеландский *совиный попугай* (Stringops).

### ОТРЯД КОЗОДОИ (CAPRIMULGI)

Ночные и сумеречные птицы с коротким клювом и широким разрезом рта, вокруг которого сильно развиты волосовидные перья. Кормятся насекомыми, схватывая их клювом на лету. Оперение мягкое, полет бесшумный; окраска серовато-бурая, напоминающая цвет почвы или коры. В СССР широко распространен *обыкновенный козодой* (Caprimulgus europaeus) (рис. 182<sub>17</sub>).

### ОТРЯД РАКШИ (CORACIAE)

Разнообразные по внешнему виду птицы, из которых в фауне СССР встречаются *щурки* (Merops), *сизоворонки* (Coracias) и *зимородки* (Alcedo) (рис. 182<sub>12-14</sub>). Окраска у всех очень яркая. *Золотистая щурка* (Merops apiaster), широко распространенная по южной части Союза, питается перепончатокрылыми насекомыми и представляет собой серьезного вредителя пчеловодства.

### ОТРЯД УДОДЫ (URURAE)

Птицы с длинным изогнутым клювом, оперение на затылке часто удлинено и образует хохол. Сюда относятся крупные тропические *птицы-носороги* (Bucconotes) (рис. 182<sub>18</sub>) и *удоды* с единственным в СССР видом — *обыкновенным удодом* (Uruba erops).

### ОТРЯД ДЛИННОКРЫЛЫЕ (MACROCHIRES)

К этому отряду относятся *стрижи* (Cypseli) и крошечные американские *колибри* (Trochilidae) (рис. 182<sub>15,16</sub>). И те и другие считаются лучшими летунами. Стрижи большую часть жизни проводят в воздухе, где они с визгом носятся за насекомыми. Колибри же, которых насчитывают около 300 видов, пользуются своими крыльями, чтобы трепыхаться на месте, пока клюв их погружен в венчик цветка, после чего они быстрым полетом перенесутся к новому цветку. У нас широко распространен *обыкновенный стриж* (Cypselus arus). В Юго-Восточной Азии обитают *стрижи-саланганы* (Collocalia), устраивающие гнезда из клейких и быстро застывающих выделений.

слонных желез. Эти гнезда употребляются в пищу под названием «ласточкиных гнезд».

### ОТРЯД ДЯТЛОВЫЕ (PICARIAE)

Этот отряд (рис. 182<sub>22-24</sub>) составляют главным образом *дятлы* (Picidae) и южноамериканские *туканы* (Rhamphastidae) — преимущественно тропические, яркоокрашенные птенцовые птицы с лазательными ногами и сильным клювом. У дятлов, питающихся главным образом насекомыми, которых они извлекают из коры деревьев, клюв прямой, в виде долота, а хвост состоит из упругих перьев, играющих роль пружины. У туканов, питающихся плодами, клюв достигает огромной величины, а перья хвоста имеют нормальное строение.

Кроме дятлов, в лесной зоне СССР широко распространена *вертишейка* (Lунх torquilla) — представитель особого семейства. Небольшого размера птица с перьями хвоста нормального строения; кормится главным образом муравьями.

### ОТРЯД ВОРОБЬИНЫЕ (PASSERES)

Воробьиные птицы составляют около 50% общего количества видов птиц; они принадлежат к 50 семействам и примерно 2600 родам. Характеризуются они четырехпальными ногами, причем I палец направлен назад, оперенной копчиковой железой и некоторыми особенностями строения черепа. Птенцы вылупляются беспомощными.

Воробьиные делятся на 2 подотряда: *одногласых* (Anisomyodi) и *разногласых* (Diastomyodi), отличающихся строением и расположением мышц гортани.

К одногласым относятся распространенные преимущественно в Южной Америке птицы, в частности *каменный петушок* (см. рис. 182<sub>26</sub>). К разногласым относятся все прочие воробьиные, которые в свою очередь делятся на *ложнопевчих* (Suboscines), куда относится австралийский *лирохвост* (Mepiuga), и на *настоящих певчих* (Oscines). Главнейшие семейства настоящих певчих следующие. *Врановые* (Corvidae), крупные и средних размеров птицы, чаще всеядные — ворона (см. рис. 182<sub>29</sub>), ворон, сорока, грач, сойка и др. *Скворцы* (Sturnidae), куда относятся, например, обыкновенный и розовый скворец (см. рис. 182<sub>30</sub>). *Вьюрковые* (Fringillidae) — преимущественно зерноядные птицы, как-то: снегирь, дубонос, щегол, чечетка, чечевица, чиж, зяблик, клест (рис. 182<sub>42</sub>). *Ткачиковые* (Proceidae), куда относятся наши воробьи и многочисленные африканские ткачики. *Овсянковые* (Emberizidae), объединяющие овсянок, пуночку, подорожника. *Жаворонки* (Alaudidae) — чаще степные и пустынные птицы, у которых задний палец с длинным прямым когтем (рис. 182<sub>43</sub>). *Трясогузковые* (Motacillidae), к которым относятся трясогузки (см. рис. 182<sub>39</sub>) и коньки. *Синицевые* (Paridae) — обычно древесные, оседлые птицы (см. рис. 182<sub>40</sub>), гнездящиеся в дуплах или, как ремез в свисающих ретортообразных гнездах. *Мухоловковые* (Muscicapidae) — мелкие древесные птички, чаще ловящие насекомых на лету (см. рис. 182<sub>32</sub>). *Славковые* (Sylviidae) — насекомоядные мелкие птички: славки (см. рис. 182<sub>33</sub>), пеночки и камышовки. *Дроздовые* (Turdidae), куда относятся многочисленные средней величины и мелкие птицы, в большинстве хорошо поющие, такие, как дрозды, соловьи, зорянки, горихвостки, чеканы (см. рис. 182<sub>35, 34</sub>). У всех птиц этого семейства плюсна спереди покрыта сплошной пластинкой, лишь в нижней части разделенной на щитки. *Ласточки* (Hirundinidae) — хорошо летающие насекомоядные птицы, берущие корм на лету. Наиболее широко распространены береговая ласточка, ласточка-касатка (см. рис. 182<sub>37</sub>) и городская ласточка.

За редкими исключениями, все воробьиные — очень полезные птицы, так как уничтожают огромное количество вредных насекомых и их личинок.

**Предки птиц.** Происхождение птиц от пресмыкающихся, в частности от древнейших архозавров, не вызывает сомнений. Особенно много сходных черт имеют птицы с динозаврами, для которых характерно передвижение на одних задних ногах, пневматический скелет, более сильное развитие на передних конечностях трех пальцев, длинные плюсневые кости, прочно соединенные как между собой, так и с редуцированными дистальными элементами предплюсны, мощные подвздошные кости и значительное число вторичных крестцовых позвонков. Далее, пояс задних конечностей птицеподобных динозавров очень походил на птичий тем,



Рис. 183. Археоптерикс. I, II, III — пальцы крыла (по Брэму)

налялись друг с другом и имели по длинному, направленному назад отростку, который был вытянут вдоль свободного края седлицной кости. Однако все известные динозавры имели черты специализации, отводящие их в сторону от предков птиц. В частности, все они были лишены ключиц. Поэтому прямых предков птиц следует искать не среди птицеподобных динозавров, а среди псевдозухий, давших начало динозаврам. Ближайшие предки птиц до сих пор не найдены. Однако едва ли можно сомневаться, что они вели древесный образ жизни, лишь прыгая с ветки на ветку, и как приспособление, чтобы держаться на ветвях, у них образовалась характерная птичья нога с задним пальцем, противопоставляющимся передним. У этих рептилий, как и у многих разнообразных форм из самых разнообразных групп позвоночных, должны были выработаться приспособления к удлинению прыжков путем планирования и развиваться крыловые перепонки, располагающиеся между плечом и предплечьем и между плечом и боками тела, как это имеется и у современных птиц. Кроме того,

весьма возможно, что такие рептильные предки птиц были покрыты чешуями, достигавшими особенно больших размеров на конечностях и хвосте, что должно было сильно увеличить поверхность тела. В дальнейшем эти чешуи могли еще сильнее удлиниться и путем расщепления своих боковых частей превратиться в перья.

**Археоптерикс.** Археоптерикс (рис. 183), известный лишь по трем экземплярам из верхнеюрских отложений, был уже птицей: тело его было покрыто перьями, передние конечности видоизменены в крылья, лопатки — саблевидные, ключицы срослись в дужку, а таз и особенно задние конечности — типичного птичьего строения со сросшейся цевкой и четырьмя пальцами, из которых три направлены вперед и один — назад. Присутствие перьев указывает на постоянную температуру тела. Однако наряду с этим архе-

оптерикс обладал рядом рептильных черт, из которых главнейшими являются длинный хвост, содержащий около двадцати позвонков амфицельного типа, несращенные грудные позвонки, слабая грудина без киля, непневматические кости, брюшные ребра, отсутствие клюва, наличие на челюстях зубов, направленное назад (а не вниз) затылочное отверстие и мышелок. Три пальца передних конечностей были свободны, содержали по несколько фаланг и заканчивались когтями. Ребра археоптерикса имели одну головку и были лишены крючковидных отростков, свойственных огромному большинству современных птиц.

По всей вероятности, археоптерикс был древесным существом и еще не обладал способностью летать постоянно, а пользовался своими крыльями и длинным хвостом для того, чтобы перепархивать планирующим полетом с ветки на ветку. Свободные же пальцы передних конечностей, вооруженные когтями, должны были помогать ему лазать по деревьям.

**Птицы мелового периода.** Известны главным образом по хорошо сохранившимся остаткам *гесперорниса* (*Hesperornis regalis*) и *ихтиорниса* (*Ichthyornis victor*). Это были довольно типичные птицы. Однако птицы мелового периода имели на челюстях многочисленные мелкие зубы, а головной мозг их, сравнительно с современными птицами, был очень мал. Ихтиорнис представлял собой, по-видимому, хорошего летуна, о чем свидетельствуют большие крылья и мощная грудина с высоким килем. Гесперорнис же не имел киля и был совсем лишен крыльев, от которых у него оставалась лишь рудиментарная плечевая кость. Он вел водный образ жизни, плавая при помощи задних конечностей, все четыре пальца которых были направлены вперед.

**Кайнозойские птицы.** С началом третичного времени происходят резкие изменения в фауне птиц. Число видов птиц сильно увеличивается и преобладание получают формы, укладываемые уже в современные отряды и семейства. В дальнейшем фауна птиц приобретает все большее сходство с современной.

Расцвет птиц в кайнозой совпадает с пышным расцветом в эту эру покрытосеменных растений и насекомых. Явление это не случайно: насекомые и их личинки вместе с семенами и плодами покрытосеменных составляют основную пищу большинства птиц, в частности огромного отряда воробьиных.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ (ВКЛЮЧАЯ ИСКОПАЕМЫЕ ГРУППЫ)

##### Класс 5. Птицы (*Aves*)

+ Подкласс I. Ящерохвостые (*Saururae*, или *Archaeornithes*)

Подкласс II. Веерохвостые (*Ornithurae*, или *Neornithes*).

+ Надотряд 1. Зубатые птицы (*Odontognathae*).

Надотряд 2. Бескилевые (*Ratitae*, или *Gradientes*).

Надотряд 3. Пингвины (*Impennes*, или *Natantes*).

Надотряд 4. Килевые (*Carinatae*, или *Volantes*).

#### ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ

**Условия существования и распространение.** Завоевание птицами воздушной среды открыло огромные возможности для распространения по земному шару этого класса позвоночных животных. Полет сделал доступными те пищевые ресурсы, которые были совершенно недостижимы для других наземных животных, помог спастись от опасностей, грозящих гибелью. Птицы способны собирать корм с тонких ветвей, неприступных скал, добывать его из воды на просторах океанов и, наконец, в воздухе. Словом, повсюду и во всех ярусах, кроме подземного. Наряду с этим полет освободил птиц от многих зависимостей, которые испытывают на себе другие позвоночные животные. В поисках пищи птицы могут преодолевать огромные

пространства, и места кормежки не обязательно связаны у них с местами отдыха и размножения. Так, *стриж* в поисках корма пролетает до 1000 км в один день, собирая корм нередко в десятках километров от гнезда. *Саджа* в пустынях Центральной Азии летает на водопой дважды в день также за десятки километров от гнезда. Полет заменил птицам и постоянные убежища: отдыхая на деревьях или скалах, птицы, в случае опасности, могут сейчас же подняться в воздух.

Высокий уровень обмена веществ, с которым связана высокая и постоянная температура тела, наряду с совершенным полетом привел к исключению широкому распространению птиц. Ни один класс позвоночных не обладает таким обширным ареалом. От Северного полюса (близ которого птиц наблюдала советская экспедиция) до Антарктики, где гнездятся пингвины, — всюду можно встретить птиц. Они живут на высоте свыше 7000 м в Гималаях, в самых безводных районах пустынь Сахары и Гоби, их можно встретить на океанических островах, где нет других позвоночных, и во время глубокой арктической ночи в Центральном полярном бассейне. Словом, всюду, где есть хотя бы минимальные условия для жизни.

Количество видов птиц, конечно, не одинаково в приполярных областях и в тропиках; чем разнообразнее условия существования, тем больше встречается видов. Однако в тех странах, где число видов невелико, количество особей, как правило, бывает очень значительно. Подтверждением этого могут служить птичьи базары Крайнего Севера, в состав которых входят лишь несколько видов, число же особей огромно. Напротив, в тропиках, с их поразительным разнообразием форм, многие виды бывают очень редкими.

Может показаться, что для птиц, обладающих таким совершенным способом перемещения и высоким обменом, физические преграды не имеют значения и что, следовательно, среди птиц должно встречаться большое количество очень широко распространенных форм. Однако на самом деле это не так. Жизнь представителей каждого вида зависит от условий данного места, и большинство живет в строго определенном районе. Весьма характерная для птиц привязанность к определенным местам обитания обеспечивается именно большими возможностями передвижения, так как только полет может привести улетающую иногда за тысячи километров птицу обратно в район ее гнездования.

**Полет и другие способы передвижения.** Все строение птиц, как мы видели, приспособлено к полету.

П о л е т имеет важнейшее значение и в экологии птиц. Лишь немногие птицы — пингвины и страусовые и отдельные виды из других групп утратили способность летать, например, *совиный попугай*, некоторые *пастушки*, недавно истребленные *бескрылая гагарка*, голуби Маскаренских островов — *дронт*, *пустынный* и некоторые др.

Основной орган, при помощи которого совершается полет, — крыло. Вследствие особенностей расположения и формы маховых перьев верхняя поверхность крыла выпуклая, нижняя — вогнутая. Благодаря этому при подъеме крыла воздух легко стекает с него, при опускании же под сводом крыла образуется вихреобразное движение воздуха, толкающее птицу вверх. Но передний и задний края крыла не одинаковой толщины и плотности: передний, поддержанный костями, утолщенный и уплотненный, задний же — тонкий и эластичный, поэтому он загибается несколько вверх при опускании крыла, в результате чего получается давление вперед. Таким образом, при ритмическом поднятии и опускании крыльев птица не только удерживается в воздухе, но получает еще и поступательное движение. На этом основан наиболее широко распространенный тип полета птиц — *машущий полет* (гребной полет, как называет его ряд авторов). Насколько он разнообразен, можно судить по тому, что так летает и *ворона*, относительно медленно и спокойно машущая крыльями, и порхающий *воробей*, и трепещущая в воздухе *пустельга*, и стрелой проносящаяся *ласточка*.

ка, и свечой взлетающий *фазан*, и как бы ныряющий в воздухе *дятел*. И быстрота перемещения этих птиц в воздухе, и характер полета, и относительная величина и форма их крыльев — все различно. Вполне понятно поэтому, что неоднократно пытались разделить машущий полет на ряд более дробных типов. Однако попытки эти весьма противоречивы, и более или менее общепринятой классификации еще не существует.

Второй основной тип полета — парящий. В противоположность машущему полету источник энергии в данном случае лежит вне птицы — в энергии движущегося воздуха. Птица с распростертыми крыльями (так она их держит при парении), если бы воздух был недвижим, должна была бы непрерывно падать вниз. Однако вследствие того, что окружающий ее воздух движется вверх, птица может в зависимости от силы восходящего тока или сохранять высоту своего полета, или подниматься еще выше. Различают статическое и динамическое парения.

Статическое парение представляет собой более простое явление и характерно в основном для крупных материковых птиц с широкими закругленными на концах крыльями, например, для *настоящих* и *американских грифов*, для *марбу*. Это связано как со свойствами материковых воздушных течений, характеризующихся равномерными вертикальными перемещениями, так и с биологическими особенностями указанных птиц, питающихся падалью. Для отыскания своей редкой добычи им приходится часами парить в высоте и перемещаться на большое расстояние. Найдя же падаль, они опускаются к ней, подолгу, доотвала насыщаются и отдыхают, частично переваривая пищу. Уже давно было подмечено, что в жарких пустынях *грифы* начинают свой парящий полет спустя некоторое время после восхода солнца, когда остывший за ночь воздух нагревается и устанавливаются восходящие воздушные токи.

Динамическое парение свойственно преимущественно океаническим птицам, имеющим длинные и узкие крылья: *альбатросам*, *буревестникам*. Оно основано на использовании различия в скорости двух потоков воздуха, причем птица приобретает энергию движения, переходя кругами из потока с одной скоростью в поток с другой скоростью, чаще же использует неравномерность в силе и направлении ветра, использует пульсации воздуха. Эти местные движения воздуха — пульсации и завихрения — крайне характерны для атмосферы над обширными водными пространствами и всегда существуют здесь, даже при ничтожном ветре. Вместе с тем океанические птицы, питающиеся относительно небольшими морскими организмами, должны часто спускаться к поверхности воды, чтобы схватить добычу, затем вновь подняться и опять опуститься, а парящий полет такого типа нуждается именно в пульсации воздуха.

Быстрота, с которой птицы летают, весьма различна, она меняется в зависимости от тех или иных условий. Скорость длительного полета *голубя* меняется от 20 до 60 км в час; он способен летать с этой скоростью 500—600 км. *Сокол-сапсан* при преследовании добычи по прямой линии летит со скоростью около 65 км в час, но, бросаясь на добычу с высоты, он развивает скорость до 100 км в час. Средняя скорость у *уток* около 60—70 км в час; у *ласточки* 40—45, у *вороны* 25—30; у *скворца* до 45; у *серой куропатки* до 40.

Другие способы движения птиц весьма разнообразны. Широко применяется условное подразделение птиц на древесных, наземных и водных, указывающее на известные различия между ними в отношении не только среды обитания, но и способа движения. Для древесных птиц, помимо полета, характерно еще лазанье по ветвям и стволам деревьев, для наземных — хождение и бег, для водных — плавание и ныряние.

Лазанье по ветвям деревьев представляет собой, по-видимому, изначальную форму передвижения птиц. Так должны были передвигаться непосредственные предки птиц из пресмыкающихся, так, несомненно, передвигался в основном *археоптерикс*, обладающий лишь слабой способностью

к полету, так передвигается еще не летающий птенец *гоацина*, обхватывающий ветки пальцами ног и помогающий себе в лазании передними конечностями, которые снабжены относительно хорошо развитыми пальцами (рис. 184). Несомненно, как приспособление к такому передвижению сложилась типичная нога птицы с тремя пальцами, направленными вперед, и одним, обращенным назад, — для обхватывания веток. В процессе дальнейшей специализации выработалась так называемая *лазательная нога*. Она имеет мощные пальцы, из которых два обращены вперед, а два — назад, укороченные голень и цевку и способна совершать отводящие и до известной степени вращательные движения. *Попугаи* при помощи таких лап превосходно лазают по тонким качающимся ветвям густого тропического леса. Держась за одну ветку лапой, они цепляются своим коротким толстым клювом, загнутым на конце, за другую ветку, подтягиваются к ней и хватают ее другой лапой. Совсем иначе пользуются лапами, как уже указывалось, *дятлы*, которые передвигаются по стволам скачками, впиваясь в кору острыми когтями. Но наиболее цепкими лапами обладают *стрижи*. Нога у них чрезвычайно короткая, все четыре снабженных острыми когтями пальца направлены вперед; ими птицы могут только цепляться за шероховатости скал, стен, древесных стволов. Собственно говоря, для передвижения лапы стригам почти не служат, а на горизонтальной плоскости они вообще не могут передвигаться из-за коротких ног и очень длинных крыльев. Чтобы взлететь, они должны «упасть» в воздух.

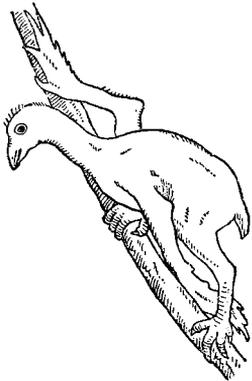


Рис. 184. Лазяющий птенец гоацина

Х о ж д е н и е и б е г — способы передвижения по земле, свойственные почти всем птицам. Исключение представляют *стрижи*, которые на земле совершенно беспомощны, а также *гагары* и *поганки*, могущие лишь ползать по субстрату и при сидении опирающиеся не на пальцы, а на всю плюсну. Однако степень совершенства в использовании ног для передвижения по суше у разных групп птиц весьма различна. Большинство древесных птиц — *дятлы*, очень многие древесные и кустарниковые воробьиные, особенно мелкие, в частности *воробы*, могут довольно быстро передвигаться по земле частыми скачками, прыгая. Многие водоплавающие птицы ходят плохо, причем для грузных птиц из этой группы характерна походка вперевалку, например, для *гусей*. Хорошо ходят лишь болотные и строго наземные птицы. Как пример первых укажем многих *куликов*, *цапель*, *аистов*. Для них характерны высокие ноги с длинными тонкими пальцами. Настоящий бег свойствен немногим птицам из этой группы, например, некоторым *куликам*. Очень своеобразны в этом отношении южноамериканские *яканы*, или *парры*, быстро бегающие на своих высоких ногах с длиннейшими пальцами по густой водной растительности, покрывающей зеркало стоячих водоемов. Но лучшие бегуны — это живущие в степях и пустынях *страусы* и *дрофы*. *Африканский страус*, например, на небольшом расстоянии опережает скаковую лошадь, а *эму* может бежать со скоростью 31 км в час. Для этих птиц характерны длинные, сильные ноги с короткими, широкими пальцами, причем задний палец может отсутствовать, а у *африканского страуса* (лучшего бегуна) всего два направленных вперед пальца (единственный случай среди птиц).

П л а в а н и е и н ы р ь я н и е свойственны очень многим птицам, в частности, плавание — почти всем птицам, добывающим свою пищу из воды. Как исключение заслуживает внимания *скопа* — хищник, питающийся исключительно рыбой, не умеющий плавать и выхватывающий свою добычу из воды с налету. То же относится и к *орланам*, местами кормящимся главным образом рыбой. Лучше всего плавают и ныряют *гагары*, *поганки*, *бак-*

260

ланы, в особенности же пингвины, скорость передвижения которых под водой достигает 10 м в секунду.

Из водоплавающих птиц могут быть выделены две экологические группы в зависимости от того, перешли они к водной жизни с воздуха или с берега. Первые, типичными представителями которых являются *буревестники*, *олуши*, *крачки*, если нужно нырнуть, с воздуха камнем бросаются в воду (рис. 185). Представители другой группы обычно постепенно входят в воду и, когда уже не могут достать дна ногами, садятся на нее. Ныряют они не с воздуха, а с воды. Ныряние у них достигает еще большего совершенства (на глубину до 10 м), и двигаются они под водой (*гагары*, *крохали*) главным образом при помощи ног, лишь изредка загребая полуразвернутыми крыльями. Под водой они могут находиться до двух минут. О том, как шло постепенное приспособление этой группы к плаванию и нырянию, можно составить себе представление из следующего экологического ряда: 1) *кулик-сорока* идет глубоко в воду и при случае плавает, но лишен плавательных перепонок; 2) *кулик-плавунчик* постоянно садится на воду и имеет уже кожные оторочки на пальцах; 3) *утки* плавают хорошо, сидя глубоко в воде, и имеют укороченные бедра и настоящие плавательные перепонки, но, как правило, еще не ныряют; 4) *нырки* плавают еще лучше и сидят глубоко в воде, постоянно ныряют, но летают плохо; 5) *гагары* и *поганки* плавают и ныряют еще лучше, летают же неохотно и плохо. Откуда проникли в воду предки *пингвинов* — не ясно.

**Цикличность.** Смена периодов покоя периодами активности у птиц уже не связана непосредственно с условиями влажности или температуры, как у земноводных и пресмыкающихся. Она определяется главным образом возможностью добывать корм.

Суточная цикличность. Подавляющее количество птиц руководствуется при добывании корма зрением и питается растительными кормами или дневными животными. В связи с этим громадное большинство птиц — строго дневные животные, засыпающие с заходом и просыпающиеся с восходом солнца. В связи с изменением продолжительности светового дня меняется и время суточной активности (рис. 186). Сравнительно немногие птицы, кормящиеся ночными животными, активны ночью или в сумерки; при отыскании добычи они руководствуются не только зрением, но и слухом или осязанием. К ночным птицам относятся все *совы*, за исключением *белой совы*, *березовой совы* и *воробьиного сыщика*. Однако все совы видят и днем. Приспособления к ночному образу жизни выражаются у сов в устройстве их глаз, которые очень велики, с сильно вытянутой продольной осью и особым строением сетчатки; в исключительно хорошо развитом органе слуха, имеющем большое слуховое отверстие, ограниченное сзади особой кожной складкой; в мягком оперении, благодаря которому полет сов совершенно бесшумен, что дает им возможность лучше использовать слух и бесшумно подлетать к добыче, и в буровато-серой окраске, скрывающей птицу при ночном освещении (исключение — белая сова — дневная птица, оперение которой гармонирует со снегом). К ночным птицам относятся и многие *цапли*, *совиный попугай*, *киви*, ряд *куликов*, *буревестников* и *козодоев*. Сумеречных птиц много больше и притом из разных отрядов, из них в пределах СССР наиболее типичные — *козодои*. Суточный ритм птиц сильно меняется в период размножения, когда самцы многих дневных видов поют



Рис. 185. Ныряющая олуша; пример птицы, ныряющей с разлета

чуть ли не круглые сутки, и во время перелета, который совершается ночью и многими строго дневными птицами.

Сезонная цикличность у птиц также носит иной характер, чем у представителей других классов наземных позвоночных. Птицы при наступлении неблагоприятного по кормовым условиям времени года не снижают жизнедеятельности и не впадают в спячку, как многие животные, а, напротив, реагируют повышенной деятельностью. К наиболее ярким выражениям этого явления относятся сезонные перелеты, или миграции, птиц.

**Перелеты птиц**, таким образом, представляют собой биологическое приспособление, позволяющее большому числу видов обитать в тех

местах, которые пригодны для их существования только часть времени года. В этом отношении биологическое значение перелетов можно сравнить со спячкой других животных.

Птицы, находящие благоприятные условия существования в данной местности в течение всего года, называются оседлыми. К ним относится у нас большинство *дятлов, синиц и тетеревиных (глухарь, тетерев, белая куропатка, рябчик)*. Перемещение таких птиц носит местный характер и не имеет определенной географической направленности. Так, *рябчик* на зиму перемещается из глухих лесов в речные долины и мелколесье.

Другие — кочующие виды птиц в зимнее время перемещаются более широко, обычно сдвигаясь в южные районы ареала. Однако районы летнего и зимнего обитания у них частич-

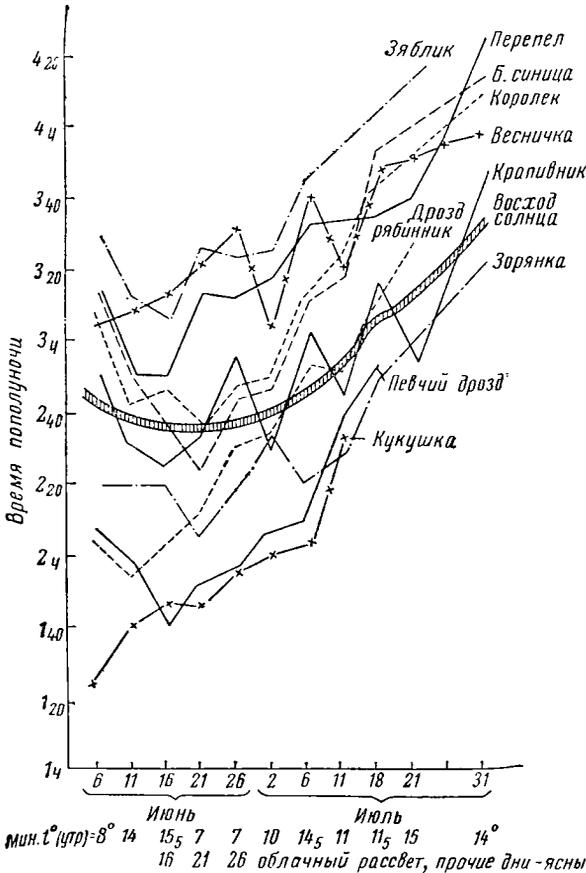


Рис. 186. Зависимость активности птиц от продолжительности светового дня

но совпадают или хотя бы соприкасаются. Подобное явление имеет место, например, у *снегирей, чечеток*, многих *овсянок* и т. д. Кочующими оказываются многие виды птиц в тропиках, где засушливые периоды чередуются с дождливыми.

Наконец, огромное количество видов птиц северных и умеренных широт относится к группе перелетных птиц. У них области гнездования и зимовок отделены значительным пространством, через которое птицы лишь пролетают, не задерживаясь на длительный период.

Все три группы птиц связаны полным рядом переходов. Даже один и тот же вид птицы в одном районе может быть оседлым, а в другом — кочующим или перелетным. Так, *серая ворона* в южных частях своего ареала — типичная оседлая птица, в центральных и западных — кочующая, а на севере — настоящая перелетная. Также в различные по климатическим ус-

ловиям и кормовым возможностям годы птицы могут быть то оседлыми, то перелетными. Например, в годы урожая рябины и можжевельника *дрозды-рябинники* остаются зимовать под Москвой, в годы неурожая этих кормов — улетают. Многие *утки* зимуют в средней полосе в те годы, когда водоемы, хотя бы частично, не покрываются льдом.

Направление перелетов зависит от расположения мест гнездовья и мест зимовок. Однако далеко не всегда птица летит по кратчайшему пути. Перелет, как правило, совершается по наиболее благоприятным для данного вида местам в отношении питания, отдыха, безопасности. Водоплавающие птицы чаще всего совершают перелет вдоль речных бассейнов или побережий.

Наземные птицы обычно летят более широким фронтом. Обширные горные массивы нередко вызывают обходные движения птиц. Так как район зимовок может быть меньше, чем район гнездовья, то по мере приближения к местам зимовок все более концентрируются стаи пролетных птиц. Все это создает видимость строго определенных пролетных путей.

В связи с широтным изменением климата общее направление перелетов — с севера на юг. Однако благоприятные для зимовки места не обязательно расположены на юге от гнездовья. Большинство европейских птиц движется осенью на юго-запад или запад. Так, Англия с ее мягким климатом — место зимовок многих *воробьиных*, *чибисов*, *вальдишников* и ряда других птиц.

Напротив, птицы, гнездящиеся в Заенсейской Сибири, летят, как правило, на юго-восток, огибая горы и пустыни Центральной Азии. Наконец, такие виды, как *чернозобая гагара*, гнездящаяся в тундрах Сибири, летят сначала на север, к Ледовитому океану, а затем вдоль побережья на запад и далее — на юго-запад.

Скорость перелета определяется как скоростью полета птицы, так и продолжительностью остановок. Величина эта очень изменчива на различных участках перелетных путей даже у птиц одного и того же вида. Кроме того, скорость перелета весной обычно больше, чем осенью. *Кукушки* двигаются весной в среднем со скоростью 80 км в день, а осенью — около 30 км в день; *грачи* в марте делают около 55 км в день. Значительные водные пространства большинство птиц преодолевает без остановок. Так, через Средиземное море птицы, как правило, перелетают за 6—8 часов, преодолевая расстояние 300—500 км. Известны случаи, когда *вальдишны* покрывали за одну ночь расстояние 400—600 км. Еще более длительные и, видимо, безостановочные перелеты протяженностью в 3200 км совершают *ржанки*, гнездящиеся на Аляске и в Северо-Восточной Сибири, а зимующие на Гавайских островах.

Высота полета также связана с особенностью биологии вида. Крупные хищники летят на высоте около 1000 м, редко выше. На высоту до 3000 м поднимаются иногда стаи перелетных *журавлей*. Мелкие птицы нормально летят на высоте до 300 м, нередко совершая перелет над самой землей. Наконец, некоторые птицы — *коростель*, *лысуха* — проходят значительную часть пути пешком. Такие морские птицы, как *кайры*, во время перелета проплывают большую часть расстояния по воде.

Места зимовок птиц весьма различны. На территории СССР массовые зимовки *уток*, *гусей*, *лебедей* и других водоплавающих птиц расположены на юго-западном и юго-восточном побережье Каспийского моря. Для охраны и изучения зимующих птиц специально созданы Кызылагачский и Гасан-Кулийский заповедники. В Ширванской, Муганской и Сальянских степях Закавказья зимуют *дрофы*, *стрепеты*, *жаворонки*. В Талыше собираются на зимовку *скворцы*, *дрозды* и многие другие птицы. Большое количество водоплавающих птиц проводит зиму в Средиземноморье. Некоторые виды, например *ласточки*, летят еще дальше — в Южную Африку. Большие зимовки птиц Восточной Сибири расположены в Юго-Восточном Китае, Бирме и Индии. Восточносибирский *веретенник* зимует в Новой Зеландии

и Тасмании, проделывая путь в 12—15 тыс. км. Столь же большой путь преодолевает *колючехвостый стриж* из Восточной Сибири; постепенно передвигаясь к югу, он в августе — сентябре бывает в Восточном Китае, в декабре появляется в Австралии, в феврале — в Тасмании, а к концу марта направляется в обратный путь.

Отлет и возвращение птиц определяются возможностью добывать корм. Образование первых проталин создает условия для появления *грачей*; значительные бесснежные пространства — для *жаворонков*, *скворцов* и *зябликов*. Вскрытием рек определяется появление водоплавающих птиц. При появлении насекомых начинают прилетать насекомоядные птицы. Однако перелеты птиц — не простая реакция организма на ухудшающиеся кормовые условия; если бы это было так, многие птицы, начав в это время перелет, не успели бы достигнуть мест с благоприятными условиями. У птиц как приспособление исторически выработался перелетный инстинкт. Он проявляется у различных видов как реакция на те или иные внешние раздражители — сигналы. Такими сигналами могут быть укорочение или удлинение светового дня, понижение температуры, появление желтых листьев и т. п. Это явление приобретает особую сложность у птиц, совершающих дальние перелеты. *Ласточки* или *стрижи* выработали реакцию на сложную сумму стимуляторов, поскольку во время их перелета с севера на юг и особенно обратно они должны быть на всем пути обеспечены условиями, пригодными для их существования.

При изучении перелетов птиц, как и других сторон биологии, большую роль сыграл метод кольцевания птиц, широко применяемый во многих государствах, в том числе и в СССР. Этот метод состоит в том, что производят массовый отлов птиц на местах гнездовья, зимовок или на путях пролета. На ногу каждой птицы надевают легкое кольцо с номером, после чего птицу выпускают. При повторных поимках окольцованных птиц по номеру на кольцо можно установить направление перелета, скорость его, продолжительность жизни птицы в природе и т. п. О всех случаях нахождения окольцованных птиц необходимо сообщать в Центральное бюро кольцевания в Москве.

В настоящее время для изучения перелетов птиц применяют также радиолокаторы и транзисторную радиоаппаратуру. Маленькие передатчики прикрепляют к птицам, и поступающие от передатчиков сигналы принимают специальные наземные радиостанции.

**Питание.** Экология птиц в значительной степени определяется характером корма и способом его добывания. Корм в первую очередь определяет размещение видов по местам обитания. Кормовые условия служат первопричиной сложного явления перелетов. Обилие или недостаток пищи вызывают изменение плодовитости. Условия питания определяют и географическое распространение птиц.

Птицы в связи с их энергичным обменом потребляют очень много корма. Особенно много пищи требуется мелким птицам, поскольку у них велика теплоотдача из-за относительно большой поверхности тела. Так, *желтоголовый королек* весом в 5,6—6,5 г съедает за сутки количество сухого вещества, равное по весу 28% веса тела; *скворец* — около 12%; *степной сыч* — около 8%. Пищеварение у птиц происходит чрезвычайно быстро, особенно быстро усваиваются мясо, плоды, в том числе ягоды.

Кормятся птицы самой различной животной и растительной пищей. Среди них имеются и узкоспециализированные виды, и поедающие весьма разнообразное корма, вплоть до почти всеядных птиц, как ворона. Однако всеядных видов довольно мало. Примерами противоположной крайности могут служить *клесты*, питающиеся почти исключительно семенами хвойных деревьев (ели, сосны и лиственницы) и ими же выкармливающие своих птенцов; *зимородок*, употребляющий в пищу лишь мелкую рыбешку; *грифы*, питающиеся только трупами зверей; *колибри*, извлекающие из венчиков цветков мельчайших насекомых вместе с нектаром. Конечно, на многих

чертах строения животного сказывается его способ питания; например, *грифы* только благодаря своим мощным крыльям, позволяющим им облетать огромные пространства, могут находить свою редкую добычу; *колибри* только благодаря способности висеть в воздухе на трепещущих крыльях могут вводить клюв в венчик цветка и т. д., но ни на одном органе птицы это не отразилось столь сильно, как на строении клюва. Это понятно, так как клюв (в некоторых случаях совместно с языком) служит у птиц единственным органом добывания пищи, и только у хищных (дневных и сов) эту функцию обычно несут и мощные лапы с сильными когтями, которыми они хватают свою жертву.

Клюв птицы в связи с разнообразием пищи и способом ее добывания имеет чрезвычайно разнообразное строение (см. рис. 181 и 182).

Исходя из объектов питания, среди птиц условно можно выделить несколько основных групп: хищные, трупоядные, рыбаодные, насекомоядные, зерноядные и плодоядные.

**Хищные птицы** питаются в основном или даже исключительно птицами и млекопитающими. К ним относится огромное большинство представителей отрядов *дневных хищных* и *сов*. Из воробьиных птиц хищнический образ жизни ведут *сорокопуды*, питающиеся наряду с насекомыми мелкими птичками и зверьками. Заслуживает внимания, что клюв *сорокопудов* очень похож на клюв настоящей хищной птицы, загнут на конце и даже несет, как у соколов, предвершинный зубец. С другой стороны, мелкие соколы, в частности *кобчик*, охотно поедают крупных насекомых, и местами саранчовые составляют их основную пищу. Всецело на питание перепончатокрыльями перешел *осоед* (*Pernis arivovus*) — птица из отряда дневных хищников, передняя часть головы которой покрыта плотными, чешуевидными перьями, защищающими от жала насекомых. Есть среди хищных и такие, которые питаются змеями. Таков африканский *секретарь*, имеющий очень длинные ноги, которые предохраняют его тело от укусов змей и которыми он растаптывает добычу. Заслуживает внимания, что южноамериканская *кариама*, относящаяся к другому отряду, но тоже питающаяся в основном змеями, имеет поразительное конвергентное сходство с секретарем, в частности длинные ноги, загнутый крючком короткий клюв.

Трупоядные могут быть выделены особо. Типичные представители ее *грифы*, *стервятники*, *кондоры* — отряд дневных хищников. К трупоядным же относится африканский аист *марабу*, имеющий, как и грифы, голую голову и шею и огромный зоб, переваривающий даже крупные кости. Падалью питаются и некоторые *орлы*, *вороны*, *буревестники*, но для них это не основная пища и особых приспособлений для ее пожирания у них нет.

**Рыбаодные птицы** — большая группа, очень разнородная по систематическому положению ее представителей. К ней относятся *пингины*, *гагары*, *поганки*, *пеликаны*, *бакланы*, большинство *чаек*, *цапли*, *крохали* из гусиных, *скопы* и некоторые *орланы*. Из приспособлений для питания рыбой заслуживают особого внимания следующие. У *пингинов* язык и небо сплошь усеяны большими направленными назад роговыми сосочками, помогающими птице не только удерживать свою скользкую добычу, но и направлять ее головой вперед при заглатывании. Огромный кожистый мешок под широко раздвигающимися половинками нижней челюсти *пеликанов* служит им как бы сачком при ловле рыбы. *Водорез* (близок к чайкам) имеет длинный, сжатый с боков клюв, нижняя половина которого значительно длиннее верхней; быстро летая над водой с открытым клювом и опущенной в воду нижней половиной его, он как бы «выпахивает» рыбу. У *крохалей* острые зубцы по краям клюва помогают им удерживать скользкую рыбу, а у *скопы* для тех же целей служат острые шипики, которыми усажены подошвы лап и острые округлые в сечении когти. Заслуживает внимания, что у *скопы*, камнем падающей в воду за своей добычей, оперение на нижней части тела очень плотное и на голени отсутствуют длинные рыхлые перья — «штаны», свойственные прочим представителям отряда дневных хищников.

Насекомоядные птицы — это *щурки, козодои, стрижи*, отчасти *дятлы*, очень многие воробьиные (*ласточки, пищухи, мухоловки, трясогузки*), а из отряда хищных — уже упомянутый *осоед*. Из них охотясь исключительно на лету *козодои, стрижи и ласточки* имеют очень короткий клюв и широкий расщеп рта, окаймленный рядом длинных щетинок, помогающих им при ловле насекомых. *Дятлы*, раздолбив кору дерева, вытягивают свой длиннейший язык и, запустив его в узкие ходы, проточенные в древесине насекомыми, накалывают их на острый, твердый конец языка, снабженный направленными назад зубчиками. Насекомыми в основном питаются также многие мелкие *кулики*.

Зерноядные птицы включают прежде всего обширное семейство *вьюрковых* (из воробьиных), хотя многие из них своих птенцов выкармливают насекомыми. Из всех птиц нашей фауны выделяются *клевты*, которые кормят птенцов измельченными семенами, являясь классическим представителем зерноядной группы. Их перекрещивающийся клюв превосходно приспособлен к лущению шишек. При этом *клевт-сосновик*, имеющий особенно мощный клюв, питается в основном семенами сосны, шишки которой отличаются крепостью, *белокрылый клевет*, имеющий слабый клюв, — семенами лиственницы, сидящими в сравнительно слабых шишках, а *клевт-еловик*, с клювом среднесильным — семенами ели, которая имеет средней крепости шишки. Таким образом, *клевты* не только специализировались на семенах хвойных, но отдельные виды их приспособились к питанию семенами определенных хвойных пород. Из других приспособлений к питанию семенами обращает на себя внимание огромный толстый клюв *дубоноса*, легко расклевывающего косточки вишен, которые составляют его излюбленную пищу. Основу питания многих куриных, в частности *серых куропаток* и *перепелов*, тоже составляют семена. Многие *голубиные* также питаются главным образом семенами, в том числе все наши представители этого отряда.

Плодоядные птицы, особенно многочисленные в тропических лесах, представлены главным образом *попугаями, туканами*, огромные клювы которых помогают им склевывать плоды с тонких ветвей, не выдерживающих тяжести тела птицы. Сюда же относится особая группа *плодоядных голубей*. Из хищных птиц, перешедших на питание плодами, интересен *грифовый орлан* (*Gyrohierax angolensis*), основную пищу которого составляют плоды пальмы определенного вида.

Однако многие птицы с трудом или даже совсем не укладываются в эти группы. Одни — потому, что занимают промежуточное положение (например *орлан-белохвост*, живя по берегам водоемов, питается главным образом рыбой, в открытой степи — зайцами и повсеместно — падалью, многие мелкие воробьиные в одинаковой степени питаются и насекомыми, и семенами; *скворцы* летом питаются преимущественно насекомыми, осенью и на зимовках — плодами); другие — потому, что питание их своеобразно. Так, *утки* питаются преимущественно мелкими растительными и животными организмами, отцеживая их из ила сквозь роговые пластинки, сидящие по краям их клюва, пищу некоторых *чистиковых* и *чаек* составляет мелкий морской планктон; *попугай-лори* при помощи языка, снабженного на конце кисточкой щетинок, сосут цветочный нектар и т. д.

Запасы пищи делают различные птицы. *Сорокопуты* насаживают на шипы, колючки, обломанные веточки крупных насекомых, мелких птичек, мышей. *Кедровка*, вылущив из кедровых шишек семена — «орешки», набивает ими горловой мешок, расположенный под языком, и затем рассовывает эти орешки под корни деревьев, в трещины коры или в мох. Таким же образом поступает с желудями *сойка*. *Калифорнийский дятел* (*Melanerpes formicivorus*), питающийся желудями, делает в коре сосны ямки и вставляет в них по желудю, накапливая на одной сосне по 1000 желудей. *Синички-гаички* запихивают семена в щели коры, а *воробьиный сын* и другие мелкие совы затаскивают в дупла убитых птичек и зверьков.

**Размножение.** Основная особенность размножения птиц, в отличие

от нижестоящих яйцекладущих позвоночных, состоит в том, что все птицы проявляют заботу о потомстве. Птицы, отложив яйца, высиживают их, согревая теплом своего тела (исключение составляет несколько видов). При этом у подавляющего большинства видов яйца высиживаются в специально построенных убежищах — *гнездах*. Когда птенцы выклюнутся, родители не бросают их, как поступают с потомством низшие позвоночные, а более или менее продолжительное время выкармливают и воспитывают. Все эти биологические особенности и обеспечили птицам большой процент выживания молодняка, что позволило этому классу значительно снизить общую плодотворность.

**Вторичные половые признаки.** У целого ряда видов особи разного пола не отличаются или почти внешне не отличаются друг от друга, как *голуби*, *гуси*, *вороны*, многие *совы*. Но у еще большего числа птиц самцы отличаются от самок яркостью оперения и большими раз-

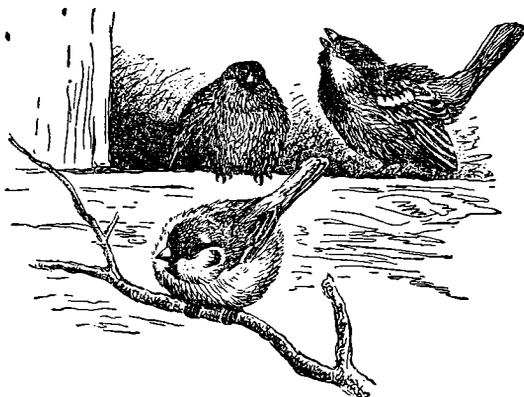


Рис. 187. Воробьи. Наверху — воробей городской (слева—самка, справа — самец); внизу — воробей деревенский (полевой)

мерами. При этом зачастую у одного вида половой диморфизм выражен очень резко, у близкого же к нему вида отсутствует; например, у *домового воробья* (*Passer domesticus*) самец сильно отличается от самки, а у *полевого* (*Passer montanus*) полы внешне не отличимы (рис. 187). У одних птиц самцы получают резко отличающийся от самок брачный наряд только на время спаривания (кулик *турухтан*, большинство *уток*), у других — на весь год (*фазан*, *тетерев*). Половые отличия могут выражаться не только в окраске, размерах, голосе, но и в наличии различного рода хохлов, воротников, кожистых и роговых выростов самой причудливой формы, свойственных самцу, но отсутствующих у самок. Однако из этого общего правила есть и исключения: так, у хищных птиц самки крупнее самцов, что особенно резко выражено у *ястребов*, а у распространенных преимущественно на севере СССР *куличков-плавунчиков* (*Phalaropus*) самки не только крупнее самцов, но и имеют несколько более яркую окраску. Среди птиц других стран имеется ряд подобных исключений. Как общее правило, если самцы отличаются от самок, то молодые птицы обоих полов ходят на самок. Из этого можно вывести заключение, что тусклая окраска самок более примитивна, чем яркая окраска самцов.

**Ток.** В период спаривания самцы проявляют половое возбуждение различного рода звуками, пением, характерными телодвижениями, часто сопровождаемыми дракой. Если это явление выражается особенно сильно, оно носит название тока, который может проявляться весьма различным образом. Например, ток *вальдишнепа*, получивший специальное название «тяги», состоит в том, что по вечерним и утренним зорям самцы летают, или «тянут», над лесными полянами, издавая характерные хоркающие звуки.

Самцы *бекасов* падают со значительной высоты с расправленным хвостом, и тонкие перья его, приводимые в колебательное движение воздухом, издают звук, напоминающий бляение овцы (рис. 188). Самцы *гагар* токуют на воде: они с криком быстро плывут, рассекая воду высоко поднятым телом, так что



Рис. 188. Брачный полет и «бляение» бекаса. S — начало спуска, S' — нижняя точка спуска, S'' — возвращение на исходную высоту

вода вокруг них пенится и за птицей остается широкий след. *Дятлы* громко стучат клювом о сухое дерево, выбивая «барабанную дробь», что они делают, впрочем, и вне времени спаривания, и т. д. Но особенно резко ток проявляется у ряда куриных, например, у *тетеревов* (*Lygurus tetrix*). Самцы их

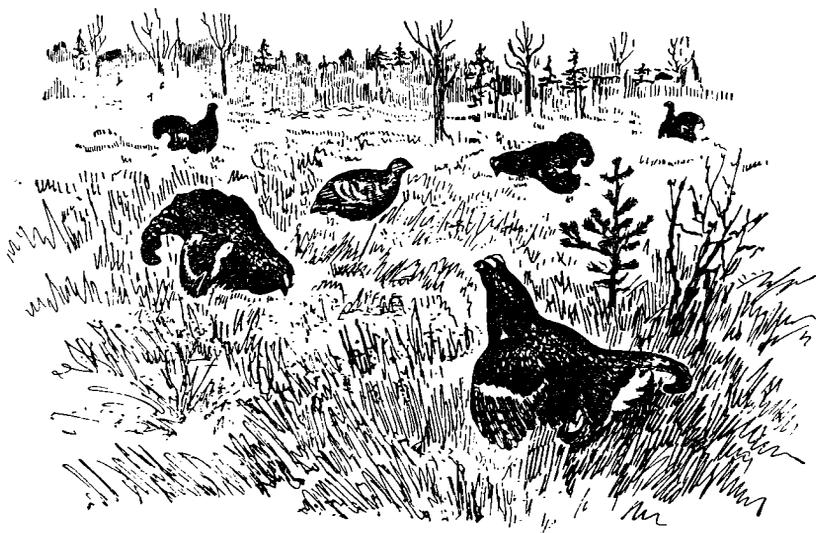


Рис. 189. Ток тетеревов

весной собираются большими партиями на особых токовищах, где принимают различные позы, подпрыгивают в воздух, чуфыкают, бормочут и ожесточенно дерутся между собой (рис. 189). Явление тока обычно рассматривают как своего рода ухаживание самца за самкой или как борьбу за нее. Вернее, это лишь своеобразное проявление полового возбуждения, так как оно часто имеет место и без наличия самок. Как правило, ток особенно хо-

рошо выражен у типичных полигамных птиц — *тетерева*, *глухаря*, *турухтана*.

Участие особей разных полов в заботе о потомстве. У полигамных птиц вся забота о потомстве — постройка гнезд, высиживание, воспитание молодых, лежит всецело на самках. У моногамов же самцы в различной мере помогают им: то в устройстве гнезда и выкармливании птенцов, то и в насиживании яиц; у многих же птиц самцы и самки в одинаковой мере заботятся о потомстве, а в исключительных случаях вся забота о потомстве лежит только на самцах. Среди наших птиц подобное явление наблюдается у *плавунчиков* и *трехперсток*.

Гнездовой участок. Из года в год птицы занимают один и тот же гнездовой участок, удерживаемый ими чрезвычайно стойко. Молодые птицы тоже, как правило, гнездятся в непосредственной близости от родного гнезда. Но все же степень привязанности разных птиц к своему гнездовому участку неодинакова и носит различный характер у моногамов и полигамов, гнездящихся колониально. В наиболее типичном виде отношение к гнездовому участку (место гнездовья с прилегающей кормовой территорией) выражено у воробьиных птиц. Здесь самец защищает его от других самцов того же вида, причем пение в данном случае, по-видимому, служит сигналом, указывающим, что участок занят, предупреждающим конкурентов и извещающим самку о присутствии самца. В результате всего этого гнездовые пары размещаются на известном минимальном расстоянии друг от друга, что прежде всего лучше обеспечивает им и их потомству питание.

Размеры гнездового участка весьма различны. Так, у *мухоловки-пеструшки* радиус гнездового участка обычно не превышает 40—50 м; у *горихвостки* — 50—70 м; *овсянки* — от 200 до 1000 м. Грачи летают за кормом для птенцов на расстояние от 100 до 8000 м. Размеры гнездового участка в зависимости от количества корма и характера местообитания могут значительно меняться. Этот вопрос имеет большое значение для оценки хозяйственного значения птиц и требует тщательного изучения.

Г н е з д а. Лишь очень немногие птицы совсем не устраивают гнезда, например, *чистики* (*Cerphus*), *кайры* (*Uria*), *гагарки* (*Alca*), откладывающие единственное яйцо прямо на голый карниз утеса или в щели скал, *крачки* (*Sterna*) и *кулички-песочники*, кладущие яйца кучкой среди гальки, *козодой* (*Carpodacus*), несущийся прямо на землю. Птиц, гнездо которых представляет собой простую ямку, не высланную или едва высланную сухой травой, довольно много. Таковы многие *кулики* и *куриные*. Целый ряд птиц гнездится в норах, которые либо вырывают они сами, например, *береговые ласточки* (*Riparia riparia*), *шурки* (*Merops*), *зимородки* (*Alcedo*); либо пользуются чужими норами, как *красные утки* (*Tadorna ferruginea*), живущие в скалах или в старых барсучьих и сурчиных норах. Иногда довольно искусные гнезда выют птицы и на земле. К таким птицам относятся *коньки* (*Anthus*), *жаворонки* (*Alauda*), *трясогузки* (*Motacilla*), но чаще гнезда устраиваются на деревьях. Из наших птиц, гнездящихся на деревьях, наиболее сложная постройка *синички-ремеза* (*Remiz pendulinus*), которая свивает из растительного пуха мягкие висячие гнезда с особым входом, так что все сооружение имеет форму реторты. Из тропических птиц особенного совершенства в этом отношении достигают *ткачи*, в частности африканские *общественные ткачи*, гнездящиеся большими колониями в общем сооружении, имеющем форму зонта, под которым помещаются отдельные висячие гнезда. Многие птицы гнездятся в дуплах деревьев, которые дятлы выдалбливают сами, другие же птицы пользуются или естественными дуплами или сделанными дятлами. Другие птицы строят свои гнезда из глины, например, *городские ласточки* (*Delichon urbica*) и *касатки* (*Hirundo rustica*). У среднеазиатской *рыжепоясничной ласточки* (*Hirundo daurica*) и *скальных поползней* (*Sitta neumayeri* и *Sitta tephronota*) гнезда представляют сложную постройку в виде полушария, от которого идет длинный коридор, при этом в некоторых случаях частицы глины склеиваются слюною; а *стрижи-саланганы* (*Colla-*

calia) почти все гнездо вылепляют из слюны, которая затвердевает в желатинообразную массу. Наконец, некоторые птицы, как *лысуха* (*Fulica atra*), *поганки* (*Podiceps*), сооружают плавучие гнезда, имеющие вид больших куч, из камыша и других растительных веществ. Своеобразны постройки и *сорных кур*, или *большеголов* (*Megarodii*): в противоположность другим птицам они не высидывают яйца, а зарывают их в почву (песок, рыхлая земля) или откладывают в кучи, сооруженные из различных растительных веществ. В обоих случаях яйца развиваются под влиянием либо солнечного тепла, либо теплоты вулканических сил Земли, тепло же, выделяемое от гниения растительных веществ, если и имеет значение, то, по-видимому, ничтожное.

В связи с характером местности и по иным причинам гнезда могут быть и несколько различными у одного и того же вида птиц. Так, *сокол-сапсан* в средней полосе СССР гнездится обычно на деревьях, в Средней Азии — на скалах, а в тундре — на земле.

Яйца. Как абсолютные, так и относительные размеры яиц, их форма, окраска и количество яиц, содержащихся в одной кладке, подвержены сильной изменчивости. Абсолютно самые крупные яйца имеет *африканский страус* (яйцо его по объему раз в 20 крупнее куриного), самые мелкие — *колибри*, несущие яйца с горошинку. Но относительно самые крупные яйца имеют *кулики*, а самые мелкие — *кукушки*. По форме яйца бывают кругло-овальными, как у *сов*, *дневных хищников*, *голубей* и других, удлинено-овальными — например у *гагары*, и грушевидными — у *куликов*, *чистиков*. При этом грушевидная форма яиц чистиков может иметь экологическое значение: эти птицы кладут яйца на узких карнизах, и тем не менее они не падают с них ни от резких движений родителей, ни от ветра, а лишь кружатся на месте. Белые яйца чаще откладываются птицами, гнездящимися не открыто. Но из этого правила много исключений. Например, *галка*, гнездящаяся в дуплах, норах, в обрывах, в человеческих постройках, имеет окрашенные яйца. Это объясняется тем, что все прочие вороновые гнездятся открыто, и лишь галка вторично перешла на закрытые гнезда. Хорошие примеры покровительственной окраски представляют яйца многих *куликов*, особенно *песочников* (*Calidris*). Их яйца, в основном бурого цвета, по которому рассеяны неправильные темные пятна, замечательно похожи на окружающую их гальку. Интересно, что песочники при приближении врага спешат сойти с яиц. А когда им приходится гнездиться в траве, то сперва наносят кучку гальки и уже на нее несутся. Количество яиц в кладке птиц колеблется от 1 до 20, даже больше.

Насиживание. У птиц со слабо выраженными внешними половыми различиями обычно в насиживании участвуют оба пола, при наличии же полового диморфизма — особи пола, имеющего более тусклую окраску. У *африканского страуса* ночью сидит на яйцах самец, днем — бурая самка, что имеет, по-видимому, защитное значение. Если насиживает птица одного пола, то птица другого пола часто приносит пищу насиживающей. В других случаях насиживающие птицы на короткий срок слетают с гнезда, чтобы покормиться, как это имеет место у мелких воробьиных. Наоборот, если у крупных птиц вся забота о потомстве лежит на одном поле, сидящая на яйцах птица часто выдерживает длительное голодание за счет жировых отложений, накапливающихся ко времени размножения. Так, насиживающая *гага* не ест до 28 дней, а *эму* — даже до 60.

У огромного большинства птиц ко времени насиживания перья на тех участках тела, которые приходят в соприкосновение с яйцами, выпадают, образуя так называемые *наседные пятна* (рис. 190), температура в области которых выше, чем на прочих частях тела птицы. Наседные пятна отсутствуют у *гусиных* и некоторых других водоплавающих, а также у *колибри* и *стрижей*. Зато у *гусиных* ко времени высидывания на груди и брюхе вырастает особенно длинный пух, который птица выщипывает и употребляет для выстилки лотка и прикрытия яиц на время своего отсутствия на гнезде.

Олуши согревают яйца главным образом плавательными перепонками, которыми они прикрывают кладку, тогда как *кайры* и *пингвины* подпихивают лапы под яйцо. Кроме того, у *пингвинов* взамен наседных пятен около отверстия клоаки образуется складка кожи в виде кармана, служащая для обогривания их единственного яйца и только что выклюнувшегося птенца. Большинство птиц начинает высидывать лишь полную кладку, т. е. после того, как снесено последнее яйцо; к ним относятся *гусиные*, *куриные*, *кулики*, большинство *воробьиных*. Благодаря этому вылупление птенцов происходит более или менее одновременно, что облегчает их воспитание. Другие птицы, например *совы*, *стрижи*, *дневные хищные*, *попугаи*, начинают высидывать с первого яйца. Преимущество данного способа — лучшая охрана

яиц, зато при крупных кладках в развитии старших и младших птенцов получается большая разница и младшие часто погибают. Часть птиц — *дятлы*, *страусы*, некоторые *пастушки* — занимают промежуточное положение, приступая к насиживанию незадолго до окончания кладки. Время, в течение которого снесенное яйцо может сохранять способность к развитию до насиживания, у разных птиц различно. У *куриных*, например, оно составляет 21—28 дней, у *страусов* — до 30 дней. Еще более изменчива у разных, даже близких видов продолжительность насиживания. До известной степени она связана с величиной яйца, но это отнюдь не является правилом. Так, и *африканский страус* (вес яйца 1500 г) и *олуша* (вес яйца 102 г) высидывают 42 дня, а *пустельга* и *ястреб-перепелятник*, яйца которых весят 19 г, насиживают разные сроки: первая 28 дней, а второй — 34. Птицы, гнездящиеся закрыто (в дуплах, норах) и имеющие, следовательно, лучше защищенные яйца, как правило, насиживают дольше, чем птицы близких видов, гнездящиеся открыто, в особенности на земле.

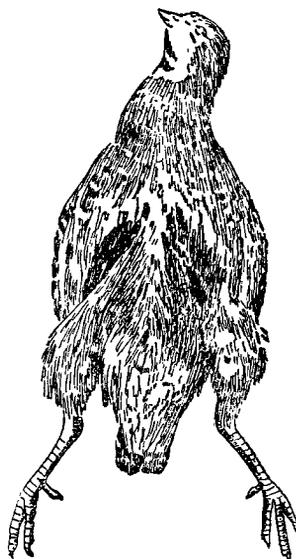


Рис. 190. Наседные пятна у самки серой куропатки

**Птенцы.** В зависимости от степени развития птенцов при их выходе из яиц птиц делят на две основные группы: *выводковых* и *птенцовых*.

У *выводковых* птенцы вылупляются вполне развитые, с открытыми глазами и ушами, покрытые густым пухом и, едва обсохнув, уже могут следовать за родителями и клевать пищу (рис. 191<sub>1</sub>). К этой группе относятся в основном птицы наземные и водоплавающие: *страусовые*, *кулики*, *куриные*, *дрофы*, *гагары*, *гусиные*. Но наиболее резко выраженные выводковые птицы — *киви* и *сорные куры*. Птенец киви, кроме размеров, ничем не отличается от взрослых; птенцы сорных кур выходят из яиц с развитыми маховыми перьями и способны в первый же день перепархивать на несколько метров. Как правило, у выводковых птиц число птенцов бывает больше, чем у птенцовых, что связано с легкостью их воспитания, в частности питания, но с большей гибелью.

Птенцы типичных *птенцовых* (рис. 191<sub>II</sub>) вылупляются недоразвитые, голые или едва покрытые редкими пушинками, слепые, не могут самостоятельно питаться, нуждаются в тщательном уходе родителей и долгое время остаются в гнезде. К этой группе относятся все *воробьиные*, *дятлы*, *голуби*, *совы* и *вселогоде*.

Промежуточное положение между выводковыми и птенцовыми занимают *чайки*, *чистики*, *гагары*, *поганки* и *дневные хищники*. Однако по общему состоянию развития птенцов они стоят ближе к выводковым, а по характеру питания — к птенцовым.

Хотя родители, после того как птенцы уже покинули гнездо, некоторое

время еще кормят их, птенцы в общем оставляют гнезда тогда, когда становятся способными добывать корм. Птенцы птиц, кормящихся на земле, например *жаворонков*, *коньков*, покидают гнездо будучи еще не способными летать, но уже хорошо бегающими. Напротив, птенцы *ласточек*, кормящиеся в воздухе, покидают гнездо лишь тогда, когда становятся способными к самостоятельному полету.

**Гнездовой «паразитизм».** Некоторые птицы, преимущественно тропические, не строят гнезд и не высидывают яйца, а откладывают их в гнезда других птиц, предоставляя им всю заботу о своем потомстве. Такой гнездовой «паразитизм» свойствен прежде всего очень многим *кукушкам*, а также некоторым африканским *ткачи́кам*, *американским скворцам* (Icteridae), *медоуказчи́кам* (Indicatoridae) и одной южноамериканской

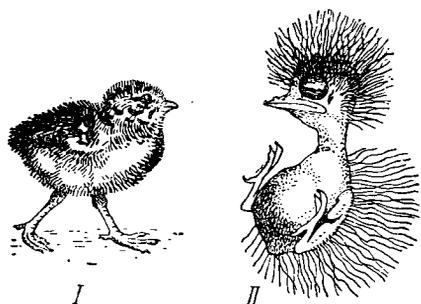


Рис. 191. Только что вылупившиеся птенцы. I — серой куропатки (выводковая птица); II — полевого жаворонка (птенцовая птица)



Рис. 192. Птенец обыкновенной кукушки, выбрасывающий яйцо из гнезда

*утке* (*Heteronetta atricapilla*). В резкой форме это явление выражено у *обыкновенной кукушки* (*Cuculus canopus*) и близких к ней видов. С паразитизмом связаны следующие особенности размножения кукушки: 1) период кладки у нее растянут на целый месяц с лишним, во время которого она сносит по яйцу через 3—5 дней, 2) яйца кукушки, сравнительно с величиной самой птицы, чрезвычайно малы, 3) кукушка откладывает яйцо на землю, а потом, взяв яйцо в клюв, летит с ним к чужому гнезду, 4) яйца она подкидывает по одному в разные гнезда, 5) яйца кукушки развиваются чрезвычайно быстро, и 6) птенец ее обладает инстинктом выбрасывать все яйца и всех птенцов, находящихся в гнезде его приемных родителей. Для этого он подлезает под яйцо или птенца так, что жертва помещается у него между лопатками, а затем резким движением поднимается на ноги и выбрасывает ее за борт гнезда (рис. 192). На птенце кукушки, оставшемся в гнезде, сосредоточивается вся забота приемных родителей, что весьма важно, так как он нуждается в большом количестве пищи и растет очень быстро. Особый интерес представляет еще то, что яйца разных особей кукушки имеют весьма различную окраску, и птица помещает их обычно в гнезда птиц тех видов, яйца которых соответствуют по окраске ее яйцам.

Как выработались у кукушки все эти инстинкты и морфологические приспособления паразитического характера? Отдельные этапы этого процесса можно проследить на тропических кукушках, из которых одни виды строят собственные гнезда, но откладывают яйца через большие промежутки, а другие хотя и подкидывают свои яйца в чужое гнездо, но не по одному, а по несколько, и птенцы их не выбрасывают яйца и птенцов своих приемных родителей.

**Половозрелость.** У разных птиц половозрелость наступает в различном возрасте и, как правило, в зависимости от их величины. У огромного большинства воробьиных птиц половые продукты созревают к 8—12 месяцам. Однако крупные воробьиные, например *ворона*, а также *утки*,

мелкие *чайки* и мелкие *дневные хищники*, становятся половозрелыми на 2-м году жизни. Крупные *чайки*, *гагары*, крупные *гусиные* приступают к размножению в конце 3-го года жизни, а *страус* — лишь на 4—5-м.

**Продолжительность жизни.** У птиц продолжительность жизни в общем связана с их размерами. Крупные птицы могут достигать 50 — 60-летнего возраста, мелкие — 20—25-летнего. Однако это лишь самое общее правило. Так, предельный возраст *африканского страуса* 40 лет, *ворона*—69 лет, *попугаев* — 102, *стервятника* — 101, *белоголового сипа* — 117, птицы же с предельным возрастом 20 — 22 года — явление сравнительно редкое.

**Колебания численности.** Колебания численности изучены еще довольно слабо. Обилие пищи и благоприятные кормовые условия вызывают у птиц усиленное размножение и, как следствие, повышение численности. Напротив, неблагоприятные условия влекут за собой уменьшение плодовитости, повышенную смертность и резкое сокращение численности. Так, известно, что у хищных птиц, кормящихся грызунами, в годы низкой численности последних резко сокращается число яиц в кладках. Численность куриных птиц зависит также от урожая кормов, а из климатических факторов большую роль могут играть глубина снежного покрова и возврат холодов весной, губящий яйца и птенцов. Наконец, условия жизни на зимовках и условия, в которых происходят перелеты, не могут не влиять на численность ряда видов.

**Голос птиц.** Пение птиц хорошо известно, но, кроме специфичных для каждого вида брачных песен, птицы широко пользуются голосом как средством общения между особями и в других случаях. Специальные категории звуков связаны с поведением в стае, с перелетами, выкармливанием молодых и т. д. Очень разнообразны сигналы опасности. Многие звуки, издаваемые птицами, человек не способен воспринимать, но заключенная в них информация очень важна для птиц. Недавно открытые ультразвуки в голосе птиц, недоступные для человека, также весьма важны как средство общения, обеспечивающее сложное поведение членов сообщества у птиц.

**Приспособления к защите и нападению.** Специальные образования для защиты и нападения у птиц встречаются редко, и в большинстве случаев они употребляются для этих целей органы, основное назначение которых иное. Так, *дневные хищники* и *совы* защищаются клювом и когтями, для чего особи некоторых видов ложатся на спину; *цапли* с силой выбрасывают длинный, прямой и острый клюв, норовя попасть в глаз врага, *лебеди* обороняются могучими крыльями, а *страус* в случае нужды может перебить своей сильной ногой даже голень у человека. Своеобразную позу принимает *выпь* при приближении врага: она вытягивается как стебель и замирает, становясь совершенно незаметной среди камыша, а желая отпугнуть врага, растопыривает перья и принимает позу угрозы (рис. 193). Так же поступает *филин* (рис. 194), тогда как *вертишейка* шипит и странно ворочает

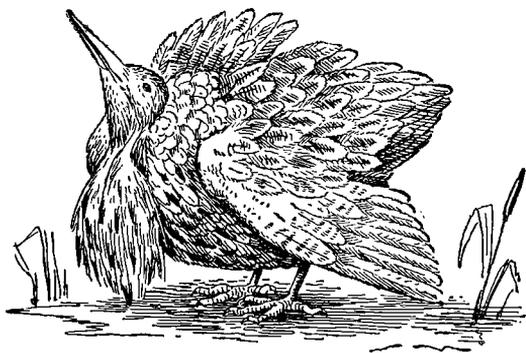


Рис. 193. Выпь в позе угрозы

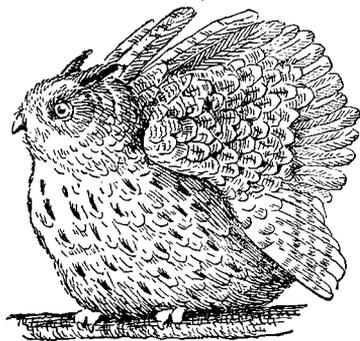


Рис. 194. Филин в позе угрозы

вытянутой шеей и головой, напоминая змею. Из защитных приспособлений более общего характера можно указать на охранительную окраску, свойственную многим птицам: зеленоватую окраску *пеночек*, скрывающую их в листве; белое оперение *полярной совы*, большую часть года проводящей среди снегов; сероватую с темным струйчатым рисунком — *козодоя*, благодаря чему птица совершенно незаметна, когда затаивается на суку, на каменистой почве или среди старых, полусгнивших листьев и т. д. Охранительную окраску очень часто имеют и яйца птиц, гнездящихся открыто: например, яйца некоторых *куликов*, которые откладывают их без подстилки среди мелких камешков, коричневые. Самец *птицы-носорога* глиной замуровывает дупло, в котором сидит на яйцах самка, оставляя лишь узкое отверстие для ее кормления — это защищает гнездо от лазающих хищников и обезьян. Наконец, гнездовые колонии многих птиц — *чаек*, *чистиковых* — имеют большое преимущество, так как члены их могут защищаться совместными усилиями.

### ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПТИЦ

Значение птиц для человека очень велико, оно выражается: 1) в огромной роли, которую играют в сельском хозяйстве домашние птицы, 2) в большой ценности продуктов, получаемых от промысловых птиц, и 3) в значительной пользе, которую приносят птицы истреблением насекомых и грызунов.

**Домашние птицы.** К домашним относятся птицы, которые были приручены человеком и разводятся им с хозяйственными целями — ради мяса, яиц, пера и пуха, для поддержания связи между удаленными местностями (голубиная «воздушная почта») или для удовлетворения эстетических потребностей (декоративные и любительские породы).

С хозяйственными целями содержат главным образом *кур*, *гусей* и *уток*, а также *индеек* и *цесарок*. Птицеводство имеет преимущества перед другими отраслями животноводства. Во-первых, птица, благодаря большой яйценоскости, скорости роста и созревания, может быть очень быстро размножена, особенно при искусственном выведении птенцов путем инкубации. Во-вторых, домашняя птица очень неприхотлива — довольствуется малым количеством корма и при содержании на свободе сама отыскивает его, причем использует отбросы сельского хозяйства, зерна, оставшиеся в поле после уборки, и т. д., а поедая вредных насекомых, может приносить и весьма существенную пользу. В-третьих, разводить птицу можно на небольшой территории при наличии простых и дешевых построек. В-четвертых, птица дает весьма ценный помет (гуано), в 3—4 раза превосходящий по качеству конский навоз.

Всеми этими условиями и ценностью получаемых от птицы продуктов объясняется то, что во многих странах птицеводство занимает весьма видное место в сельском хозяйстве.

**Куры.** Предком разнообразнейших домашних пород кур является дикая *кустарниковая*, или *банкивская*, курица (*Gallus gallus*), которая и сейчас обитает в лесах Индии, Бирмы и на Малайском архипелаге. Приручение ее относится к глубокой древности: домашние куры упоминаются в древнеиндийских писаниях за два с лишним тысячелетия до н. э. Уже примерно за полторы тысячи лет до н. э. они были известны в Китае. С другой стороны, куры проникли в Иран как предмет культа, причем петух своим пением давал возможность человеку узнавать время ночью. Из Ирана расселение кур в Россию шло двумя путями: прямым — на север и окружным — через Малую Азию, древнюю Грецию (куда они попали лишь за 500—400 лет до н. э.), Римскую империю, Среднюю Европу (начало христианской эры).

Воспитанием и отбором человек вывел многочисленные породы домашних кур, сильно отличающихся от своего дикого предка. Менее других изменена порода *бойцовых кур*. Чрезвычайно изменилась у кур яйценоскость: вместо 8—10 яиц, откладываемых в год дикой курицей, культурные породы несут за год до 300 яиц, а в рекордных случаях и больше. Кроме яйценосных пород, выведены и мясные, а также смешанной продуктивности.

В СССР имеется много отечественных пород кур, основное достоинство которых заключается в их приспособленности к местным условиям и неприхотливости: таковы украинские *ушанки*, *юрловские*, *московские*, *голошейные*, *семиградские* и ряд других. Широко разводятся в СССР и высокопродуктивные породы: *леггорны*, *русская белая* (универсальная порода, отличающаяся скороспелостью), *лангшаны* (мясные), *виандоты* (общепользовательные), *нью-гемпшир* и др.

**Г у с и.** Одомашнение гусей, по-видимому, началось еще раньше, чем кур, и происходило более или менее одновременно в разных странах от двух основных корней. Западные (европейские) породы были выведены от дикого *серого гуся* (*Anser anser*), до сих пор широко распространенного в Европе и умеренной Азии. *Китайские гуси*, имеющие черные ноги и клюв и шишку при основании клюва, ведут свое происхождение от *сухоноса* (*Cygnopsis cygnoid*) — очень крупного гуся, свойственного югу Восточной Сибири, Внутренней Азии и Дальнему Востоку. В одомашненном состоянии гуси изменились сравнительно мало. Самая крупная из отечественных пород — *холмогорские гуси*, имеющие шишку на клюве, как и китайские гуси, и достигающие веса 10 кг. Они яйценоски, выносливы и хорошо откармливаются. *Тулузские гуси*, выведенные во Франции, достигают веса 16 кг и обладают прекрасным мясом, но несут мало яиц.

**У т к и.** Все домашние породы уток (за исключением своеобразной южноамериканской *мукусной*) были выведены от дикой утки *кряквы* (*Anas platyrhynchos*), которая широко распространена в Европе, Азии и Северной Америке. Одомашнение ее в разных местах происходило в различное время — в Китае раньше, чем в Европе, где в качестве домашней птицы она известна в Древнем Риме лишь с первого столетия нашей эры. В домашнем состоянии утка изменилась мало, хотя и больше, чем гуси. Эти изменения выразились главным образом в окраске, приобретении более грузного тела, коротких ног и ослаблении крыльев, а также в более крупных яйцах. В то время как селезень дикой кряквы весит не более 1,5 кг, а самка 1 кг, утки самой крупной домашней породы — *руанской* весят в среднем 3—3,5 кг, рекордистки — до 5 кг.

**И н д е й к и.** Одомашнены были индейки еще в глубокой древности мексиканскими индейцами. Предком домашних птиц является дикая *индейка* (*Meleagris gallopavo*), населяющая леса Центральной Америки и южной части Северной Америки. В Европу индейка была ввезена около 1530 г., после чего быстро расселилась по Западной Европе, откуда проникла в Россию. Из отечественных пород заслуживают внимания *белые русские индейки*, которые хотя и уступают иностранным в величине, но по плодовитости и выносливости их превосходят.

**Ц е с а р к и.** За несколько столетий до нашей эры цесарки были одомашнены в Африке, где широко распространен их дикий предок — *Numida meleagris*. Эти птицы дают очень нежное, вкусное мясо и до 60—100 яиц в год мельче куриных. Существует несколько домашних пород.

**Г о л у б и.** Все разнообразнейшие породы домашних голубей, как доказал в свое время Ч. Дарвин, были выведены человеком от дикого *сизого голубя* (*Columba livia*), широко распространенного в Европе, Азии и Северной Африке. По изображению на стенах древних храмов, гробниц и на монетах установлено, что голубь был одомашнен в Египте, где он считался священной птицей не позже чем около 5000 лет назад. Вполне возможно, что одновременно шло его приручение в Индии. Все домашние породы голубей делят на 3 основные группы: декоративные, мясные и почтовые.

*Декоративные породы*, разводимые охотниками для голубино го спорта, очень многочисленны (свыше 60) и крайне разнообразны. *Дутыши*, например, держится прямо и обладает привычкой постоянно раздувать свой огромный зоб; *трубачам* свойственно своеобразное длительное воркование, напоминающее барабанный бой; *трубастые*, или *павлиньи*, голуби имеют хвост, содержащий до 40 перьев, который они расправляют веером; *турманы*, или *катуны*, характеризуются долгим полетом и кувырканьем в воздухе; у *чубатых*, или *якобинцев*, перья вокруг головы сильно удлинены и загнуты вперед, образуя большой капюшон, закрывающий всю голову, а маленькие *чайки* имеют очень короткий клюв и пучок длинных, курчавых перьев на груди.

*Мясные породы* (*римские* и *куриные голуби*) отличаются величиной и большим весом (до 1250 г). Разводят их с хозяйственными целями.

*Почтовые породы* голубей служат для «воздушной почты». Их делят на две основные группы — *восточные* и *бельгийские*. Первые имеют замечательную способность ориентироваться на местности при полете, но тяжелы и долго летать не могут. Вторые, выведенные путем скрещивания с голубями легких пород (чайками и турманами), обладают как хорошей ориентировкой и памятью на местность, так и способностью пролетать большие расстояния без отдыха: их насчитывается несколько близких пород. В настоящее время путем подбора выведена и продолжает совершенствоваться единая порода почтовых голубей. Это голуби средних размеров, отвечающие всем требованиям, предъявляемым к «почтарю», отличаются особенно хорошей ориентировкой и способностью пролетать без отдыха большие расстояния (до 350, а отдельные особи до 1000 км) со скоростью 60 км в час и более. «Голубиная почта» основана на том, что голубь, выпущенный в любом месте далеко от своей голубятни, летит назад — в нее, птица же, прирученная к двум голубятням, летает между ними и, следовательно, может доставлять и ответ на послание. Сообщения для голубиной почты пишутся на очень тонкой плотной бумаге, свертываются в трубочку и прикрепляются или к ножке птицы или к основанию ее среднего рулевого пера. Особенно большое значение почтовые голуби имеют в военных условиях, когда они с успехом используются для связи со своими частями, отрезанными противником, для связи кораблей и подводных лодок с берегом, для доставки доставлений с самолетов или аэростатов и т. д.

*Любительские породы*. Из любительских домашних пород птиц, кроме многочисленных голубей и некоторых пород кур, пользуются успехом *канарейки* и *волнистые попугайчики*.

*Канарейки* различных пород были выведены человеком в течение последних 400 лет от дикой *канарейки* (*Serinus canaria*) с Канарских островов, имеющей зеленоватую окраску. Эти породы очень разнообразны и отличаются окраской — ярко-желтые, соломенно-желтые, белые, буланные, серо-зеленые, темно-коричневые, одноцветные или пятнистые; оперением — гладкоголовые, хохлатые, с венцом или чубом, с удлиненными перьями на горле и груди; размерами и пением.

*Волнистые попугайчики* (*Melopsittacus undulatus*), которые одомашнены в Австралии, охотно содержатся любителями комнатной птицы в клетках. За последнее время выведено несколько пород, отличающихся белой, желтоватой и голубой окраской.

**Полезные и вредные птицы.** Пища птиц подавляющего большинства видов, особенно воробьиных, состоит из насекомых, преимущественно вредителей сельского и лесного хозяйства. Убытки полеводства от вредителей определялись в дореволюционной России приблизительно в 900 млн. рублей ежегодно, убытки лесоводства — 300 млн., садоводства — 90 млн. При большом количестве потребляемой пищи птицы уничтожают огромное число насекомых-вредителей. Так, *розовый скворец* съедает в день количество саранчи весом в 2,5—3 раза больше своего веса.

Особенно повышается роль птиц как истребителей вредных насекомых в период выкармливания птенцов. Родители прилетают с кормом к гнезду сотни раз в день. *Большая синица*, например, приносит пищу своим птенцам 350—400 раз в день, *ласточка-касатка* — до 600 раз в день. Каждая пара гнездящихся воробьиных птиц уничтожает за лето миллионы насекомых.

Большую пользу сельскому и лесному хозяйству приносят хищные птицы. *Пустельга, кобчик, канюки, луны* (за исключением болотного), а также *совы* уничтожают большое количество грызунов-вредителей. В одном случае, например, было выяснено, что *пустельга* за время гнездования, т. е. за месяц, истребила 180 сусликов, 90 мышевидных грызунов, которые уничтожили бы за сезон количество зерна, равное урожаю с 6 га.

При появлении какого-либо вредителя в массовом количестве им начинают кормиться даже птицы тех видов, которые обычно пренебрегают таким кормом. Так, в Северном Казахстане в 1935 г. при появлении большого количества саранчи ею стали питаться *чайки, чибисы, кречётки, туркушки, турухтаны, кроншнепы* и даже *утки*.

Еще одна сторона полезной деятельности птиц состоит в том, что многие зерноядные способствуют распространению семян. *Сойка*, делая запасы желудей, закапывает их в землю, способствуя тем самым возобновлению дуба. *Кедровка*, устраивая такие же запасы кедрового ореха в Сибири, играет решающую роль в возобновлении этого ценного дерева. В тропиках многие птицы способствуют опылению растений.

Отрицательное значение птиц состоит в том, что птицы некоторых видов оказываются истребителями полезных растений или животных. Например, утки вишен сильно вредят *дубоносы*. Широко распространенная на юге СССР *золотистая щурка*, питаясь перепончатокрыльями, наносит очень большой урон пчеловодству. Ряд рыбоядных птиц, например *баклан*, могут наносить вред рыбному хозяйству. Наконец, некоторые хищные птицы — *болотный лунь, ястреб-тетеревятник, ястреб-перепелятник, сокол-чеглак* уничтожают полезных птиц.

В некоторых случаях птицы могут принести значительный вред. В Южной Европе и Северной Америке *скворцы* уничтожают до 30% урожая винограда и вишни. В Испании вред скворцов культурным маслинам так велик, что их появление рассматривается как национальное бедствие. В Индии, Африке, Малой Азии, на о.Цейлон птицы (преимущественно различных видов *ткачики*) в некоторые годы съедают до 70% урожая. Существенный вред наносят *врановые* посевам кукурузы и другим зерновым, и борьба с ними в ряде стран Европы объявлена задачей государственного значения.

Довольно часто о той или иной птице нельзя говорить, что она абсолютно вредна или абсолютно полезна. В различных условиях один и тот же вид может быть то вредным, то полезным. Так *скворец* весной и летом в средней полосе полезен, однако на пролете и зимовках он может быть серьезным вредителем садов и виноградников. *Грач*, приносящий в большинстве районов заметную пользу, истребляя личинок насекомых, в некоторых случаях, весной, выклеивает семена культурных злаков или, позднее, расклеивает огурцы, дыни и арбузы.

Вопрос о значении птиц должен изучаться в каждом конкретном случае.

Необходимо не только изучать вред или пользу птиц, но и усиливать полезную сторону их деятельности. Должны быть использованы все возможности для повышения урожайности полей и продуктивности лесов и снижено влияние тех факторов, которые влекут за собой потери. В этом отношении весьма показательны опыты по привлечению скворцов на свекловичные поля, где они очищают посевы от долгоносиков. Широко известен случай, когда в 20-х годах при массовом размножении обыкновенного *краснохвоста*,

погубившего тысячи гектаров леса, в одном из районов Голландии, где были развешаны искусственные гнездовья для привлечения птиц, леса остались зелеными, нетронутыми вредителем. Привлечение птиц путем развешивания искусственных гнездовий — рентабельное мероприятие, многократно себя оправдавшее. Еще в конце прошлого века в Бердянском лесничестве опыт привлечения *скворцов* для уничтожения ильмового ногохвоста показал, что это мероприятие обошлось лесничеству в 20 раз дешевле, чем наем рабочих рук для той же цели. Известны многочисленные примеры, когда птицы спасали урожай или леса от гибели. Так, в Бузулукском бору в 1934—1935 гг. *мухоловки-пеструшки* ликвидировали очаг сосновой пяденицы; в совхозе «III Интернационал» на побережье Черного моря в 1931 г. *чайки* спасли урожай хлопчатника от лугового мотылька; в лесах Черниговской области в 1933 г. *грачи* ликвидировали очаг шелкопряда.

Для привлечения птиц наиболее доступен и вместе с тем очень эффективен метод развески искусственных гнездовий — скворешников, дуплянок, синичников. Количество дупел, в которых могут гнездиться птицы, особенно в молодых лесах, весьма недостаточно. Увеличивая количество мест, пригодных для гнездовья, мы создаем условия для резкого возрастания численности полезных видов.

**Промысловые птицы.** Серьезное промысловое значение у нас имеют только куриные и гусиные.

*Куриные птицы* обладают превосходным мясом; кроме того, их огромное преимущество в промысловом отношении заключается в оседлости (исключая *перепела* и местами *серую куропатку*), и, следовательно, их можно бить зимой, хранить в замороженном виде и перевозить дешевым транспортом. Наибольшее промысловое значение имеют *рябчик*, *тетерев* и *глухарь* (рис. 181<sub>45-47</sub>). Первые два составляют основу дичного промысла европейской части Союза, хотя добываются в огромном количестве и в Сибири, где особенно большое значение имеет *глухарь*, естественные запасы которого в Европе сильно сократились. Велико промысловое значение также *белой* и *серой куропаток* (рис. 181<sub>48,50</sub>), причем значение последней с годами все более увеличивается, так как она превосходно уживается в условиях интенсивного сельского хозяйства, и по мере распашки лесов область ее распространения все более расширяется. Меньшую роль в промысле играют *перепел* и *фазан*. Добываются куриные преимущественно ружьем и различного рода силками.

Из пластинчатоклювых особенно большое промысловое значение в СССР имеют *гуси* и многие *утки* (рис. 181<sub>22-28</sub>).

Гусей у нас добывают главным образом на севере — в тундрах Европы и Сибири.

Различные виды настоящих и нырковых *уток*, из которых многие широко распространены по СССР, например *кряква*, *связь*, *шилохвость*, многие *нырки*, до недавнего времени были хотя и важными, но преимущественно охотничьими, а не промысловыми птицами, так как на большей части СССР это птицы пролетные, и хранить летом добытую птицу было негде. Но за последние годы в связи с развитием холодильников у нас устанавливается уже правильно организованный промысел уток, имеющий все данные к дальнейшему развитию.

Из других птиц, добываемых ради мяса, заслуживает внимания *лысуха* (*Fulica atra*).

Особое положение занимают *гаги* (*Somateria*), живущие на побережьях Крайнего Севера. В пределах СССР водится несколько видов этих нырковых уток, но промысловое значение имеет только *обыкновенная гага* (*Somateria molissima*, см. рис. 181<sub>30</sub>). Объясняется это тем, что только она из всех гаг гнездится колониями, поэтому сбор ее пуха рентабелен. Пух гаги ценится чрезвычайно высоко, причем спрос на него за последние годы сильно возрос. Основные достоинства гагачьего пуха заключаются в том, что он очень

теплый, чрезвычайно легкий и всегда сохраняет пушистость. Промысел гагачьего пуха особенно развит на Новой Земле, в Норвегии и Исландии, где эта птица тщательно охраняется. Хищническое же истребление гаги в течение сотен лет на материке европейской части России, когда ее убивали и грабили гнезда, вместо того чтобы собирать пух из гнезда после того, как птенцы его покинули, в корне подорвало здесь ее естественные запасы, так что восстановить их теперь крайне трудно. Зато у нас сохранились большие запасы гаги в Восточной Сибири на побережье Чукотского полуострова, где промысел гагачьего пуха еще слабо развит.

Из птиц, добываемых ради шкурки, особого внимания заслуживают *гагары* и *поганки* (см. рис. 181<sub>10, 12</sub>). Из шкурок этих птиц изготавливают «птичий мех», идущий на отделку шляп, муфт и женских нарядов. Но промысловое значение этих птиц в общем невелико, так как их мясо, пахнущее рыбой, в пищу не употребляется, а шкурка ценится невысоко и постоянного спроса не имеет.

## КЛАСС 4. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ, ИЛИ ЗВЕРИ (MAMMALIA)

### ХАРАКТЕРИСТИКА

Млекопитающие — высший класс позвоночных. Эта высота организации выражается в том, что все системы органов у них достигают наибольшей дифференцировки, а головной мозг — наиболее совершенного строения. Особенно развит в нем центр высшей нервной деятельности — кора полушарий, состоящая из серого мозгового вещества. В связи с этим реакции поведения млекопитающих достигают исключительного совершенства. Этому способствуют весьма сложные органы чувств, особенно слуха и обоняния. Орган слуха содержит: внутреннее ухо, среднее ухо, имеющее уже три слуховые косточки (стремя, наковальня и молоточек), хорошо развитое наружное ухо, или наружный слуховой проход, окруженный барабанной костью. Орган обоняния весьма объемист, содержит многочисленные обонятельные раковины и наряду с органом слуха служит млекопитающим руководящим органом при добывании пищи, спасении от врагов, в отыскании себе подобных.

Для быстрого прогрессивного развития млекопитающих характерны дифференцировка зубов на резцы, клыки и коренные и непосредственное причленение нижней челюсти к черепной коробке, в результате чего переработка пищи у млекопитающих начинается уже в ротовой полости, отгороженной от носоглоточной полости вторичным нёбом.

Огромную роль сыграло приобретение теплокровности, т. е. постоянно высокой температуры тела, возникающей благодаря появлению у млекопитающих несмешанного кровообращения, усиленного газообмена и терморегулирующих приспособлений. Несмешанное кровообращение достигается четырехкамерным сердцем и сохранением у зверей лишь одной (левой) дуги аорты. Усиленный газообмен достигнут приобретением альвеолярной структуры легких и появлением диафрагмы — мышечной перегородки, полностью разделяющей полость тела на грудную и брюшную полости и участвующей в акте вдоха и выдоха. Терморегуляция достигается возникновением столь характерного и свойственного только млекопитающим волосяного покрова, а также развитием кожных желез.

Благодаря совершенству пищеварительной, дыхательной и кровеносной систем весь обмен веществ и вся жизнедеятельность млекопитающих протекают очень интенсивно, что наряду с постоянной температурой тела

ставит их, как и птиц, в гораздо меньшую зависимость от климатических условий среды, чем земноводных и пресмыкающихся.

Быстрое прогрессивное развитие млекопитающих обусловлено и тем, что у них развилось живорождение (отсутствует только у немногих низших форм) и питание зародыша в утробе матери осуществляется через особый орган — плаценту, а после рождения детенышей — молоком, которое выделяется специальными млечными железами. Все это сильно повышает процент выживания потомства.

Скелет млекопитающих характеризуется простым строением нижней челюсти, состоящей лишь из зубной кости, двумя затылочными мышцелками, присутствием скуловой дуги типа синапсид, постоянным числом шейных позвонков (семь), небольшим колебанием числа позвонков в других отделах позвоночника, наличием голеностопного и предплечно-запястного сочленений стопы и кисти.

В противоположность птицам, отделившимся от типичных высокоорганизованных пресмыкающихся, звери произошли от примитивных пресмыкающихся, сохранявших еще ряд общих черт с земноводными. Некоторые из этих черт перешли к млекопитающим: расположение голеностопного и предплечно-запястного сочленений, парный затылочный мышцелок (отчасти), богатство кожи железами. Наконец, расщепление общего артериального ствола земноводных пошло у предков млекопитающих по другому пути, чем у пресмыкающихся.

Сходство птиц и млекопитающих, выражающееся в несмешанном кровообращении и постоянной температуре тела, выработалось у обоих этих классов самостоятельно. Об этом свидетельствует хотя бы то, что у млекопитающих, в противоположность птицам, сохраняется левая дуга аорты.

Благодаря высоте организации и совершенной психике млекопитающие к началу кайнозойской эры смогли вытеснить господствовавших до тех пор на земле пресмыкающихся и занять все основные среды обитания: среди них имеются не только наземные, древесные и летающие формы, но и роющиеся в земле и вторичноводные.

## СИСТЕМАТИКА

Класс млекопитающих (Mammalia), содержащий около 4000 современных видов, распадается на 3 подкласса, сильно отличающихся по объему. Подкласс *первозвери* (Prototheria), содержащий лишь утконоса, ехидну и близкую к ней проехидну, включает весьма примитивных зверей, размножающихся путем откладывания яиц: они имеют клоаку и ряд других рептильных черт и дожили до наших дней только в Австралии, фауна которой вообще отличается своей древностью. Подкласс *сумчатые* (Metatheria) — сравнительно небольшая группа, представители ее имеют уже обособленное анальное отверстие и рожают детенышей, но они появляются недоразвитыми и донашиваются матерью в сумке (отсюда название подкласса). Сумчатые тоже сохранились до нашего времени лишь в Австралии да в Южной Америке, фауна которой по своей древности занимает следующее место после австралийской. Наконец, подкласс *высшие*, или *плацентарные* (Eutheria), включает огромное большинство млекопитающих. Они характеризуются тем, что зародыш снабжен особым органом — плацентой, при помощи которой осуществляется его связь с организмом матери, и детеныши рождаются более или менее хорошо развитыми. Головной мозг плацентарных имеет значительно более высокое развитие. Распространены они по всему земному шару и распадаются на многочисленные отряды. Из них отряд *насекомоядных* (Insectivora) — наиболее примитивный и от него произошли все прочие отряды плацентарных.

## Класс 6. Млекопитающие, или звери (Mammalia)

Подкласс I. Клоачные, или первозвери (Prototheria).

Отряд однопроходные (Monotremata).

Подкласс II. Низшие звери, или сумчатые (Metatheria).

Отряд сумчатые (Marsupialia).

Подкласс III. Высшие звери, или плацентарные (Eutheria, или Placentalia).

Отряд насекомоядные (Insectivora).

Отряд шерстокрылы (Dermoptera).

Отряд рукокрылые, или летучие мыши (Chiroptera).

Отряд неполнозубые (Edentata, или Xenarthra).

Отряд ящеры (Pholidota).

Отряд грызуны (Rodentia).

Отряд зайцеобразные (Lagomorpha).

Отряд хищные (Carnivora).

Отряд ластоногие (Pinnipedia).

Отряд китообразные (Cetacea).

Отряд парнокопытные (Artiodactyla).

Отряд непарнокопытные (Perissodactyla).

Отряд даманы (Hugacoidea).

Отряд хоботные (Proboscidea).

Отряд сиреновые (Sirenia).

Отряд трубкозубые (Tubulidentata).

Отряд полуобезьяны, или лемуры (Prosimiae).

Отряд обезьяны (Simiae).

### **Представитель млекопитающих — кролик (*Oryctolagus cuniculus*)**

Кролик относится к отряду *зайцеобразных* (Lagomorpha), семейству *заячьих* (Leporidae) и ведет наземный роющий образ жизни.

**Внешнее строение.** У кролика различают голову, хорошо выраженную шею и туловище, которое высоко приподнято на передних и задних конечностях и снабжено коротким хвостом. Голова имеет удлинённую форму, в ней различают *черепной отдел*, расположенный кзади от глаз, и *лицевой отдел*, или *морду*, расположенную впереди от глаз. Глаза снабжены верхним, нижним и третьим веком, или мигательной перепонкой, которая может, в отличие от птиц и пресмыкающихся, закрывать лишь половину глаза. Таким образом, третье веко у млекопитающих более или менее редуцировано. С боков черепного отдела располагаются длинные уши, точнее *ушные раковины*, свойственные только млекопитающим. Они служат для собирания звуковых волн и могут поворачиваться в разные стороны — «настораживаться». На конце морды лежат парные ноздри. Рот окаймлен характерными для млекопитающих мясистыми подвижными *губами*. Верхняя губа кролика, как почти у всех грызунов, расщеплена на две половины. Благодаря этому губы всегда несколько раскрыты, и большие долотообразные *резцы* выдаются наружу. На верхней губе сидят редкие, длинные и очень жесткие щетинки — так называемые *усы*, или *вибриссы* (vibrissae). Несколько таких же щетинок расположено над глазами и под ними на щеках. Вибриссы играют роль добавочных органов осязания. Под корнем хвоста находится *заднепроходное* отверстие (anus), а несколько впереди от него — *мочеполовое*. У самок оно имеет вид широкой щели; у самцов оно мало и располагается на конце *мужского члена* (penis). У взрослых самцов по бокам полового члена кожа с каждой стороны приподнята, образуя мешочек — *мошонку* (scrotum), в которую спускаются из полости тела семенники на период спаривания. В паху по обеим сторонам мочеполового отверстия у кролика находится по голому пространству, на котором открываются многочисленные протоки пахучих кожных желез, от выделения которых зависит своеобразный запах кролика. У самок по бокам туловища на брюшной стороне расположены 4 или 5 пар сосков, которые сильно увеличиваются у беременных и кормящих самок и выделяют при нажиме молоко. Из них передняя пара находится на груди, прочие — на брюхе. Короткие передние

конечности — пятипалые, длинные задние — четырехпалые. Все пальцы вооружены сильными притупленными когтями, приспособленными к рытью.

**Кожные покровы.** Мех, покрывающий все тело кролика, — производное кожи. Он образован длинными мягкими волосами. Различают волосы двух родов: более толстые и длинные *остевые* волосы и расположенные под ними короткие и мягкие, образующие *подшерсток*, или *пух*. Подшерсток служит для согревания тела, ость же предохраняет подшерсток от внешнего повреждения. *Кожа* кролика, как и всякого млекопитающего, состоит из двух основных слоев: эпидермиса и кориума, или собственно кожи. Эпидермис характеризуется тонким роговым слоем, кориум очень толстый, плотный и растяжимый; нижняя часть его образует рыхлую *подкожную клетчатку*, содержащую жировые скопления.

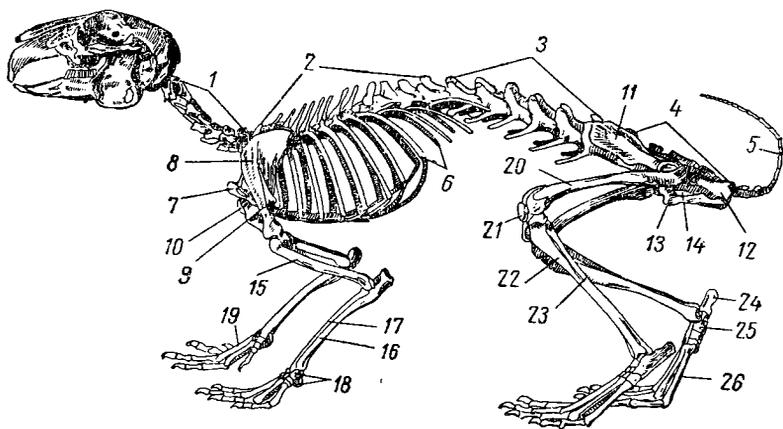


Рис. 195. Скелет кролика (по Брэму):

1 — шейные позвонки, 2 — грудные позвонки, 3 — поясничные позвонки, 4 — крестец, 5 — хвостовые позвонки, 6 — ребра, 7 — рукоятка грудины, 8 — лопатка, 9 — акромияльный отросток лопатки, 10 — коракондильный отросток лопатки, 11 — подвздошный отдел безымянной кости, 12 — седалищный отдел той же кости, 13 — лобковый отдел той же кости, 14 — запиральное отверстие, 15 — плечо, 16 — локтевая кость, 17 — лучевая кость, 18 — запястье, 19 — пясть. 20 — бедро, 21 — коленная чашечка, 22 — большая берцовая кость, 23 — малая берцовая кость, 24 — пяточная кость, 25 — таранная кость, 26 — плюсна

**Скелет.** Позвоночник (рис. 195) состоит из пяти отделов: шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового. Позвонки имеют характерные для млекопитающих плоские сочленовные поверхности — это *плоскостные позвонки*, они разъединены округлыми хрящевыми дисками — *менисками*. Верхние дуги выражены хорошо и в грудной области несут по длинному остистому отростку.

Передние остистые отростки направлены назад, а задние вперед, что связано с разгибательными и сгибательными движениями тела при беге и скачках. Спереди и сзади у основания дуги расположены сочленовные отростки.

*Шейный отдел*, как и у всех млекопитающих, за тремя исключениями, содержит 7 позвонков. Атлас с передней стороны имеет две сочленовные поверхности, при помощи которых он соединяется с черепом, так что череп может двигаться относительно атласа только в вертикальной плоскости; с другой стороны атлас вместе с черепом вертится на зубовидном отростке эпистрофея. Все шейные позвонки лишены свободных ребер, рудименты которых срослись, как и у птиц, с телами позвонков и с поперечными отростками и окаймляют парный *позвоночный канал*.

*Грудной отдел* содержит у кролика от 12 до 13 позвонков. Все грудные позвонки снабжены ребрами, каждое из которых состоит из костного спинного отдела и хрящевого — брюшного. Передние 7 пар ребер сое-

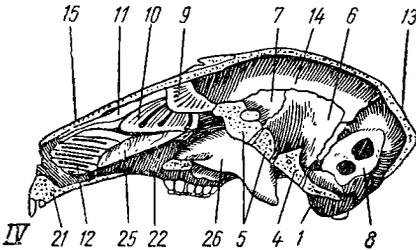
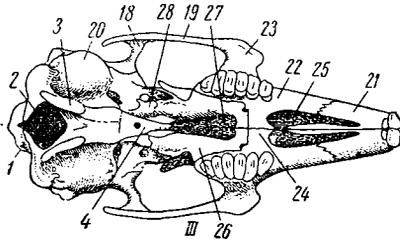
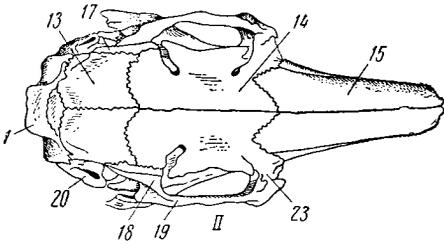
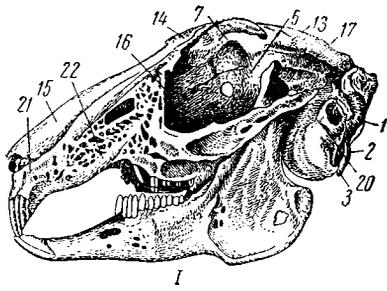


Рис. 196. Череп кролика (по Паркеру). I — сбоку; II — сверху; III — снизу; IV — сагитальный разрез:

1 — затылочная кость, 2 — затылочное отверстие, 3 — затылочный мыщелок, 4 — основная клиновидная кость, 5 — переднеклиновидная кость, 6 — крылоклиновидная кость, 7 — глазоклиновидная кость, 8 — каменная кость, 9 — решетчатая кость, 10 — обонятельные раковины, 11 — носовая раковина, 12 — челюстные раковины, 13 — теменная кость, 14 — лобная кость, 15 — носовая кость, 16 — слезная кость, 17 — чешуйчатая кость, 18 — скуловой отросток чешуйчатой кости, 19 — скуловая кость, 20 — барабанная кость, 21 — межчелюстная кость, 22 — верхнечелюстная кость, 23 — скуловой отросток верхнечелюстной кости, 24 — небный отросток верхнечелюстной кости, 25 — сошник, 26 — небная кость, 27 — хоаны, 28 — крылоклиновидная кость

диняются с грудиной и носят название *истинных ребер*, следующие же 5 пар, которые не доходят до грудины, — *ложных*. Все ребра сочленяются головками с телами двух соседних позвонков, кроме того, передние 8 пар ребер сочленяются при помощи бугорка с поперечными отростками позвонков.

Грудица имеет вид расположенных друг за другом шести костных сегментов и оканчивается удлинённой хрящевой пластинкой — *мечевидным отростком* (processus xiphoides). Передний самый крупный сегмент называется *рукояткой грудины* (manubrium sterni).

*Поясничный отдел* лишен ребер и содержит у кролика 7, иногда 6 позвонков.

*Крестцовый отдел* образован у кролика, как и большинства млекопитающих, четырьмя сросшимися позвонками. Из них два передних несут по паре широких поперечных отростков, при помощи которых передний крестцовый позвонок сочленяется с тазом.

*Хвостовой отдел* наиболее изменчив по числу позвонков. У кролика их имеется приблизительно 15.

**Череп.** *Первичная черепная коробка* (рис. 196). Затылочный отдел черепа кролика, как и у большинства млекопитающих, образован одной *затылочной костью* (os occipitale). Но закладывается она как четыре самостоятельные кости (основная затылочная, две боковые затылочные, верхнезатылочная), которые у молодого кролика еще соединяются друг с другом швами. По бокам затылочной дыры лежит по затылочному мыщелку. Присутствие двух затылочных мыщелков характерно вообще для млекопитающих. В этом отношении они сходны с земноводными, но, в то время как у них мыщелки образованы только боковыми затылочными костями, у млекопитающих в образовании их принимают участие как боковые, так и основная затылочная кости. В основании черепной коробки, впереди от затылочной кости, лежит *основная клиновидная кость*, а впереди нее — *переднеклиновидная*.

Большую часть тонкой межглазничной перегородки образуют имеющие вид пластинок неправильной формы парные *глазноклиновидные* (orbitosphenoidum) и *крылоклиновидные* (alisphenoidum) кости. Они располагаются над передней и основной клиновидными, причем глазноклиновидная лежит впереди. Слуховые капсулы окостеневают несколькими центрами, которые у взрослого кролика, как и у всех млекопитающих, сливаются в парные кости, носящие название *каменистых* (petrosum). Они располагаются по бокам основной затылочной и прикрыты снизу *барабанными* костями (см. ниже). В обонятельной области находится непарная *решетчатая* кость (mesethmoidum), расположенная впереди переднеклиновидной. Она имеет вид вертикальной пластинки, от которой с боков отходят *обонятельные раковины* (ethmoturbinae) — тонкие пластинчатые косточки, свешивающиеся в обонятельную полость. С наружных стенок, образованных верхнечелюстными костями, в обонятельные полости вдаются *нижние*, или *челюстные*, *раковины* (maxilloturbinae) — тонкие хондральные косточки, зачатки которых появляются уже у пресмыкающихся.

*Накладные кости черепной коробки.* Крышку черепа образуют накладные *теменные*, *лобные* и *носовые* кости. Кроме того, между теменными костями и верхней частью затылочной располагается характерная для млекопитающих *межтеменная кость* (interparietale). У переднего края глазницы помещается небольшая *слезная* кость, а бока мозговой коробки образованы парными *чешуйчатыми* костями. От них отходят направленные кнаружи и вперед *скуловые отростки*, под которыми располагаются сочленения для нижней челюсти. Скуловой отросток сочленяется с задней частью длинной *скуловой* кости (zygomaticum), тогда как спереди она сочленяется со скуловым отростком верхнечелюстной кости. Таким образом, у млекопитающих имеется *скуловая дуга*, сходная со скуловой дугой звероящеров и других синапсид.

Под чешуйчатой костью лежит тоже накладная *барабанная* кость (tympanicum). Она свойственна только млекопитающим и образует костный чехол наружного слухового прохода и наружную стенку среднего уха.

*Висцеральный (лицевой) отдел черепа.* Верхние челюсти состоят, как и у всех прочих позвоночных, из парных *межчелюстных* и *верхнечелюстных* костей, причем последние достигают у млекопитающих особенно сильного развития.

Как и у всех млекопитающих, у кролика имеется *вторичное нёбо*. Оно образовано небными отростками межчелюстных костей (которые отодвигают кверху непарный сошник, принимающий у млекопитающих вместе с межобонятельной костью участие в образовании межносовой перегородки), небными отростками верхнечелюстных костей и небными отростками небных костей. За последними располагаются хоаны. Наконец, сзади к небным костям прилегают длинные вертикально расположенные *крыловидные* кости.

*Нижняя челюсть* представлена только парными зубными костями. Впереди они образуют друг с другом симфиз, а сзади несут большой направленный вверх отросток, заканчивающийся сочленованной головкой.

*Подъязычный скелет* состоит из толстого тела *подъязычной* кости и двух пар рожков. Передняя пара гомологична нижнему отделу подъязычной дуги, задняя — первой жаберной дуге.

*Плечевой пояс* представлен *лопаткой*, имеющей характерную для млекопитающих форму треугольной пластинки с высоким продольным гребнем, который заканчивается *акромиальным отростком* (processus acromion), и тоненькой *ключицей*. При помощи хряща ключица соединяется одним концом с акромиальным отростком лопатки, другим — с рукояткой грудины. Коракоида нет, но он существует у зародыша как самостоятельный элемент, который впоследствии прирастает к лопатке в виде *коракоидного отростка* (processus coracoideus).

Т а з представлен парой *безымянных* костей, которые вентрально об-

разуют друг с другом симфиз. Они прорободены парой *запирательных отверстий* и сочленяются с передним крестцовым позвонком. Как показывает эмбриологическое развитие безымянных костей, каждая из них образуется путем слияния трех типичных элементов (*подвздошной, седалищной и лобковой* костей).

Скелет парных конечностей состоит из трех типичных отделов. Передние конечности имеют строение вполне типичной пятипалой конечности, задние же несколько отклоняются от нее в том отношении, что проксимальный отдел предплюсны содержит только две сравнительно крупные кости, характерные для млекопитающих. Внутренняя из них, представляющая, по-видимому, комплекс двух костей проксимального ряда предплюсны, носит название *таранной кости* (astragalus), наружная же — *пяточная* (calcaneus) — гомологична наружной косточке проксимального ряда предплюсны типичной пятипалой конечности и имеет сзади характерный для млекопитающих пяточный выступ, служащий для прикрепления сухожилия. Наконец, в коленном сочленении млекопитающих развивается округлая сухожильная косточка — *коленная чашка* (patella).

**Мышечная система.** У кролика, как и всех млекопитающих, мышечная система достигает исключительного развития и сложности, так что всего насчитывается несколько сот отдельных поперечнополосатых мускулов. Помимо общей высокой дифференцировки всей мускулатуры, необходимо указать следующие специфические особенности мышечной системы млекопитающих: наличие *диафрагмы* и сильное развитие *подкожной мускулатуры*.

*Диафрагма* (diaphragma), или *грудобрюшная преграда*, — куполообразная мышечная перегородка, полностью отделяющая грудную полость от брюшной. Она прорободена пищеводом. Диафрагма свойственна только млекопитающим; она принимает участие, с одной стороны, в акте дыхания, так как при ее уплощении грудная полость увеличивается, при поднятии же уменьшается; с другой стороны, диафрагма вместе с брюшными мышцами участвует в акте испражнения животного.

*Подкожная мускулатура* у млекопитающих достигает исключительного развития и нередко представляет собой почти сплошной подкожный слой. При ее помощи млекопитающие могут двигать даже небольшими участками кожи (это особенно хорошо заметно у короткошерстных форм, например у лошади). Она же принимает участие в образовании щек и губ. У обезьян (особенно у человека) подкожная мускулатура подвергается вторичной редукции на всем теле, кроме лица, где она, наоборот, получила исключительное развитие в качестве *мимической мускулатуры*, при помощи которой обезьяны, и особенно человек, выражают свое психическое состояние.

**Нервная система.** Головной мозг кролика (рис. 197), как и грызунов, имеет менее совершенное строение, чем у других плацентарных млекопитающих (кроме насекомоядных и летучих мышей), но обладает типичными чертами строения, свойственными классу млекопитающих: мощным развитием полушарий переднего мозга и мозжечка, закрывающих сверху все другие отделы головного мозга.

*Передний мозг* состоит из относительно громадных полушарий, нависающих далеко назад и на бока и закрывающих собой другие отделы мозга и основания обонятельных долей. В отличие от всех прочих классов позвоночных полушария переднего мозга у млекопитающих покрыты серым мозговым веществом — *мозговой корой*, которая называется *мозговым сводом*, или *неопаллиумом*.

Полушария мозга снизу имеют несколько борозд; самая длинная борозда носит название *сильвиевой* (fissura sylvii). Она отделяет *височную долю*. У кролика, в противоположность многим другим зверям, полушария переднего мозга сверху гладкие.

Вперед от полушарий, как и у представителей прочих классов, отходят *обонятельные доли*. У млекопитающих они развиты сильно, так же как и

обонятельные центры, занимающие дно переднего мозга. Это связано с чрезвычайно высоким развитием функции обоняния.

Между обоими полушариями располагается широкая перемычка (комиссура) из белых нервных волокон, соединяющая их кору. Комиссура эта свойственная только высшим млекопитающим, носит название *мозолистого тела* (*corpus callosum*). Сзади мозолистое тело образует колено, которое направлено вниз и вперед и переходит в комиссуру *свода* (*forqix*), покрывающую *гиппокамп* (*hippocampus*) — образование, гомологичное первичному мозговому своду представителей нижестоящих классов.

Боковые желудочки в связи с обособлением височной доли и развитием передней (лобной) и задней (затылочной) долей образуют три соединенных основаниями полости: *передний рог* (*cornu anterius*), являющийся полостью передней лобной доли полушария, *нижний рог* (*cornu inferius*), представляющий полость височной доли, и *задний рог* (*cornu posterius*) — полость затылочной доли, который у кролика развит слабо. В полость переднего рога со дна вдается бугор мозгового вещества, свойственный и нижестоящим классам и называемый *полосатым телом* (*corpus striatum*), а в полость нижнего рога снизу и с внутренней стороны вдается характерное образование млекопитающих — *гиппокамп*.

#### Промежуточный мозг.

Как и у представителей нижестоящих классов, от дна промежуточного мозга отходят *зрительные нервы*, образующие перекрест, и позади них находится *воронка*, к которой прикрепляется *гипофиз*, тогда как над промежуточным мозгом располагается на длинной ножке *эпифиз*. Полость промежуточного мозга, или третий желудочек, по бокам имеет мощные скопления мозгового вещества, носящие название *зрительных бугров* (*thalami optici*). Таким образом, промежуточный мозг имеет сходное строение с соответствующим мозгом пресмыкающихся и птиц.

*Средний мозг*, наоборот, отличается сравнительно очень небольшими размерами и крыша его, кроме продольной борозды, имеет еще поперечную борозду. Благодаря этому у кролика, как и у всех млекопитающих, вместо двуххолмия, свойственного представителям прочих классов, крыша среднего мозга представлена *четверохолмием* (*corpus quadrigeminum*). Передние холмики несут зрительную функцию, а задние — слуховую. Полость среднего мозга, или *сильвиев водопровод*, представляет собой лишь узкую щель.

*Мозжечок* состоит из средней непарной части — *червячка* — и двух боковых частей, которые очень велики и обозначаются как *полушария мозжечка* (*hemisphaerae cerebelli*). От них отходят в стороны *боковые придатки* (*flocculi*).

*Продолговатый мозг* отличается от такового у представителей нижестоящих классов тем, что по бокам четвертого желудочка обособ-

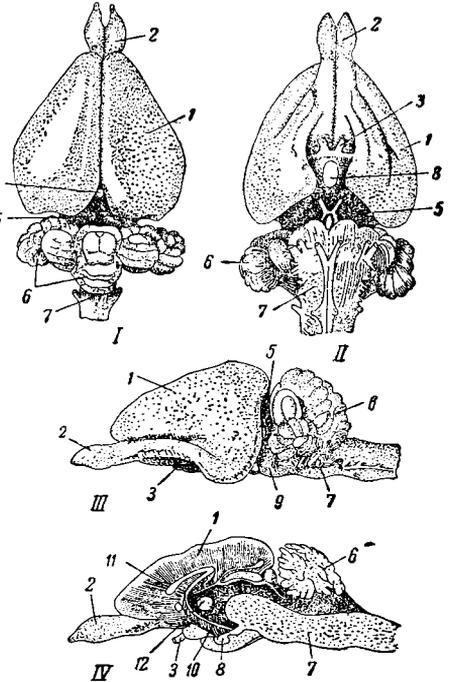


Рис. 197. Мозг кролика. I — сверху; II — снизу; III — сбоку; IV — продольный разрез (по Паркеру):

1 — большие полушария, 2 — обонятельные доли, 3 — зрительный нерв, 4 — эпифиз, 5 — средний мозг — четверохолмие, 6 — мозжечок, 7 — продолговатый мозг, 8 — гипофиз, 9 — варолиев мост, 10 — мозговая воронка, 11 — мозолистое тело, 12 — зрительные бугры

ляются продольные пучки нервных волокон, идущие к мозжечку и носящие название *задних ножек мозжечка* (*crura medullo-cerebellaria*), на нижней поверхности продолговатого мозга обособляются парные продольные валики — *пирамиды* (*pyramis*), а впереди них лежит поперечное возвышение, состоящее из нервных волокон, которые связывают под продолговатым мозгом правое и левое полушария мозжечка. Возвышение это характерно для млекопитающих и носит название *варолиева моста* (*pons varolii*).

**Головные нервы.** У кролика уже 12 пар головных нервов, так как XI пара — *добавочный нерв* (*nervus accessorius*), не вполне дифференцированный у птиц и пресмыкающихся, получает у млекопитающих полное развитие. Он отходит от боков продолговатого мозга приблизительно на уровне XII пары. Прочие головные нервы имеют типичные места отхождения.

**Органы чувств.** Для кролика, как и для грызунов, характерно сильное развитие осязательных волос — *вибрисс* — на голове в виде так называемых *усов*, на верхней и нижней губах, подбородке, на щеках и бровях. Среди органов чувств, как и у большинства млекопитающих, ведущую роль играют органы обоняния; в обонятельной полости, как сказано выше, имеется сложный лабиринт *обонятельных раковин*. Высокой степени совершенства достигают также органы слуха, имеющие сложно извитую улитку, звукопроводящий аппарат в среднем ухе из *трех слуховых косточек*, костные *слуховые барабаны* и большие подвижные *наружные уши*.

**Органы пищеварения.** Ротовая полость. Губы (*labrum*) кролика принимают участие в схватывании и удержании пищи. Резцы выдаются наружу, и волосяной покров продолжается на внутреннюю поверхность губ. Это дает возможность кролику грызть различные предметы, не засоряя ротовой полости. Полость рта кролика, как и всех млекопитающих, ограничена сверху *твердым* (костным) нёбом, которое продолжается назад в виде *мягкого* (мышечного) нёба. Благодаря этому хоаны отодвинуты далеко назад к глотке, что дает возможность млекопитающим свободно дышать, в то время как пища находится во рту. Это имеет большое значение, так как млекопитающие, в противоположность представителям других классов позвоночных, пережевывают пищу. Бока ротовой полости ограничены мягкими мышечными *щеками*, а на дне ее располагается большой мышечистый *язык* (*lingua*). Функция его заключается в восприятии вкусовых ощущений и в подпихивании пищи под зубы во время жевания. В ротовую полость открываются протоки четырех больших парных слюнных желез: *околоушных*, *подглазничных*, *подчелюстных* и *подъязычных*. Они выделяют слюну, которая служит не только для смачивания пищи и ротовой полости, но и действует на пищу химически, в частности, превращая крахмал в сахар. Таким образом, переваривание у млекопитающих начинается уже в ротовой полости.

**Зубы**, в противоположность зубам ящериц и представителей всех нижестоящих групп позвоночных, не прирастают к поверхности кости, а каждый зуб погружен в самостоятельную ячейку. Как и у всех грызунов, у кролика имеются только передние зубы — *резцы* и задние — *коренные*. Резцы отделены от коренных широким беззубым промежутком — *диастемой* (*diastema*). В верхней челюсти у кролика два больших резца, позади них располагается пара маленьких добавочных резцов; этот признак характерен для кролика, зайцев и близкородственных им пищух, или сеноставцев. В нижней челюсти, как и у всех грызунов, у кролика только два резца. Резцы грызунов характеризуются следующими свойствами. Во-первых, основания их не замкнуты, т. е. они лишены корней, благодаря чему растут в течение всей жизни животного и имеют более или менее постоянную длину только потому, что вершины их постоянно стираются друг о друга и о пищу. Во-вторых, они изогнуты дугообразно и погружены очень глубоко в челюсти. Благодаря этому давление, испытываемое коронкой зуба, распределяется равномерно на значительную часть его поверхности, тогда как

открытое основание резца, погруженное в мягкие и нежные ткани, не испытывает никакого давления. В-третьих, большая часть резца состоит из сравнительно мягкого *дентина*, и только передняя поверхность покрыта толстым слоем чрезвычайно твердой *эмали*. Благодаря такому строению резцов сравнительно мягкий дентин стирается быстрее, чем твердая эмаль, вследствие чего сохраняется постоянно острый, режущий край зуба. Коренных зубов у кролика с каждой стороны верхней челюсти имеется по шести, в нижней —

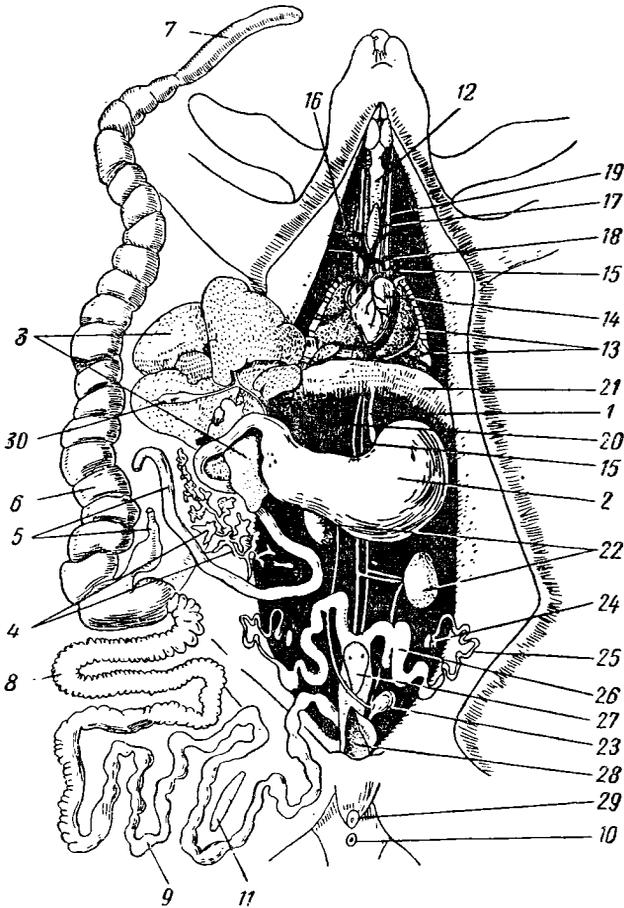


Рис. 198. Вскрытый кролик (по Огневу, с изменениями):  
 1 — пищевод, 2 — желудок, 3 — печень, 4 — поджелудочная железа, 5 — тонкая кишка, 6 — слепая кишка, 7 — червеобразный отросток, 8 — толстая кишка, 9 — прямая кишка, 10 — заднепроходное отверстие, 11 — селезенка, 12 — трахея, 13 — легкие, 14 — сердце, 15 — аорта, 16 — правая подключичная артерия, 17 — левая сонная артерия, 18 — левая подключичная артерия, 19 — наружная яремная вена, 20 — задняя полая вена, 21 — диафрагма, 22 — почки, 23 — мочевой пузырь, 24 — яичник, 25 — фаллопиева труба, 26 — матка, 27 — влагалище, 28 — мочеполовой синус, 29 — мочеполовое отверстие, 30 — желчный пузырь

по пяти. По форме они резко отличаются от резцов и имеют уплощенную вершину, поперек которой проходят три или два заостренных валика. В то время как резцы служат для отгрызания листьев, коры и т. п., коренные служат для перетирания пищи.

Глотка короткая, в нее, как и у всех наземных позвоночных, открываются *дыхательное горло* и *евстахиевы трубы*. Кроме того, как и у крокодилов, благодаря сильному развитию вторичного неба *хоаны* тоже открываются в глотку (а не в ротовую полость, как у земноводных, птиц и боль-

шинства пресмыкающихся). Следовательно, у млекопитающих глотка (а не ротовая полость) является местом перекреста двух путей: пищевого и дыхательного.

Пищевод, как и у всех позвоночных, представляет собой простую, сильно растяжимую мышечную трубку (исключение из этого правила составляют только птицы, многие из которых снабжены зобом). Пройдя через диафрагму, пищевод соединяется с желудком (рис. 198).

Желудок кролика, как и большинства млекопитающих, имеет вид большого подковообразно изогнутого мешка, лежащего поперек тела. В нем различают *малую кривизну*, обращенную к позвоночнику и несколько вверх, и *большую кривизну*, обращенную наружу и несколько вниз. Брюшина, покрывающая желудок, свешивается с большой кривизны его в виде складки, заполненной жиром, которая как фартуком прикрывает значительную часть кишечника. Складка эта очень характерна и носит название *большого сальника* (omentum major).

Печень (hepar) имеет типичное строение и располагается непосредственно под диафрагмой; протоки ее, как всегда, открываются в двенадцатиперстную кишку. У кролика, как и у большинства млекопитающих, имеется *желчный пузырь*, отсутствующий, например, у крыс, лошадей, оленей.

Поджелудочная железа (pancreas), как и у всех млекопитающих, рассеяна в складке брюшины и имеет вид жироподобного тела. Расположена она на своем типичном месте — в петле двенадцатиперстной кишки, и, как всегда, протоки ее открываются в этот отдел кишечника.

Кишечник кролика очень длинный (раз в 15—16 длиннее тела животного), что связано с питанием растительной пищей. Как и у всех млекопитающих, отделы его: *тонкая кишка* (ileum), *толстая кишка* (colon) и *прямая* (rectum) — ясно дифференцированы, причем между тонкой кишкой и толстой находится клапан, а в начале толстой кишки отходит характерный для млекопитающих и особенно сильно развитый у грызунов непарный слепой вырост — *слепая кишка* (caecum), совсем отсутствующая лишь у немногих зверей. У кролика, как и у всех растительноядных млекопитающих, слепая кишка

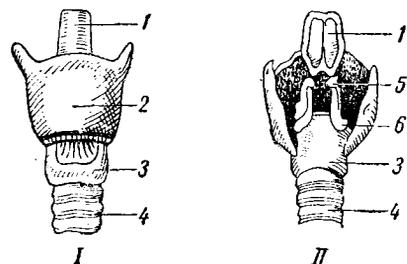


Рис. 199. Гортань кролика (по Паркеру). I — спереди; II — сзади:

1 — надгортанник, 2 — щитовидный хрящ, 3 — перстневидный хрящ, 4 — трахея, 5 — сангионив хрящ, 6 — черпаловидный хрящ

очень велика. На конце ее находится, как и у ряда других млекопитающих (многих грызунов, некоторых хищных, полуобезьян и обезьян), сравнительно тонкий слепой вырост — *червеобразный отросток* (appendix). Открывается кишечник наружу самостоятельным заднепроходным отверстием (anus).

**Органы дыхания.** Гортань (рис. 199), как и у пресмыкающихся, имеет основанием *перстневидный хрящ*. Впереди него, составляя брюшную и боковые стенки гортани, располагается большой *щитовидный хрящ* (cartilago thyreoidea), который свойствен только млекопитающим. Над перстневидным хрящом с боков спинной стороны гортани находятся небольшие парные *черпаловидные хрящи*, гомологичные одноименным образованиям пресмыкающихся и земноводных. Наконец, к переднему краю щитовидного хряща прикрепляется своим суженным основанием тонкий ложкообразный хрящ — *надгортанник* (epiglottis). Он тоже свойствен только млекопитающим. Полость гортани между перстневидным и щитовидным хрящами образует пару небольших карманообразных впячиваний, носящих название *желудочков гортани*. Впереди и сзади желудочков гортани располагается по парной складке слизистой оболочки — *голосовые связки*. Из них нижние, но-

сящие название *истинных голосовых связок*, могут натягиваться голосовыми мышцами и издавать звук различной высоты в зависимости от степени натяжения и силы, с которой воздух выдыхается из легких. Верхние, или *ложные, голосовые связки* издавать звук не могут. Надгортанник играет важную роль при сложном акте глотания, во время которого вся гортань приподнимается, надгортанник же отгибается назад и прикрывает собой гортанную щель, так что пища проходит прямо в пищевод (если пища все же попадает в дыхательное горло и животное поперхнулось, то она сейчас же выбрасывается назад струей воздуха).

Л е г к и е кролика, как и всех млекопитающих, представляют пару губчатых тел, свободно свешивающихся в грудную полость. Внутреннее строение их характеризуется большой сложностью: *bronхи*, войдя в легкие, делятся на *вторичные bronхи*, а те — на *bronхи третьего и четвертого порядков*, которые заканчиваются тонкостенными *bronхиолами*. Стенки всех бронхов имеют собственный скелет, состоящий из хрящевых колец, тогда как бронхиолы лишены хрящевого скелета. Концы бронхиол вздуты в виде пузырьков — *альвеол*, которые имеют ячеистые (альвеолярные) стенки и густо оплетены сетью капиллярных сосудов (рис. 200). Такое ячеистое, или альвеолярное, строение легких сильно повышает в них процесс газообмена и свойственно только млекопитающим.

А к т д ы х а н и я млекопитающих, как и у всех амниот, происходит путем расширения и сужения грудной клетки. Но в отличие от прочих амниот грудная клетка расширяется не только вследствие изменения положения ребер, но и в результате опускания диафрагмы. При этом всасывающийся в легкие воздух окисляет кровь только в альвеолах.

**Кровеносная система.** С е р д ц е, как и у птиц, четырехкамерное, причем левый желудочек гонит кровь по большому кругу кровообращения и имеет (как и у птиц) значительно более толстые стенки,

чем правый, который гонит кровь по малому кругу. Однако в противоположность сердцу птиц правый атриовентрикулярный клапан — перепончатый и делится на *тристворки*, тогда как левый — на две.

А р т е р и и б о л ь ш о г о к р у г а (рис. 201). Аорта, как и у птиц, отходит от левого желудочка, но потом заворачивает влево. Как и всегда, она тянется назад под позвоночником, отсылая от себя сосуды к внутренним органам и разделяясь в области таза на две *подвздошные артерии*, которые продолжают в задние конечности в виде *бедренных артерий*. Первый сосуд, который отходит от дуги аорты, носит название *безымянной артерии* (*arteria innominata*). Обычно она тотчас же по отхождении делится на 3 ствола: *правую подключичную артерию* (*subclavia dextra*), *правую сонную* (*carotis dextra*) и *левую сонную артерию* (*carotis sinistra*). Но часто левая сонная артерия кролика отходит самостоятельно от аорты, так что безымянная артерия делится только на 2 большие ветки. Правая подключичная артерия идет в соответствующую переднюю конечность, а сонные артерии — в голову, где каждая из них делится на 2 ствола: *внутреннюю сонную* и *наружную сонную артерии*. Вблизи основания безымянной артерии от дуги аорты отходит самостоятельным стволом *левая подключичная артерия* (*subclavia*

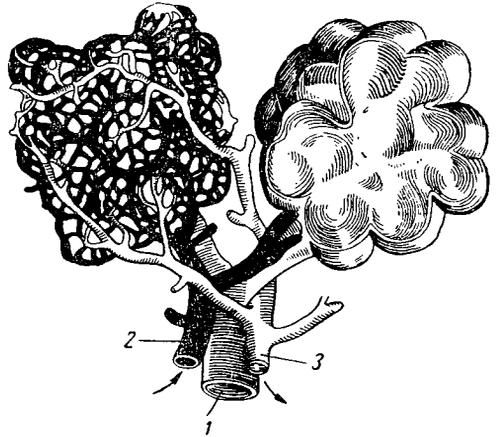


Рис. 200. Схема строения легочных пузырьков млекопитающего (по Гиндце). На левом осталась только сеть капиллярных сосудов, на правом — вскрытый пузырек без сосудов:

1 — бронх, 2 — артерия, 3 — вена

sinistra), направляющаяся в левую переднюю конечность. Проходя через грудной отдел, аорта дает ряд ветвей: *межреберные артерии*, *кишечную*, *переднюю брыжеечную*, к половым органам, к почкам, *заднюю брыжеечную*, на своем заднем конце распадается на две *подвздошные артерии*, между которыми располагается *хвостовая артерия*.

Вены большого круга (рис. 201). Венозная кровь из задних конечностей собирается в парные *бедренные вены* (*v. femoralis*), которые в области таза сливаются в *заднюю полую вену*. Таким образом, у кролика, как и у всех млекопитающих, воротная система почек атрофирована. Задняя полая вена, направляясь к сердцу, тянется вдоль позвоночника и принимает в себя ряд вен, идущих от стенок тела и внутренних органов, а вблизи ее впадения в правое предсердие в нее впадают две *печеночные вены*. Венозная кровь от внутренних органов (кишечника, желудка, селезенки) собирается в *воротную вену*, которая, как и у всех позвоночных, распадается в печени на капилляры, образуя *воротную систему печени*; капилляры печени вновь соединяются в уже упомянутые печеночные вены. Венозная кровь из передней части тела собирается в парные *передние полые вены* — правую и левую, которые тоже впадают в правое предсердие. Каждая из них слагается из соответствующей *подключичной вены*, несущей кровь из передней конечности, и *яремной*, собирающей кровь из головы.

Сосуды малого круга. От правого желудочка, как и у всех амниот, отходит *общая легочная артерия*, разделяющаяся на *правую* и *левую легочные артерии*, идущие к соответствующим легким. Из каждого легкого кровь собирается в 2 *легочные вены*, которые затем сливаются, образуя одну *правую* и одну *левую легочные вены*, впадающие в левое предсердие общим отверстием.

Красные кровяные тельца млекопитающих отличаются от соответствующих телец всех прочих позвоночных тем, что в сформированном состоянии лишены ядер.

**Органы выделения.** Пара бобовидных почек расположена в поясничной области под позвоночником. От внутренней вогнутой стороны каждой почки отходит по *мочеточнику*, впадающему непосредственно в *мочевой пузырь* приблизительно на половине расстояния между его вершиной и шейкой. В свою очередь мочевой пузырь открывается в *мочепускательный канал*.

Вещество почки состоит из двух слоев: наружного, или *коркового*, испещренного мелкими точками — боуменовыми капсулами, и внутреннего, или *мозгового*, исчерченного светлыми радиальными полосками — собирательными трубочками. Эти трубочки образуют группы — пирамиды, которые вдаются в ви-

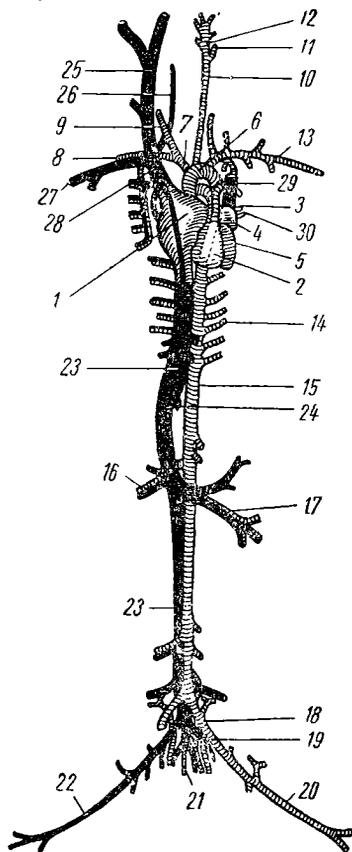


Рис. 201. Кровеносная система кролика (по Паркеру):

1 — правое предсердие, 2 — правый желудочек, 3 — легочная артерия, 4 — левое предсердие, 5 — левый желудочек, 6 — дуга аорты, 7 — безымянная артерия, 8 — правая подключичная артерия, 9 — правая общая сонная артерия, 10 — левая общая сонная артерия, 11 — внутренняя сонная артерия, 12 — внешняя сонная артерия, 13 — левая подключичная артерия, 14 — межреберные артерии, 15 — спинная аорта, 16 — правая почечная артерия, 17 — левая почечная артерия, 18 — левая общая подвздошная артерия, 19 — наружная подвздошная артерия, 20 — правая бедренная артерия, 21 — хвостовая артерия, 22 — правая бедренная вена, 23 — задняя полая вена, 24 — печеночная вена, 25 — наружная яремная вена, 26 — внутренняя яремная вена, 27 — подключичная вена, 28 — правая передняя полая вена, 29 — левая передняя полая вена, 30 — легочные вены

де сосочков в *почечную лоханку*. Лоханка представляет собой отодвинутую к внутреннему краю почки полость. От нее отходит мочеточник (рис. 202).

**Микроскопическое строение почки.** Видимые невооруженным глазом точки в корковом слое представляют собой *боуменовы капсулы*. Они вообще крайне характерны для мезо- и метанефрических почек. Каждая боуменова капсула имеет вид двуслойного бокальчика, в котором помещаются кровеносные сосуды, образующие *мальпигиев клубочек*, а от дна боуменовой капсулы берет начало *мочевой каналец*, состоящий из четырех отделов (извитой каналец первого порядка, нисходящая и восходящая части петли Генле, извитой каналец второго порядка) и впадающий в собирательную трубочку (рис. 203).

**Половые органы.** Парные *семенники*, или *яички* (testes), имеют характерную овальную форму (рис. 204). К ним прилегают *придатки семенников* (epididymis), имеющие вид жироподобных тел и представляющие собой остатки мезонефроса. Парные семяпроводы открываются в начало мочеиспускательного канала. Конечные части семяпроводов расширены в удлиненные *семенные пузырьки* (vesicula seminalis). У грызунов функция их своеобразна: именно в семенных пузырьках вырабатывается особая студенистая масса, которая при совокуплении выбрасывается вслед за семенем и закупоривает половые пути самки. Вне периода размножения семенники кролика находятся в полости тела, откуда спускаются в мошонку только на время спаривания. Прободенный мочеиспускательным каналом мужской половой член (penis) образован главным образом двумя *пещеристыми телами* (corpus cavernosum),

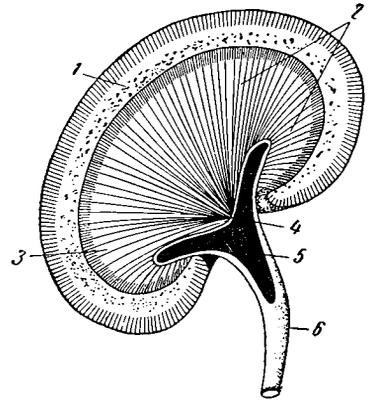


Рис. 202. Почки кролика в продольном разрезе (по Кашкарову и Станчинскому):

1 — корковый слой, 2 — мозговое вещество, 3 — пирамиды, 4 — сосочек, 5 — лоханка, 6 — мочеточник

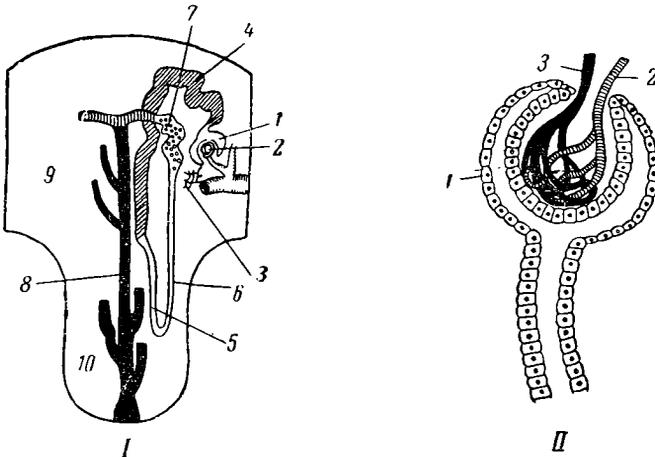


Рис. 203. Схема строения почечного канальца млекопитающего (по Бобринскому). I — целый каналец; II — мальпигиев клубочек:

1 — боуменова капсула, 2 — артерия, образующая клубочек, 3 — вены, 4 — извитой каналец первого порядка, 5 — нисходящая часть петли Генле, 6 — восходящая часть петли Генле, 7 — извитой каналец второго порядка, 8 — выводящий каналец, 9 — корковый слой почки, 10 — мозговой слой почки

суп), которые приросли основаниями к лобковым костям и способны напрягаться от крови, приливающей к ним при половом возбуждении.

В месте впадения семяпроводов в мочеиспускательный канал — на границе между мочевым пузырем и корнем полового члена — находится *предстательная железа* (gl. prostatica). Она выделяет жидкость, которая служит для разжижения семени. Благодаря этому при совокуплении семя может с силой выбрасываться в половые пути самки. Сюда же открывается *мужская матка*. Ниже в мочеиспускательный канал впадают протоки парных *курперовых желез*.

**Половые органы самки.** Парные яичники (ovarium), как у всех позвоночных, лежат в полости тела, имеют овально-уплощенную форму (рис. 205) и неровную поверхность. Парные яйцеводы—*фаллопиевы трубы* открываются расширенной воронкой в полость тела вблизи соответствующего яичника, противоположные же концы их без резкой границы расширяются в *матку* (uterus). Правая и левая матки самостоятельно открываются в непарное *вагиналище* (vagina), которое задним концом переходит в преддверие, мочеполовой канал; в него же открывается с брюшной стороны мочевой пузырь. Наконец, наружу преддверие открывается мочеполовым отверстием, на брюшном краю которого располагается небольшой вырост — *клитор* (clitoris), образованный пещеристой тканью. Он соответствует penisу самца.

**Яйцо и овуляция.** Яйцевые клетки, развиваясь в яичниках, окружаются *фолликулярными клетками*, из которых в конце концов формируется *граафов пузырь* (рис. 206), свойственный только млекопитающим.

Граафов пузырь, главным образом благодаря накоплению в нем жидкости, все более увеличивается и приближается к стенке яичника. Когда яйцо вполне созреет, граафов пузырь лопается, и почти микроскопических размеров яйцо (около 0,2 мм в диаметре), окруженное фолликулярными клетками, выпадает в полость тела. Рубец же на яичнике зарастает и превращается в эндокринную железу, носящую название *желтого тела*. В случае, если яйцо в дальнейшем останется неоплодотворенным, желтое тело сравнительно быстро рассасывается. Но, если произошло оплодотворение (слияние яйца со сперматозоидом), желтое тело сохраняется в течение всего развития зародыша. В первом случае желтое тело называется ложным, во втором — истинным. Процесс выпадения зрелых яиц в полость тела совершается периодически и носит название *овуляции*. Из полости тела яйцо попадает в воронку фаллопиевой трубы и благодаря мерцательным движениям ресничек, выстилающих фаллопиеву трубу,

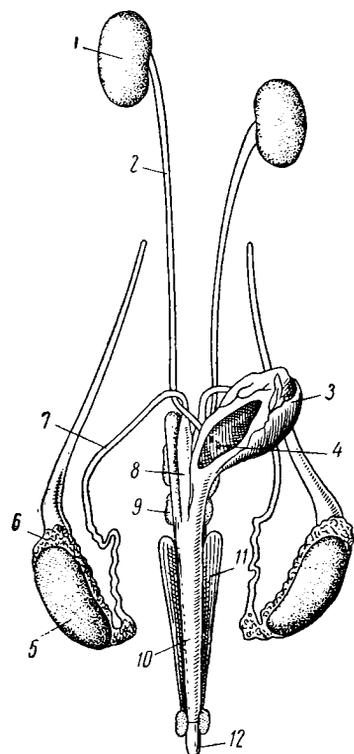


Рис. 204. Мочеполовая система самца кролика (по Паркеру):

1 — почка, 2 — мочеточник, 3 — мочевой пузырь (вскрыт), 4 — отверстие мочеточника в мочевой пузырь, 5 — семенник, 6 — придаток семенника, 7 — семяпровод, 8 — семенной пузырек, 9 — предстательная железа, 10 — мужской член, 11 — пещеристое тело, 12 — отверстие мочеполового канала

спускается по ней. Если в половых путях самки имеются сперматозоиды, введенные сюда самцом при coitus, то еще в фаллопиевой трубе происходит оплодотворение (слияние половых продуктов).

**Развитие зародыша.** Ранние стадии развития зародыша совершаются не по типу развития яйца анимний, а по типу, близкому к развитию яйца пресмыкающегося и птицы. После оплодотворения яйцо продолжает медленно спускаться по фаллопиевой трубе в матку и одновременно происходит его дробление. Процесс этот совершается чрезвы-

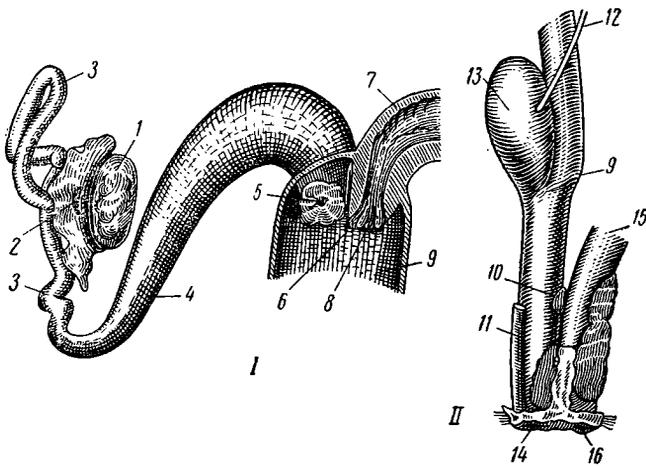


Рис. 205. Половые органы самки кролика (по Паркеру). I — передний конец влагалища с правой маткой, фаллопиевой трубой и яичником (часть нижней стенки влагалища удалена, проксимальный конец левой матки представлен в продольном разрезе); II — женская мочеполовая система сбоку:

1 — яичник, 2 — воронка фаллопиевой трубы, 3 — правая фаллопиева труба, 4 — правая матка, 5 — устье правой матки, 6 — перегородка влагалища, 7 — левая матка, 8 — устье левой матки, 9 — влагалище, 10 — куперова железа, 11 — пещеристое тело клитора, 12 — мочеточник, 13 — мочевой пузырь, 14 — мочеполовое отверстие, 15 — прямая кишка, 16 — заднепроходное отверстие

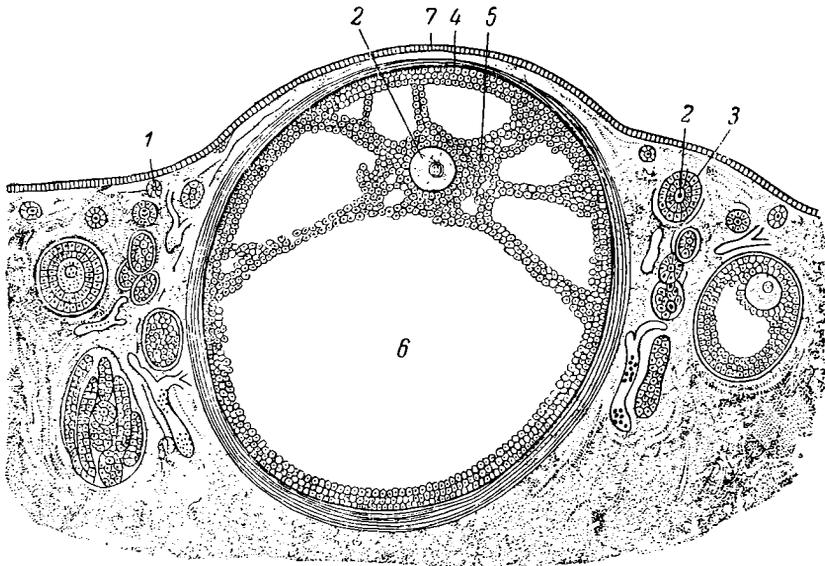


Рис. 206. Разрез через часть яичника взрослого кролика, на котором видны один вполне развитый граафов пузырь и несколько других на разных стадиях развития (по Маршаллу):

1 — первичное яйцо, 2 — яйцо, 3 — фолликулярные клетки, окружающие яйцо, 4 — наружный слой граафова пузырька, 5 — внутренний слой граафова пузырька, 6 — полость граафова пузырька, 7 — слой эпителиальных клеток, покрывающих яичник

чайно медленно, что весьма характерно для млекопитающих. В результате *полного и равномерного* дробления получается плотный многоклеточный шар. На этой стадии яйцо достигает матки и через некоторое время начинает погружаться в ее распухшую слизистую оболочку. Благодаря внедрению яйца в стенку матки в него начинают поступать от матери питательные вещества и жидкости. Вследствие этого дробящийся шар внутри заполняется жидкостью, и принимает вид полого однослойного *бластодермического пузыря* (рис. 207). Стенка его носит название *трофобласта*, скопление же клеток, прикрепленных в одном месте к внутренней стенке пузыря, — *зародышевого узелка*. Несмотря на внешнее сходство, эта стадия — не бластула, как и предыдущая — не морула, ибо не весь шар идет на образование зародыша, а лишь зародышевый узелок, трофобласт же играет роль исключительно в процессе питания зародыша. В дальнейшем та часть трофобласта, к которой прилегает зародышевый узелок, расходится, и зародышевый узелок превращается в зародышевый диск с ясно намеченной на нем первичной полоской. Одновременно от нижней (внутренней) части зародышевого узелка начинает обособляться клеточный пласт, который постепенно обрастает всю внутреннюю поверхность трофобласта. Этот слой представляет собой желточный мешок. На данной стадии яйцо млекопитающего соответствует яйцу *Sauropsida* с закончившимся обрастанием желтка бластодермой, однако это обрастание вследствие малого объема замещающей желток жидкости заканчивается очень рано.

Таким образом, яйцо млекопитающего, имеющее еще меньше желтка, чем яйцо ланцетника, хотя и претерпевает полное и равномерное дробление, но даже на первых стадиях развивается по типу, близкому к развитию яйца рептилий и птиц.

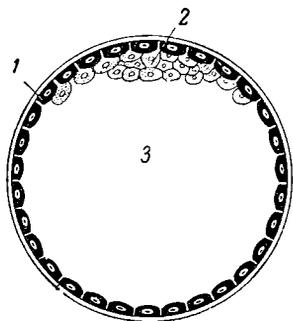


Рис. 207. Разрез через бластодермический пузырь кролика в конце четвертого дня развития (по Маршаллу):

1 — трофобласт, 2 — зародышевый узелок, 3 — полость бластодермического пузыря

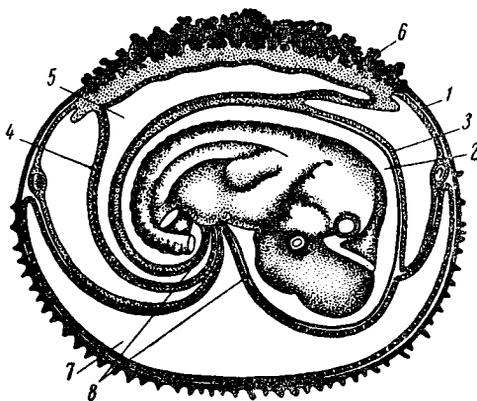


Рис. 208. Зародыш кролика в конце двенадцатого дня (по Маршаллу):

1 — серозная оболочка, 2 — амниотическая полость, 3 — амнион, 4 — аллантаис, 5 — полость аллантаиса, 6 — утолщенная часть серозы, из которой образуется плацента, 7 — полость желточного мешка, 8 — пупочный канатик

Более поздние стадии развития обнаруживают еще большее сходство с развитием *Sauropsida*, хотя зародышевые органы — амнион, аллантаис и сероза — млекопитающих претерпевают весьма существенные изменения.

Формирование зародыша идет в общем тем же путем, что и у пресмыкающихся и птиц. Зародышевый диск разрастается особенно в своей передней части. Непосредственно перед первичной полоской появляется нервная бороздка, которая вскоре замыкается в нервную трубку, и зародыш все более приподнимается и обособляется от желточного пузыря. 12-дневный зародыш имеет уже развитые ноздри, глаза, слуховые пузырьки (рис. 208). По бокам шеи у него имеются жаберные щели, которые, однако, в противоположность жаберным щелям *Sauropsida*, ни на какой стадии не бывают сквозными.

Передние и задние конечности достигают уже значительной длины. Главные отличия его от соответствующей стадии развития зародыша птицы заключаются в относительно меньшей величине головы и глаз.

Однако развитие зародышевых оболочек у млекопитающих во многом крайне своеобразно. Хотя желточный мешок и соответствует желточному мешку других позвоночных, полость его заполнена не питательным веществом, а жидкостью, и он скоро исчезает (его появление можно объяснить только тем, что млекопитающие произошли от форм, имевших яйца, богатые желтком). Наоборот, амнион и аллантоис появляются у млекопитающих очень рано, сильно развиваются, и внешняя стенка аллантоиса срастается с серозой в хорион, на котором образуются *ворсинки*, или *махры*, — зачатки плаценты.

**П л а ц е н т а** (placenta), или *детское место*, иначе *послед*, — образование, крайне характерное для высших (плацентарных) млекопитающих. Посредством ее осуществляются как питание, так и дыхание зародыша за счет матери в течение всей его утробной жизни с момента образования плаценты и до рождения.

Плацента представляет собой богатый кровеносными сосудами губчатый орган, в котором различают две части — *детскую* и *материнскую*. Детская плацента состоит из ворсинок хориона, материнская — из особого участка стенки матки, имеющего рыхлое строение, в который внедряются ворсинки детской плаценты. При этом многочисленные кровеносные сосуды этих плацент настолько сближены, что между ними сохраняются лишь тончайшие эпителиальные прослойки и происходит деятельный осмос. Таким образом кровь зародыша получает из материнской крови питательные вещества и кислород и отдает ей газы и другие накопившиеся в ней продукты распада. Эта артериальная, богатая пищевыми веществами и кислородом кровь матери по пупочной (аллантоидной) вене мощным потоком вливается в заднюю полую вену зародыша и, получая лишь незначительную примесь венозной крови из задней полой вены, следует в правое предсердие, откуда сейчас же через овальное окно переливается в левое предсердие и дальше гонится сердцем по всему телу зародыша. Венозная же кровь, поступающая в правое предсердие по передним полым венам, задерживается в нем и гонится сердцем через легочную артерию и боталлов проток в спинную аорту и далее по пупочной артерии в плаценту.

При родах мышечный слой матки начинает сильно сокращаться. В результате материнская плацента, связанная к этому времени со стенками самой матки лишь очень рыхлой тканью, отрывается и вместе с детской плацентой и новорожденным животным выбрасывается наружу. Таким образом, плацента кролика относится к типу *отпадающих плацент* (а по форме — *дискоидальных*).

Кровотечение при родах бывает незначительным, главным образом потому, что вся матка очень быстро и сильно сокращается в размерах.

Изменения в кровеносной системе родившегося детеныша в основном сходны с таковыми птенца. Главнейшие из этих изменений заключаются в том, что аллантоидное кровообращение прекращается, овальное окошко между предсердиями замыкается, а боталлов проток атрофируется.

**Образ жизни и распространение.** Предок разнообразных домашних пород кроликов — дикий кролик — ведет колониальный образ жизни и селится в норах, которые обычно располагаются в холмистых и песчаных местностях, по оврагам, ущельям, среди скал, покрытых кустарником. На кормежку кролики выходят обычно ночью. Беременность длится 30 дней. Молодые, число которых в помете колеблется от 4 до 12, рождаются голыми и слепыми, но уже через несколько дней прозревают и покрываются густым мехом.

Первоначальную родину дикого кролика составляли страны южной части Западной Европы, откуда он впоследствии был перевезен человеком во все страны к северу от Альпийских гор. Современная область распростра-

нения дикого кролика — вся южная и средняя части Западной Европы, но особенно многочислен он в странах, прилежащих к Средиземному морю. Перевезенный в Австралию и на Новую Зеландию кролик размножился там в огромных количествах.

Единственное место в СССР, где водится дикий кролик, самый юго-западный угол Украины, куда он был завезен сравнительно недавно.

## ОБЩИЙ ОБЗОР ОРГАНИЗАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**Внешнее строение.** Форма тела млекопитающих крайне разнообразна. Наиболее типичной является удлиненное туловище, высоко приподнятое на четырех пятипалых конечностях, с хорошо выраженной шеей, на которой сидит умеренных размеров голова, и с явственно обособленным от туловища тонким хвостом. Млекопитающее отличается от типичного пресмыкающегося (например, ящерицы) значительно большими размерами парных конечностей, лучше развитой шеей, меньшим хвостом, являющимся лишь небольшим придатком к туловищу. От этого основного типа, приспособленного к беганию, сильно уклоняются, с одной стороны, *летучие мыши*, приспособившиеся к полету и имеющие передние конечности, измененные в крылья, с другой — *китообразные*, которые живут в воде и имеют рыбоподобную форму тела, измененные в плавательные ласты передние конечности, атрофированные задние конечности и хвост, напоминающий рыбий. Всех наземных млекопитающих, в зависимости от того, опираются они при передвижении на всю стопу или только на пальцы, можно разделить на 3 группы: *стопходящие*, *пальцеходящие* и *фалангоходящие* (рис. 209). К первой относятся обезьяны, медведи и некоторые другие, ко второй — большинство млекопитающих, к третьей — все копытные. Переходную группу составляют *пальцестопходящие*, например кролик и куница.

**Кожные покровы.** Кожа млекопитающих характеризуется толщиной, наличием сосочков на границе между эпидермисом и кориумом, присутствием рыхлой подкожной клетчатки, обилием кожных желез и богатством различного рода роговых образований, из которых главнейшими являются волосы и их видоизменения (рис. 210).

**Собственно кожа (кориум)** млекопитающих состоит преимущественно из волокнистой соединительной ткани, отдельные волокна которой образуют сложный переплет. Она всегда богато снабжена кровеносными сосудами, а глубокие слои, состоящие из рыхлой соединительной ткани и носящие название подкожной клетчатки, обычно содержат значительные жировые скопления. Особенного развития достигают жировые скопления

водных млекопитающих — *китов*, *тюленей*, у которых они образуют толстый слой, сильно уменьшающий теплоотдачу, и у зверей, впадающих в зимнюю спячку: например, *сурков*, *сусликов*, *летучих мышей*, *барсуков*, *медведей*. У зверей, впадающих в спячку, жир служит главным образом запасным питательным материалом, и количество его сильно изменяется по временам года: осенью, перед впадением зверя в спячку, он достигает наибольшей толщины; весной же, перед пробуждением, он бывает почти весь израсходован. При выдел-

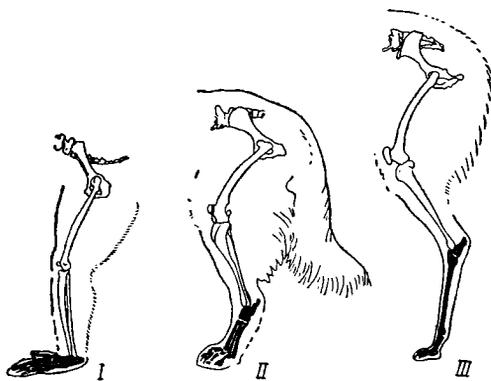


Рис. 209. Задние конечности млекопитающих; элементы стопы зачернены (по Брэму). I — обезьяна павиан (стопходящее); II — собака (пальцеходящее); III — лама (фалангоходящее)

ке кожи подкожная клетчатка, не оказывающая никакого влияния на прочность кожи, удаляется.

Эпидермис млекопитающих имеет весьма различную толщину не только у разных групп, но и на разных частях тела одного и того же животного. Наибольшей толщины он достигает на тех местах тела, которые особенно подвержены трению, например, на подошвах ног, ягодицах большинства обезьян (седалищные мозоли), на коленях верблюдов. С поверхности рогового слоя постоянно отпадают отдельные отмершие клетки или группы клеток в виде «перхоти», изнутри же он все время нарастает благодаря делению клеток нижнего, основного слоя эпидермиса, известного под названием *мальпигиева*.

К роговым образованиям наземных млекопитающих относятся ногти, разнообразные когти и копыта (рис. 211). Образования эти совершенно отсутствуют только у китообразных и на большинстве пальцев передних конечностей *летучих мышей*, а в большей или меньшей степени недоразвиты у *сирен* и многих *тюленей*. У всех прочих млекопитающих они развиты хорошо и имеют большое экологическое значение. Доказывается это тем, что не только способ передвижения зверя, но и работа его конечностей связаны с присутствием того или иного из этих образований. Ногти, которые свойственны *обезьянам*, отчасти и *полуобезьянам*, имеют более или менее плоскую форму и покрывают конец пальца только сверху. Кроме того, у ногтя хорошо развита покрывающая конец пальца снизу мягкая *подушечка* пальца, которая у когтя лишь слабо выражена. Когти, имеющие наиболее широкое распространение среди млекопитающих, отличаются от ногтей большей толщиной и изогнутостью верхней роговой *когтевой пластинки*, которая охватывает конец пальца с боков и выдается острием за передний край его. У когтя также хорошо выражена нижняя стенка — более рыхлая *подошвенная пластинка*, недоразвитая в ноге. Наконеч, копыто, охватывающее конечную фалангу не только спереди и с боков, но и снизу и образующее нечто вроде толстого рогового башмака, представляет дальнейшее усложнение когтя. В копыте различают *роговую стенку*, которая соответствует ногтевой пластинке, *роговую подошву* и *стрелку*. Последняя соответствует подушечке когтя (или ногтя), которая в данном случае ороговеет и вдается снизу острым углом в роговую подошву. Копыта свойственны крупным бегающим или лазающим по скалам млекопитающим.

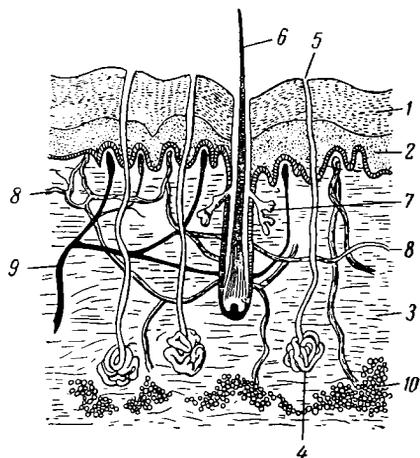
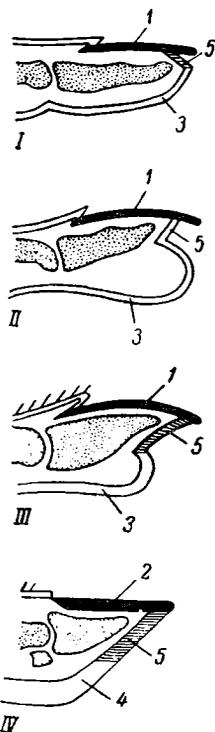


Рис. 210. Разрез через кожу человека, схема (по Паркеру):

1 — роговой слой эпидермиса, 2 — мальпигиев слой эпидермиса, 3 — собственно кожа (кутис), 4 — потовая железа, 5 — проток потовой железы, 6 — волос, 7 — сальная железа, 8 — кровеносные сосуды, 9 — нервы кожи, 10 — жировые скопления

Рис. 211. Продольные разрезы через концы пальцев млекопитающих. I — обезьяна, II — человек; III — хищник; IV — лошадь (по Боасу):

1 — когтевая или ногтевая пластинка, 2 — роговая стенка копыта, 3 — подушечка, 4 — стрелка, 5 — подошвенная пластинка



У ряда млекопитающих существуют *роговые чешуи*, сходные с соответствующими образованиями пресмыкающихся и птиц, которые в некоторых случаях покрывают сверху и с боков все тело зверя. Такой роговой панцирь наблюдается у *ящеров* и *броненосцев*, причем у броненосцев под роговыми щитками располагаются еще костные щитки. Чаще роговые щитки имеются лишь на хвосте, например, у *мышей*, *крыс*, *бобров*, *выхухолей*.

Наконец, к роговым образованиям относятся *рога* полорогих, представляющие полые чехлы, сидящие на костных пеньках, и сплошные рога носорогов. «Рога» оленей являются уже производными кориума и представляют костные образования.

Волосы относятся к наиболее характерным роговым образованиям млекопитающих. Они встречаются у представителей только этого класса и свойственны почти всем зверям. Лишь у очень немногих млекопитающих из китообразных (*белуха*, *нарвал*) волосы отсутствуют совершенно, у всех же прочих зверей, в том числе большинства китообразных, имеется хотя бы незначительное количество волос (у зародышей китов отдельные волосы имеются на губах).

Волос (рис. 212) состоит из двух основных частей: из выдающегося над кожей *ствола* и из погруженного в кожу *корня*. В свою очередь ствол волоса состоит из рыхлого сердцевинного вещества, окружающего его плотного *коркового* слоя и тонкой наружной *кожицы*. Сердцевинное вещество заполняет так называемый *центральный канал* волоса и состоит из рыхлой пористой ткани, между клетками которой располагается воздух. Сердцевина имеется у всех диких млекопитающих, но степень развития ее у разных зверей весьма различна. Сердцевина чрезвычайно непрочна, зато благодаря обилию воздуха оказывает значительное влияние на теплопроводность меха. В связи с этим свойством сердцевина достигает наибольшей толщины у зверей, живущих в холодном климате, в частности у *северного оленя*, вследствие чего мех этого зверя ломкий, но в то же время очень теплый. Плотный корковый слой придает волосу крепость, растяжимость и упругость. Степень развития этого слоя тоже бывает весьма различной. Наконец, роль *кожицы* заключается в предохранении лежащих под ней слоев волоса от различных физико-химических воздействий. Снизу ствол волоса постепенно переходит в *корень*, который заканчивается грушевидным расширением — *волосяной луковицей*. Последняя, по крайней мере в своей нижней части, состоит из однородных, вполне жизненных клеток. В основание луковицы растущего волоса входит богатый кровеносными сосудами *волосяной сосочек*, служащий для питания волоса. Корень волоса более или менее глубоко погружен в собственно кожу и сидит в *волосяной сумке*. Стенки ее образованы двумя слоями: наружным — *волосяным мешком*, и внутренним, прилегающим к

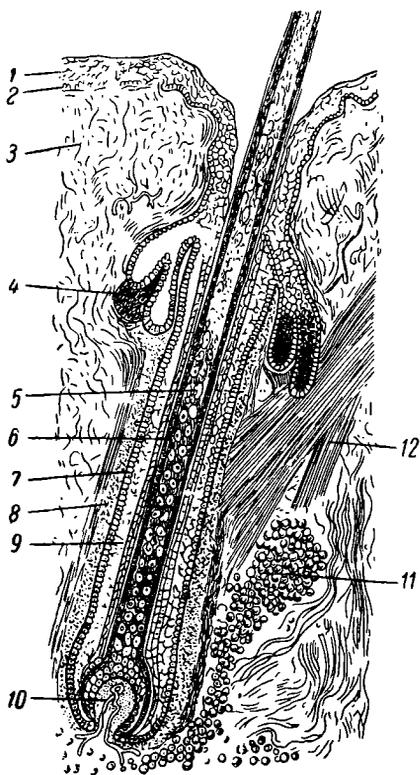


Рис. 212. Продольный разрез волоса в коже (по Паркеру):

1 — роговой слой эпидермиса, 2 — его мальпигиев слой, 3 — собственно кожа, 4 — сальная железа, 5 — сердцевина волоса, 6 — корковое вещество волоса, 7 — стекловидная оболочка между влагалищем волоса и волосным мешочком, 8 — волосной мешочек, 9 — влагалище волоса, 10 — сосочек волоса с сосудами, 11 — жировая ткань, 12 — мышца волосаного мешочка

волосяным мешком, и внутренним, прилегающим к

волосу, — *волосяным влагаліщем*. В то время как стенки волосяного мешка представляют собой видоизмененную ткань собственно кожи, волосяное влагаліще является продолжением эпидермиса, который вдается внутрь волосяного мешка и, дойдя до основания волосяной луковицы, заворачивает вверх, прилегая непосредственно к корню волоса. В волосяной мешок обычно открывается проток сальной железы, жировое выделение которой смазывает волос, предохраняя его от смачивания водой. Ниже сальной железы к волосяному мешку прикрепляется пучок гладких мышечных волокон, который другим концом теряется в поверхностных слоях собственно кожи. По сокращении этих мышц волосяной мешок несколько изменяет свое положение, и волос выпрямляется — зверь «ощетинивается». У огромного большинства зверей волосы располагаются в коже не перпендикулярно к ее поверхности, а несколько наклонно. Благодаря этому стержни волос более или менее прилегают к поверхности кожи и обращены вершинами в определенную сторону. Явление это известно под названием *ворса*. Только немногие роющие звери, например, *крот*, *слепец*, которые движутся в своих подземных ходах как вперед головой, так и наоборот, не имеют ворса, так что в каком направлении ни приглаживать их шкурку, волосы всегда ложатся одинаково ровно.

Видоизменением волос являются *вибриссы*, *щетина* и *иглы*; последние играют роль защитного приспособления и особенно развиты у *ежей*, *дикобразов* и *ехидн*. Вибриссы, играющие роль, как уже указывалось, добавочных органов осязания, у многих зверей располагаются, кроме головы, на лапах и на груди, а у *крота* — на конце хвоста — словом, вообще на местах, которые у того или иного зверя особенно часто соприкасаются с плотной наружной средой.

**М е х.** Лишь у немногих зверей — у *слонов*, *сирен*, *носорогов*, волосы расположены настолько редко, что говорить о мехе не приходится. Густота и длина меха бывают весьма различными и связаны не только с систематическим положением зверя, но и с его географическим распространением и временем года: как общее правило: звери, живущие в холодном климате, имеют более длинный и густой мех; с другой стороны, зимой мех у них гораздо длиннее и гуще, чем летом. При этом, как общее правило, мех мелких зверьков относительно гораздо длиннее, чем мех крупных зверей. Приспособительное значение этого явления вполне очевидно: согласно законам математики, при уменьшении объема всякого тела в кубе поверхность его уменьшается лишь в квадрате; следовательно, мелкие животные имеют относительно своего объема большую поверхность тела, поэтому у них происходит равномерное излучение тепла, и они больше нуждаются в уменьшении теплоотдачи.

Волосы, составляющие мех, неодинаковы. Различают более длинные редкие волосы, дающие ворс — *шерсть*, или *ость*, и густо расположенные тонкие волосы — *подшерсток*. Особенно резко выражена двухъярусность меха, т. е. разделение волосяного покрова на ось и подшерсток, у некоторых водных и полуводных млекопитающих: *бобра*, *выхухоли*, *утконоса*, *выдры*, *морского котика*, а также у северных пушных зверей. У некоторых зверей мех состоит преимущественно из подшерстка; таковы *крот*, *слепыш*, у других — преимущественно или даже исключительно из ости, например, мех взрослых тюленей, летний мех оленей и кабанов.

**Л и н ь к а**, т. е. процесс выпадения старых волос и замена их новыми, может протекать очень постепенно, растягиваясь на длительный срок, или наоборот, бурно, в короткий срок. Как правило, бурная линька имеет место у зверей, обитающих в умеренном и холодном поясах, при резкой смене холодной зимы и жаркого лета. У большинства зверей нашей фауны в течение года происходят две линьки — весенняя и осенняя, причем первая протекает очень бурно, вторая — значительно медленнее.

**Р а з в и т и е в о л о с а** на первых стадиях протекает сходно с первыми стадиями развития чешуи и пера, т. е. образуется скопление эпидер-

мических клеток. Затем эти клетки опускаются глубоко в собственно кожу, и дальнейшее развитие волоса протекает своеобразно.

**Окраска** млекопитающих, как правило, не бывает такой яркой, как среди представителей других классов позвоночных, в частности птиц. Объясняется это как физическими, так и экологическими причинами. Физическая причина заключается в том, что у огромного большинства млекопитающих в коже и волосах имеются пигменты, по-видимому, только двух цветов — черный и желтый, так что вся окраска зверей ограничена различными сочетаниями этих двух пигментов. Экологическая же причина, видимо, заключается в том, что млекопитающие, как правило, видят не особенно хорошо и ориентируются главным образом при помощи слуха и обоняния, составляя в этом отношении прямую противоположность птицам. Исключение среди млекопитающих представляют *обезьяны*, имеющие хорошо развитое зрение, и именно в этом отряде встречаются наиболее ярко окрашенные формы: *мандрилы* с их ярко-красными носами и ягодицами и синими скулами, *гелада* с ярко-красной голой кожей на груди и др.

**Кожные железы** млекопитающих бывают двух основных типов: *сальные* и *потовые*.

*Сальные железы* имеют гроздевидное (альвеолярное) строение, так как канал их разветвляется на отдельные каналы, которые заканчиваются расширениями — *альвеолами*. Открываются сальные железы почти всегда в волосяной сумке и выделяют кожное сало, которое служит смазкой для кожи и волос, предохраняя их от высыхания и смачивания. У зародышей кожное сало густым слоем покрывает все тело и облегчает прохождение плода при родах через половые пути матери.

*Потовые железы* имеют строение простых трубочек, конечные части которых свернуты клубком. Открываются они либо непосредственно на поверхности кожи, либо в волосяную сумку и выделяют *пот*. В противоположность кожному салу пот не вырабатывается в клетках железы, а поступает в железу непосредственно из кровеносных сосудов. По химическому составу пот близок к моче и содержит в растворенном состоянии мочевины, поваренную соль и т. п., но воды в нем значительно больше, чем в моче. Хотя при отделении пота из организма выводятся некоторые вредные вещества, но главная роль пота заключается в том, что, испаряясь, он охлаждает поверхность тела. Таким образом, потовые железы служат терморегулирующими органами. Потовые железы отсутствуют у ряда млекопитающих — так, их совершенно нет у *китообразных*, *кротов*, *ящеров*; у *грызунов* они развиты слабо; а у *кролика* имеются только на губах и в паховой области.

*Пахучие железы* имеют более сложное строение, чем предыдущие, и чаще представляют видоизмененные потовые железы, реже сальные, но иногда комбинацию и тех и других, и открываются в таком случае в особые мешки. К пахучим железам относятся *заднепроходные железы* многих куньих, которые выделяют сильно вонючий секрет и, с одной стороны, служат для самозащиты животных (американские скунсы, или вонючки — *Merphitis*, отчасти наши хорьки), с другой — помогают особям разного пола отыскивать друг друга (мускусные железы самцов кабарги, находящиеся в особом мешочке на брюхе, выхухоли и бобра, располагающиеся у корня хвоста, и т. д.). Заслуживают также внимания *слезные мешки* многих жвачных (олений, овец, антилоп) и *копытные железы* козлов и некоторых других млекопитающих, которые служат, по-видимому, не только для смазывания трущихся друг о друга поверхностей копыт, но и для разыскивания особей одного вида, так как они оставляют запах на следу.

*Млечные железы* являются видоизмененными потовыми железами. Однако, исключая однопроходных (утконос и ехидна), они имеют не трубчатое строение, как типичные потовые железы, а гроздевидное. У всех млекопитающих, исключая однопроходных, млечные железы снабжены *сосками*. В исходном положении они тянутся парными рядами от подмышечной впадины до паховой области. Такое расположение сосков свойственно *на-*

секомядным, хищным и свиньям, многим грызунам. Иногда из этого парного ряда утрачиваются только средние соски, но чаще либо все передние, так что соски сохраняются только в паховой области (большинство копытных, китообразные), либо, наоборот, утрачиваются все задние, так что сохраняется только грудная пара (обезьяны, сирены, слоны, огромное большинство летучих мышей). Число сосков варьирует от 2 до 14. Как более или менее общее правило, число сосков приблизительно соответствует числу детенышей в помете; на одну пару сосков приходится один детеныш. Различают истинные соски, у которых протоки млечных желез открываются многочисленными отверстиями на конце соска, и ложные — у которых протоки желез открываются на дне более или менее длинного общего канала, прорободящего весь сосок. Первый тип свойствен обезьянам, полуобезьянам и некоторым грызунам, второй — хищным и копытным. Между этими двумя основными типами сосков имеются и переходные.

Молоко по составу и способу отделения сильно отличается от всех прочих секретов, выделяемых организмом. Оно состоит из смеси основных питательных веществ, соединенных в наиболее удобоусвояемом виде, и является незаменимой пищей детеныша. Хотя у разных зверей соотношение веществ, входящих в состав молока, несколько изменяется, оно всегда содержит белок, молочный сахар, жир, небольшое количество минеральных солей и много (около 90%) воды. В противоположность другим железам млечные железы начинают функционировать у самок только на поздних стадиях беременности, и выделение молока происходит под влиянием гормонов, которые вырабатываются, по-видимому, в теле зародыша и попадают в кровь матери.

**Скелет.** Позвоночник млекопитающих имеет ряд характерных черт—это платицельная форма тел позвонков, присутствие хорошо выраженных менисков и постоянное число шейных позвонков, равное семи.

Таким образом, различная длина шеи зверей разных видов зависит исключительно от формы шейных позвонков: они очень длинные у жирафа и, наоборот, очень короткие, сплюснутые у китов, совсем лишенных шейного перехвата. Исключение представляют лишь ламантин, имеющий только 6 шейных позвонков, и ленивцы двух родов, из которых двухпалый тоже имеет 6 шейных позвонков, а трехпалый — от 8 до 10. Грудная клетка имеется у всех млекопитающих, причем грудина несет невысокий киль только у летучих мышей и хорошо роящихся зверей с сильно развитыми передними конечностями (например, у крота). Крестцовый отдел не выражен только у китообразных и сирен.

Череп обладает целым рядом весьма характерных особенностей. Кроме уже указанных (непосредственное приращение зубной кости к черепной коробке, присутствие трех слуховых косточек, скуловой дуги и двух затылочных мышечков), следует еще указать, что отдельные кости черепа имеют наклонность срастаться в комплексы: таковы затылочная кость, в состав которой входят затылочные кости; каменная, представляющая комплекс ушных костей, кроме того, часто срастающаяся с чешуйчатой и барабанной в одну височную кость (temporale); крылоклиновидные, которые срастаются с основной клиновидной, а глазоклиновидные — с переднеклиновидной; иногда же, например у человека, все эти четыре кости срастаются в одну основную кость (sphenoidium). С другой стороны, отдельные костные комплексы черепной коробки соединяются неподвижными швами очень поздно, много спустя после рождения животного. Это характерное для млекопитающих явление, несомненно, связано с их огромным головным мозгом, который благодаря позднему срастанию костей черепной коробки имеет возможность долго расти беспрепятственно. Как новообразования появляются барабанная кость, а также некоторые из носовых раковин, что связано с исключительным развитием органа обоняния и слуха, в частности наружного уха.

Висцеральный отдел черепа. У зародышей млекопитающих имеются и небноквадратный и меккелев хрящи, проксимальные части которых впоследствии окостеневают. Однако, в то время как

у *Sauropsida* *квадратная кость* играет роль подвеска, у млекопитающих она выходит из состава челюстного аппарата и перемещается в среднее ухо, превращаясь в слуховую косточку — *наковальню* (incus). Окостеневшая задняя часть меккелева хряща — *сочленовная кость*, в отличие от *Sauropsida* и представителей нижестоящих классов, тоже выходит у млекопитающих из состава челюстного аппарата и перемещается в среднее ухо, где превращается в другую слуховую косточку — *молоточек* (malleus). Таким образом, гомолог сочленения между верхней и нижней челюстями прочих *Gnathostomata* у млекопитающих перемещается в среднее ухо, где располагается между наковальней и молоточком. Верхний отдел подъязычной дуги, играющий роль подвеска у рыб, у млекопитающих, как и у земноводных и *Sauropsida*, превратился в слуховую косточку — *стремя*. Нижний парный отдел подъязычной дуги, как и у всех наземных позвоночных, превратился в передние рожки подъязычной кости, тело которой гомологично копуле, а задние рожки — нижнему парному элементу первой жаберной дуги.

Плечевой пояс млекопитающих сравнительно с таковым представителей нижестоящих наземных классов сильно редуцирован. Он состоит главным образом или даже исключительно из лопатки, так как *ключица* у многих зверей атрофирована, а *надгрудник* и самостоятельный *коракоид* имеются только у однопроходных. Обычно ключицы отсутствуют у тех млекопитающих, которые могут двигать конечностями только в одной плоскости — в плоскости, параллельной главной оси тела, например, у копытных. Наоборот, они бывают хорошо развиты у тех, кто совершает отводящее движение конечностями, например, у *летучих мышей*, *обезьян*, *котов*, препятствуя возможному вывиху конечности.

Та же млекопитающих сходен с таковым пресмыкающихся, но лобковые и седалищные кости соединяются вентрально друг с другом, благодаря чему запирающие отверстия каждой стороны разъединены костной перемычкой; симфизис между безымянными костями — шире, и подвздошные кости — длиннее. Все это ведет к укреплению таза и более прочному прикреплению его к осевому скелету.

Скелет парных конечностей у большинства групп имеет малоспециализированное строение и близок к схеме типичной пятипалой конечности. Два проксимальных отдела обычно еще длиннее, чем у пресмыкающихся, и в отличие от *Sauropsida* голеностопное сочленение, как у земноводных, всегда располагается между голенью и предплюсней. С другой стороны, в связи с приспособлением к различного рода передвижениям (бег, прыганье, полет, плавание) скелет конечностей млекопитающих отдельных групп подвергается сильной специализации, которая выражается главным образом в удлинении одних частей, укорочении других и редукации числа пальцев. Уменьшение числа пальцев и усиление оставшихся происходят у копытных млекопитающих по двум основным направлениям. У *парнокопытных* I палец атрофируется, II и V сильно уменьшаются в размерах, тогда как III и IV, будучи равной длины, достигают исключительного развития и между ними проходит ось конечности. У *непарнокопытных* уменьшаются все пальцы, исключая III, который сильно увеличивается, и только через него проходит ось конечности. У *летучих мышей* в передних конечностях только I палец сохраняет нормальное строение, все же прочие колоссально удлиняются, и на них, как на спицах зонтика, натянута тонкая летательная перепонка. Наконец, у *китообразных* задние конечности атрофируются, тогда как передние, превращающиеся в ласты, имеют укороченные основные отделы (плечо, предплечье, запястье и пясть), пальцы же сильно удлинены, что достигается значительным увеличением числа фаланг.

**Нервная система.** Головной мозг млекопитающих разных отрядов имеет различные ступени дифференцировки внутреннего строения, отражающие этапы эволюции высшей нервной деятельности, пройденные млекопитающими в историческом развитии. У *клоачных* головной мозг от-

личается лишь начальным этапом развития вторичного мозгового свода — *неопаллиума*; он занимает лишь незначительную часть крыши переднего мозга (рис. 213). У *сумчатых* обонятельный отдел переднего мозга также составляет дно и боковые отделы полушарий и только крыша представлена новым сводом — *неопаллиумом*. Следующий этап — мозг *насекомоядных* и *летучих мышей*, у которых серая кора полушарий уже образует полный мозговой свод, а первичный свод (*архипаллиум*) сдвинут на медиальную поверхность полушарий в виде *гиппокампа*. Комиссуры *неопаллиума* имеют зачаточную форму петли проводящих путей: *мозолистого тела* (*corpus callosum*) и *свода* (*forix*). У большинства *плацентарных млекопитающих* обонятельные рецепторы, как сказано выше, играют руководящую роль в их биологии, в отличие от птиц, у которых ведущую роль играет зрение. Поэтому обонятельные центры в головном мозге, сосредоточенные в обонятельных долях и в дне переднего мозга (*стриатная система*), развиты очень сильно.

Высокой степени развития достигают также зрительные и слуховые восприятия, центры которых сосредоточены в среднем мозге в области *четверохолмия*. Но сверх этого в серой коре полушарий развиваются вторичные *ассоциативные* высшие мозговые центры зрения и слуха (*затылочные* и *височные доли* полушарий). Высокой степени развития достигает у млекопитающих, так же как у птиц, *двигательная функция конечностей*, поэтому в коре полушарий обособляются особые вторичные двигательные центры.

С этими вторичными ассоциативными центрами связано мощное развитие в головном мозге млекопитающих новых отделов мозжечка: *полушарий мозжечка*, связанных поперечной комиссурой *варолиева моста*.

Мастоятельным путем развивался головной мозг в ряду млекопитающих — от насекомых к приматам и человеку. В этом ряду через *полулемуров* к *лемурам* и *приматам* наблюдается ослабление обонятельных центров, так как у всех древесных форм ведущее значение в биологии приобретает стереоскопическое зрение и слух. Другой важной особенностью преобразования головного мозга млекопитающих является приобретение складчатости коры полушарий в виде борозд и долек серой коры. У низших млекопитающих — *насекомоядных*, *грызунов*, *зайцеобразных*, *летучих мышей* — мозг гладкий. У высших появляется система мозговых борозд на полушариях переднего мозга и на мозжечке. Максимального развития достигает складчатость (доли и борозды) в мозге человека, где в коре сосредоточиваются все вторичные ассоциативные центры высшей нервной деятельности. Также мощного развития достигает складчатость коры у водных млекопитающих (*ластоногих* и *китообразных*) в связи с новыми функциями мозговой деятельности в воде.

Раньше всего в систематическом ряду появляется продольная *силвиева борозда*, затем — поперечная *роландова*, отделяющая сверху лобную долю от затылочной, и ряд добавочных борозд. Такую сложноскладчатую кору переднего мозга имеют копытные, хищные, китообразные, а у обезьян появляется, кроме того, еще одна большая *поперечная борозда*, разделяющая затылочную долю на теменную и небольшую собственно затылочную. В среднем мозге, как уже указывалось, двуххолмие превращается в *четверохолмие*. Передние холмы являются нервными зрительными центрами, задние — слуховыми. Наряду с передним мозгом прогрессирует у млекопитающих и мозжечок. В мозжечке развиваются новые боковые доли — *полуша-*

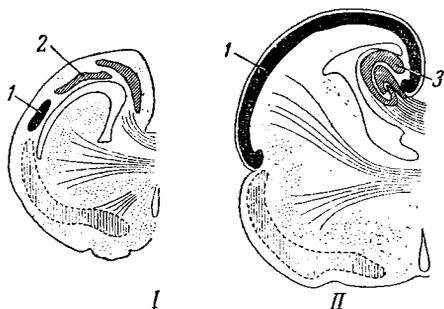


Рис. 213. Развитие вторичного мозгового свода и гиппокампа у рептилий и млекопитающих (по Шмальгаузену).

I — змея; II — сумчатое;

1 — вторичный свод — неопаллиум, 2 — первичный свод — архипаллиум, 3 — гиппокамп

рия мозжечка, которые несут функцию координации вторичных двигательных центров коры полушарий переднего мозга. Этот процесс выражается не только в увеличении мозжечка, его подразделении на среднюю и боковые доли и возникновении связи между полушариями при помощи *варолиева моста*, но и во внутренней дифференцировке: складки серого мозгового вещества (как и у птиц) глубоко проникают в белое вещество и образуют в нем сложные разветвления, имеющие на продольном разрезе вид разветвляющегося дерева, носящего название *древа жизни* (*arbor vitae*). Благодаря полному обособлению от *блуждающего* (X пара) *добавочного нерва* (*pervus accessorius*) (XI пара) у млекопитающих имеются 12 пар головных нервов<sup>1</sup>: I пара — *обонятельные* нервы, пучками нитей отходят от передней и нижней поверхности обонятельных долей переднего мозга, II пара — *зрительные* нервы, отходят от нижней поверхности промежуточного мозга впереди мозговой воронки, образуя перекрест зрительных нервов, III па-

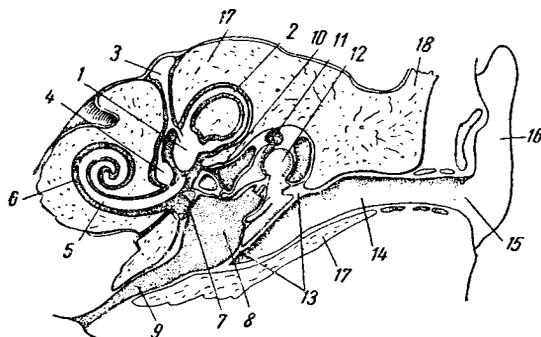


Рис. 214. Схема строения органа слуха млекопитающего:

1 — овальный мешочек, 2 — полукруглый канал, 3 — эндолимфатический проток, 4 — круглый мешочек, 5 — улитка, 6 — перилимфатическая полость, 7 — круглое окно, 8 — полость среднего уха, 9 — евстахиева труба, 10 — стремя, 11 — наковальня, 12 — молоточек, 13 — барабанная перепонка, 14 — наружное ухо, или наружный слуховой проход, 15 — наружное слуховое отверстие, 16 — ушная раковина, 17 — каменная кость, 18 — шейчатая кость

ра — *глазодвигательные* — от дна среднего мозга от ножек мозга, IV пара — *блоковые* — от передней части продолговатого мозга. Остальные головные нервы: V пара — *тройничные*, VI пара — *отводящие*, VII пара — *лицевые*, VIII пара — *слуховые*, IX пара — *языкоглоточные*, X пара — *блуждающие*, XI пара — *добавочные* — все отходят от боковой поверхности продолговатого мозга. XII пара — *подъязычные* нервы, отходят от нижней поверхности продолговатого мозга, впереди двигательных корешков спинномозговых нервов.

**Органы чувств.** Орган слуха (рис. 214) имеет чрезвычайно сложное строение и отличается от соответствующего органа нижестоящих классов главным образом следующими свойствами. Во-первых, у млекопитающих *наружное ухо*, или *наружный слуховой проход*, хорошо развито по сравнению с птицами. Оно представляет собой длинную трубку, окруженную барабанной костью и открывающуюся одним концом наружу, тогда как другой конец его затянут барабанной перепонкой. Во-вторых, как уже указывалось, в среднем ухе имеются три слуховые косточки. Они подвижно сочленены друг с другом и располагаются цепочкой, так что *стремя* упирается в овальное окно, *молоточек* — в барабанную перепонку, а между ними лежит *наковальня*. Благодаря такой подвижной цепочке колебания барабанной перепонки более совершенно передаются внутреннему уху. В-третьих, улитка достигает исключительного развития, закручивается спиралью наподобие раковины брюхоногого моллюска (отсюда и ее название «улитка»), и внутри нее развивается чрезвычайно сложный *кортиева орган*, содержащий несколько тысяч тончайших волокон, натянутых наподобие струн арфы. Предполагают, что эти волокна, подобно струнам различной длины, резонируют в унисон со звуками различной высоты. В-четвертых, у большинства

<sup>1</sup> XII пару (подъязычный нерв), как мы видели, имеет в виде самостоятельного нерва большинство представителей других классов позвоночных.

зверей имеется хрящевая *ушная раковина*, служащая для собирания звуковых волн. Такое совершенное строение этого органа чувств обуславливает исключительную тонкость слуха млекопитающих.

Орган обоняния тоже достигает у млекопитающих наивысшего развития и у большинства зверей служит основным органом, при помощи которого они ориентируются в пространстве, добывая пищу, отыскивая особей противоположного пола или спасаясь от опасностей. Усложнение этого органа у зверей происходит как в переднем, дыхательном отделе носовой полости, так и в заднем, собственно обонятельном. В дыхательном отделе, который у млекопитающих достигает значительной длины и служит местом, где вдыхаемый воздух согревается, *носовые раковины* (имеющиеся уже у пресмыкающихся и птиц) достигают чрезвычайно сложного строения (рис. 215). В обонятельном же отделе образуется сложный носовой лабиринт из более или менее значительного числа *решетчатых раковин*.

Органы зрения млекопитающих (рис. 216), наоборот, отличаются сравнительно простым строением, лишены гребешка, и аккомодация достигается исключительно изменением формы хрусталика под влиянием сокращения *ресничной мышцы*. В противоположность слуху и обонянию зрение у млекопитающих развито сравнительно слабо, но обезьяны и многие звери открытых пространств в этом отношении представляют исключение. С другой стороны, роющие млекопитающие имеют недоразвитые глаза: у слепыша они скрыты под кожей, а у сумчатого крота совсем атрофировались.

Наряду с этим у млекопитающих развиваются новые прогрессивные приспособления — *бинокулярное зрение*, т. е. фокусирование обоих глаз на одном предмете, дающее стереоскопическое зрение, в то время как у большинства позвоночных каждый глаз смотрит отдельно. Кроме того, в затылочных долях полушарий головного мозга развиваются новые вторичные зрительные центры, как уже сказано выше, являющиеся центрами ассоциативной деятельности. Наконец, соответственно экологическим особенностям, строение и функция глаз резко различны у млекопитающих, ведущих ночной и дневной образ жизни. У ночных животных резко повышается чувствительность зрения, что достигается мощным разрастанием хрусталика, заполняющего большую часть глазного яблока. Благодаря этому получается концентрация рассеянного света на небольшом количестве чувствительных клеток. У дневных животных прогрессивно развивается зоркость зрения, что достигается обратным приспособлением. Полость глазного яблока у них (как и у человека) очень велика, а хрусталик мал, по-

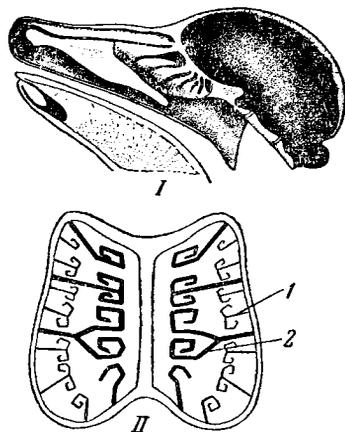


Рис. 215. Строение обонятельной полости млекопитающих (по Видерсгейму). I — продольный разрез через голову косоли, показывающий соотношения мозговой и обонятельной полостей и расположение обонятельных раковин; II — схема поперечного разреза обонятельной полости с наружными (1) и внутренними (2) обонятельными раковинами

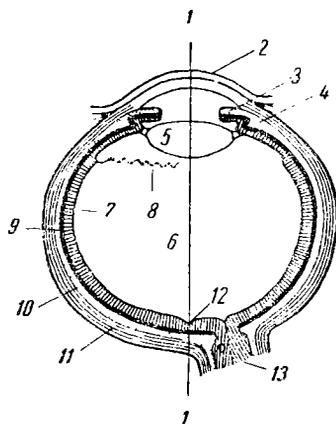


Рис. 216. Глаз млекопитающего (по Паркеру):

1 — зрительная ось, 2 — роговица, 3 — радужина, 4 — ресничная мускул, 5 — хрусталик, 6 — стекловидное тело, 7 — сетчатка, 8 — волнистая складка (*fovea serrata*) сетчатки, 9 — пигментный слой, 10 — сосудистая оболочка, 11 — склера, 12 — желтое пятно, 13 — зрительный нерв

этому происходит рассеивание изображения на большое число чувствительных клеток.

**Органы пищеварения.** Пищеварительный тракт млекопитающих, который у всех зверей, исключая однопроходных, открывается наружу самостоятельным заднепроходным отверстием, характеризуется ясной обособленностью отделов: ротовой полости, глотки, пищевода, желудка и собственно кишки, которая в свою очередь ясно разделяется на тонкую, толстую и прямую. Наиболее своеобразными особенностями обладает ротовая полость, которая у громадного большинства зверей в свою очередь разделяется на собственно ротовую и предротовую полости.

Предротовая полость благодаря присутствию крайне характерных для млекопитающих мясистых губ и щек располагается между ними и зубами. Она совсем отсутствует только у зверей, лишенных настоящих губ, т. е. у *однопроходных* и *китообразных*. У некоторых млекопитающих, например у многих грызунов (*суслики, хомяки* и пр.) и обезьян, от предротовой полости отходит пара больших *защечных мешков*. Они располагаются под кожей шеи и простираются иногда, например у *хомяка*, до самых плеч. Защечные мешки служат местом, куда временно складывается пища, и являются, следовательно, органами, аналогичными зубу птиц.

Ротовые железы объединяют, кроме многочисленных мелких слизистых желез, свойственных также земноводным и пресмыкающимся, четыре пары слюнных желез: *подъязычную* (*glandula sublingualis*), *заднеязычную* (*gl. retrolingualis*), *подчелюстную* (*gl. submaxillaris*) и *околоушную* (*gl. parotis*). Из них три первые, по-видимому, гомологичны подъязычной железе пресмыкающихся, последняя же является новообразованием, свойственным только млекопитающим.

Зубы млекопитающих отличаются от зубов прочих позвоночных рядом чрезвычайно существенных свойств.

Во-первых, они неоднородны, а разделяются на *резцы, клыки* и *коренные*, которые в свою очередь разделяются на *истинные*, или *большие коренные*, и на *ложные*, или *малые коренные* (только у зубатых китов все зубы однотипные—в виде острых конусов, что представляет вторичное явление). Резцы (*incisivi*) служат для откусывания пищи и имеют долотообразную форму. В верхней челюсти они сидят всегда только в межчелюстных костях. Клыки (*canini*), число которых бывает не более одного в каждой половине верхних и нижних челюстей, имеют форму острого конуса и служат для хватания, удержания и умерщвления добычи, тогда как коренные зубы служат для ее измельчения. Малые коренные (*praemolares*), которые располагаются впереди больших коренных, подвергаются смене (молочные зубы сменяются постоянными), тогда как большие коренные (*molares*) постоянны и, выросши, не меняются в течение всей жизни животного. Кроме того, малые коренные часто отличаются от больших менее сложной формой и меньшими размерами. Таким образом, зубы млекопитающих в противоположность зубам всех прочих классов дифференцированы и служат не только для удержания, но и для измельчения пищи. У разных групп млекопитающих в связи с их образом жизни зубы имеют весьма разнообразное строение: у грызунов, например, клыков нет, зато резцы особенно велики; у хищных, наоборот, резцы развиты слабо, клыки же очень велики.

Во-вторых, число зубов у млекопитающих различных групп строго постоянное. Для краткого обозначения количества зубов пользуются так называемыми *зубными формулами*. В них различные группы зубов обозначаются начальными буквами их латинских названий: резцы — *incisivi* — буквой *i*; клыки — *canini* — буквой *c*, малые коренные — *praemolares* — буквами *pt*; большие коренные — *molares* — буквой *m*. Над чертой пишется число зубов одной стороны верхней челюсти, а под чертой — одной стороны нижней челюсти. Например, зубная формула кролика такова:

$$i \frac{2}{1}; c \frac{0}{0}; pt \frac{3}{2}; m \frac{3}{3} = 28,$$

или для краткости:

$$\frac{2 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{1 \cdot 0 \cdot 2 \cdot 3} = 28 \text{ (кролик).}$$

В-третьих, каждый зуб сидит в отдельной ячейке; зубы *текодонтные*.

В-четвертых, число зубных смен строго постоянно. Обычно их имеется две: молочная и постоянная, т. е. зубная система *дифидодонтная*.

В-пятых, постоянные зубы млекопитающих в большинстве случаев обладают *корнем*, т. е. основание их суживается и в нем сохраняется лишь тонкий канал. Большие и малые коренные зубы имеют несколько корней.

Язык млекопитающих имеет весьма разнообразную форму и функцию. В большинстве случаев он широкий и основная его роль — подпихивать пищу под зубы во время жевания. Но, например, у бычьих язык, кроме того, является органом схватывания пищи (корова загребает им в рот траву), у хищных он служит для лаяния; у многих зверей, приспособившихся к питанию муравьями и термитами, язык длинный, червеобразный, к нему прилипают насекомые, которые с языком втягиваются в рот.

Желудок млекопитающих всегда бывает ясно ограничен как от пищевода, так и от собственной кишки. Расширенное начало его называется *кардиальным отделом*, а суженный конец — *пилорическим*. Внутри пилорического отдела на границе желудка и двенадцатиперстной кишки располагается кольцевая складка, снабженная кольцевыми мышцами. Это сжиматель — сфинктер желудка, носящий название *привратника* (pylorus). Хотя у большинства млекопитающих желудок имеет форму, сходную с желудком кролика, но вообще форма и объем желудка разнообразны, что связано с пищей. У растительноядных желудок весьма объемист и нередко подразделяется на отделы (сложный желудок). У плотоядных и всеядных он невелик и обычно не разделен на отделы (простой желудок). Наиболее сложный желудок имеют *китообразные*, у которых он содержит три отдела, и *парнокопытные*, в частности жвачные, обладающие четырехраздельным желудком, состоящим из *рубца*, *сетки*, *книжки* и *сычуга* (рис. 217).

Собственно кишечник млекопитающих, помимо ясного разделения на отделы, характеризуется обычно присутствием *слепой кишки*, иногда с *червеобразным отростком* (appendix vermicularis), и прямой кишки значительной длины.

**Органы дыхания.** Строение органов дыхания млекопитающих довольно однообразно и характеризуется сложностью строения как самих легких, главная масса которых состоит из конечных пузырьков, так и дыхательных путей, в частности гортани. Последняя тесно связана с подъязычным аппаратом, и щитовидный хрящ представляет собой видоизменение второй и третьей пар жаберных дуг (у клоачных в состав его входит, кроме того, первая жаберная дуга). Происхождение второго новообразования гортани млекопитаю-

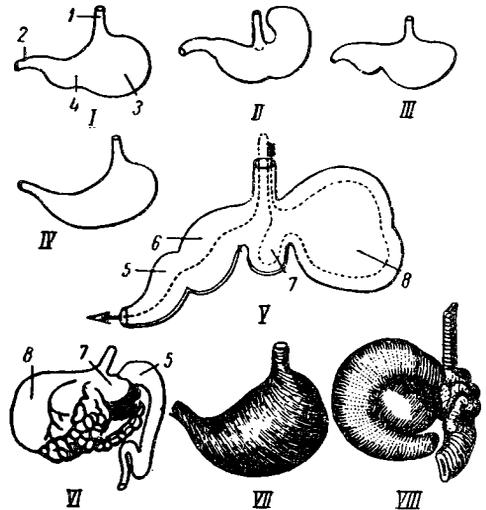


Рис. 217. Форма желудка у млекопитающих (по Паркеру). I — собаки; II — кошки; III — мыши; IV — куницы; V — схема желудка жвачного (пунктирная стрелка указывает направление движения пищи); VI — верблюда; VII — ехидны; VIII — трехпалого ленивца:

1 — пищевод, 2 — кишка, 3 — кардиальный отдел желудка, 4 — его пилорический отдел, 5 — сычуг, 6 — книжка, 7 — сетка, 8 — рубец

щих — *надгортанника*, который развивается в складке слизистой оболочки впереди гортанной щели, — менее ясно.

**Кровеносная система.** У млекопитающих кровеносная система подвержена довольно сильным изменениям в отношении отхождений от дуги аорты главных артериальных стволов, а также в строении венозной системы. Вообще для млекопитающих характерно асимметричное расположение

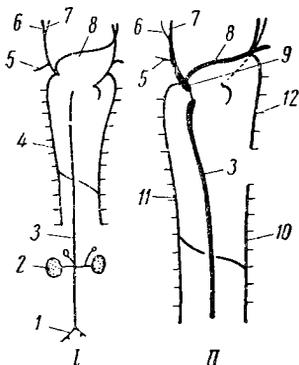


Рис. 218. Развитие вен млекопитающих (по Шмальгаузену). I — вены зародыша; II — вены взрослого;

1 — подъяздовная вена, 2 — почка, 3 — задняя полая вена, 4 — кардинальная вена, 5 — правая подключичная вена, 6—7 — правые наружная и внутренняя сонные вены, 8 — безымянная вена, 9 — передняя полая вена, 10 — левая непарная вена (*vena hemiazygos*), 11 — правая непарная вена (*vena azygos*), 12 — верхние межреберные вены

главных венозных стволов. Лишь у немногих зверей (в том числе у кролика) передние полые вены развиты симметрично; у большинства же млекопитающих правая передняя полая вена получает преобладающее развитие, и в нее впадает безымянная вена, образованная слившимися левой яремной и левой подключичной венами (рис. 218). Асимметрия выражена еще резче в расположении задних — так называемых *непарных вен* — правой (*vena azygos*) и левой (*vena hemiazygos*), которые представляют собой рудименты задних кардинальных вен низших позвоночных. У одних зверей атрофируется одна, у других — другая из этих вен; но у большинства млекопитающих, в том числе и у человека, левая непарная вена (*vena hemiazygos*) утрачивает связь с безымянной и соединяется анастомозом с правой непарной (*vena azygos*), которая впадает в переднюю полую вену.

**Температура тела** млекопитающих выше температуры окружающей среды и у большинства групп постоянная, но у низших подвержена значительным колебаниям.

**Органы выделения.** Строение органов выделения в общем сходно с *Sauropsida*, но мочевого пузыря открывающегося не в клоаку, а в мочевого синус. Почки относительно малы,

форма их обычно бобовидная и поверхность гладкая (*обезьяны, летучие мыши*) или бугорчатая (*корова, кошка*). Реже почка бывает разделена на отдельные, более или менее многочисленные дольки, например, у *свиней, китообразных*.

**Половые органы самца.** Наблюдается большое разнообразие в положении семенников: у *китообразных, сирен, слонов, даман, носорогов*, многих *неполнозубых* они пожизненно остаются в полости тела, у *ежей и зайцев* спускаются в мошонку лишь на время спаривания, у большинства же (*парнокопытные, хищные, обезьяны, летучие мыши* и пр.) в течение всей жизни располагаются в мошонке.

**Половые органы самки.** Яичники парные. Половые пути в схеме представляют парные трубки с тремя отделами: *фаллопиеву трубу, матку и влагалище*. У однопроходных яйцеводы парные и дифференцированы только на фаллопиевы трубы и матки, которые непосредственно переходят в мочевого синус. У сумчатых выражены и влагалища, но они еще парные. У плацентарных оба влагалища сростаются в непарное образование (рис. 219), матки же могут быть: 1) парными и открываться самостоятельными отверстиями во влагалище — *двойная матка*, свойственная некоторым грызунам, в частности, кролику, слону и др.; 2) парными, но открываться во влагалище общим отверстием — *двураздельная матка*, свойственная многим грызунам, в частности, мышам, свиньям, некоторым хищникам и др.; 3) слитыми на большей части своего протяжения — *двурогоя матка*, встречающаяся у многих хищных насекомых, китообразных, парнокопытных и непарнокопытных; 4) наконец, вполне слитыми — *простая матка*, свойственная полуобезьянам, обезьянам, человеку и некоторым летучим

мышам. Таким образом, в пределах класса млекопитающих имеется полный ряд постепенного слияния конечных частей парных яйцеводов; однако ряд этот в пределах высших млекопитающих не соответствует систематической последовательности групп.

**Яйцо** млекопитающих, за исключением однопроходных, имеет очень маленькие размеры (не превышающие 0,15 мм в диаметре), что объясняется бедностью его желтком.

**Развитие.** Как сказано выше, все млекопитающие, в противоположность яйцеживородящим *Sauropsida*, могут рассматриваться как живоро-

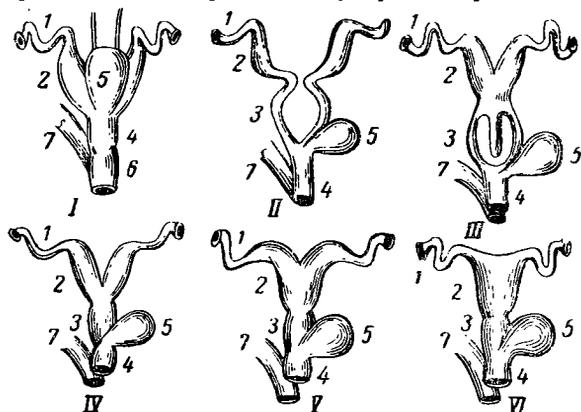


Рис. 219. Схема эволюции яйцеводов и маток у млекопитающих (по Холодковскому). I — клоачное; II — нижнее сумчатое (опоссум); III — высшее сумчатое; IV — плацентарное млекопитающее с двойной маткой; V — то же, с двурогой маткой; VI — то же, с «простой» маткой:

1 — яйцевод, 2 — матка, 3 — влагалище, 4 — мочеполовой пузырь, 5 — мочеполовой пузырь, 6 — клоака, 7 — прямая кишка

дящие животные, так как у них не только имеется внутреннее осеменение, но и зародыш всегда питается за счет материнского организма. Кажущееся исключение представляют однопроходные, которые откладывают яйца. Но и у них яйцо, пока оно находится в матке, растет, питаясь за счет организма матери через пористую, пергаментобразную оболочку яйца. Таким образом, процесс откладывания яиц однопроходными может рассматриваться как преждевременные роды.

**Плацента** (настоящая) появляется уже у некоторых сумчатых, вообще же этот орган характерен для высших млекопитающих — *плацентарных*. В зависимости от расположения ворсинок на хорионе различают следующие типы плацент.

**Диффузная плацента** имеет ворсинки, рассеянные равномерно по всему хориону. Она свойственна неполнозубым, китообразным, полуобезьянам, большинству *копытных*. По характеру связи плода с маткой матери такая плацента называется *эпителиохориальной*, так как эпителий хориона и матки соприкасаются.

**Дольчатая плацента** имеет собранные в группы ворсинки, которые рассеяны по всей поверхности хориона. Она свойственна большинству *жвачных*; у них ворсинки хориона проникают в железы матки, вызывают разрушение покрова желез, и эпителий хориона соприкасается с соединительной тканью слизистой матки, в которой проходят сосуды. Такая плацента называется *десмохориальной*.

**Кольцевая, или зональная, плацента** характерна тем, что ворсинки хориона собраны в широкий пояс, охватывающий зародыш поперек, тогда как передняя и задняя части тела зародыша окружены гладкой серозной оболочкой. Такая плацента свойственна некоторым *хищ-*

никам, хоботным, ластоногим, сиренам. У хищников ворсинки хориона вызывают разрушение слизистой матки, эпителий ворсинок непосредственно прилегает к эпителиальным стенкам кровеносных сосудов матки, откуда название плаценты — *эндотелиохориальная*.

*Дискоидальная плацента* имеет ворсинки, занимающие ограниченное пространство в виде диска. Она свойственна *насекомоядным, грызунам, летучим мышам, обезьянам*, большинству *неполнозубых*. Такая плацента называется *гемохориальной*, так как сильно развитые ворсинки хориона разрушают слизистую оболочку матки; в ней образуются полости, наполненные кровью матери.

В зависимости от того, насколько прочно соединяются ворсинки хориона с материнской частью плаценты, различают плаценту без *отпадающей оболочки матки* (*placenta adeciduata*) и плаценту с *отпадающей оболочкой* (*placenta deciduata*). В первом случае ворсинки лишь слабо связаны с оболочкой матки и при родах выскакивают из нее, как кнопки из своих гнезд; во втором — ворсинки срослись с материнской плацентой, так что при родах детская часть плаценты отрывается от материнской с кровотечением, и материнская часть плаценты обычно впоследствии тоже отделяется от матки и выводится наружу. К неотпадающему типу плацент относятся диффузная и дольчатая, а в некоторых случаях зональная и дискоидальная, к отпадающему — большинство зональных и дискоидальных.

## СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР МЛЕКОПИТАЮЩИХ

### ПОДКЛАСС I. КЛОАЧНЫЕ, ИЛИ ПЕРВОЗВЕРИ (PROTOTHERIA)

Здесь относятся только *утконос, ехидна* и близкая к ней *проехидна* (рис. 220<sub>1-4</sub>), образующие один отряд однопроходных (Monotremata). Однопроходные характеризуются прежде всего рядом чрезвычайно примитивных черт: 1) размножаются путем откладывания крупных (около 14 мм в диаметре), богатых питательным желтком яиц; 2) кишечник и мочеполовой синус открываются наружу не самостоятельными отверстиями, а впадают в клоаку; 3) соски отсутствуют, и млечные железы, имеющие строение типичных трубчатых желез, открываются многочисленными отверстиями на особом железистом поле, с которого молоко детенышами слизывается; 4) головной мозг лишен большой комиссуры — мозолистого тела (признак, общий с сумчатыми); 5) плечевой пояс обнаруживает большое сходство с плечевым поясом пресмыкающихся: имеется хорошо развитый надгрудинник, кораконд в виде большой самостоятельной кости, есть и прокораконд; 6) правое атриовентрикулярное отверстие снабжено лишь одним клапаном (сходство опять-таки с пресмыкающимися); 7) температура тела низкая и колеблется от 26 до 34°C. Спереди к лобковым костям прилегают парные *сумчатые кости*. У ехидны имеется *выводковая сумка* — складка кожи на брюхе, в которую открываются млечные железы и которая образуется только на время размножения. У утконоса сумки нет. Мягкие губы отсутствуют, и челюсти покрыты роговым клювом. Настоящие зубы имеются только у молодых утконосов; они обнаруживают замечательное сходство с зубами древних *многобугорчатых млекопитающих* (Multituberculata) мезозойской эры.

Однопроходные распространены только в Австралии, Тасмании и Новой Гвинее.

*Утконос* (*Ornithorhynchus anatinus*), обитающий в Австралии и Тасмании, ведет полуводный образ жизни, что сказалось на всем строении животного. Тело его покрыто густым коротким мехом. Широкий плоский клюв по бокам усажен роговыми пластинками, которые вместе с роговыми пластинками языка образуют сито; через него животное процеживает ил, выбирая свою пищу. Короткие пятипалые конечности снабжены плавательными перепонками; на задних ногах они сравнительно короткие, на перед-



Рис. 220. Млекопитающие:

1 — утконос, 2 — плечевой пояс утконоса спереди, 3 — ехидна, 4 — яйцо ехидны, 5 — рыжий кенгуру, 6 — сумчатый волк, 7 — сумчатый крот, 8 — сумчатая белка, 9 — таз сумчатого с сумчатыми костями, 10 — еж, 11 — крот, 12 — череп крота со сплошным рядом зубов, 13 — землеройка, 14 — шерстокрыл, 15 — крылан, 16 — летучая мышь, 17 — ленивец, 18 — большой муравьед, 19 — броненосец, 20 — ящер, 21 — заяц-беляк, 22 — заяц-русак, 23 — белка, 24 — суслик, 25 — бобр, 26 — дикобраз, 27 — мышь, 28 — череп грызуна, 29 — волк, 30 — лисица, 31 — песец, 32 — енотовидная собака, 33 — череп собаки, 34 — бурый медведь, 35 — африканская виверра, 36 — хорек, 37 — ласка (в зимнем меху), 38 — соболь, 39 — леопард, 40 — череп кошки, 41 — рысь

них — длинные и выдаются за концы пальцев, но при сухопутном передвижении и рытье могут отгибаться назад. Утконосы самцы и молодые самки имеют по подвижному роговому шипу на задних лапах. У взрослых самцов шип (или шпора) связан с железой, выделяющей ядовитый секрет. Это один из немногих примеров ядовитости среди млекопитающих.

Живут утконосы в глубоких норах, входные отверстия которых располагаются под водой, а противоположный конец расширяется в гнездовую камеру, лежащую над уровнем воды. Яйца они высиживают в гнезде. Холодные месяцы, по-видимому, проводят в спячке. Шкурки утконоса прежде ценились как пушнина; в настоящее время охота на него полностью запрещена.

*Ехидна* (*Tachyglossus*), обитающая в Австралии, и близкая к ней *проехидна* (*Zaglossus*), распространенная в Новой Гвинее, — наземные, превосходно роющие животные. Они имеют плотное тело, покрытое волосами вперемежку с острыми иглами, короткие, вооруженные сильными когтями ноги, длинный более или менее тонкий клюв и очень длинный червеобразный язык, покрытый липкой слюной, к которому пристают муравьи, составляющие главную пищу ехидны. При опасности ехидна свертывается в клубок, выставляя иглы, подобно ежу. В части ареала с холодной зимой проводит в спячке около четырех месяцев.

Из плейстоценовых слоев Австралии известна одна крупная ехидна. Этим ограничиваются в настоящее время все палеонтологические данные о клоачных млекопитающих.

## ПОДКЛАСС II. НИЗШИЕ ЗВЕРИ (METATHERIA)

### СТРЯД СУМЧАТЫЕ (MARSUPIALIA)

Несмотря на чрезвычайное разнообразие внешнего строения, все сумчатые обладают рядом крайне своеобразных черт. Во-первых, плацента, за редким исключением, отсутствует, и детеныши всех сумчатых рождаются недоразвитыми и очень мелкими (так, у *гигантского кенгуру*, достигающего размеров взрослого мужчины, только что родившийся детеныш не больше грецкого ореха). Они не могут даже сосать и беспомощно висят на соске, вокруг которого срастаются края их рта; молоко же впрыскивается им в рот благодаря сокращениям особой мышцы — сжимателя млечных желез (рис. 221). Как приспособление к такому пассивному питанию гортань детеныша приподнята и прижата к хоанам, так что молоко обтекает ее с боков, и детеныш все время может свободно дышать. Во-вторых, хотя сумка у некоторых форм отсутствует, почти всегда имеется пара *сумчатых костей*, которые отходят от лобкового сочленения и поддерживают брюшную стенку (а не сумку, как часто принято думать). В-третьих, мозг очень примитивен и лишен мозолистого тела, свойственного всем высшим млекопитающим. В-четвертых, у самок имеются не только две матки, но и два влагалища (соответственно чему у самцов половой член часто бывает раздвоен); у многих же форм верхние концы влагалища срастаются, и от

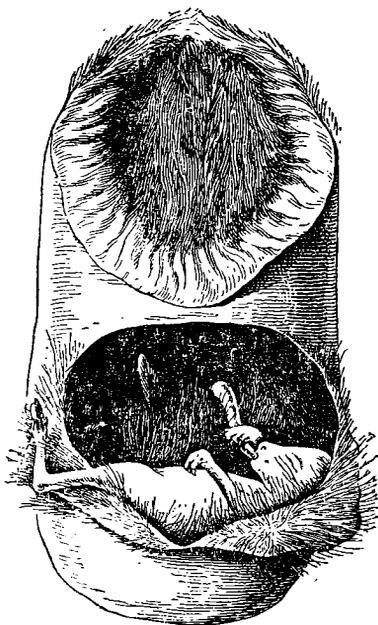


Рис. 221. Вскрытая сумка кенгуру с детенышем (по Брэму)

места срастания отходит направленный вниз срединный вырост, который или оканчивается слепо, или открывается в непарный дистальный конец влагалища в виде своего рода третьего влагалища. В-пятых, только один предкоренной зуб подвержен смене, все же прочие вырастают один раз на всю жизнь и соответствуют молочной смене высших млекопитающих. В-шестых, температура тела хотя и выше, чем у однопроходных, но ниже, чем у плацентарных, и не строго постоянная.

Распространены сумчатые в Австралии, на соседних с нею островах, в Южной и Центральной Америке. Один вид широко распространен в Северной Америке.

Благодаря почти полному отсутствию в Австралийской области плацентарных млекопитающих сумчатые образовали здесь целый ряд конвергентных с ними групп. Так, *сумчатый волк* очень похож на настоящего хищника из семейства собачьих, *сахарная белка* — на белку-летягу, *вомбат* — на сурка, а *сумчатый крот* — на настоящего крота.

Сумчатые, которых насчитывают около 180 современных видов, делятся на 8 семейств и 3 подотряда.

### Подотряд многорезцовые (Polyprotodontia)

К этому отряду относится большинство сумчатых, а именно все хищные, всеядные и огромное большинство насекомоядных (рис. 220<sub>б-г</sub>). Они характеризуются значительным количеством резцов (их бывает с каждой стороны нижней челюсти от 3 до 4, в верхней — от 3 до 5), хорошо развитыми клыками и коренными зубами, имеющими острые бугорки; древесные или наземные, реже водные и подземные животные. Распространены как в Австралии, так и в Америке, почти исключительно в Южной.

Типичные представители: американские *опоссумы* (*Didelphus*) — древесные животные, размерами с кошку и мелче, с длинным цепким хвостом; тасманийский *сумчатый волк* (*Thylacinus cynocephalus*) — хищник, достигающий размеров средней собаки; *сумчатый крот* (*Notoryctes typhlops*) — подземное животное, лишенное глаз, с короткими, но мощными передними лапами, которые вооружены большими когтями.

### Подотряд ценолестовые (Coenolestoidea)

Занимают промежуточное положение между многорезцовыми и двурезцовыми: количество резцов, как у многорезцовых (наверху по 4, внизу по 3), но средние резцы удлинены, как у двурезцовых. Сюда относятся только три рода небольших насекомоядных животных, ведущих ночную жизнь и распространенных в Южной Америке — *Caenolestes*, *Orobastes* и *Rhyncholestes*.

### Подотряд двурезцовые (Diprotodontia)

Подотряд объединяет всех растительноядных сумчатых, из которых наиболее известны различные *кенгуру* (рис. 220<sub>д</sub>). Характеризуются присутствием лишь одного резца в каждой половине нижней челюсти и от одного до трех резцов в каждой половине верхней челюсти, рудиментарными клыками, коренными зубами, имеющими притупленные бугорки (приспособленные к перетиранию жесткой растительной пищи), и сращенными II и III пальцами задних конечностей.

Обитают только в Австралии и на соседних островах. В ископаемом состоянии найдены только там же.

Сюда относятся разнообразные *кенгуру* (*Macropodidae*), которых насчитывается до 12 родов. Одни из них живут в равнинах, другие — в горах, третьи — настоящие древесные формы. В то время как мелкие кенгуру бывают величиной с крысу, самый крупный — *гигантский кенгуру* (*Macropus rufus*) — в сидячем положении имеет до 2 м высоты и совершает прыжки до

6—10 м длиной. К этому же подотряду относятся *сумчатые белки* (*Petaurus*), *сумчатый медведь*, или *коала* (*Phascogaleus cinereus*), — небольшое древесное растительноядное животное, очень многочисленные *кускусы* (*Phalangerinae*), неуклюжий, живущий в норах *вомбат* (*Phascogalemys*).

### ПОДКЛАСС III. ВЫСШИЕ ЗВЕРИ (EUTHERIA), ИЛИ ПЛАЦЕНТАРНЫЕ (PLACENTALIA)

К этому подклассу относится огромное большинство современных млекопитающих, которые распадаются на многочисленные и крайне разнообразные отряды. Однако все они, в отличие от сумчатых: 1) лишены сумки и сумчатых костей; 2) зародыш развивается, будучи связан с матерью при помощи настоящей плаценты, детеныши всегда рождаются более или менее развитыми и могут сосать молоко; 3) головной мозг имеет сильно развитый вторичный мозговой свод — неопаллиум, обе половины которого соединены мозолистым телом; 4) температура тела у взрослых высокая и постоянная; 5) как правило, молочная и постоянная смены зубов хорошо выражены.

Благодаря высоте организации и совершенной психике плацентарные смогли расселиться не только по всей суше земного шара, но и по всему Мировому океану (китообразные и ластоногие), успешно выдержав борьбу за существование с такими превосходно приспособленными к жизни в воде животными, как рыбы, и проникнуть в воздушную среду, где выдерживают конкуренцию с птицами (летучие мыши).

#### ОТРЯД НАСЕКОМОЯДНЫЕ (INSECTIVORA)

Это наиболее примитивный отряд плацентарных млекопитающих. К нему относятся небольшие или мелкие зверьки, характеризующиеся сплошными рядами заостренных, слабо дифференцированных на группы зубов, небольшим, лишенным извилин передним мозгом, двурогой или двураздельной маткой. Из внешних признаков насекомоядных характерен небольшой подвижный хоботок, которым заканчивается мордочка (рис. 220<sub>10-13</sub>).

Конечности, как правило, пятипалые, вооружены небольшими когтями и почти всегда стопоходящие. Образ жизни наземный (часто роющий), реже полуводный, а у одной группы (тупайи) — полудревесный.

Распространены насекомоядные по всем частям света, исключая Австралию и Южную Америку.

В ископаемом состоянии насекомоядные известны с верхнего мела, т. е. являются самыми древними из плацентарных млекопитающих. В настоящее время этот отряд представлен разрозненными, далеко отстоящими друг от друга группами, из которых только землеройки широко распространены по земному шару.

В пределах СССР водятся многочисленные *землеройки*, относящиеся к двум основным родам — *бурозубкам* (*Sorex*) и *белозубкам* (*Cricetidae*); четыре вида ежей, из которых наиболее широко распространен *обыкновенный еж* (*Echinocystus europaeus*); кротовые, из которых наиболее известен *обыкновенный крот* (*Talpa europaea*), и *выхухоль* (*Desmana moschata*).

*Землеройки* внешне напоминают мышей, но легко отличаются от них формой и расположением зубов, бархатистым мехом и острой мордочкой. Ведут очень подвижный образ жизни, обитают преимущественно в сырых и влажных местах. Иногда забегают в дома. Очень хищны, нападают даже на мелких грызунов, превосходящих их собственные размеры, хотя основную пищу землероек составляют насекомые и черви, чем они приносят значительную пользу. Однако в лесном хозяйстве они могут приносить и вред, поедая множество опавших на землю семян ели, сосны, березы, чем затрудняют естественное возобновление леса. Кроме того, землеройки служат прокормителями личинок и нимф клещей, хранящих вирусы, опасные

для человека, поддерживают существование природных очагов ряда трансмиссивных болезней.

Наиболее широко распространены *обыкновенная землеройка* (*Sorex araneus*) и *водяная землеройка*, или *кутора* (*Neomys fodiens*), которая живет у воды и превосходно плавает при помощи своих задних лап, отороченных бахромой из жестких волос, и сжатого с боков хвоста. Добывать относительно крупную добычу (лягушек, рыбу) куторе помогает ядовитость слюны, которая при укусах попадает в раны жертвы, ослабляет или даже убивает ее. У американской *короткохвостой землеройки* (*Blarina brevicauda*) ядовит секрет подчелюстных желез, проток которых открывается у основания передних резцов. Имеются указания и на ядовитость слюны эндемика Кубы и Гаити — *Solenodon paradoxus* (сем. *Solenodontidae*).

Распространенная на юге Западной Европы и у нас на Кавказе и в Средней Азии *белозубка-малютка* (*Suncus etrusca*) и таежная *бурозубка-крошка* (*Sorex tsherskii*), имеющие длину тела около 4 см. — самые мелкие млекопитающие.

Е ж и, обладающие своеобразной способностью защищаться тем, что свертываются, превращаясь в колючий шар, приносят пользу поеданием насекомых, грызунов; ловят они также и ящериц, змей, лягушек, разоряют наземные гнезда птиц. Это единственные из наших насекомоядных, которые впадают в зимнюю спячку.

К р о т, широко распространенный в лесной и лесостепной полосах Союза и на Кавказе, — роющее подземное животное, все строение которого замечательно приспособлено к такой жизни: тело его брусковидное, с заостренной клином головой, короткими, но мощными передними лапами, вооруженными сильными когтями, густым бархатистым мехом без ворса; крошечные глаза имеют недоразвитые зрительные нервы, а ушные раковины совсем отсутствуют.

В ы х у о л ь, живущая только у нас в бассейне Волги и Дона, — водное животное. Густой мех ее не пропускает воду, большие задние конечности, обрамленные щеткой из упругих волос, и сжатый с боков, покрытый чешуей хвост служат органами быстрого, ловкого плавания. Живет в глубоких норах, выходное отверстие которых располагается под водой. Высоко ценится как пушной зверек, но добыча сейчас запрещена.

Отдельные группы насекомоядных обнаруживают замечательную конвергенцию с грызунами; так, *землеройки* похожи на мышей, *кроты* — на слепышей, *ежи* — отчасти на дикобраза, *африканские прыгунчики* (*Marsupialidae*), скачущие на одних задних ногах, — на тушканчиков, а древесные южноазиатские *тупайи* (*Tupaia*) — на белок<sup>1</sup>.

## ОТРЯД ШЕРСТОКРЫЛЫ (DERMOPTERA)

Сюда относится только *шерстокрыл* (*Galeorhynchus*), который удивительным образом совмещает признаки насекомоядных, летучих мышей и полуобезьян и является, таким образом, хорошим примером «сборного типа» (рис. 220<sub>1/4</sub>). Размерами шерстокрыл с кошку и отличается широкой покрытой шерстью перепонкой, охватывающей все четыре конечности и хвост. Шерстокрыл — настоящее древесное животное, которое благодаря перепонке может совершать длинные планирующие прыжки, как бы перелетая с дерева на дерево. Питается растительной пищей. Живет в тропических лесах Юго-Восточной Азии и на соседних с нею островах. Ископаемые шерстокрылы известны только из верхнего палеоцена и нижнего эоцена Северной Америки.

<sup>1</sup> Положение *Tupaia* в системе не вполне ясно; некоторые зоологи с одинаковым основанием относят их не к насекомоядным, а к отр. *Primates*.

## ОТРЯД РУКОКРЫЛЫЕ, ИЛИ ЛЕТУЧИЕ МЫШИ (CHIROPTERA)

Летучие мыши имеют много общего с насекомоядными и могут рассматриваться как особая ветвь последних, приспособившаяся к полету. Передние конечности у летучих мышей видоизменены в настоящие, но совершенно своеобразные крылья: все пальцы передних конечностей, исключая I, очень сильно удлинены, и между ними, боками тела и задними конечностями натянута тонкая, лишенная волосяного покрова летательная перепонка, которая обычно простирается и между задними конечностями, включая хвост. В связи с развитием мощных мышц, опускающих крылья, на грудине образуется невысокий киль, служащий для прикрепления этих мышц, и ключицы достигают сильного развития.

Ведут ночную жизнь и руководствуются на лету главным образом отраженными ультразвуками. Путем опытов, поставленных на уровне современной техники, установлено, что летучие мыши издают не только обычные, слышимые нами звуки — писк, но и ультразвуки с частотой от 30 000 до 70 000 *гц*, в виде отдельных импульсов. Частота импульсов при этом мняется в зависимости от расстояния между зверьком и предметом. Отраженную волну этих ультразвуков и воспринимают слуховым аппаратом летучие мыши, т. е. они обладают тонким ультразвуковым локатором. Живут чаще колониями, достигающими иногда огромных размеров.

Этот отряд, содержащий около 1 тыс. видов, распадается на два хорошо обособленных подотряда: *крыланов* и *настоящих летучих мышей* (см. рис. 220<sub>15-16</sub>).

### Подотряд плодоядные летучие мыши, или крыланы (Megachiroptera)

Подотряд содержит одно семейство *крыланов*, около 250 по большей части очень крупных видов (до 1,5 м в размахе), распространенных в тропических районах Африки, Азии и Австралии. Они характеризуются, с одной стороны, рядом примитивных черт (не только I, но и II палец передних конечностей снабжен когтем, уши имеют типичное для млекопитающих строение); с другой — чертами специализации: их коренные зубы, имеющие уплощенные коронки, приспособлены к питанию растительной пищей, состоящей из сочных плодов. Местами крыланы являются очень серьезными вредителями фруктовых насаждений.

### Подотряд настоящие летучие мыши (Microchiroptera)

В подотряд входят все прочие виды отряда, составляющие 16 семейств. Эти зверьки характеризуются мелкими размерами, острыми зубами, у большого числа видов приспособленными к питанию насекомыми. Уши большие, своеобразно видоизмененные. По скорости и маневренности полета многие насекомоядные летучие мыши не уступают ласточкам и стригам. Широко распространены по всем странам земного шара, но особенно многочисленны в тропиках и субтропиках. Адаптивная дивергенция, обусловленная пищевой специализацией, хорошо выражена у этих внешне очень сходных зверьков. Многие мелкие виды питаются нектаром и пыльцой цветковых растений и насекомыми, которых находят в чашечках тех же цветков. Таковы *длинноязычные летучие мыши* (подсем. Glossophaginae) Нового Света (16 родов), *цветочные летучие мыши* (подсем. Phyllonicterinae, 2 рода) Вест-Индии и др. Ряд видов растений приспособлен к опылению именно летучими мышами. Мягкими сочными плодами питаются многие виды того же семейства *личиносоых* (Phyllostomatidae), объединяемых в подсемейство Stenoderminae (19 родов). Есть виды, охотящиеся во время отлива на морских моллюсков, населяющих литораль, виды, хватающие с воды насекомых и мелких рыб (*бульдоговая мышь* — *Noctilio leporinus*); некоторые, кроме насекомых, поедают лягушек, ящериц, мелких птиц и млекопитающих (*Megaderma*, распро-

страненная на юге Азии от Индии до Индонезии). *Вампиры* (сем. *Desmodontidae*) питаются кровью крупных млекопитающих, нанося им небольшие раны. Это делается настолько незаметно, что животные обычно не просыпаются, так как резцы вампиров крайне остры, а слюна обладает анестезирующими и антикоагулирующими свойствами. Вытекающую кровь вампиры слизывают. Особенно широко в Южной и Центральной Америке распространен *Desmodus rotundus*, заслуживший известность как основной хранитель вируса бешенства; в некоторые годы вампиры заражают бешенством десятки тысяч голов рогатого скота и лошадей, которых приходится уничтожать, чтобы ликвидировать эпизоотию.

Насекомоядные летучие мыши в большинстве полезны, так как истребляют множество вредных насекомых, в том числе и переносчиков инфекций. В больших пещерах, дающих укрытие огромным колониям насекомоядных видов, за многие столетия накапливаются целые отложения гуано — очень ценного удобрения. К некоторым пещерам для удобства вывоза гуано прокладывают узкоколейные железные дороги.

В СССР водится около 40 видов, относящихся к 3 семействам (*гладконосые*, *складчатогубые*, *подковоносы* и многие другие роды). Основная масса — 32 вида — относится к семейству *гладконосых* (*Vespertilionidae*). Несколько видов *подковоносых* (*Rhinolophidae*) водится на юге нашей страны. Большинство летучих мышей из северных районов СССР на зиму улетает. Часть проводит зиму в глубокой спячке. Спаривание происходит как весной, так и осенью, перед спячкой. В последнем случае сперматозоиды сохраняются в половых путях самок до весны, когда они оплодотворяют яйца.

Типичный представитель гладконосых — *ушан* (*Plecotus auritus*), широко распространенный по СССР и отличающийся чрезвычайно большими ушами.

#### ОТРЯД НЕПОЛНОЗУБЫЕ (EDENTATA. ИЛИ XENARTHRA)

К этому небольшому, но крайне своеобразному отряду относятся *ленивцы*, *муравьеды* и *броненосцы* (рис. 220<sub>17-19</sub>). Они характеризуются либо полным отсутствием зубов (*муравьеды*), либо упрощенным строением их: эмаль на зубах отсутствует, корни неразвиты, форма всех зубов более или менее однородная, и обычно имеется лишь одна смена зубов. На последних грудных и на поясничных позвонках имеются совершенно своеобразные придаточные сочленения. Число пальцев обнаруживает наклонность к сокращению, зато некоторые из них развиты чрезвычайно сильно и вооружены мощными когтями. Наряду с крайней специализацией неполнозубые обладают рядом весьма примитивных признаков. Главнейшие из них — слабое развитие полушарий переднего мозга, которые почти лишены борозд, и большой кораконд, лишь на поздних стадиях развития срастающийся с лопаткой. Все неполнозубые весьма характерны для фауны Южной Америки.

*Ленивцы* (*Bradypodidae*) — чисто древесные животные, питающиеся листьями и проводящие всю жизнь на деревьях в подвешенном положении спиной вниз. В связи с этим пальцы вместе с когтями образуют как бы крючки, при помощи которых животное висит или медленно двигается. Ребра, поддерживающие внутренности, расширены, и шерсть на туловище, в противоположность всем прочим зверям, имеет ворс, направленный не к брюху, а к хребту. Единственный способ самозащиты этих безобидных животных — оставаться незамеченными, чему способствуют низшие водоросли, селящиеся в их длинном грубом меху и придающие ему зеленую окраску.

*Муравьеды* (*Murgesophagidae*), к которым относятся как *большой муравьед* (*Murgesophaga tridactyla*), достигающий 1,3 м длины (а с хвостом — 2,3 м), ведущий наземную жизнь, так и мелкие древесные формы, обладающие цепким хвостом, характеризуются длинной трубкообразной мордой, беззубым ртом и очень длинным клейким языком, к которому пристают муравьи и термиты, составляющие основную пищу этих животных.

**Броненосцы (Dasypodidae)** — единственная многочисленная группа современных неполнозубых — это наземные, хорошо роющие животные, верхняя сторона тела которых покрыта костными и налегающими на них роговыми щитками. Щитки подвижно соединены друг с другом, так что животное может сворачиваться клубком. Зубы многочисленны, более или менее однородны и имеют форму острых конусов. Питаются разнообразной как животной, так и растительной пищей.

Хотя указанные три современных семейства очень сильно разнятся между собой, но в ископаемом состоянии там же, в Америке, найдены многочисленные неполнозубые, в частности *тихоходы* (*Gravigrada*), соединяющие ленивцев с муравьедами, с одной стороны, и с броненосцами — с другой. Из них *мегатерий* (*Megatherium*) достигал размеров слона и питался, подобно современным ленивцам, листьями, но, конечно, не мог лазать по деревьям, а, пользуясь своей огромной силой и тяжестью, по-видимому, пригибал их к земле. Это животное дожило до начала современного геологического периода, и, по всем данным, его еще застал первобытный человек. Заслуживает также внимания *грипотерий* (*Grypothetium*) ростом с быка, от которого сохранились даже куски кожи, покрытые волосами, со следами разрезов, произведенных человеком. Возможно, что человек его держал в одомашненном состоянии ради мяса. Наконец, пятое семейство неполнозубых — гигантские броненосцы, или *глиптондонты* (*Glyptodontidae*), достигавшие почти 4 м длины. Они отличались от современных броненосцев наряду с другими признаками тем, что костные щитки их панциря срастались неподвижно, образуя нечто подобное спинному щиту черепах.

#### ОТРЯД ЯЩЕРЫ (PHOLIDOTA)

*Ящеры* (рис. 220<sub>20</sub>) характеризуются роговым чешуйчатым покровом, отдельные чешуйки которого налегают друг на друга, подобно чешуйкам еловой шишки. Питаются главным образом муравьями и термитами. Зубов нет, язык очень длинный и клейкий; желудок, в который заглатываются камешки, выстлан рогоподобной оболочкой, и в нем измельчается пища (аналогия мышечному желудку птиц). Таким образом, ящеры обнаруживают большое сходство с муравьедами. Однако сходство это чисто конвергентное, обусловленное одной и той же пищей — муравьями и термитами — и способом ее добывания — раскапыванием прочных построек этих насекомых. Как показали последние исследования, нет никаких признаков, которые указывают на родственную связь ящеров с американскими неполнозубыми.

Происхождение ящеров совершенно неясно, так как до сих пор найденные формы их относятся к единственному современному роду. Несколько близких видов ящеров водятся в Африке и Южной Азии. Среди них имеются как наземные, так и древесные формы.

#### ОТРЯД ГРЫЗУНЫ (RODENTIA)

Грызуны (рис. 220<sub>21-28</sub>) образуют наиболее богатый отряд млекопитающих: общее число современных видов их превышает 2800, их объединяют в 30 семейств — что составляет около  $\frac{1}{3}$  всех ныне живущих видов млекопитающих. Они характеризуются главным образом строением зубов. Резцы, которых с каждой стороны верхней и нижней челюстей бывает лишь по одному, достигают чрезвычайного развития, лишены корней и растут в течение всей жизни. Клыков нет, и резцы отделены от коренных широким беззубым промежутком — диастемой. Коренные зубы, служащие для перетирания твердой растительной пищи, имеют широкую жевательную поверхность; она покрыта притупленными бугорками или невысокими гребнями эмали, или, наконец, совершенно гладкая. Морда, в отличие от насекомоядных, притупленная. Полушария переднего мозга сравнительно малы и лишены

извилин. Размеры мелкие или средние. Образ жизни наземный, роющий или древесный, много реже — водный. Пища преимущественно или исключительно растительная.

За исключением крайних полярных областей грызуны распространены по суше всего земного шара.

Биологической особенностью грызунов является их способность быстро размножаться, что обуславливается большим количеством детенышей в помете, значительным количеством пометов в год и ранней половозрелостью. Благодаря этой особенности в благоприятные годы многие грызуны чрезвычайно увеличиваются в числе, после чего обычно следует массовая гибель.

Многочисленность грызунов обуславливает их большое значение в природе (в трех направлениях): 1) благодаря роющей деятельности играют существенную роль в почвообразовании; 2) уничтожают огромное количество растительных кормов; 3) служат весьма важной пищевой базой для хищных млекопитающих и птиц. Очень велико значение грызунов и в хозяйстве человека: а) многие из них, например *полевки*, *мыши*, *хомяки*, большинство *сусликов*, являются серьезнейшими вредителями сельскохозяйственных культур и пищевых запасов — *мыши*, *крысы*; б) некоторые, как *сурки*, *суслики*, *песчанки*, *крысы*, служат хранителями и переносчиками заразных болезней, в частности чумы; в) отдельные виды, в первую очередь *белка*, *бобр*, *ондатра*, относятся к важнейшим промысловым зверям.

Грызуны, согласно новейшей систематики Симпсона, делятся на 3 подотряда: *беличьегообразных* (Sciuromorpha), *дикообразных* (Histicomorpha) и *мышьеобразных* (Muromorpha).

### Подотряд беличьегообразные (Sciuromorpha)

Представители этого огромного подотряда имеют лишь по одному резцу в каждой половине как нижней, так и верхней челюсти. Подотряд включает ряд семейств, из них главнейшие — беличьи и бобры.

Семейство беличьи (Sciuridae) включает *белок*, *бурундуков*, *сусликов*, *сурков*. Сюда примыкает семейство *летяг* (Petauristidae) (рис. 220<sub>23, 24</sub>). Белки, к которым относится около 200 видов, — типичные лесные животные, приспособленные к лазанию по деревьям (цепкие когти, вибриссы, расположенные на груди, что связано с их манерой при лазании «обнимать» ствол) и к прыганию с ветки на ветку (длинный, пушистый, расчесанный на две стороны хвост служит для управления полетом при прыжке). *Обыкновенная белка* (Sciurus vulgaris) распространена по всей лесной и лесостепной полосам Европы и Сибири и составляет основу нашего пушного промысла. Главная пища ее — семена хвойных и орехи. Кроме того, она питается древесными почками, ягодами и грибами, которые сушит, натывая на ветку. Лишь в самые суровые морозы белка несколько дней не выходит из своего гнезда — «гайна», которое обычно помещается высоко на дереве, сплетено из веток, снабжено двумя выходными отверстиями и имеет шарообразную форму. *Бурундук* (Eutamias sibiricus) — полосатый зверек поменьше белки, ведет наземнодревесный образ жизни и широко распространен в сибирской тайге. Отчасти это вредитель, отчасти малоценная промысловая форма. *Суслики* (Citellus), которых в пределах СССР насчитывается много видов, — по большей части степные, отчасти горные животные. Живут колониями в норах, на неблагоприятное время впадают в спячку. Многие суслики — серьезные вредители зерновых культур. Но самый крупный из них — *желтый суслик* (Citellus fulvus), живущий в заволжских, казахстанских и среднеазиатских степях и полупустынях, вредит мало, так как избегает культурных земель, и в то же время относится к важным промысловым видам СССР. Биологически он интересен тем, что когда выгорает растительность впадает в летнюю спячку, переходящую без перерыва в зимнюю, так что всего в году он бодрствует местами 3,5—4 месяца. Систематически близки сусликам *сурки* (Marmota), отличающиеся от них главным образом круп-

ными размерами (с кошку) и недоразвитыми защечными мешками. Они живут у нас колониями в горах Средней Азии и Сибири вплоть до Камчатки и в степях Казахстана и Забайкалья. Это важные промысловые звери, добываемые ради меха и сала, которое накапливают в большом количестве перед зимней спячкой. Так называемый *тонкопалый суслик* (*Spermophilopsis leptodactylus*), живущий в пустынях Средней Азии, является ближайшим родственником африканских *наземных белок* и хотя в общем похож на настоящих сусликов, отличается от них тем, что не впадает совсем в спячку, надевает на это время года длинный мех и ведет одиночный образ жизни. Выедавая злаки, он способствует развеиванию песков, чем приносит местами ощутимый вред, но в то же время относится к пушным зверям, промысел которых начинает развиваться. Наша *летяга* (*Pteromys volans*), многочисленные родственники которой населяют тропические леса, широко распространена в лесах европейской части СССР и всей Сибири. Благодаря широкой складке кожи, натянутой между передними и задними ногами и боками тела, она может совершать, планируя, далекие прыжки. Мех ее высокого качества, но кожа настолько тонка, что обесценивает шкурку. Ведет ночной образ жизни; кормится древесными почками, корой и семенами.

Семейство бобров (*Castoridae*) включает лишь 1 вид — *речного бобра* (*Castor fiber*, рис. 220<sub>25</sub>). Это крупный грызун, имеющий плоский, покрытый чешуей хвост, густой, непроницаемый для воды мех и снабженные плавательными перепонками задние лапы. Он живет семьями в норах или устраивает из ветвей и ила особые сооружения — так называемые «хатки». Совместными усилиями бобры делают из веток и стволов деревьев плотины, перегораживая ими речки и держа таким образом воду на постоянном уровне, а также прорывают длинные каналы, по которым сплавляют стволы. Все эти действия производятся ими, как выяснили тщательные исследования, инстинктивно. Когда-то бобр был широко распространен по Древней Руси и добывался в большом количестве ради ценного меха и еще более ценимой раньше «бобровой струи», которую вырабатывают мускусные железы у корня хвоста. В настоящее время бобр сохранился у нас главным образом в Белоруссии, в окрестностях Воронежа и на Северном Урале. Благодаря принятым мерам охраны и искусственного расселения бобр в СССР теперь быстро увеличивается в числе. Вне СССР бобры в значительном количестве имеются лишь в Канаде и в северной части США, где обитает близкий к нашему *канадский бобр*.

### Подотряд дикобразные (*Hystricomorpha*)

Семейства дикобразов (*Hystriidae*) и близких к ним иглошерстов (*Erethizontidae*) отличаются присутствием длинных, острых игл, покрывающих верхнюю часть тела животного. В то время как дикобразы — наземные звери с коротким хвостом, иглошерсты ведут древесную жизнь и снабжены длинным цепким хвостом. У нас водится только 1 вид дикобраза (*Hystrix leucura*) (рис. 220<sub>26</sub>), который обитает в юго-восточной части Закавказья и в предгорьях Средней Азии и местами приносит серьезный вред сельскохозяйственным, преимущественно бахчевым, культурам. Вопреки широко распространенному мнению, дикобраз не может выбрасывать свои иглы, но, защищаясь, резкими движениями назад старается воткнуть их во врага, причем, упираясь в землю, иглы часто выпадают и отскакивают на значительное расстояние.

Семейство морские свинки (*Caviidae*), принадлежащее исключительно Южной и Центральной Америке, содержит самого крупного грызуна — *водосвинку* (*Hydrochoerus*), ростом с собаку средних размеров, и домашнюю *морскую свинку* (*Cavia porcellus*), а также ряд других грызунов. Морская свинка (первоначальное ее название было «заморская» свинка) была одомашнена еще древними перуанцами и в настоящее время содержится повсеместно в качестве лабораторного животного.

Семейство осьмизубые (Octodontidae)—тоже южноамериканское. К нему относятся *нутрия*, или *бобровая крыса* (*Myopotamus coypus*), — крупный водный грызун, обладающий ценным мехом. Он акклиматизирован местами в Западной Европе, у нас на Кавказе, в Средней Азии; в последнее время разводится и в средней полосе; мех ее чаще известен под названием «обезьяний».

### Подотряд мышеобразные (Myomorpha)

Подотряд мышеобразные включает 3 очень многочисленных надсемейства: 1) *мышеобразные* (Muroidea), 2) *тушканчикообразные* (Dipoidae) и 3) *сонееобразные* (Gliroidea).

Семейство тушканчики (Dipodidae) объединяет довольно многочисленных пустынно-степных и пустынных зверьков, ведущих строго ночной образ жизни. Они имеют очень короткие передние и очень длинные задние конечности и хвост, обычно заканчивающийся уплощенной кисточкой. Благодаря сильным задним ногам они могут чрезвычайно быстро передвигаться прыжками, регулируя движение хвостом, и покрывать большие пространства в поисках пищи, что очень важно в пустыне с ее редкой растительностью. В наших степях и пустынях обитает около 16 видов тушканчиков. Значение их для народного хозяйства невелико.

Семейство слепыши (Spalacidae) характеризуется целым рядом особенностей, связанных с роющей жизнью. У слепышей зачаточные глаза скрыты под кожей, ушные раковины атрофировались, тело брусковидное, мех короткий, бархатистый, голова широкая, лопатообразно уплощенная, нос имеет ороговевшую кожу, образующую заостренное ребро. В противоположность кроту, роющему передними лапами, слепыши копают землю своими очень большими широкими резцами, которые благодаря способности нижней челюсти перемещаться на добавочную заднюю сочленовную поверхность действуют как мотыга (в связи с этим конечности у них развиты не сильно), и выбрасывают землю головой. У нас слепыши водятся главным образом в черноморско-азовских степях, где являются вредителями сельского хозяйства.

Семейство мышиные (Muridae), к которому относятся мыши, крысы, хомяки, полевки, песчанки и другие — самое обширное семейство грызунов. Благодаря многочисленности особей это семейство играет большую роль в биоценозах и имеет огромное экономическое значение, так как к нему относятся основные сельскохозяйственные вредители, которые в годы «мышиной напасти» размножаются в колоссальном количестве. Наиболее известные представители: *домовая мышь* (*Mus musculus*), *лесная* (*Apodemus sylvaticus*) и *полевая* (*A. agrarius*) *мыши* и *крыса-пасюк* (*Rattus norvegicus*), расселившаяся следом за человеком по земному шару; *обыкновенный хомяк* (*Cricetus cricetus*), населяющий степи и поля Европы, севера Казахстана и Западной Сибири, и *обыкновенная полевка* (*Microtus arvalis*), имеющая, как и все полевки, тупую морду, короткие уши, небольшие глаза и сравнительно короткий хвост, близкие к полевкам арктические *лемминги*; *ондатра* (*Ondatra zibethica*) — довольно крупный грызун, ведущий полуводный образ жизни и являющийся основным промысловым видом Северной Америки. В настоящее время ондатра успешно акклиматизирована в СССР.

### ОТРЯД ЗАЙЦЕОБРАЗНЫЕ (LAGOMORPHA)

Характеризуется присутствием в верхней челюсти позади больших резцов пары небольших дополнительных резцов. В последнее время дупарнорезцовых выделяют в особый отряд Lagomorpha. К зайцеобразным относятся только 2 семейства: *пищух*, или *сеноставок* (*Ochotonidae*), и *зайцев* (*Leporidae*).

Семейство *пищухи* (Ochotonidae) объединяет небольших, покрупнее крысы, бесхвостых зверьков с закругленными ушами и задними конечностями, несколько более длинными, чем передние. Горные и степные животные северного полушария. У нас водятся на Урале, в горах Средней Азии и Сибири, а также в заволжских, казахстанских и забайкальских степях. На зиму в спячку не впадают. Получили широкую известность благодаря собиранию запасов сушеной травы на зиму.

Семейство *зайцы* (Leporidae) включает как собственно зайцев, так и кроликов. Зайцев у нас 4 вида (рис. 220<sub>21,22</sub>): *беляк* (*Lepus timidus*), распространенный в тундрах и лесной полосе Союза, *русак* (*L. eurogaeus*), населяющий степи Европы, откуда несколько заходит в Западную Сибирь и Кавказ, *толай* (*L. tolai*), водящийся в Средней и Центральной Азии, и *маньчжурский заяц* (*Caprolagus brachyurus*), встречающийся у нас только в Южно-Уссурийском крае. Беляк на зиму становится сплошь белым, только концы его ушей остаются круглый год черными; более южный русак лишь частично белеет на это время года, тогда как 2 последних вида зайцев сохраняют и на зиму серовато-коричневую окраску. Русак значительно крупнее беляка. Лапы беляка широкие и распушенные — приспособление к бегу по рыхлому лесному снегу, лапы русака узкие, сбитые — приспособление к бегу по твердому снежному степному насту. В отличие от кроликов зайцы живут поодиночке, почти не роют нор, устраивая лишь копки, и детеныши их рождаются вполне развитыми, покрытыми густым мехом. Зайцы — русак и особенно беляк — важные промысловые звери СССР.

#### ОТРЯД ХИЩНЫЕ (CARNIVORA)

Хищные отличаются большими острыми клыками, бугорчатыми, обычно с острыми, режущими краями коренными зубами и небольшими слабыми резцами. Задний ложнокоренной верхней челюсти и первый истиннокоренной нижней челюсти обычно выделяются своей величиной и носят название *хищнических зубов* (рис. 222). Когти хорошо развиты, иногда втяжные. Ключица рудиментарна. Полушария переднего мозга развиты сильно и покрыты извилинами.

Отряд этот делится на 7 семейств: *виверры, гиены, кошки, куницы, медведи, еноты и собаки.*

Семейство *виверры* (Viverridae) объединяет наиболее примитивных современных хищных. Размеры мелкие или средние. Тело стройное, удлинненное, с относительно короткими ногами и с длинным хвостом. Зубная формула

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4(3) \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4(3) \cdot 2} = 40(36).$$

Распространены в Южной Азии, в Южной Европе и Африке. В СССР отсутствуют. Типичные представители: *африканская виверра* (*Viverra zibetha*; рис. 220<sub>35</sub>) и *мангусты* (Herpestinae).

Семейство *гиены* (Hyaenidae) включает типичных падальников со слабыми ногами (они не преследуют добычу), чрезвычайно сильными челюстями и мощными хищническими зубами, при помощи которых легко разгрызают кости (если они находят свою редкую пищу — падаль, им необходимо ее использовать возможно полнее). Зубная формула

$$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 1}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 1} = 34.$$

Гиены, которых всего 3 вида, распространены по Южной Азии и всей Африке. В СССР водится только *полосатая гиена* (*Hyaena hyaena*), встречающаяся в Закавказье и в южной части Средней Азии.

Семейство кошки (Felidae) — наиболее специализированные хищники, имеющие втяжные когти (т. е. конечные фаланги, на которых сидят когти, при ходьбе загибаются вверх), короткую морду, сокращенную зубную формулу:  $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 1}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1} = 30$  и исключительно сильные хищнические зубы (рис. 220<sub>а</sub>).

Особенно хорошо развито зрение. Характерный способ охоты — скрадывание и затем внезапный прыжок. Распространены по всем материкам, исключая Австралию.

В пределах СССР водятся несколько крупных кошек и целый ряд мелких. К самым крупным кошкам относятся *тигр* (*Felis tigris*), встречающийся у нас местами в Средней Азии и на Дальнем Востоке, типичный зверь Южной Азии, и африканский *лев* (*F. leo*), проникающий лишь в Юго-Западную Азию.

Промысловое значение кошек невелико, сравнительно большее значение имеет *рысь* (*F. lynx*), которая широко распространена по всем лесным областям Союза, но всюду довольно редка. Диким предком домашней кошки считают *буланую кошку* (*F. maniculata*), обитающую в Египте. Она была приручена еще древними египтянами, но только в средние века попала в Европу.

Семейство куньи (Mustelidae) весьма разнообразно, для особей характерны умеренные или мелкие размеры и сравнительно короткие пальце-стопоходящие конечности. Зубная формула сильно варьирует, но истиннокоренных всегда  $m \frac{1}{2}$ . Распространены по всем материкам, исключая Австралию.

Важнейшие представители: *лесная куница* (*Martes martes*) и *каменная* (*M. foina*), *соболь* (*M. zibellina*), *хорьки* (*Putorius*), *норка* (*Lutrea lutreola*), *горностай* (*Mustela erminea*), *ласка* (*M. nivalis*), *выдра* (*Lutra lutra*), *барсук* (*Meles meles*), *росомаха* (*Gulo gulo*). Это пушные промысловые звери, некоторые — очень важные. Горностай и ласка представляют общебиологический интерес тем, что на зиму меняют свой летний коричневый мех на белый, под цвет снега.

Семейство медведи (Ursidae) характеризуется тем, что это звери тяжелого сложения, обычно очень больших размеров, при движении они опираются на всю стопу (стопоходящие), хвост очень короткий. В пределах СССР 3 вида: *бурый медведь* (*Ursus arctos*), распространенный по всем лесным районам СССР, сравнительно близкий к нему *черный*, или *гималайский*, *медведь* (*U. tibetanus*), водящийся у нас в Уссурийском крае, и *белый медведь* (*U. maritimus*) — житель плавучих льдов Северного Ледовитого океана. Бурый медведь — наземное животное, питающееся преимущественно беспозвоночными животными и растительной пищей, хотя местами приносит

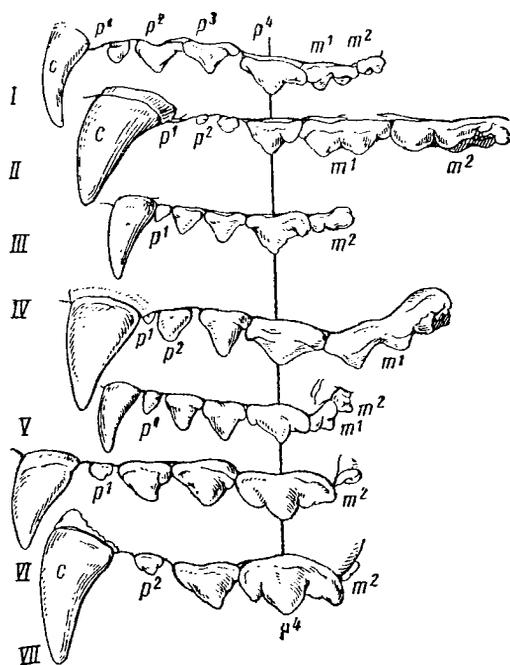


Рис. 222. Зубы верхней челюсти различных хищных млекопитающих (по Огневу). Хищнические зубы —  $p_1$ . I — собака, II — медведь, III — куница, IV — барсук, V — ихневмой (сем. виверры), VI — гиена, VII — лев

серьезный вред скотоводству. Берлогу устраивает на земле, обычно под свалившимся деревом. Европейские особи редко превышают 300 кг, но огромные камчатские весят до 600 кг с лишним. Черный медведь — более древесное животное, устраивающее свою берлогу в дуплах. Белый медведь, питающийся в основном тюленями, — самый крупный из современных хищников; отдельные особи его достигают веса почти 1000 кг. У европейских берегов он истреблен, но нередок у берегов Сибири.

Семейство еноты (Procyonidae) близко к медведям. Типичный представитель — американский енот (*Procyon lotor*), имеющий весьма ценный мех. Отличается от медведей меньшими размерами, длинным хвостом, еще большей всеядностью и более древесным образом жизни. В настоящее время он акклиматизируется у нас в Средней Азии (леса восточной Ферганы) и Азербайджане.

Семейство собачьи (Canidae) объединяет многочисленных представителей, характеризующихся средними размерами, сильно развитыми длинными ногами, приспособленными для бега. Зубная формула:

$\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 2}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} = 42$  (рис. 220<sub>33</sub>). Особенно хорошо развито обоняние. Основной способ

охоты — загонять добычу. Распространены по всем материкам. Из живущих в СССР особого внимания заслуживают лисицы, песец, енотовидная собака. *Лисица* (*Vulpes vulpes*) распространена по всему Союзу и составляет вместе с белкой основу нашего пушного промысла; образует множество географических рас (подвидов). Ценные серебристо-черные лисицы не представляют особой географической расы, а встречаются как редкое исключение; теперь их разводят на фермах. *Песец* (*Lepus lagopus*) — типичный житель тундры, на зиму одевающий пушистый белый мех (отдельные особи, имеющие в зимнем меху серую окраску, известны под названием «голубых» песцов и ценятся особенно высоко). Это основной промысловый зверь нашего Крайнего Севера. *Енотовидная собака* (*Nyctereutes procyonoides*), получившая свое русское название за внешнее сходство с американским енотом, водится у нас в Уссурийском крае. Это единственный представитель собачьих, впадающий в зимний сон. Имеет недурной мех и в настоящее время акклиматизирован во многих областях Союза. *Волк* (*Canis lupus*) распространен повсеместно в СССР, страшный вредитель скотоводства, подлежащий полному уничтожению. От волка произошли домашние собаки.

## ОТРЯД ЛАСТОНОГИЕ (PINNIPEDIA)

Ластоногие, к которым относятся *ушастые тюлени* (например, *морской котик*), *моржи* и многочисленные *безухие*, или *настоящие тюлени*, являются приспособившимися к водной жизни хищниками, с которыми иногда их объединяют в один отряд. Ластоногие характеризуются главным образом удлинненным, вальковатым телом, парные конечности видоизменены в плавательные ласты, зубы имеют более или менее однообразную коническую форму (исключение представляют моржи), ушные раковины недоразвиты, хвост очень мал; под кожей, в которой, как в мешке, заключено тело, залегают мощный слой жира, который уменьшает теплоотдачу и облегчает удельный вес тела. Глазное яблоко имеет уплощенную наружную поверхность, и зрачок способен к очень сильному расширению (что важно для подводного зрения — в среде, где мало света). В течение недель и месяцев ластоногие живут в воде, отдыхая и высываясь на ее поверхности. Только в воде они питаются, причем заглатывают пищу целиком, не разжевывая ее (с этим связана однородность их зубов), и только моржи раздробляют зубами раковины моллюсков, составляющих основную их пищу. На суше ластоногие довольно беспомощны и движутся по ней с трудом; но для рождения детенышей, их молочного кормления, для спаривания и линьки ластоногие нуждаются в пребывании на твердом субстрате в воздушной среде: в это время ластоногие

вылезают на сушу или на лед (в зависимости от вида животного) и проводят здесь недели, иногда месяцы.

Ластоногих делят на 3 семейства: *ушастые тюлени* (Otariidae), *моржи* (Odobenidae) и *безухие тюлени* (Phocidae) (рис. 223<sub>1</sub>).

Семейство ушастые тюлени (Otariidae) характеризуется тем, что у его представителей сохраняются еще небольшие ушные раковины, длинная подвижная шея, задние лапы их при передвижении по суше способны подгибаться вперед под туловище и тело обычно покрыто густым мехом с хорошо выраженным подшерстком. Наиболее известный представитель — *морской котик* (*Callorhinus ursinus*). Он дает ценный мех и в пределах СССР имеет лежбища на Командорских островах и у Южного Сахалина. Это типичный полигам, собирающий вокруг себя на лежбищах «гарем» из 5—30 и более самок. Самцы значительно крупнее, чем самки, и достигают 2 м длины.

Семейство моржи (Odobenidae) имеет кругополярное распространение. Моржи имеют огромные клыки в виде бивней, тупоцилиндрические прочие зубы, рудиментарный волосной покров, задние лапы их тоже могут подгибаться под туловище. Единственный представитель этого семейства — *морж* (*Odobenus rosmarus*) достигает 3 и даже 4 м длины и до 1500 кг веса. Обитает в прибрежных и мелководных участках моря и питается преимущественно донными моллюсками и червями.

Семейство безухие тюлени (Phocidae) менее связано с сушей. Для них характерно отсутствие ушных раковин, задние лапы не могут подгибаться вперед и всегда направлены назад, шея короткая и волосной покров редкий, жесткий, лишенный подшерстка. Это наиболее богатое представителями семейство, содержащее многочисленные роды.

В пределах СССР водится около 10 видов. Тюлени имеют большое промысловое значение и добываются ради кожи и жира, а молодые (бельки) — ради меха. Наибольшее промысловое значение имеют у нас *гренландский тюлень*, или *кожа* (*Histriophoca groenlandica*), добываемый главным образом в горле Белого моря, и *каспийский тюлень* (*Phoca caspica*). Из тюленей южного полушария заслуживает внимания *морской слон* (*Macrorhinus leoninus*), достигающий 6 м длины и веса 3000 кг.

## ОТРЯД КИТООБРАЗНЫЕ (СЕТАСЕА)

Китообразные, в противоположность ластоногим, уже настоящие морские животные, все жизненные отправления которых происходят в воде и которые быстро гибнут, будучи случайно выброшены на сушу волнами. Они имеют рыбообразное тело без всякого намека на шейный перехват, видоизмененные в лапы передние конечности, вполне атрофированные задние конечности и рыбообразный хвост, расположенный, однако, не в вертикальной плоскости, как у рыб, а в горизонтальной. Это связано с тем, что китообразным приходится постоянно подниматься на поверхность воды, чтобы наполнить легкие воздухом (нормально они находятся под водой не более 20 мин, хотя в исключительных условиях могут оставаться под водой до часу и даже более). У большинства форм имеется еще и спинной плавник. Волосной покров отсутствует, и только на челюстях у некоторых видов имеются отдельные волосы. Под кожей располагается мощный слой полужидкого жира (ворвани), который уменьшает теплоотдачу, снижает удельный вес тела. Крестцовый отдел позвоночника не выражен. Но от таза у многих китов сохраняются рудименты в виде небольших косточек, утративших связь с позвоночником, а у некоторых форм есть рудименты бедра и голени. В передних конечностях имеются все типичные элементы пятипалой конечности, хотя они и сильно видоизменены. Хвостовой и спинной плавники лишены костного скелета, и основу их составляет плотная соединительная ткань.

Носовые раковины совершенно редуцированы, и обонятельные полости

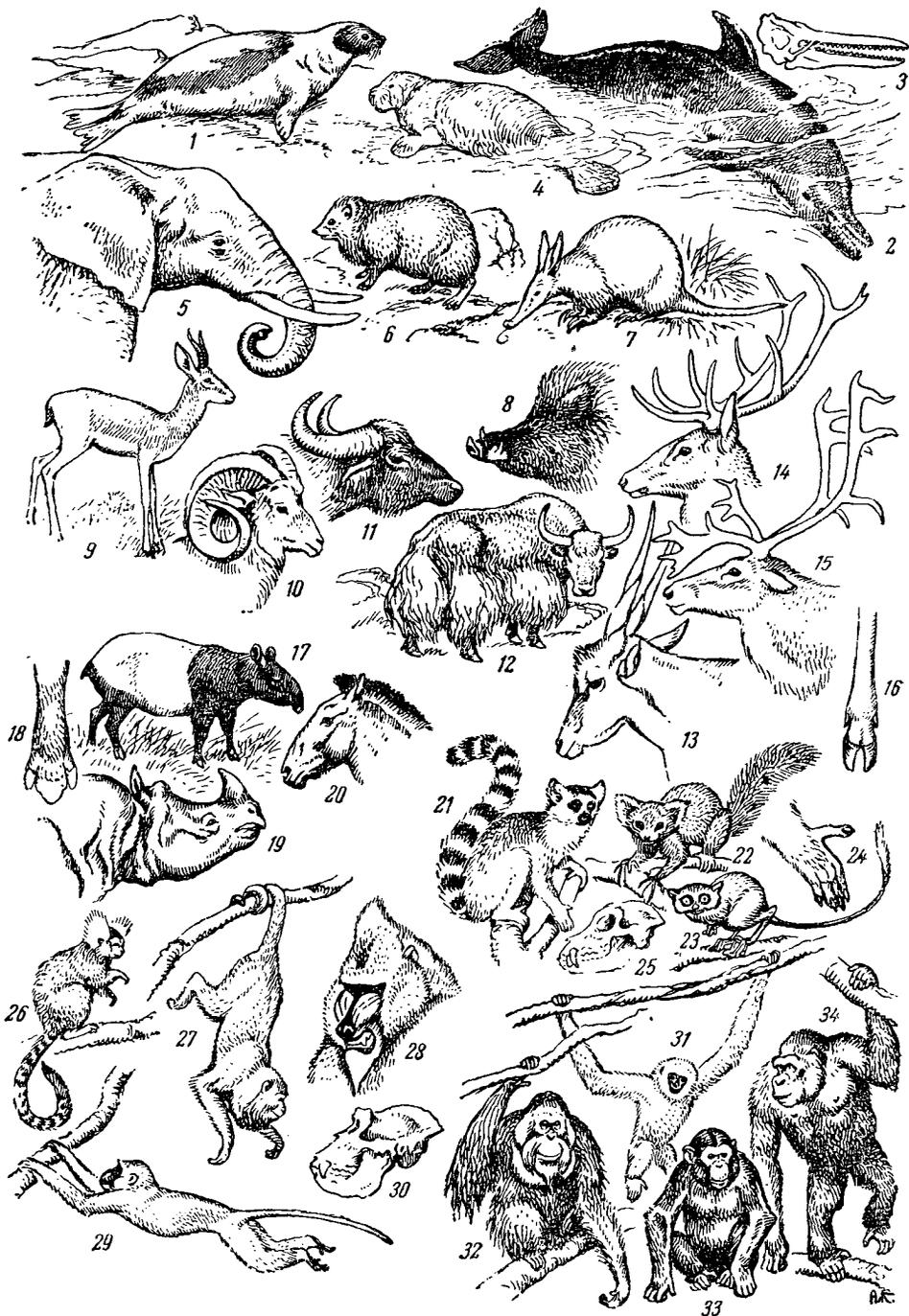


Рис. 223. Млекопитающие:

1 — гренландский тюлень, 2 — дельфин, 3 — череп дельфина с многочисленными однообразными зубами, 4 — ламантин, 5 — африканский слон, 6 — даман, 7 — трубкозуб, 8 — кабан, 9 — антилопа джейран, 10 — горный баран (архар), 11 — индийский буйвол, 12 — yak, 13 — антилопа канна, 14 — марал, 15 — северный олень, 16 — нога парнокопытного, 17 — индийский тапир, 18 — нога тапира, 19 — индийский носорог, 20 — дикая лошадь Пржевальского, 21 — лемуру катта, 22 — руконожка, или ай-ай, 23 — долгопят, 24 — лапа лемура, 25 — череп лемура, 26 — игрунок уситти, 27 — ревун, 28 — мандрил, 29 — мартышка, 30 — череп гориллы, 31 — гиббон, 32 — орангутан, 33 — шимпанзе, 34 — горилла

играют роль исключительно канала, проводящего воздух в легкие. Глаза приспособлены к зрению в воде: они имеют плоскую роговицу и шарообразный хрусталик. Ушных раковин нет, наружный слуховой проход очень мал и заканчивается слепо, не доходя до среднего уха. Слюнные железы отсутствуют. Гортань приподнята и прижата к хоанам, что дает возможность китам заглатывать пищу под водой. У самок по бокам половой щели располагается два соска. Благодаря сокращению особой мускулатуры у кормящих особей молоко сильной струей впрыскивается в рот детеныша, который, будучи лишен подвижных губ, не может сосать.

Китообразные делятся на 2 подотряда: *беззубые* и *зубатые киты*.

### Подотряд беззубые киты (*Mystacoceti*)

Беззубые киты характеризуются отсутствием зубов (однако они закладываются у зародышей) и присутствием многочисленных роговых пластин, которые сидят на нёбе и свешиваются в пасть. Эти пластины, известные под названием *китового уса*, служат ситом, через которое кит, действуя языком, отцеживает захваченных в рот вместе с водой небольших морских животных, главным образом рачков, крылоногих моллюсков и мелких рыб, которые составляют его основную пищу. К беззубым китам относятся *синий кит* (*Balaenoptera musculus*), достигающий 33 м длины и 120 т веса, — самый крупный из современных и вообще когда-либо живших зверей, *гренландский кит* (*Balaena mysticetus*), имеющий от 15 до 20 м длины, и другие виды.

Киты имеют большое промысловое значение и добываются главным образом ради жира советскими китобойными флотилиями на Дальнем Востоке и в Антарктике.

### Подотряд зубатые киты (*Odontoceti*)

Характеризуются присутствием зубов (рис. 223<sub>2,3</sub>). Обычно число зубов бывает очень велико, и все они имеют однообразную коническую форму. К зубатым китам относятся кашалот, дельфины. Огромный *кашалот* (*Physeter catodon*) достигает 20 м длины (самцы), водится в тропических и субтропических морях, заходя в теплое время года в наши дальневосточные моря. Из дельфинов многие водятся в морях СССР. У нас промысловое значение имеет *белуха* (*Delphinapterus leucas*), достигающая 4 м длины и более, и *обыкновенный дельфин* (*Delphinus delphis*), имеющий около 1,5 м длины. Белуха, водящаяся в северных морях и на Дальнем Востоке, дает превосходную кожу и высокого качества смазочный жир. Дельфин, имеющий чрезвычайно широкое распространение, промышляется у нас на Черном море, главным образом ради жира и мяса.

## ОТРЯД ПАРНОКОПЫТНЫЕ (*ARTIODACTYLA*)

К отряду относятся преимущественно крупные растительноядные копытные, у которых III и IV пальцы достигают наибольшего развития и равны между собой, так что ось конечности проходит между этими двумя пальцами. I палец отсутствует, II и V малы или совсем недоразвиты (рис. 223<sub>16</sub>). Ключиц нет. Парнокопытные делятся на 3 основных подотряда: *нежвачные*, *мозолоногие* и *рогатые*.

### Подотряд нежвачные (*Nonruminantia*)

Подотряд объединяет 2 семейства: *свины* (*Suidae*) и *бегемоты* (*Hippopotamidae*). Представители обоих семейств характеризуются бугорчатыми коренными зубами, большими клыками, имеющими постоянный рост, срав-

нительно простым строением желудка и относительно хорошо развитыми II и V пальцами.

Единственный наш представитель нежвачных — *кабан* (*Sus scrofa*), питается разнообразными кормами: корневищами, желудями, орехами, дождевыми червями, личинками насекомых, зелеными частями растений.

Зубная формула:  $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3} = 44$ .

Широко распространен в СССР на Кавказе, в Средней Азии, в самых южных частях Сибири и на Дальнем Востоке, где имеет промысловое значение. Домашние свиньи произошли от европейского кабана и близких к нему азиатских форм.

**Бегемот** (*Hippopotamus amphibius*) — огромное (до 3000 кг), преимущественно водное животное, имеющее неуклюжее сложение, голую кожу и громадную пасть с большими клыками и резцами в виде бивней. Ведет ночной стадный образ жизни, питается водными и прибрежными растениями. Охотно выходит из поля, особенно кукурузные, чем местами наносит вред. Распространен в Африке.

### Подотряд мозолоногие (*Tylopoda*)

К подотряду относятся только настоящие верблюды и южноамериканские верблюды, или ламы. Для представителей подотряда характерно отсутствие II и V пальцев, уплощенные жевательные поверхности коренных зубов, присутствие резцов и клыков как в верхней, так и в нижней челюстях, более сложный желудок, чем у нежвачных, но менее сложный, чем у следующего подотряда, небольшими когтеобразными копытцами и зубной формулой:  $\frac{1 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} = 34$ .

*Дикий верблюд* (*Camelus bactrianus*), очень близкий к домашнему двугорбому, сохранился только в самых глухих местах центральноазиатской пустыни Гоби. *Однгорбый верблюд* (*C. dromedarius*) известен лишь в домашнем состоянии. Его разводят в Северной Африке и Юго-Западной Азии, у нас — главным образом на Кавказе и в Туркмении, тогда как двугорбого — в Центральной и Средней Азии, Казахстане и Южном Поволжье. К диким американским верблюдам относятся *гуанако* (*Lama guanaco*) и *викунья* (*L. vicugna*), к домашним — *лама* и *альпака*. Это животные горные.

### Подотряд жвачные (*Ruminantia*)

Подотряд объединяет многочисленных представителей, отличающихся плоскими жевательными поверхностями коренных зубов с хорошо развитыми «лунками», отсутствием верхних резцов и обычно клыков, нижними клыками, имеющими долотообразную форму резцов, и сложным желудком, подразделенным на четыре отдела: рубец — *rumen*, сетка — *reticulum*, книжка — *psalterium* и сычуг — *abomasus*. Подотряд содержит 3 семейства: плотнорогие, или олени (*Cervidae*), жирафы (*Giraffidae*) и полорогие (*Bovidae*).

**Семейство плотнорогие, или олени** (*Cervidae*), характеризуется присутствием у самцов разветвленных рогов (только у северного оленя имеются у обоих полов, а у кабарги их нет ни у самок, ни у самцов; рис. 223<sub>14,15</sub>). Рога эти являются производными кутиса и представляют собой костные образования, которые ежегодно спадают и вырастают заново.

Зубная формула:  $\frac{0 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3} = 34$ .

Водятся олени в Европе, Азии, Северной и Южной Америке.

В пределах СССР обитают настоящие олени (*Cervus*), из которых наиболее известны *благородный олень* (*Cervus elaphus*), *косуля* (*Capreolus capreolus*).

teolus), самый крупный олень — *лось* (*Alces olces*), *северный олень* (*Rangifer tarandus*), населяющий как тундру, так и всю лесную полосу Сибири, и безрогий олень *кабарга* (*Moschus moschiferus*), водящаяся в горах Восточной Сибири. Все они — промысловые животные, причем северный олень, козули и лось добываются ради мяса и кожи, а кабарга, кроме того, ради мешочка с мускусом, который расположен на брюхе самца. Дикий северный олень является предком домашнего, который мало от него отличается.

Семейство жирафы (*Giraffidae*) объединяет животных с короткими костными рогами, которые покрыты бархатистой шерстью и не сменяются, характерна атрофия боковых пальцев. Сюда относятся только два крупных африканских животных: *жираф* (*Giraffa camelopardalis*), обитающий в саваннах, и *окапи* (*Ocypota johnstoni*), живущая в густом тропическом лесу.

Семейство полорогие, или быки (*Bovidae*, рис. 223<sub>9-13</sub>), характеризуется тем, что рога, отсутствующие у самок некоторых видов, представляют собой роговой чехол, сидящий на костном пеньке; вырастают они один раз на всю жизнь. Верхних клыков нет, и зубная формула:  $\frac{0 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3} = 32$ .

К полорогим относятся многочисленные *антилопы* (свыше 100 видов), особенно богато представленные в Африке, близкие между собой *козлы* и *бараны* и, наконец, *быки*.

В пределах СССР в диком состоянии из полорогих встречаются 5 видов антилоп и несколько видов горных баранов и козлов. Из антилоп наиболее известны кавказская *серна* (*Rupicapra rupicapra*); стройная среднеазиатская *газель-джейран* (*Gazella subgutturosa*); неуклюжая с виду горбоносая *сайга* (*Saiga tatarica*), многочисленная в настоящее время в волжских и казахских степях; очень крупный среднеазиатский баран — *архар* (*Ovis ammon*); *снежный баран* (*Ovis canadensis*), водящийся в горах Северо-Восточной Сибири и на Камчатке; *кавказские туры* (*Capra cylindricornis* и *C. caucasica*); южносибирский и среднеазиатский дикий козел — *тэк* (*Capra sibirica*) и сохранившийся в настоящее время лишь в заповедниках *зубр* (*Bison bonasus*), близкий к американскому бизону.

К домашним полорогим относятся многочисленные породы *коров*, *яки*, *буйволы*, *овцы* и *козы*. Коровы ведут свое происхождение от двух основных корней: от вымершего в исторические времена европейского *тура* (*Bos primigenius*) и индийского *бантенга* (*B. banteng*), который до сих пор сохранился в диком состоянии у себя на родине. *Дикий як* (*Capreolus mutus*) населяет Тибет, а домашний як содержится главным образом как вьючное животное в горных районах всей Центральной Азии, а у нас — в Средней Азии, на Алтае и в Забайкалье. Домашний буйвол происходит от дикого *индийского буйвола* (*Bubalus bubalus*) и разводится в Индии, Передней Азии и Южной Европе. У нас его используют на Кавказе и в Крыму. Многочисленные домашние породы овец произошли от нескольких диких баранов, а козлы, с одной стороны, от *безоарового козла* (*Capra aegagrus*), встречающегося у нас в Закавказье и в горах Туркмении, с другой — от *винторогого козла* (*C. falconeri*), живущего в Гималаях и горах Таджикистана.

## ОТРЯД НЕПАРНОКОПЫТНЫЕ (PERISSODACTYLA)

Этот отряд, в состав которого из современных групп входят только *тапиры*, *лошади* и *носороги* (рис. 223<sub>17-20</sub>), объединяет крупных травоядных копытных, характеризующихся тем, что наибольшего развития у них достигает III палец, через который проходит ось конечности, прочие же пальцы развиты слабо (тапиры, носороги) или совсем рудиментарны (лошади; рис. 223<sub>18</sub>). Ключицы отсутствуют. Большинство видов имеет по три резца

с каждой стороны нижней и верхней челюстей. Имеется только одна пара сосков, расположенных в паху.

**Семейство тапиры** (Tapiridae) — наиболее примитивное. *Тапиры* характеризуются присутствием четырех пальцев на передних конечностях и трех на задних, коротким хоботком, в который вытянуты нос и верхняя губа, очень коротким хвостом и бархатистым мехом. Тапиры имеют разрозненное распространение: 4 вида встречаются в Южной Америке, а 1 — в Юго-Восточной Азии. Обитают по заболоченным тропическим лесам.

**Семейство носороги** (Rhinocerotidae) объединяет животных тяжелого телосложения, с трехпальными конечностями, толстой кожей, почти лишенной волос, и одним или двумя рогами, сидящими на носовых и лобных костях. Самый крупный — так называемый *белый носорог* (Rhinoceros simus), обитатель Южной Африки — достигает 5 м длины. В настоящее время носороги живут, с одной стороны, в Африке, с другой — в Южной Азии, но еще в недавние геологические времена они были широко распространены в Европе и Азии, и остатки *волосатого носорога* (R. tichoginus), жившего еще в четвертичный период, находят в большом количестве почти на всей территории СССР, а из мерзлой почвы Сибири неоднократно извлекали даже хорошо сохранившиеся трупы.

**Семейство лошади** (Equidae) характеризуется стройным телосложением и однопальными конечностями, так как от II и IV пальцев сохранились лишь небольшие, скрытые под кожей косточки, известные под названием *грифельных*. К этому семейству из современных форм относятся только 3 очень близких рода: *лошади* (Equus), *ослы* (Asinus) и *зебры* (Hippotigris). Из них в СССР встречается в диком состоянии лишь *кулан* (Equus hemionus), населяющий в небольшом количестве юг Средней Азии (Бадхыз). В северо-западных районах Китая встречается дикая *лошадь Пржевальского* (Equus przewalskii) — вероятный дикий предок домашних лошадей легкого восточного типа. Ближайший родич лошади Пржевальского — *тарпан* — жил до XIX в. в южнорусских степях. Западноевропейские тяжеловозы происходят от другого вымершего дикого предка.

### ОТРЯД ДАМАНЫ (HYRACOIDEA)

К этому отряду относятся только *даманы*, или *жиряки* (рис. 223 в). Это небольшие (размером с кошку) растительноядные животные, напоминающие внешностью и строением резцов грызунов, но стоящие ближе к копытным, в частности к хоботным. Даманы имеют четырехпалые передние и трехпалые задние ноги, заканчивающиеся небольшими копытцами. Распространены в Африке, на Аравийском полуострове и в Сирии. Часть видов держится в горах среди скал, часть — в лесах, где лазают по деревьям.

### ОТРЯД ХОБОТНЫЕ (PROBOSCIDEA)

Из современных животных к отряду относятся только *индийский* и *африканский слоны* (рис. 223 г). Для них характерны главным образом своеобразный мускулистый хобот, представляющий сросшиеся вместе и сильно удлинненные нос и верхнюю губу, видоизмененные в бивни верхние резцы, тяжелое туловище на массивных пятипалых конечностях, пальцы которых более или менее сращены между собой и одеты небольшими копытцами и толстой кожей, почти лишенной волос. Зубная система крайне своеобразна: кроме бивней, с каждой стороны нижней и верхней челюстей имеется лишь по одному функционирующему коренному зубу с уплощенной жевательной поверхностью, который по мере снашивания заменяется новым. Питаются слоны листьями, ветвями и корнями деревьев и кустарников.

*Африканский слон* (Loxodon africanus) достигает 3,5 м в плечах, у обоих полов имеются большие бивни и огромные уши. У несколько меньшего *индийского слона* (Elephas maximus) большие бивни имеются только у сам-

цов. Хотя индийского слона держат в прирученном состоянии, в неволе он размножается редко. В четвертичный период на территории современного СССР жил *мамонт* (*Elephas primigenius*) — ближайший родственник индийского слона, от которого он отличался главным образом длинным рыжим мехом и огромными, загнутыми внутрь бивнями. Мамонт вымер еще в доисторические времена, но трупы его иногда находят вполне сохранившимися в мерзлой почве Сибири, а бивни мамонта местами добывались в Сибири в таком большом количестве, что служили предметом промысла.

### ОТРЯД СИРЕНОВЫЕ (SIRENIA)

Из ныне живущих форм сюда относятся только *дюгонь* (*Halicore dugong*), живущий в прибрежной зоне Индийского океана, и несколько видов *ламантинов* (*Manatus*; рис. 223<sub>4</sub>), распространенных в прибрежной зоне Атлантического океана, откуда они далеко проникают в крупные реки. Сиреновые — это приспособившиеся к чисто водной жизни копытные. Они имеют массивное веретенообразное туловище, передние конечности видоизменены в ласты, задние отсутствуют (сохраняются лишь рудименты в виде небольших косточек, утративших связь с позвоночником), хвост в виде широкого, горизонтально расположенного плавника. Однако у них сохранилось больше признаков наземных зверей, чем у китообразных: передние конечности менее видоизменены, и на них сохраняются рудиментарные плоские копытца, на теле имеются редкие щетинистые волоски, существует шейный перехват. Эти безобидные животные питаются исключительно растительной пищей, состоящей из водорослей, которые они рвут мясистыми губами и пережевывают уплощенными коренными зубами. Как и у многих растительноядных зверей, желудок сирен разделен на отделы и кишечник чрезвычайно длинный.

В конце XVIII столетия был истреблен третий представитель сиреновых — *морская корова* (*Rhytina stelleri*), которая достигала 10 м длины и водилась в большом количестве у берегов Командорских островов.

### ОТРЯД ТРУБКОЗУБЫЕ (TUBULIDENTATA)

К этому отряду относится только *трубкозуб* (*Ogasteropus*) — средних размеров животное с сильно вытянутым в трубку рылом, длинным червеобразным языком, мощными копытообразными когтями, почти голой, покрытой редкой щетиной кожей и крайне своеобразными зубами, состоящими из сцементированных вертикальных трубочек (рис. 223<sub>7</sub>). Раньше трубкозубов относили к неполнозубым, но теперь их сближают с копытными; сходство же трубкозуба с муравьедами и ящерами объясняется приспособлением к одинаковому образу жизни и питанию муравьями и термитами. Трубкозубы распространены в Южной и Средней Африке.

### ОТРЯД ПОЛУОБЕЗЬЯНЫ, ИЛИ ЛЕМУРЫ (PROSIMIAE)

К отряду относятся довольно многочисленные звери, занимающие до известной степени промежуточное положение между насекомоядными и обезьянами, хотя они ближе к последним. Морда у *лемуров* вытянута сильнее, чем у обезьян, полость черепа меньше, глазницы не вполне отделены костной перегородкой от височных ям и направлены в стороны и лишь несколько вперед (рис. 223<sub>21-25</sub>). I палец на обеих *конечностях* противопоставляется остальным, так что, как и у обезьян, имеются хватательные лапы, часть пальцев вооружена когтями, часть — ногтями. Соски расположены либо на груди и в паху, либо только на груди, либо только в паху. Матка двурогая. Ведут лемуры ночной древесный образ жизни. Одни всеядны, другие питаются преимущественно плодами. Распространены в Южной Азии и Аф-

рике, но особенно многочисленны на о. Мадагаскар, где замещают отсутствующих здесь обезьян.

Типичные представители: *стройный лори* (*Nycticebus coucang*), *толстый лори* (*Loris tardigrandus*), *индри* (*Lichanotus brevicaudatus*), *вари* (*Lemur varius*), *руконожка*, или *ай-ай* (*Chiromis madagascarensis*). Последняя замечательна своими резцами, напоминающими резцы грызунов, и тонким II пальцем передних конечностей, при помощи которого животное извлекает насекомых из узких щелей. К полуобезьянам относится и крайне своеобразный *долгопят* (*Tarsius spectrum*) — небольшое животное, ростом с крупную крысу, которое имеет огромные, направленные вперед глаза и длинные задние ноги. Из анатомических особенностей долгопята особого внимания заслуживает дискоидальная отпадающая плацента, что сближает его с обезьянами. Живет на островах Малайского архипелага.

### ОТРЯД ОБЕЗЬЯНЫ (SIMIAE)

*Обезьяны* — наиболее высокоорганизованный отряд млекопитающих, что выражается огромным мозгом с сильно развитыми извилинами. Далее, к наиболее характерным признакам обезьян относятся вполне замкнутые, направленные вперед глазницы, хватательные лапы с первым пальцем, противопоставляющимся остальным, одна пара грудных сосков, простая матка и дискоидальная отпадающая плацента. Обоняние развито сравнительно слабо, зрение — хорошо. Питаются преимущественно растительной пищей. Обезьяны делятся на два подотряда.

#### Подотряд широконосые обезьяны (*Platyrrhini*)

Здесь относятся средних и мелких размеров обезьяны с длинным, обычно цепким хвостом (рис. 223<sub>26-27</sub>) и широкой межсосковой перегородкой, благодаря чему ноздри сильно раздвинуты и направлены в стороны. Зубная формула обычно  $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3} = 36$ .

Водятся в лесах Южной Америки. В ископаемом состоянии известны тоже только с этого материка.

Широконосых обезьян только 2 семейства.

Семейство игрунковые (*Haralidae*) объединяет небольших (с белку) зверьков, имеющих пушистый нецепкий хвост, когтеобразные ногти и зубную формулу  $\frac{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2}{2 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 2} = 32$ .

Семейство цепкохвостые (*Cebidae*) — многочисленная группа. Они имеют на пальцах ногти, обычно цепкий хвост и типичную для подотряда зубную формулу. Характерные представители: *ревуны* (*Mycetes*), *паукообразные обезьяны* (*Ateles*).

#### Подотряд узконосые обезьяны (*Catarrhini*)

Отличаются большим и сложным мозгом, нецепким хвостом, который может и отсутствовать, узко расставленными и направленными вперед ноздрями и противопоставляющимся большим пальцем передних конечностей (рис. 223<sub>28-34</sub>). Распространены в Африке и Южной Азии. В ископаемом состоянии известны тоже только отсюда и из Европы. Зубная формула  $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3} = 32$ .

Делятся на 4 семейства.

Семейство мартышкообразные (*Cercopithecidae*) содержит низших узконосых обезьян. Они имеют сравнительно небольшой головной мозг, объемистые защечные мешки, обычно длинный хвост и хорошо развитые седалищные мозоли. Это очень большое и разнообразное семейство,

объединяющее около 20 родов со множеством видов. Из них большинство живет в лесах, где ведет древесный образ жизни и питается в основном плодами; таковы крайне разнообразные африканские *мартышки* (*Cercopithecus*) и азиатские *макаки* (*Macacus*); тогда как свойственные Африке *павианы* (*Papio*) и *мандрилы* (*Mandrillus*) живут в горах среди скал и питаются преимущественно животной пищей (насекомыми, мелкими зверьками). За внешнее сходство с собаками (длинная морда, большие клыки) они получили название *собакоголовых обезьян*.

Семейство *гиббоны* (*Hylobatidae*) включает средних размеров древесных обезьян, отличающихся чрезвычайно длинными передними конечностями, при помощи которых животное раскачивается и совершает большие прыжки, как бы перелетая с дерева на дерево. Хвоста и защечных мешков нет, есть небольшие седалищные мозоли. По целому ряду признаков, в частности по строению мозга, приближаются к человекообразным обезьянам, с которыми их раньше объединяли в одно семейство. *Гиббоны*, которых насчитывается несколько видов, распространены в Юго-Восточной Азии и на ближайших к материкам Больших Зондских островах.

Семейство *человекообразные обезьяны* (*Anthropomorphae*) объединяет высокообразных обезьян. Для них характерны крупные размеры, длинные передние конечности, спускающиеся в вытянутом состоянии ниже колен; рудиментарный хвост; защечные мешки и седалищные мозоли отсутствуют; строение мозга сложное; имеется червеобразный отросток слепой кишки. Сюда относятся 3 вида, принадлежащие к трем родам: *орангутан*, *шимпанзе* (*Antropopithecus troglodytes*) и *горилла* (*Gorilla gorilla*). *Орангутан* (*Simia satyrus*) характеризуется сильно вытянутыми челюстями, очень длинными передними конечностями, небольшими ушными раковинами, двенадцатью парами ребер и только тремя хвостовыми позвонками. Обитает на островах Борнео и Суматра и ведет чисто древесный образ жизни. *Шимпанзе* отличается сравнительно небольшим ростом, относительно короткими передними конечностями, большими, очень похожими на человеческие, ушами и имеет 13 пар ребер. Широко распространен и в лесах экваториальной Африки. *Горилла* отличается очень крупным ростом, умеренной длины передними конечностями и небольшими ушами; ребер тоже 13 пар. Водится в лесах экваториальной Африки.

Семейство *люди* (*Hominidae*) содержит единственный современный вид — *человек* (*Homo sapiens*). Для них характерны в первую очередь огромный мозг, превышающий таковой человекообразных обезьян в три раза, затем слабо развитые челюсти и зубы, присутствие подбородочного выступа, что связано с сильным развитием языка, редукция волосяного покрова. Ряд признаков связан с вертикальным положением тела: череп соединяется с позвоночником сверху, позвоночник выпрямлен и образует три характерных изгиба (шейный, грудной, поясничный), а нога заканчивается сводчатой ступней — это одна из самых характерных черт человека. Благодаря такому строению при ходьбе или беге позвоночник и ноги пружинят и заключенный в черепе головной мозг не испытывает резких сотрясений. Вертикальным положением человеческого тела во время ходьбы объясняется и форма таза, служащего для поддержания внутренностей снизу, и то, что ноги у человека длиннее и более крепкого сложения, чем руки, которые не достигают в вытянутом положении колен.

Таким образом, с точки зрения зоологической систематики, человек относится к классу млекопитающих, отряду обезьян, подотряду узконосых обезьян и лишь в пределах последнего выделяется в самостоятельное семейство. Но положение человека определяется не только его местом в зоологической системе; важнейшими факторами эволюции человека были труд, развитие речи, сочетающиеся с общественной жизнью.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**Предки млекопитающих.** Как уже указывалось, предки млекопитающих, по всем данным, были пермские *зверозубые пресмыкающиеся* (Thegiodontia). С одной стороны, они обладали рядом крайне примитивных признаков (амфицельные позвонки, подвижные шейные и поясничные ребра, очень небольшая полость черепной коробки, свидетельствующая о небольшом головном мозге, и т. д.). С другой стороны, они имели существенные черты сходства с млекопитающими (рис. 155<sub>3,4</sub>): зубы их сидели в отдельных ячейках, имели лишь одну смену и были дифференцированы на

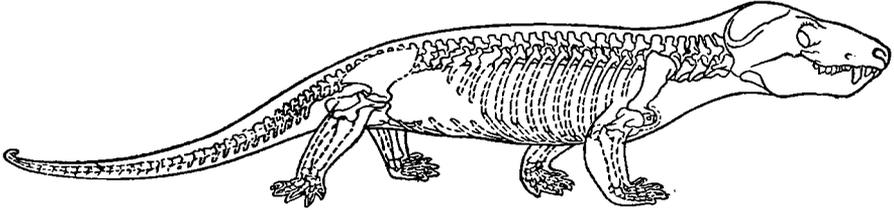


Рис. 224. *Synognathus* — нижнетриасовое пресмыкающееся из цинодонтов (реставрация, по Ромеру)

резцы, клыки и коренные; у многих форм имелось вторичное небо, затылочный мышелок был двух- или трехраздельный, в нижней челюсти зубная кость была особенно хорошо развита и несла большой отросток, соединявшийся непосредственно с черепной коробкой, тогда как другие кости нижней челюсти и квадратная кость обнаруживали определенную наклонность к уменьшению. У некоторых форм лопатка несла акромияльный отросток, к которому причленялась ключица, коракоид был уменьшен, а таз прободен заpirательным отверстием. Наиболее известна из представителей этой группы *иностраницевия* (*Inostrancevia alexandri*) — большой (до 3 м длины) пермский хищник с сильно развитыми клыками, найденный у нас на Северной Двине, и *циногнат* (*Synognathus*; рис. 224), достигавший 2 м длины и добытый из триасовых отложений Южной Африки. Но не эти крупные и во многих отношениях специализированные представители зверозубых могли быть прямыми предками млекопитающих, ранние формы которых имели мелкие размеры. Зато такими вполне могли быть еще очень плохо изученные *пермоцинодон* (*Permosynopodon*) из верхних пермских отложений Северной

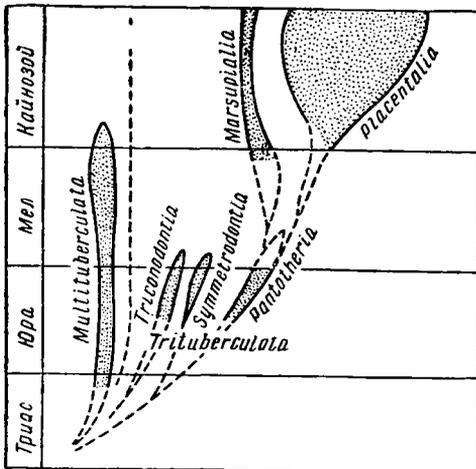


Рис. 225. Филогенетическое древо млекопитающих (по Ромеру)

Двины или *иктидозавры* (*Ictidosauria*) из триасовых слоев Южной Африки. Это были мелкие животные (пермоцинодон имеет череп длиной 91 мм, иктидозавры были величиной с крысу) и, по-видимому, отличались от всех других известных зверозубых пресмыкающихся отсутствием черт специализации, которые уведут других зверозубых в сторону от млекопитающих.

**Древнейшие млекопитающие.** Многобугорчатые (*Multituberculata*) — древнейшие и примитивнейшие из известных млекопитающих. Самые ранние остатки их найдены в верхних триасовых слоях (рис. 225). Уже в то время они были довольно разнообразны и

обнаруживали сильную специализацию. Поэтому можно думать, что отделение млекопитающих от зверозубых рептилий произошло еще раньше — в глубине триаса. Свое название многобугорчатые получили за крайне примитивные, свойственные только им коренные зубы, которые были снабжены многочисленными бугорками, расположенными продольными рядами. Как уже указывалось, зубы молодого утконоса обнаруживают замечательное сходство с зубами многобугорчатых, и, по всей вероятности, последние являются если не прямыми предками однопроходных, то группой, стоявшей очень близко к ним.

До сих пор еще многобугорчатые известны очень мало, и весь материал по ним ограничивается почти исключительно челюстями и отдельными зубами. Это были по большей части мелкие зверьки ростом с мышь или крысу, и лишь немногие достигали размеров сурка. Они прожили, мало изменяясь, юрское и меловое время и вымерли лишь в начале третичного периода. Резцы у них были очень большие, клыки отсутствовали, и между резцами и коренными зубами имелся широкий беззубый промежуток. Таким образом, многобугорчатые обнаруживают значительное конвергентное сходство с грызунами, и, очевидно, были растительноядными животными.

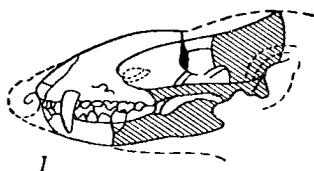
Трехбугорчатые (*Trituberculata*) известны только из слоев верхней половины юрского периода. Это тоже были по большей части мелкие зверьки, о которых мы также знаем почти исключительно по отдельным зубам, неполным челюстям и нескольким обломкам черепов. Но зубы их (резцы, клыки и коренные) располагались сплошным рядом, и коренные имели характерное трехвершинное строение. Очевидно, трехбугорчатые были хищниками, но большинство из них в связи с небольшими размерами питались, надо думать, преимущественно насекомыми. Различают 3 основные группы (отряда) трехбугорчатых; две из них (*Triconodontia* и *Symmetrodontia*), по-видимому, представляют собой боковые ветви, вымершие бесследно, третья — собственно трехбугорчатые (*Pantotheria*) — весьма вероятно, является исходной группой для сумчатых и плацентарных, которые произошли от нее, по-видимому, независимо друг от друга.

**Положение млекопитающих в конце мезозоя.** В течение всей мезозойской эры млекопитающие, по-видимому, не играли сколько-нибудь заметной роли в природе. В конце мезозоя, когда огромные пространства земного шара подверглись колоссальным горообразующим процессам и наступило резкое ухудшение климата, млекопитающие благодаря теплокровности, живорождению и прогрессивному развитию головного мозга оказались в более выгодном положении, чем пресмыкающиеся. В результате большинство пресмыкающихся, отчасти под влиянием непосредственного воздействия среды, отчасти в борьбе за существование с млекопитающими и птицами, вымерло, и господствующее место в природе заняли млекопитающие.

**Сумчатые и плацентарные.** Сумчатые отделились от трехбугорчатых, по-видимому, еще в самом начале мела, хотя ископаемые остатки их (именно *Eodelphis*, близкий к современному опоссуму) известны лишь с конца этого периода. Уже в самом начале кайнозойской эры они были широко распространены по всему земному шару. Но вскоре их стали вытеснять плацентарные, так что к середине третичного периода сумчатые остались только в Австралии и Южной Америке, где и дожили до нашего времени. Преимущества плацентарных в борьбе за существование выразились главным образом в том, что их детеныши рождаются более развитыми и, следовательно, имеют больше шансов выжить в младенческом возрасте, когда особенно велика смертность.

**Эволюция основных групп плацентарных.** Плацентарные отделились от трехбугорчатых, по-видимому, тоже в начале мела. Наиболее примитивные формы их, относящиеся к отряду *насекомоядных* (рис. 226), открыты в верхних меловых отложениях. По-видимому, они или близкие к ним формы дали начало всем прочим отрядам плацентарных, которые уже вполне сло-

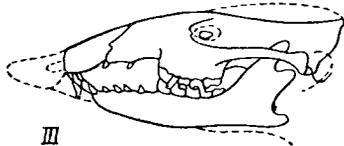
жились в течение первой половины третичного времени: вероятно, от древних насекомоядных непосредственно произошли не только современные насекомоядные, но и шерстокрылы, летучие мыши, полуобезьяны, обезьяны, а также древние хищные, объединяемые в группу *креодонтов* (Creodontia). Креодонты были мелкой или средней величины звери с короткими пятипальными конечностями, стоявшие еще очень близко к насекомоядным, от которых они отличались режущими краями зубов. Креодонты, по всем данным, являются исходной группой для современных хищных и ластоногих. С другой стороны, к креодонтам близки: 1) древние *непарнопалые* (Mesaxonia), давшие несколько ископаемых групп и современных *непарнокопытных*; 2) древние *парнопалые* (Paraxonia — исходная группа для современных *парнокопытных*); 3) большая бесследно вымершая группа *южноамериканских копытных* (Notungulata); 4) группа *подкопытных* (Subungulata), от которых, по-видимому, произошло современные *даманы, хоботные и сирены*. Что касается неполнозубых, трубкозубых и грызунов, а также, вероятно, китообразных, то эти древние группы, по всей вероятности, отделились непосредственно от древнейших *насекомоядных*.



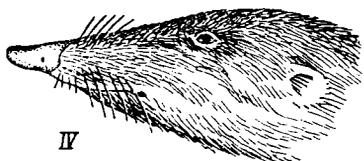
I



II



III



IV

Рис. 226. Меловые насекомоядные (по Грегори). I — череп *Deltatherium pretrituberculatе*; II — реставрация *Deltatherium*; III — череп *Zalambdalestes leschei*; IV — реставрация

В середине третичного времени стали образовываться обширные степи, и целый ряд первобытных копытных начали приспособляться к жизни на открытых пространствах. Приспособления эти выражались в приобретении стройного, легкого телосложения, крепких конечностей с твердыми копытами, обеспечивающих быстрый и продолжительный бег, широких плоских жевательных поверхностей коренных зубов, способных перетирать твердую степную растительную пищу. Таким образом возникли, с одной стороны, лошади, с другой — многочисленные антилопы. В это же время, в связи с появлением разнообразной травянистой растительности, появились многочисленные мышевидные

грызуны, в том числе полевки, песчанки, мыши, тушканчики и др. Разнообразие растительных форм вызвало обособление хищных, разбившихся на различные группы.

В конце третичного и начале четвертичного периода климат северного полушария претерпевал значительные изменения в сторону похолодания и усиления континентальности, связанные, видимо, с соотносительным перераспределением воды и суши. В это время где-то, по всей вероятности, в Юго-Восточной Азии, произошел от обезьяноподобного предка человек, и век крупных млекопитающих, господствовавших в течение третичного времени, сменился веком человека. Конечно, человек занял свое исключительное положение в природе не сразу. В это же время, т. е. в конце третичного времени, фауна северного типа, так называемая «мамонтовая фауна», включающая, кроме мамонта, еще зубров, шерстистых носорогов, северных оленей, леммингов и другие виды, спускалась дальше к югу, оттесняя так называемую «гиппарионовую фауну», включающую примитивных лошадей — гиппарионов, жирафов, верблюдов, страусов и других животных южного типа.

Как мамонтовая, так и гиппарионовая фауны, имели в своем составе много современных родов и даже видов. В дальнейшем из этих фаун сформировались современные фаунистические комплексы, при этом даже в среднечет-

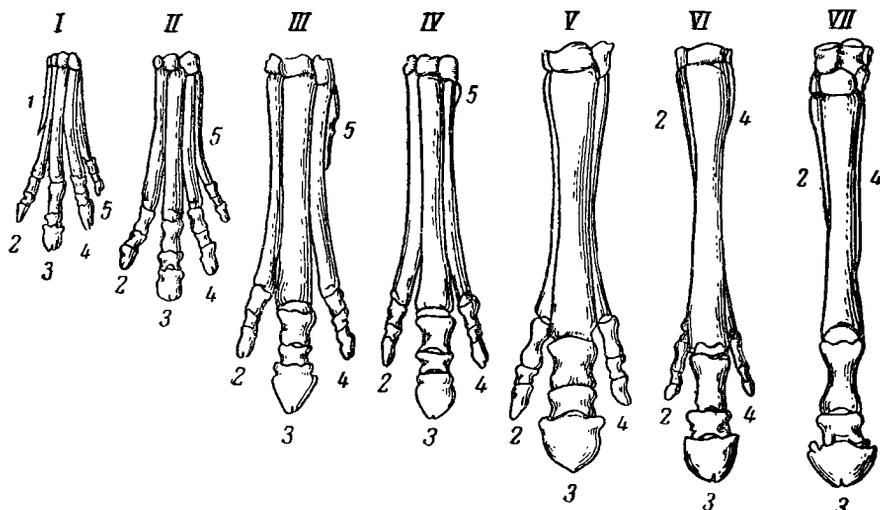


Рис. 227. Филогенетический ряд изменений строения передних конечностей предков лошади (по Шмальгаузену). I — Eohippus (нижний эоцен); II — Orohippus (средний эоцен); III — Mesohippus (нижний олигоцен); IV — Miohippus (верхний олигоцен); V — Hipohippus (средний миоцен); VI — Hipparion (верхний миоцен и плиоцен); VII — Pliohippus (верхний миоцен и нижний плиоцен)

вертичное время человек оказывал значительное влияние на фауну, или сокращая численность ряда крупных животных, или истребляя их, или способствуя их расселению.

**Палеонтологические ряды некоторых млекопитающих.** Эволюционные ряды некоторых млекопитающих удалось восстановить особенно подробно.

**Ряд лошадей.** В общем эволюция древних предков лошади (рис. 227, 228), приведшая к образованию современной лошади, шла по направлению все большего приспособления к быстрому передвижению по твердой почве и к питанию жесткой степной растительностью.

*Эогиппус* (*Eohippus*) найден в нижних третичных отложениях (нижний эоцен) Северной Америки. Это было небольшое животное, ростом с лисицу, оно имело четы-

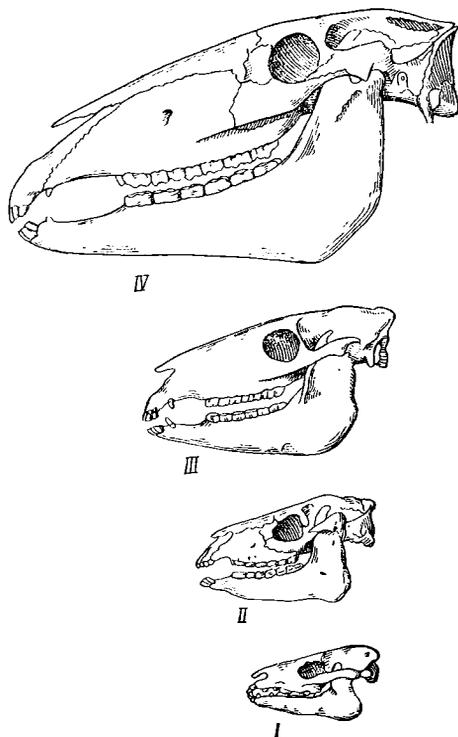


Рис. 228. Изменения величины и строения черепа в ряду лошадей (по Шмальгаузену). I — Eohippus (нижний эоцен); II — Mesohippus (средний олигоцен); III — Protohippus (нижний плиоцен); IV — Equus (современная)

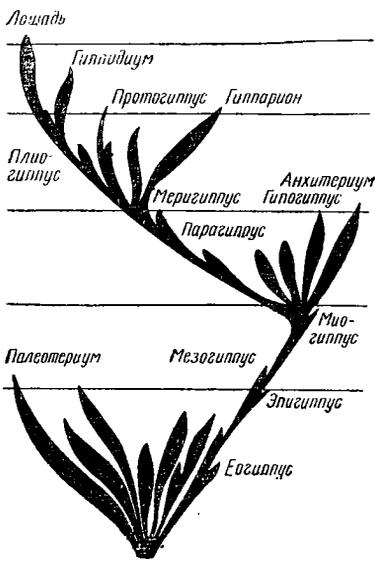


Рис. 229. Схема эволюции ряда лошади (по Парамонову)

верхних третичных слоев (миоцен) Северной Америки — боковые пальцы на обеих конечностях настолько уменьшились, что не достигали земли, коренные зубы имели уже высокие коронки, а жевательная поверхность их была плоская и покрытая складками; общие размеры животного значительно крупнее.

Наконец, *современная лошадь* является уже крупным животным с очень высокими коронками коренных зубов, имеющих сложные петли эмали на уплощенной жевательной поверхности. Боковых пальцев у лошади нет. Однако по бокам большой плюсневой кости лежат скрытые под кожей небольшие грифельные косточки, представляющие остатки плюсневых костей исчезнувших боковых пальцев.

рехпальные передние и трехпальные задние конечности и низкие короткие коренные зубы с высокими буграми на их жевательной поверхности. Жил он, судя по найденной с ним ископаемой флоре, в субтропических лесах, и его зубы были приспособлены к разжевыванию мягкой, сочной растительности, конечности — к передвижению по неровной, неплотной лесной почве, а небольшие размеры не стесняли движения в лесной чаще.

Значительно более крупный (с большую собаку) олигоценый *мезогиппус* (*Mesohippus*) имел уже только три пальца на обеих конечностях. Однако боковые пальцы у него еще достигали земли и коронки коренных зубов были низкие, хотя имели уже более плоскую и складчатую жевательную поверхность. Это была, по-видимому, тоже лесная форма, которая по образу жизни была похожа на современных тапиров.

У *протогиппуса* (*Protohippus*) — из верхних третичных слоев (миоцен) Северной Америки — боковые пальцы на обеих конечностях настолько уменьшились, что не достигали земли, коренные зубы имели уже высокие коронки, а жевательная поверхность их была плоская и покрытая складками; общие размеры животного значительно крупнее.

Все это лишь некоторые формы американского ряда лошадей. В действительности их известно гораздо больше, так что переходы от одной формы к другой еще более многообразны (рис. 229). Кроме того, известен длинный ряд европейских предков лошадей, который повторяет те же стадии развития. Таким образом, хотя отдаленные предки лошадей впервые появились в западном полушарии и лишь затем часть их переселилась в восточное полушарие, и в Америке и в Европе потомки их стали изменяться по двум параллельным линиям, ведущим к современной лошади.

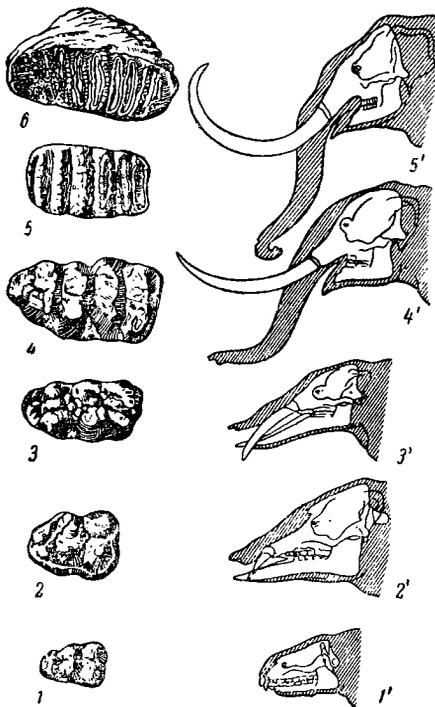


Рис. 230. Развитие головы и коренных зубов у предков слона (по Абелью):

1, 1' — меритерий из эоцена, 2, 2' — палеомастодонт из олигоцена, 3, 3' — трилофодонт из миоцена, 4, 4' — мастодонт из плейстоцена, 5, 5' — стегодонт из плиоцена, 6 — слон из плейстоцена

Однако впоследствии лошади вымерли в Америке и сохранились только в восточном полушарии. Когда европейцы впервые прибыли в Америку, лошадей там не было, но введенные лошади быстро одичали и размножились в огромные табуны «мустангов» (позже они были истреблены). Еще до эогиппуса жила *зупротогония* (*Euprotogonia*) — животное, как и эогиппус, ростом с лисицу, с длинным хвостом, стопоходящее, с пятью пальцами на обеих конечностях, вооруженных когтями, занимающими промежуточное положение между когтями и копытами. Хотя зупротогония, совмещавшая в себе признаки как копытных, так и хищных, является лишь возможным предком эогиппуса, тем не менее она заполняет пробел между непарнокопытными и креодонтами.

**Ряд слонов.** Совершенно в другом направлении шла эволюция хоботных (рис. 230), палеонтологический ряд которых может быть подробно прослежен от раннетретичного (эоценового) *меритерия* (*Moeritherium*), найденного в Египте. Меритерий был ростом со свинью, имел сравнительно короткие челюсти и многочисленные коренные зубы с двумя рядами поперечных бугорков на жевательной поверхности; клыки были очень малы, а резцы — одна верхняя и одна нижняя пары — выделялись крупными размерами. Хобот, как на это указывает форма черепа, если и был, то очень небольшой.

*Палеомастодонт* (*Palaeomastodon*), добытый тоже из раннетретичных отложений Египта, но более позднего времени (верхний эоцен), был несколько крупнее, челюсти имел более вытянутые, резцы длиннее и только по одной паре в каждой челюсти; клыки отсутствовали, коренные зубы были удлиненные и снабженные тремя рядами бугорков, хобот, по-видимому, имел довольно значительные размеры.

У еще более крупных *мастодонтов* (*Mastodon*) из самых нижних слоев позднетретичного времени обе челюсти были сильно вытянуты и вооружены большими бивнями, коренных зубов меньше, жевательная поверхность их имела уже четыре ряда бугорков и, несомненно, существовал длинный хобот. Постепенно у мастодонтов нижняя челюсть укорачивалась, нижние бивни исчезали и весь череп приобретал сходство с черепом слона, но коренные зубы еще сохраняли бугорчатое строение. В течение конца верхнетретичного времени коренные зубы мастодонтов постепенно уплощались, ряды бугорков увеличивались, и зубы принимали строение, свойственное слонам.

#### КЛАССИФИКАЦИЯ (ВКЛЮЧАЯ ИСКОПАЕМЫЕ ГРУППЫ)

##### Класс VI. Млекопитающие, или звери (*Mammalia*).

- + Подкласс I. *Allotheria*.
- + Отряд *Multituberculata*.
- Подкласс II. *Prototheria*.
- Отряд *Monotremata*.
- + Подкласс III. *Trituberculata*.
- + Отряд *Triconodontia*.
- + Отряд *Symmetrodontia*.
- + Отряд *Pantotheria*.
- Подкласс IV. *Metatheria*. }
- Отряд *Marsupialia*.
- Подкласс V. *Eutheria* (содержит 17 современных отрядов и около 10 ископаемых).

#### ЭКОЛОГИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

**Условия существования и распространения.** Несмотря на то что млекопитающие — один из наиболее молодых классов позвоночных животных и лишены таких больших возможностей для свободного передвижения, какое имеют птицы, распространены они исключительно широко. Млекопитающие обитают на всей суше земного шара, кроме внутренних частей Антарктики, и заселяют просторы всех океанов; они попадают на самые отдаленные

острова (летучие мыши), достигают побережий Антарктического материка (киты и тюлени), высоких широт Арктики (нарвалы и ластоногие). Известны встречи с дикими *баранями* и *козлами* на высоте более 6000 м в Тибете и с табунками *газелей* в самых бесплодных участках пустынных котловин Аравийского полуострова.

Для млекопитающих характерно также широкое распространение отдельных видов. Так, *волк* и *лисица* расселились по всей Европе, Азии и Северной Америке, а *ласка* обитает в Европе, Азии, Северной Америке и Северной Африке. *Кашалот* встречается в теплых и умеренных широтах всех океанов.

Такое широкое географическое и стаиальное распространение класса определяется общей высокой организацией млекопитающих. Поскольку у млекопитающих высокий уровень обмена веществ и, как следствие, высокая и постоянная температура тела, они по сравнению с низшими наземными животными мало зависят непосредственно от климатических факторов. Высокая организация их нервной системы определила сложное поведение, быструю выработку условных рефлексов, т. е. быстрые и гибкие реакции на воздействия внешней среды.

Наконец, большая выживаемость молодняка, как следствие живорождения и выкармливания молоком, позволила представителям этого класса в целом резко снизить плодовитость и сократить сроки эмбрионального и ювенильного развития, что всегда биологически целесообразно.

Млекопитающие не только широко распространены, но и занимают всевозможные жизненные ниши, не имея в этом отношении себе равных среди позвоночных животных. Наряду с наземными обитателями всех ландшафтов среди млекопитающих многочисленны подземные формы, всю жизнь проводящие в толще почвы, обширны также группы древесных и летающих зверей, как и обитателей водной среды, нередко совсем не выходящих на сушу.

К подземным млекопитающим относятся преимущественно *грызуны*. Среди них имеется полный ряд переходов от *норников* — *сусликов*, *сурков*, *полевок* и т. д., проводящих значительную часть жизни на поверхности земли, до *землеров* — *слепышей*, *цокоров* и ряда других, почти никогда не выходящих на ее поверхность. Типичные роющие формы имеются и в других отрядах: *сумчатый крот* — среди сумчатых; *крот*, *африканский златокрот* — среди насекомоядных; *броненосцы* — из неполнозубых; к роющим относится и трубказуб. Для землеров характерны редукция глаз и ушной раковины, вальковатая форма тела, короткий хвост или даже полное отсутствие его и низкий мех, лишенный ворса. Одни из них прокладывают свои ходы при помощи коротких, но чрезвычайно мощных передних конечностей, например, *крот*, *цокор*, другие пользуются для этого зубами, например, *слепыш*, *слепушонка* и ряд других грызунов. Заслуживает внимания то, что у некоторых представителей последней группы нижняя челюсть может перемещаться на добавочную сочленовную поверхность, расположенную позади «нормальной», и в таком случае зверек может действовать верхними резцами наподобие мотыги.

К древесным млекопитающим относится в первую очередь огромное большинство *обезьян* и *полуобезьян*, целый ряд *грызунов* и *сумчатых*. Имеются древесные формы и среди *насекомоядных* (*тупайя*), и среди *неполнозубых* (*ленивцы*, *цепкохвостые муравьеды*), и среди *хищных*. Для древесных млекопитающих характерны хватательные или цепкие лапы, как у обезьян, полуобезьян, многих сумчатых, часто цепкий хвост, например, большинство *широконосых обезьян*, некоторые сумчатые (*кускусы* и *опосумы*), древесные формы *муравьедов*, *ящеров* и *дикобразов*, из хищных — южноамериканские *носухи*. *Сумчатые летяги*, *шерстокрыл*, из грызунов — настоящие *летяги* и африканские *колючехвостые белки* обладают кожной складкой на боках тела, увеличивающей его «несущую поверхность» при прыжках.

К настоящим летящим зверям относятся только *рукокрылые*, из которых большинство в то же время связано с древесными насажде-

ниями. Таковы *крыланы*, питающиеся плодами и отдыхающие среди ветвей, многие насекомоядные *летучие мыши*, проводящие день в дуплах. Из наших форм наиболее связана с деревьями *рыжая вечерница*, живущая исключительно в дуплах.

Водные млекопитающие, пожалуй, наиболее разнообразная из всех основных экологических групп млекопитающих: здесь наблюдается полный ряд переходов от таких форм, как *норка*, *белый медведь*, *водная полевка*, у которых морфологические приспособления, связанные с полуводным образом жизни, едва выражены, вплоть до *китов* и *дельфинов*, имеющих организацию строго водных животных, быстро гибнущих вне воды.

Полуводный образ жизни ведут многие млекопитающие из самых разнообразных отрядов: из однопроходных — *утконос*, из сумчатых — *южноамериканский плаву*н (единственное водное сумчатое), из насекомоядных — наша *водная землеройка* и африканская *выдровая землеройка*, из грызунов — *водная полевка*, *ондатра*, *нутрия*, *водосвинка* и ряд других, из хищных — *норка*, *выдра*, *белый медведь*, а из копытных — *бегемот*. Еще более водными животными являются *бобр*, а тем более *выхухоль* и *калан*, или камчатская *морская выдра*. За исключением бегемота, все эти животные характеризуются чрезвычайно густым мехом, резко разделенным на ость и подшерсток. Ушные раковины или отсутствуют, или сильно уменьшены. У многих задние конечности снабжены хорошо развитыми плавательными перепонками (*выхухоль*, *бобр*, *утконос*, имеющий перепонки и на передних лапах), а у *калана* они превратились в настоящие ласты. Хвост, по крайней мере у более мелких форм, развит хорошо.

Наконец, три отряда млекопитающих — *ластоногие*, *сирены* и *китообразные* — всецело перешли к водному образу жизни, особенно два последних, никогда не покидающие эту среду.

**Питание.** Млекопитающие характеризуются большим разнообразием кормов. По роду питания их обычно разделяют на плотоядных, всеядных и растительноядных.

Плотоядные в свою очередь могут быть разделены на *насекомоядных*, питающихся преимущественно беспозвоночными, в частности насекомыми, и на *хищных*, поедающих крупную добычу, которая состоит главным образом из позвоночных и часто превышает их самих размерами. К типичным насекомоядным относится большинство *летучих мышей*, в частности все наши летучие мыши, *землеройки*, *прыгунчики*, ряд *сумчатых*. Для них характерны многочисленные мелкие и острые зубы, образующие сплошной ряд. Особую группу насекомоядных составляют млекопитающие, специализировавшиеся на поедании муравьев и термитов, которые встречаются в огромном количестве в тропиках: таковы *муравьеды*, *трубкозубы*, *ящеры*, *сумчатые муравьеды*, *ехидны*. В связи с этим у них выработался целый ряд конвергентных приспособлений: длинная морда, очень длинный клейкий язык, у многих зубы редуцировались, передние лапы хотя и короткие, но мощные, с большими, крепкими когтями (приспособление для разрушения прочных построек термитов и муравьев). *Трубкозубы* и наземные *ящеры* имеют довольно короткий и толстый хвост и сильные задние ноги, на которые они опираются как на треножник, раскапывая передними лапами постройки насекомых.

К типичным хищным относятся многие (но отнюдь не все!) представители одноименного отряда (*Carnivora*), некоторые *сумчатые*, из дельфинов — *косатки*, которые стаями в 10—20 голов рыщут по морям в поисках своей добычи — морских млекопитающих (*тюлени*, *котики*, *дельфины*) и нападают даже на крупных китов, вырывая из них клоками мясо.

К наиболее специализированным хищникам относятся *кошки*, в частности ископаемые *саблезубые тигры* (*Machairodus*), у которых верхние клыки достигали огромных размеров. По-видимому, эти крупные кошки питались главным образом большими толстокожими животными: мастодонтами, слонами, носорогами и умерщвляли их, нанося удары клыками при открытом

рте (замечательно, что рот саблезубых тигров мог открываться чрезвычайно широко и нижняя челюсть располагаться по отношению к верхней под прямым углом) (рис. 231). Заслуживает внимания то, что в третичное время в Южной Америке жили сумчатые хищники, конвергирующие с североамериканскими саблезубыми тиграми, подобно тому как современный сумчатый волк конвергирует с собачьими.

Многие плотоядные, в первую очередь *дельфины* и большинство *ластоногих*, специализировались на питании рыбой. В связи с этим зубы их приобретали однообразную конусовидную форму и количество их у дельфинов сильно увеличилось. Как и все строго водные позвоночные, ластоногие и дельфины глотают свою добычу целиком, не разжевывая ее.

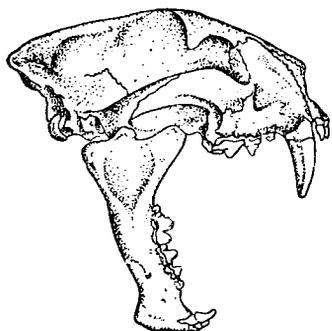


Рис. 231. Череп саблезубого тигра с открытой пастью (по Ромеру)

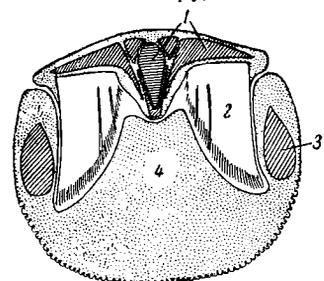


Рис. 232. Поперечный разрез через голову беззубого кита (схема):

1 — кость черепа, 2 — пластинки китового уса, 3 — нижняя челюсть, 4 — язык

млекопитающие при случае поедают и животную пищу: *хомяки*, *мыши* и *тушканчики* — насекомых, *обезьяны* — яйца и птенцов птиц, *северные олени* — при случае пеструшек и т. д. Но целый ряд млекопитающих примерно в равной степени питается и животным и растительным кормом, так что их следует рассматривать как всеядных, например, *кабан*, *крысы*, *бурый медведь*, *барсук*, *енот* и т. д.

К типичным растительноядным относятся все *копытные*, исключая свиней, *двурезцовые сумчатые*, *крыланы*, *ленивцы*, *сирены*. В основном растительноядными являются *грызуны*, *полуобезьяны* и *обезьяны*. Для растительноядных млекопитающих характерны: уплощенные коренные зубы, отсутствие или недоразвитие клыков, сильные долотообразные резцы (однако у большинства парнокопытных в верхней челюсти резцы не развиваются) и длинный кишечник с большой слепой кишкой.

В свою очередь эту группу можно разделить на травоядных — *лошади*, *носороги*, большинство *парнокопытных*, многие *грызуны* (*полевки*, *пищухи*, *сурки*), на питающихся тонкими ветвями и листьями деревьев — *слоны*, *жирафы*, *ленивцы*, *лось*; на плодоядных — *крыланы*, *полуобезьяны*, *обезьяны* и на зерноядных — многие *грызуны*.

В связи с питанием разной растительной пищей строение зубов различ-

но: у питающихся мягкой растительностью (сочными плодами, мягкими листьями деревьев, болотными травами и корневищами) коренные зубы имеют более или менее ровную или «холмистую» поверхность (*крыланы, ленивцы, бегемоты*), у питающихся жесткими степными травами (преимущественно злаками) жевательная поверхность коренных зубов покрыта поперечными складками твердой эмали (*лошади, полевки*) и т. д. Некоторые грызуны, в том числе *белки*, могут сдвигать и раздвигать подвижно сочлененные друг

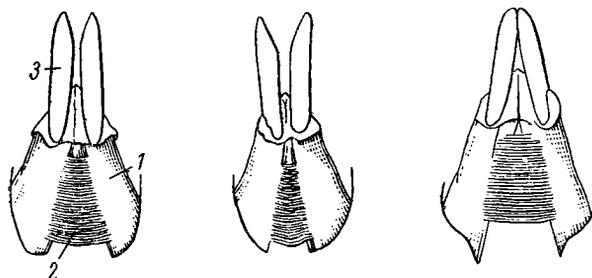


Рис. 233. Различное положение резцов у белки:

1 — нижняя челюсть, 2 — мышца, соединяющая обе половины нижней челюсти, 3 — резец

с другой половины нижней челюсти, благодаря чему вершины резцов расходятся или сходятся (рис. 233). Животное пользуется этим, чтобы извлекать из ореха содержимое, действуя нижними резцами как щипчиками.

Однако пища одного и того же животного может в известной степени изменяться в зависимости от того, где оно живет (например, *бурый*

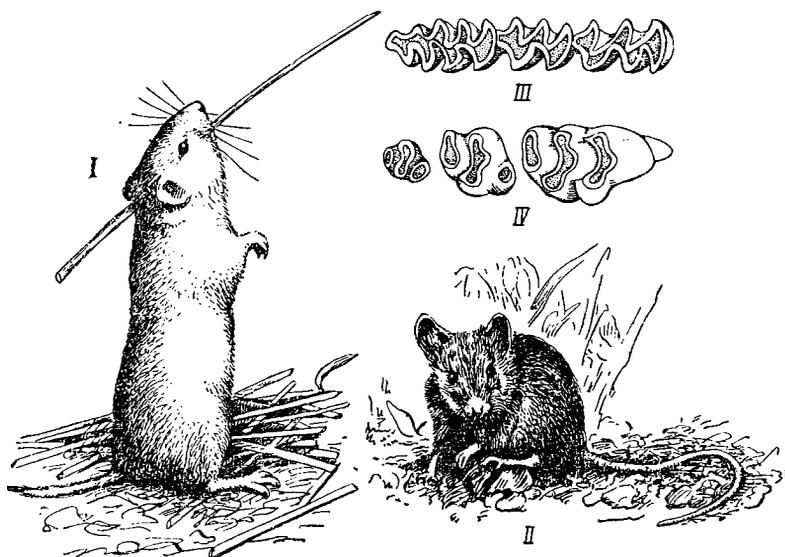


Рис. 234. Мышевидные грызуны и их зубы. I — серая полевка (*Microtus*); II — мышь (*Mus musculus*); III — зубы полевки; IV — зубы мыши

*медведь* на Камчатке питается в значительной степени рыбой, а в горах Центральной Азии — пищухами), и также от сезона (зимой *северный олень* питается ягелем, летом — травами и т. д.).

Характер питания как важнейшая черта в экологии животного накладывает отпечаток не только на структуру зубной системы и других органов, непосредственно связанных с использованием пищи, но в значительной степени определяет все морфологические и биологические особенности вида.

Так, среди наших мышевидных грызунов по роду пищи можно выделить две основные биологические группы грызунов: 1) кормящиеся главным образом зелеными частями растений, например, многочисленные *полевки*, и 2) кормящиеся главным образом семенами, например, *мыши* (рис. 234).

Питание зелеными частями растений, т. е. травой, которой много повсюду, привело к тому, что *полевки* малоподвижны; чтобы покормиться, достаточно отойти на немногие метры или даже сантиметры от норы. В связи с этим у них слабо развиты конечности, форма тела вальковатая. Однако питание таким мало концентрированным кормом, как трава, приводит к тому, что полевки должны часто кормиться; большая часть полевок добывает корм с небольшими перерывами круглые сутки или же все светлое время дня. Другими словами, питание определяет круглосуточную активность этих

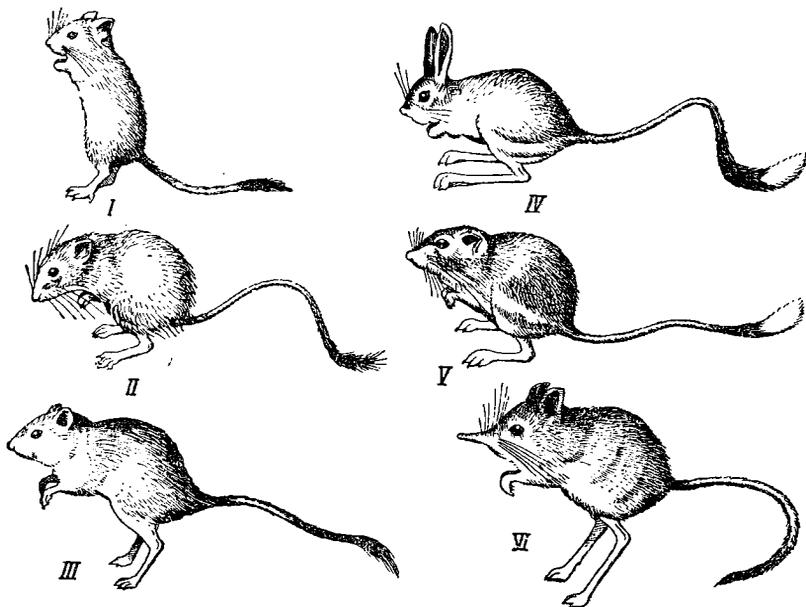


Рис. 235. Прыгающие пустынно-степные млекопитающие. I — песчанка *Meriones unguiculatus* (грызун из сем. мышиных); II — *Perognathus hispidus* (грызун из сем. Heteromyidae); III — песчанка *Taterona vicina* (грызун из сем. мышиных); IV — большой тушканчик (грызун из сем. тушканчиков); V — кенгуровая крыса (грызун из сем. Heteromyidae); VI — прыгунчик (насекомоядное)

зверьков. При дневной или круглосуточной активности, особенно в открытых ландшафтах, биологически целесообразно колониальное поселение, поскольку оно обеспечивает возможность взаимного предупреждения об опасности. Обильный и легко доступный корм полевок допускает поселение колониями, т. е. большую концентрацию зверьков на незначительных площадях. Таким образом, характер пищи определяет также и тип поселения этих грызунов.

Прямую противоположность представляют собой грызуны, кормящиеся семенами, которые рассеяны на относительно больших пространствах, и, чтобы прокормиться ими, нужно отходить от норы на десятки и сотни метров. В связи с этим у *мышей* хорошо развиты конечности и как балансир при передвижении прыжками хвост. Концентрированность кормов позволяет грызунам этой группы питаться лишь небольшой частью суток. Активны бывают мыши ночью, поскольку отыскание корма на больших пространствах под покровом темноты позволяет им лучше спастись от врагов. В свою очередь ночная активность повлекла за собой необходимость прогрессивного развития рецепторов; для мышей характерны крупные выпуклые

глаза и большие ушные раковины. Однако распыленность такого корма, как семена, не допускает колониального поселения, и у мышей всегда одиночные норки, расположенные чаще всего на большом расстоянии одна от другой. Таким образом, и в этой группе грызунов питание определило характер суточной цикличности, тип поселения и другие биологические особенности.

В том или ином ландшафте в связи с различными условиями добывания корма происходит изменение в биологии и приспособительных чертах организации животных. Так, в пустынях, где корма всегда нужно разыскивать на больших пространствах, оказались необходимы высокоспециализированные конечности (рис. 235), и чем более узкий набор кормов и труднее его добывать, тем резче это выражено. Так, *тушканчики*, кормящиеся семенами и луковицами, имеют особенно длинные, часто трехпалые задние конечности и на конце хвоста-балансира — «знамя», необходимое при рикошетирующем типе бега; *песчанки* с их более разнообразными кормами напоминают наших мышей. То же явление мы наблюдаем и у древесных форм: кормящаяся главным образом семенами хвойных пород *белка* значительно более специализирована к древесному образу жизни, чем *бурундук*, собирающий, кроме того, семена травянистых растений и другие корма.

**Запасы пищи.** Многие из млекопитающих делают запасы пищи на неблагоприятное время года. Особенно развито это у грызунов. Так, *степные пищухи* (*Ochotona*) заготавливают на зиму стожки сушеной травы весом до нескольких килограммов, *горные пищухи* и некоторые *горные полевки* (*Alticola*) сушат траву и складывают ее в трещины скал или под большие камни. Грызуны значительно большего числа видов собирают запасы в норы. Особенную известность в этом отношении получила *полевка-экономка* (*Microtus oeconomus*). Этот широко распространенный по сибирской и восточноевропейской тайге грызун собирает на зиму в свои кладовые до 15 кг и более кореньев. Известен даже случай, когда две пары экономок заготовили более 100 кг различных запасов. Местное население раньше широко пользовалось этими складами, и сбор этих запасов местами в Сибири носил характер массового промысла. Небольшие запасы из различных кореньев, клубней и луковиц делают *общественная полевка* (*Microtus socialis*) и *слепушонка*, а *хомяк*, пользуясь своими огромными защечными мешками, натаскивает в обширные расширения норы (кладовые) до 5—6 кг различных семян, которые распределяет по сортам. *Бурундук* запасает примерно столько же кедровых орехов. *Белка* же, по-видимому, больших запасов орехов не делает, но зато сушит грибы, раскладывая их на пни, упавшие стволы деревьев, а чаще — вешая на ветки (рис. 236). В грибные годы у одной белки бывает от нескольких десятков до 1500—2000 засушенных грибов.

Хищники таких больших запасов не делают. Но все же *хорьки*, *куницы*, *песцы*, *росомахи*, *лисицы*, убив добычи больше, чем могут тут же съесть, растаскивают и запрятывают ее в различные укромные уголки, а *хорек* и *норка* с осени душат лягушек и складывают их кучками у своих убежищ и нор.

**Суточная и сезонная цикличность.** У млекопитающих цикл активности определяется не прямым воздействием климатических факторов (температурой, влажностью), как у низших наземных позвоночных животных, а

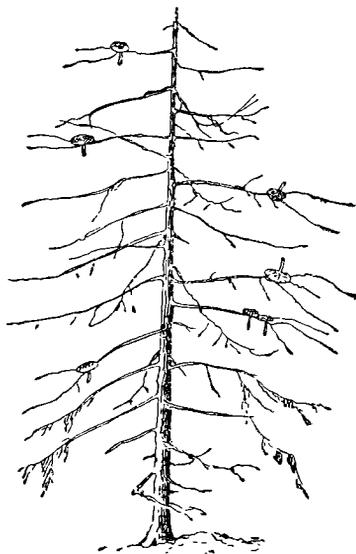


Рис. 236. Грибы, подвешенные белкой для просушки на молодой ели

главным образом возможностью добывать корм в то или иное время и сезон года. Правильная суточная и сезонная смена периодов покоя периодами активности — это приспособление к кормовым условиям.

**Суточная цикличность**, ночной или дневной образ жизни, как сказано выше на примере *мышей* и *полевок*, связан с характером добываемого корма. Понятно, что большинство хищных зверей, охотящихся за грызунами с разной активностью, могут добывать их как днем, так и ночью. Напротив, у летучих мышей, кормящихся насекомыми, лёт которых происходит в ночное время, наблюдается и ночная активность, несмотря на то, что температурные условия в это время мало благоприятны для этих теплолюбивых зверьков.

**Сезонная цикличность** — также приспособление к неблагоприятным в отношении пищи временам года. Выражается она в явлениях *зимней* и *летней спячки* у тех животных, которые не могут в эти сезоны добыть достаточное количество полноценного корма, могущего покрыть большой расход энергии. Впадающие в зимнюю спячку звери накапливают с осени большое количество жировых запасов. В летнюю спячку впадает, например, среднеазиатский *желтый суслик*, когда весенняя сочная трава выгорает. Летняя спячка его может длиться очень долго (несколько месяцев) и без перерыва переходить в зимнюю, так что местами он спит 8—8,5 месяца в году. Стимулом к летней спячке для этого суслика является недостаток влаги в поедаемой им растительности.

Во время спячки температура животного сильно падает, пищеварение приостанавливается, дыхание и кровообращение хотя и происходят, но очень медленно. Так, у спящего *суслика* температура может опускаться до 4°C, сердце сокращается от 8 до 25 раз в минуту (вместо 90 у бодрствующего), вдох происходит лишь 2—10 раз в минуту.

Таким образом, благодаря пониженному обмену во время спячки, жировых запасов хватает до весны. При этом ряд видов, например сурки, существуют за счет жировых запасов не только в период зимней спячки, но и после пробуждения ранней весной, когда зелени еще мало, а расход энергии, в связи с начавшимся периодом размножения, очень велик.

В настоящую зимнюю спячку впадают *летучие мыши*, *ежи*, различные грызуны—*сурки*, *суслики*, *хомяки*, *тушканчики*, *сони*. Стимулом к засыпанию служит понижение температуры, а также недостаток пищи, но сама способность впадать в спячку есть исторически выработавшееся наследственное свойство известных видов. Так, в условиях неволи даже при высокой температуре и обилии пищи перечисленные животные ~~там~~ не менее почти не едят и обнаруживают сильную сонливость. Наоборот, *лемминги*, *землеройки*, *кроты*, *горностаи* и другие, находящие зимой достаточно пищи, в спячку не впадают, какие бы морозы ни стояли.

От настоящей зимней спячки следует отличать *зимний сон*, свойственный *бурому медведю*, *барсуку*, *енотовидной собаке*, отчасти *белке*. У них это, конечно, тоже наследственное свойство, но только не обязательное, не потребность, а лишь способность и жизнедеятельность организма во время сна почти не ослабевает. Так, *медведь* легко пробуждается от шума, отдельные особи, не успевшие накопить достаточного количества жира, совсем не засыпают (так называемые «штатуны»). *Белки* спят лишь в сильные морозы, когда добываемого корма оказывается недостаточно, чтобы покрыть большой расход энергии.

**Периодические миграции.** Многие млекопитающие совершают миграции обычно в связи с недостатком пищи или невозможностью ее добывать, например, из-за глубокого снега. Им подвержены главным образом *копытные* идвигающиеся за ними крупные *хищные*. Однако многие *летучие мыши*, проводящие лето в высоких северных широтах, подобно птицам, на зиму отлетают в более южные страны.

Различают горизонтальные и вертикальные периодические миграции. Примером первых могут служить переселения *северных оленей* и *косуль* в

СССР и различных *копытных*, преимущественно *антилоп* в африканских саваннах, откуда они уходят на сухое время года и возвращаются на дождливое. Зиму тундровые *северные олени* проводят на окраине таежной полосы, питаются ягелем и съедобными лишайниками, растущими на стволах деревьев. Но уже при первых признаках весны они начинают двигаться большими табунами в тундру, придерживаясь из года в год одних и тех же путей. В тундре они питаются сочными летними кормами и доходят до берега моря, где ветер рассеивает докучливых жалящих насекомых. Ежегодно большие странствования совершают *косули* в Восточной Сибири, а также в Приуралье, перекочевывая осенью с западного склона Уральских гор на восточный, где снег выпадает позже и в меньшем количестве и пища доступнее. Такие переселения местами имеют протяженность в несколько сот километров. Но особенно велики миграции, которые совершают крупные *киты*, переплывая ежегодно из арктических морей в субтропические, что обуславливается обилием в высоких широтах планктонных организмов в теплое время года.

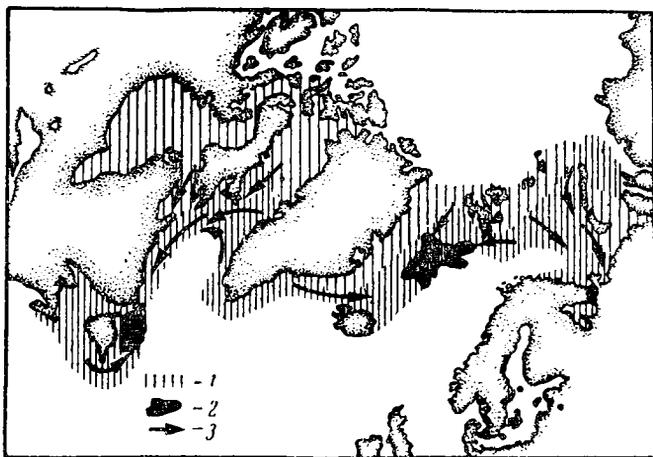


Рис. 237. Карта миграций гренландского тюленя:  
1 — область распространения, 2 — места размножения, 3 — пути миграций

Вертикальные миграции много короче и выражаются в том, что на зиму крупные высокогорные звери: туры, серны, каменные козлы и т. д. — спускаются в лесную полосу или даже в предгорья, летом же, по мере того как наверху сходит снег, а внизу растительность выгорает, поднимаются все выше в горы.

Примерами миграций, связанных с размножением, могут служить переселения *коти́ков* и других *тюленей* из открытого моря к детным лежбищам. Так, *гренландский тюлень*, распространенный в Северной Атлантике и размножающийся зимой на льду, образует 3 стада, имеющие различные места щенки, куда звери мигрируют еще с осени (рис. 237).

**Массовые выселения.** Многие животные в годы, когда количество их особей особенно увеличивается, предпринимают массовые выселения с места своей родины. Причины таких выселений, или эмиграций, во многом еще неясны, однако недостаток пищи играет обычно основную роль. При этом следует отметить, что массовое размножение, будучи следствием благоприятных условий среды, часто происходит, когда они уже миновали. Особенную известность среди млекопитающих такие выселения получили у белок и леммингов.

*Лемминги* в такие годы сразу всей массой снимаются с места — остаются лишь немногие особи, и начинают двигаться все в одном и том же направле-

нии, переплывая бурные реки и широкие озера, преграждающие им путь. Огромное количество зверьков тонет, очень много поедается хищными зверями и птицами, следующими за выселенцами, а они все продолжают двигаться в одном и том же направлении. Если, в конце концов, поредевшие массы их добираются до моря, то бросаются в него и тонут.

Точно так же и *белки* при массовом выселении переплывают реки, большие озера, движутся через деревни и города, иногда далеко проникают в тундру или степь и даже пускаются вплавь в открытое море. Таким образом, раз тронувшись с места, животные двигаются уже стихийно. Но в отличие от леммингов такие переселения белок иногда приводят к положительным результатам: по-видимому, этим способом белка проникла на Камчатку, где отсутствовала до 20-х годов текущего столетия.

В настоящее время массовые выселения известны для целого ряда млекопитающих: *степной и желтой пеструшек, обыкновенной полевки, курганчиковой мыши*, населяющей черноморские степи, для *обыкновенного хомяка и северного оленя*.

**Колебания численности.** Это явление свойственно всем животным, но проявляется у различных групп в весьма различной степени. Среди млекопитающих оно особенно резко выражено у *грызунов и хищных*. Так, в годы «мышинной напасти» на 1 га иногда приходится 20—30 тыс. норок *полевок*, а в другие годы в тех же местах на многие квадратные километры нельзя найти ни одной жилой норки этих зверьков. В «урожайные» на *белку* годы за один сезон охотник иногда убивает 1000 и свыше белок, а в неурожайные годы добыча падает до нескольких десятков, что равняется дневной добыче в хороший беличий год. Добыча *песца* на одного промышленника в тундрах Сибири в зависимости от численности зверя колеблется от 10—15 до 70—80, а то и больше в сезон. Подъем «жизненной волны» зависит от совпадения ряда благоприятных жизненных условий, но в основном от увеличения пищевых ресурсов, в результате чего, во-первых, повышается плодовитость самок и, во-вторых, увеличивается число выживающих особей. Так, в богатые кормами годы почти все взрослые самки белок рожают и дают в среднем 3 помета по 4—6 бельчат в каждом. При недостатке корма около 20—30% половозрелых самок остаются яловыми, число пометов в лето не превышает двух (чаще — один), а количество бельчат в них падает до 2—3. В итоге размножаемость белки сокращается в 7—10 раз. Падение «жизненной волны» обуславливается, по-видимому, главным образом эпизоотиями, которые при скученности населения принимают грандиозные размеры.

Как удалось установить за последние годы, эти колебания численности имеют известную периодичность, различную для разных видов и разных районов. Так, на Кольском полуострове, в Карелии и Северном крае годы, особенно богатые *белками*, по-видимому, бывают чаще всего с перерывами 5 лет, в Якутии — с перерывами 7 лет, а в Челябинской области — в 4 года. В Северной Сибири в среднем сильное увеличение поголовья *северных оленей* происходит с перерывом от 10 до 20 лет. Подъем и падение численности *песца* имеют периодичность от 3 до 5 лет, в среднем — 4 года. Эта периодичность обусловлена в основном периодичностью урожаев различных естественных растительных кормов и имеет прямое значение для растительноядных животных и косвенное — для хищников, питающихся растительноядными формами.

**Жилища и убежища.** Лишь *китообразные*, которые проводят жизнь, непрерывно странствуя в поисках пищи, не имеют никаких убежищ. Все *ластоногие* уже нуждаются, хотя бы на короткий срок, в пристанищах для отдыха, размножения и линьки. Для этого им служат или берег, или лед, но место, где они лежат, обычно ничем не отличается от соседних. Исключение составляют многие *тюлени*, остающиеся на зиму в замерзающих водах и имеющие особые «продушины» во льду, которым они не дают замерзнуть, и около которых в снегу имеется подобие логова, где самка рождает детеныша.

Что касается сухопутных зверей, то их на основании отношения к

жилищам делят на логовиков, норников, землероев, обитателей случайных убежищ и строителей сложных надземных гнезд.

Л о г о в и к и, к которым относятся олени, антилопы, козлы, бараны и прочие копытные, а из грызунов — зайцы ведут кочевую жизнь. У них нет постоянного жилища, однако для отдыха они обычно устраивают себе

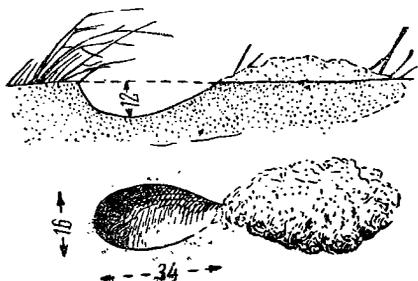


Рис. 238. Лежка зайца-русака (вверху в разрезе, внизу — в плане)

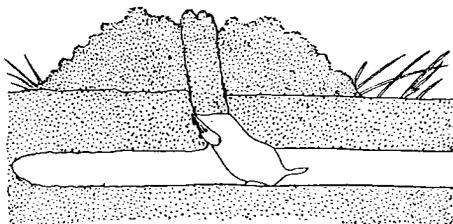


Рис. 239. Крот, выталкивающий из норы землю. При таком способе получается вулканообразная кучка — кротовина

«лежки», зимой — в снегу, летом — под деревом, кустом или скалой, для чего обычно несколько разгребают землю (рис. 238). Детеныши их рождаются с хорошо развитыми конечностями, зрячими, одетыми шерстью, способными вскоре после рождения затаиваться и следовать за матерью. Вне периода размножения жизнь логовиков ведут и некоторые хищники.

Наиболее характерными обитателями с л у ч а й н ы х ж и л и щ являются летучие мыши, живущие в дуплах, пещерах, по чердакам и т. д. При этом различные виды придерживаются убежищ различного характера. Случайными убежищами пользуются для отдыха и вывода детей и многие хищники — тигры, леопарды, барсы, устраиваясь под грудями бурелома, под навесом скалы и т. д. или, как мелкие хищники — куницы, соболи, горностаи и пр., поселяясь в старых птичьих гнездах, среди камней, в дуплах и т. п.

Основную массу н о р н и к о в и з е м л е р о е в составляют грызуны. Норы роют также все наши насекомоядные: кроты (рис. 239), землеройки, ежи, выхухоли. Наконец, в норах живут многие мелкие и средних размеров хищники: барсуки, горностаи, ласки, лисицы и т. д.

Роящие грызуны обычно устраивают себе гнездовые камеры, выстланные мягкой подстилкой, — округлые, тонкостенные гнезда. От таких рыхлых подземных гнезд имеется полный ряд переходов к н а д з е м н ы м гнездам — толстостенным,

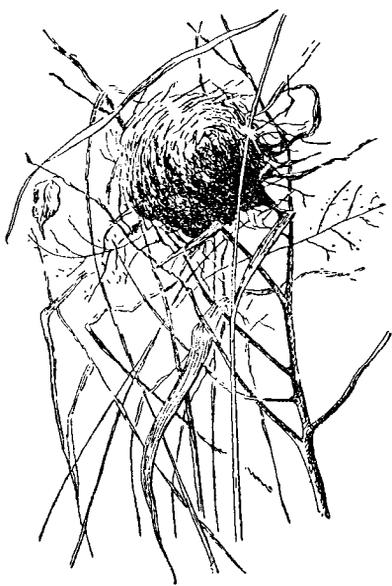


Рис. 240. Гнездо мыши-малютки

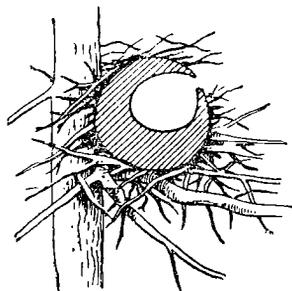


Рис. 241. Гнездо («гайно») белки, в разрезе

плотным гнездам крупных размеров, которые делают многие виды полевок в траве или под снегом вблизи входа в нору. Наконец, некоторые наши грызуны устраивают себе шарообразные, похожие на птичьи гнезда в кустарнике или в траве над землей, на деревьях. Например, *мышь-малютка* прикрепляет свое гнездо, свитое из растительного пуха и тонких стеблей трав, на некоторой высоте от земли, обычно к стеблям злаков (рис. 240); *соны* делают гнезда среди древесной листвы или папоротника, а гнездо *белки* («гайно») располагается обычно на высоте 5—10 и даже более метров у места отхода веток от ствола дерева (рис. 241). Делается «гайно» из различного растительного материала и представляет собой большое округлое сооружение, в котором белка выводит детенышей и спит зимой в самые сильные морозы. Но наиболее искусное сооружение устраивают *бобры*. Их «хатки» представляют собой большие шалашеобразные кучи из сучьев и довольно толстых ветвей и имеют плотные массивные стенки, вымазанные изнутри илом (рис. 242). «Хатки» строятся или в неглубокой воде, или у самого берега, и в случае, если уровень воды в речке подвержен колебаниям, животные перегородивают ее особыми плотинами из толстых кольев, переплетенных ветвями и скрепленных илом. Иногда эти плотины имеют 100 и даже 200 м длины, до 5 м

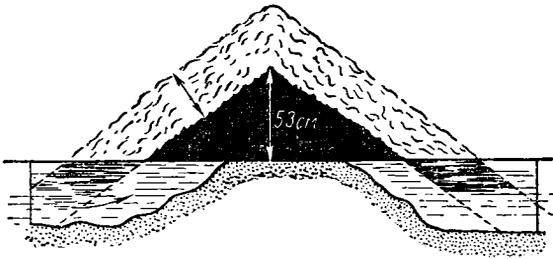


Рис. 242. Хатка бобра в разрезе

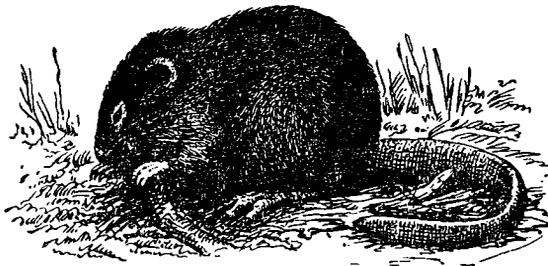


Рис. 243. Ондатра

ширины и до 3 м высоты. Наконец, используя ближайшие деревья и кустарники, бобры прорывают глубже в лес длинные каналы-траншеи, по которым сплавляют отгрызенные сучья и стволы, идущие в пищу и на постройки. «Хатки» строят и ондатры (рис. 243).

Особенности жилищ и убежищ млекопитающих определяются характером их питания и размножения. Так, кормящиеся подземными частями растений *слепыши*, *цокоры*, как и кормящиеся под землей *кроты*, прокладывают сложные системы ходов с подземной гнездовой камерой в центре. *Белка* устраивает «гайно» на дереве; здесь она обычно и кормится. Сложность системы подземных ходов с обилием запасных норок и наземных троп у *полевки* связана с тем, что норы ведут здесь непосредственно к источнику пищи — траве; норки же у *мышей* обычно простые, ибо сколь бы ни была сложна нора мыши, она все равно не в состоянии охватить огромные площади, на которых зверек собирает семена. Наряду с этим видна связь характера убежища с особенностями развития молодняка. Так, *кролик*, у которого детеныши рождаются слепые, беспомощные, имеет глубокую нору, а *заяц*, новорожденные которого покрыты шерсткой, зрячие, способны бегать в первые часы жизни, не имеет убежищ совсем или у него есть только логовище. *Антилопы* степей, где молодые следуют за взрослыми, в первые дни жизни имеют лишь случайные логова, а *кабан*, поросята которого более недели не могут следовать за взрослыми, строит на земле большое гнездо из веток и сухой травы.

**Размножение и связанные с ним явления.** У млекопитающих огромного большинства отрядов п о л о в о й д и м о р ф и з м совсем не выражен

или выражен чрезвычайно слабо. Исключение представляет большинство *ластоногих* и *парнокопытных*, отчасти *хоботные* и *обезьяны*, а из хищных *лев*, у которого самец обладает большой гривой, самка же лишена ее. У *ушастых тюленей* самцы гораздо крупнее самок, у самцов *моржей* клыки значительно толще и на теле имеются особые шишки из уплотненных участков кожи, которые, по-видимому, служат защитным приспособлением во время драк. Кожа на боках тела у самцов *кабана* ко времени спаривания достигает исключительной толщины, образуя так называемый «калкан», защищающий животное от клыков соперника. У оленей рога свойственны только самцам (исключения составляют северные олени). Самец *кабарги* имеет на брюхе мускулистый мешочек и очень длинные верхние клыки. У самок большинства полорогих, например *баранов*, *козлов*, рога значительно меньших размеров, чем у самцов, или даже совсем отсутствуют, как у некоторых *антилоп*, в частности *джейрана*, *сайгака*. Иногда самец и самка полорогих имеют различную окраску; так, самец антилопы *гарна* сверху темно-бурый, а самка — коричневато-желтоватая. *Индийский слон* вооружен большими бивнями, которые у самок недоразвиты. Самцы некоторых *обезьян*, в частности *павианов*, значительно крупнее самок, ярко окрашенные участки голый кожи развиты у них сильнее и т. д.

П о л о в о з р е л о с т и млекопитающие достигают в весьма различном возрасте. *Слоны*, например, — 20—25 лет, *волк* — на 2-м году, а мелкие грызуны — имея всего 1 месяц от роду и далеко не достигнув полного роста. При этом самки часто становятся способными к размножению несколько раньше самцов, например, самки *марала* — двух лет, а самцы — лишь на 5—6-м году).

Огромное большинство млекопитающих — м о н о г а м ы, они образуют пары лишь на время размножения. Немногие образуют пары на всю жизнь: по-видимому, к ним относятся многие *обезьяны*, некоторые хищники — *песец*, *волк*, отчасти *лисица*, из грызунов — *бобр*. Типичных п о л и г а м о в, у которых самцы держат около себя несколько самок, иногда целое стадо, и охраняют их от покушений других самцов, тоже немного: к ним относятся *лошади* с их «косяками», состоящими из одного жеребца и многих кобыл, *ослы*, *олени* и ряд других парнокопытных, а также *ушастые тюлени*, самцы которых во время спаривания собирают вокруг себя «гарем» из самок. Как правило, именно у таких типично полигамных млекопитающих особенно резко выражен половой диморфизм. Однако жеребцы отличаются от кобыл слабо (более мощная шея, лучше развитые клыки). У полигамов всю заботу о потомстве берут на себя самки, у моногамов в воспитании потомства принимают участие и самцы.

П л о д о в и т о с т ь у разных млекопитающих различна. Как правило, млекопитающие приносят детенышей раз в год. Но многие грызуны мечут при благоприятных условиях несколько пометов, например, *белки* и *зайцы* — до трех, а *полевки*, *серая крыса*, *домовая мышь* — еще больше. С другой стороны, некоторые крупные звери, например *яки*, *верблюды*, *киты* и, по-видимому, *моржи*, размножаются через год, а *слоны* через 3—4 года — на 4-й или 5-й. Количество детенышей в помете сильно варьирует.

У млекопитающих, дающих несколько пометов в год, число пометов может зависеть и от жизненных условий данного года (погода, количество пищи), и от географического положения местности. Так, *белка* на северном пределе своего распространения приносит один помет в год, а в более южных — до трех. Число пометов у *ондатры* в зависимости от района обитания колеблется от 1 до 4.

Количество детенышей в помете у разных млекопитающих бывает различным. Как общее правило, крупные звери приносят одного детеныша, мелкие же зверьки — помногу, например, *горностай*, *норка* — до 13, а мелкие грызуны — *хомяк*, *мышь*, *крыса* — до 18. Исключением являются, с одной стороны, *лось*, имеющий двух детенышей, *медведь*, рождающий обычно двух медвежат, *кабан* с его 6—10 поросятами и *песец*, приносящий до 18

и более щенков, с другой — *летучие мыши*, огромное большинство которых мечет лишь по одному детенышу.

Размножение у млекопитающих, живущих в умеренном и холодном климате, как правило, приурочено к определенному времени года и, совпадая с наиболее благоприятным в смысле пищи периодом, приходится на весну. Но *медвежата*, например, рождаются зимой в берлоге, а многие *тюлени* — зимой на льду. Некоторые живущие у нас на юге *полевки*, среднеазиатская *пластинчатозубая крыса* (*Nesokia*), *серая крыса*, *домовая мышь*, *лемминги*, будучи обеспечены полноценными кормами и зимой, размножаются круглый год. Но все же у всех этих животных имеется определенная периодичность в размножении. Исключение из всех наших зверей составляют в этом отношении *выдра* и *калан*, у которых детенышей находили в самое разное время года, хотя количество пометов у них по одному в год.

В связи с продолжительностью беременности и сроком родов период спаривания, носящий у млекопитающих название течки, или гона, сильно варьирует. Например, у собачьих, как *волк*, *лисица*, течка происходит в конце зимы (январь, февраль), у небольших зверьков, обладающих краткой беременностью, течка приходится на весну, например, у *ежей*, *хорьков*, *ласок*, *грызунов*, хотя, как указывалось, многие грызуны спариваются несколько раз в лето. Летняя течка свойственна *куницам*, *росомахе*, *барсуку*, а осенняя — *оленьям*; у всех этих млекопитающих оплодотворенное яйцо в течение первой половины беременности развивается чрезвычайно замедленно («латентное» состояние яйца). У наших *летучих мышей*, как правило, спаривающихся осенью, сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки и оплодотворяют яйца только весной.

Продолжительность беременности у млекопитающих до известной степени соответствует их размерам. Так, у мелких грызунов она длится всего 18—20 дней, у кролика — около 1 месяца, у зайца — 50 дней, у собаки — 2 месяца, льва — около 4 месяцев, медведя — 7—8 месяцев, лошади — 11 месяцев, верблюда — около года, слона — 20 месяцев. Однако *бегемот* носит плод 8 месяцев, корова, орангутан и человек — 9 месяцев, а огромный кит — всего лишь около года.

Продолжительность беременности связана также с тем, насколько сформированным рождается детеныш. Например, у *сумчатых*, в связи с тем, что их детеныши рождаются недоразвитыми, беременность очень короткая. Так, у мелких сумчатых она длится всего около недели, у сумчатых средних размеров — *кускусов*, *опоссума* — около 2 недель, а у *гигантского кенгуру* — 40 дней.

**Продолжительность жизни.** Сравнительно с другими классами позвоночных млекопитающие очень недолговечны. В общем чем крупнее зверь, тем дольше он живет. Так, жизнь мелких грызунов — *мышей*, *крыс*, *полевков*, ограничивается 1—2,5 года, а *слонов* — в среднем 60—70 годами. Однако это правило хорошо применимо лишь в пределах одного и того же отряда; *крыланы* доживают до 17 лет, *сурок* — до 15, *косуля* — до 14, а *лось* — до 20.

**Приспособления к защите и нападению.** У некоторых млекопитающих, относящихся к разным систематическим группам, тело покрыто твердыми, острыми иглами. Таковы из однопроходных *ехидны*, из насекомоядных *ежи*, из грызунов *дикобразы*. Защищаясь, эти животные приподнимают иглы и, совершая резкие движения телом назад, наносят ими удары, а ехидны и ежи могут сворачиваться в колючий клубок. Уже исключительно пассивным защитным образованием является панцирь *ящеров* и *броненосцев*. Последние, подобно ежам, тоже могут сворачиваться. Ископаемые *гигантские броненосцы*, которые, подобно черепахам, имели неподвижный сплошной панцирь, этого делать не могли, зато хвост их на конце имел большое округлое расширение, вооруженное часто острыми шипами, которым животное, по-видимому, наносило удары своим врагам. Некоторые млекопитающие, в частности *землеройки*, издают неприятный запах, благодаря чему многие хищники не употребляют их в пищу. Многие *куньи* и *виверры*, защищаясь, выпускают из

своих околохвостовых желез вонючую жидкость, отпугивающую врага. Из наших кунных так поступают, например, *хорьки*. Но особенное развитие эти железы имеют у американских *вонючек*, или *скупсов* (*Mephitis*). Эти зверьки в случае нападения на них поднимают хвост и выпрыскивают из своей парной пахучей железы струю жидкости до 1 м длины, которая не только издает сильный отвратительный запах, но действует одуряюще. Так, если струя этой жидкости попадает человеку в лицо, то он может упасть и лежать несколько часов в бессознательном состоянии. Насколько действительно это средство защиты, можно судить по тому, что вонючки совершенно открыто разгуливают по лесам Северной Америки, и все животные, даже медведь, шарахаются от них в сторону. Заслуживает внимания, что у скупсов контраст ярко-черного и чисто белого в окраске резко бросается в глаза. В данном случае это превосходный пример предохраняющей окраски, которая вообще свойственна многим хорошо вооруженным животным.

Как и вообще в животном мире, среди млекопитающих широкое распространение имеет окраска под цвет окружающей среды, которая часто приносит им значительную пользу, скрывая жертву от преследователя, а хищника — от его добычи. Такая покровительственная окраска особенно характерна для тундровых и пустынных зверей. В то время как подавляющее большинство пустынных зверей — *заяц-толай*, газель *джейран*, пустынная лошадь *кулан*, пустынный кот *каракал* и т. д. — круглый год сохраняет серовато-желтый цвет меха, ряд характерных тундровых видов — песец, *копытный лемминг*, отчасти *северный олень*, а также некоторые звери, населяющие лесные и степные области, в которых зимой лежит снег, например *заяц-беляк*, *ласка*, *горностаи*, меняют летний коричневый мех на зимний — белый. *Обыкновенный хомяк* (*Cricetus cricetus*) — очень злобный и для своих размеров сильный зверек, представляет собой любопытный пример животного, совмещающего покровительственную и предохраняющую окраску: верхняя часть его тела желтовато-серая, под цвет почвы, что помогает ему скрываться от глаз своих основных врагов — пернатых хищников, тогда как нижняя часть тела яркого черного, рыжего и белого цвета, которые хомяк обнаруживает, когда становится на задние лапы, принимая свою характерную оборонительную позу.

Основными органами нападения и защиты у хищных служат зубы, а у *кошек* и *медведей*, кроме того, лапы, вооруженные мощными когтями. Многие копытные защищаются ударами ног, например, *лошади*, *лось*. При этом известны случаи, что лось ударом передней ноги убивал даже медведя. Весьма распространенными орудиями защиты парнокопытных являются также рога.

В большинстве случаев млекопитающие, живущие колониями, например *сурки*, *песчанки*, *суслики*, а также пасущиеся стадами *антилопы*, *зебры* и другие извлекают из этого большую пользу: так легко заметить врага и предупредить об этом всех остальных. Насколько эти меры действительны, можно судить по тому, что колонии *сурков*, сильно сокращенные в результате перепромысла, часто вымирают уже без содействия человека — от естественных врагов, а *бобры*, поселение которых доведено до небольших размеров, покидают его, начинают жить в норах и становятся чрезвычайно осторожными.

## ЭКОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Экономическое значение млекопитающих огромно и выражается главным образом в следующем: 1) все домашние животные, за немногими исключениями, относятся к этому классу; 2) очень многие млекопитающие являются промысловыми животными; 3) имеются приносящие вред, среди них весьма серьезные вредители сельского хозяйства и разносчики заразных болезней.

Значение млекопитающих в жизни людей было чрезвычайно большим уже несколько десятков тысяч лет назад (в эпоху палеолита); а позднее оно непрерывно возрастало по мере приручения, одомашнивания животных и развития животноводства, а также освоения охотничьим промыслом новых видов зверей. В связи с развитием полеводства, садоводства и других отраслей хозяйства из числа диких млекопитающих выделялись виды, причиняющие серьезный вред культурным растениям; в связи с этим люди встретились с необходимостью (которая и в наши дни составляет важную часть деятельности сельскохозяйственных учреждений во всех странах мира) вести непрерывную борьбу с этими вредителями. Нападение некоторых млекопитающих (волки, медведи, тигры, леопарды, слоны, кафрские буйволы и др.) представляет непосредственную опасность для жизни людей в ряде малообжитых районов. Но гораздо большее значение имеют млекопитающие как хранители и переносчики возбудителей множества различных болезней человека и домашних животных. С этими видами млекопитающих ведут борьбу как органы защиты растений от вредителей, так и медицинские учреждения. Наконец, из числа диких млекопитающих выделился ряд видов (*крысы, мыши, хомячки*), приспособившихся к существованию в жилищах и хозяйственных постройках людей за счет пищевых продуктов человека и кормов домашних животных. Эти виды-*синантропы* получили возможность распространиться по всему свету и во многих странах причиняют огромный ущерб порчей построек, товаров, уничтожением продуктов, распространением инфекций и инвазий. Таким образом, млекопитающие имеют очень многостороннее и сложное значение, которое здесь охарактеризовано в самых общих чертах.

**Домашние млекопитающие.** К домашним относятся млекопитающие, прирученные человеком; они живут на его попечении, размножаются под его контролем и разводятся для различных хозяйственных целей, охоты и т. д. Среди них существует полный ряд переходов от недавно одомашненных видов, лишь охраняемых и используемых человеком, до животных, коренным образом измененных им и не могущих жить в естественных условиях. Используя домашних животных в различных целях, человек вывел соответствующие породы с характерными для них признаками. Однако одомашненными оказались не все животные, которые могли бы быть полезны человеку. Важным условием для одомашнивания следует считать тип нервной деятельности животного. Известно, что даже близкие формы нередко ведут себя по-разному. Например, индийский слон легко приручается, тогда как приручение африканского слона значительно труднее, хотя в древности ими пользовались как боевыми животными в ударных войсках.

Другое важнейшее условие, определяющее возможность успешного одомашнивания, — морфологическая и экологическая пластичность, т. е. способность быстро приспосабливаться к изменяющимся условиям жизни под влиянием воспитания, искусственного отбора и подбора.

Имеется ряд свойств, связанных с одомашнением (*доместикацией*), которые являются общими для всех или по крайней мере очень многих одомашненных млекопитающих. Главнейшие из них следующие.

В то время как окраска у диких видов очень постоянна, у домашних форм она подвержена исключительно сильной изменчивости, например, разнообразие мастей лошадей и коров. То же, может быть, в несколько меньшей степени, относится и к размерам. В этом отношении особенно показательны собаки, среди которых имеются формы чуть ли не до 1 м высоты и помещающиеся на чайном блюде.

Относительно часто наблюдается сильное укорочение челюстей, изгиб морды вверх (мопсовидность) у собак, свиней, коров, коз. У диких родичей домашних млекопитающих уши всегда стоячие, между тем чуть ли не все домашние звери вислоухие (собаки, свиньи, овцы, козы, кролики, реже коровы, а как исключение, по-видимому, даже ослы, лошади и ламы). Заметно изменяются при одомашнении строение и длина хвоста, а бесхвостые (ку-

дые) формы имеются среди собак, овец, кошек и даже крупного рогатого скота. Изменяется и волосяной покров (особенно у овец, кроликов, коз, собак) в нескольких направлениях: 1) сглаживание резких отличий между остью и подшерстком; 2) утрата способности к периодической линьке и 3) изменение строения самого волоса. Особенно интересно явление курчавости; оно встречается у собак, овец, свиней, верблюдов, реже у лошадей и крупного рогатого скота. Наблюдается и полное исчезновение волос, что чаще бывает у собак и свиней, но известно также у коз, лошадей и крупного рогатого скота. Наконец, одомашнение проявляется и в изменении формы рогов, которые могут и исчезнуть. Последнее явление — комолость — известно для коров, овец, коз.

К главным домашним млекопитающим относятся крупный рогатый скот, овцы, козы, верблюды, свиньи и др.

Крупный рогатый скот ведет свое происхождение по крайней мере от трех видов диких быков подрода *Bos*. Два из них до сих пор распространены в Южной Азии, третий — *тур* — вымер. Согласно общепринятому теперь мнению, огромное большинство домашних пород и все породы, культивируемые в Советском Союзе, происходят от ныне исчезнувшего дикого быка *тура* (*Bos primigenius*), который еще в историческое время был широко распространен в Азии, Европе и Северной Африке. До нас дошли его изображения на домашней утвари и других памятниках древней Ассирии, Вавилона, Египта и Греции, а также рисунки и описания более позднего времени. Еще древнерусские князья охотились за этим зверем в степях и лесостепи южной Руси. Окончательно тур был истреблен лишь лет триста назад в Польше, где доживали в заповедных охотничьих угодьях последние представители этого вида. Согласно всем указанным данным, а также судя по многочисленным ископаемым черепам и даже полным скелетам, древнерусский тур был крупный, мощный зверь с большими рогами, направленными вершинами вперед. Масть его была черная или темно-коричневая, «гнедая» — по нашим былинам. Рев он имел зычный, нрав свирепый, «буйный». Недаром храбрый князь Всеволод Святославович звался «буй-тур». На обширной области своего распространения тур был представлен различными местными формами, из которых некоторые отличались весьма значительно. В образовании домашнего скота, по-видимому, участвовали две из них: *южнорусский тур* (*Bos primigenius primigenius*) дал начало европейско-переднеазиатскому длинноголовому типу, в частности *серому украинскому скоту*, сохранившему наибольшее сходство со своим предком, а *индо-туркестанский тур* (*Bos primigenius nomadicus*) послужил исходной формой преимущественно для индийского короткоголового скота типа *зебу*.

Одомашнение как в Азии, так и в Европе произошло примерно за 8000 лет до нашей эры, причем выведение новых пород человек направил по трем основным руслу в связи с использованием крупного рогатого скота как рабочего, молочного и мясного. При этом рабочий скот, имеющий сильно развитую переднюю треть туловища, грубую кожу и массивный костяк, меньше других отклонился от диких предков. Молочный скот, обладающий эластичной кожей, тонкими рогами, нежным костяком, наибольшим развитием средней части туловища и большим железистым выменем, отклонился сильнее и наиболее похож на тура, чем мясной скот с его формой тела в виде параллелепипеда, малой головой, короткой шеей, тонким костяком и массивной мускулатурой.

В СССР разводят около 50 пород крупного рогатого скота. Из рабочих пород особого внимания заслуживает *серый степной скот* (украинский).

Лучшая мясо-молочная порода у нас — высокопродуктивная *костромская*, выведенная в совхозе «Караваяво» и колхозах Костромской области. Живой вес коров достигает 600 кг, средний удой молока превышает 5000—6000 кг, содержание жира до 3,7—3,8%. Мирровая рекордсменка этой породы Послушница за 388 дней лактации дала 16 262 кг молока при содержании жира 3,82%.

*Ярославская* молочная порода, выведенная на волжских пастбищах, объединяет животных черной масти с белыми отметинами, достигающих 575 кг веса. В 1953 г. средний удой молока был до 3500 кг при жирности 4,2%.

*Холмогорская* молочная порода выведена в Архангельской области. Животные черно-пестрой масти имеют живой вес около 500 кг и дают в среднем 4250 кг молока при жирности 3,6—3,7%.

Во Фрунзенской области выведена *алатауская* молочная порода, в Сумской области — *лебединская*, в Свердловской области — *тагильская* и ряд др.

Из мясных пород интересны *астраханская* и *шортгорнская*.

Из мясо-молочных в СССР разводят *симментальскую*, *швицкую* и др.

Совсем другое происхождение имеют так называемый *балийский скот* (название от острова Бали), распространенный по Малайскому архипелагу и Индокитаю, предок его — *бантенг* (*Bos banteng*), и *гаял*, свойственный Индии, предок его *гаур* (*B. gaurus*). Гаур и бантенг до сих пор живут в областях распространения своих одомашненных потомков. Характерные особенности бантенга, сохранившиеся у домашней породы, — белое зеркало на ляжках и ярковыраженный половой диморфизм окраски: бык — темно-бурый, корова — коричневая. Гаур близок к бантенгу, но, наряду с другими признаками, крупнее его и с более мощными рогами. Его одомашненные потомки в общем отличаются от него слабо.

Все вышеперечисленные формы крупного рогатого скота свободно скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство.

Я к и б у й о л тоже относятся к крупному рогатому скоту. *Як* имеет приземистое туловище, покрытое густым мехом, особенно длинным на нижней части тела и хвосте. Он содержится в домашнем состоянии в Центральной Азии, а у нас — в Забайкалье и в высокогорных областях Саян, Алтая, Тянь-Шаня и Памира. Используется он как верховое, вьючное, тягловое и молочное животное. С обыкновенной коровой он скрещивается, и полученное потомство дает очень жирное молоко. В настоящее время на Алтае ведутся успешные работы по получению плодовитого потомства.

*Буйвол*, нуждающийся в жарком и влажном климате и имеющий почти голое тело, с обыкновенной коровой совсем не дает потомства. Его дикий предок — *индийский буйвол* — до сих пор встречается в Индии. Домашнего буйвола, кроме Индии, держат в Иране, Малой Азии и во многих районах Южной Европы, в Южной Америке, а у нас — на Кавказе. Используется он главным образом как тягловое, отчасти как молочное животное.

О в ц ы. Вопрос о происхождении домашних овец в общих чертах можно считать выясненным: они ведут свое происхождение от дикого *европейского барана* (*Ovis ammon*), который и теперь еще широко распространен по горным странам Центральной, Средней и Передней Азии, водится на островах Средиземного моря — Кипре, Корсике и Сардинии, а в доисторическое время, как о том свидетельствуют ископаемые остатки, населял горы Южной Европы. Второй дикий вид настоящих баранов — *снежный баран* (*Ovis nivicola*), обитающий по горам Восточной Сибири и в Кордильерах Северной Америки, никакого участия в образовании домашних пород не принимал. Значительно сложнее вопрос о том, какие именно географические формы европейского дикого барана — а они выражены чрезвычайно сильно — принимали участие в образовании домашних пород и каких именно. Этот вопрос в настоящее время разрешается лишь приблизительно.

Одомашнение овец происходило, по-видимому, в трех основных центрах — европейском, ближневосточном и центральноазиатском. По-видимому, раньше всего — около 9000 лет до нашей эры — был приручен в Передней Азии местный дикий баран — *азиатский муфлон* (*Ovis ammon orientalis*). Он вместе с очень близкими к нему формами до сих пор населяет горы Передней Азии и южные части Средней Азии и характеризуется средними размерами, более или менее однообразной песчаной окраской и присутствием у самцов на нижней части шеи длинных волос в виде гривы. Имеется много

оснований предполагать, что домашние овцы, происшедшие от азиатского муфлона, проникли в Западную Европу еще в новокаменный век. По крайней мере в куконных остатках в Дании и из швейцарских свайных построек, относящихся к этому времени, известна так называемая *торфяная овца*, обнаруживающая большое сходство с древними переднеазиатскими овцами. Значительно позднее, по-видимому, не более 4000 лет назад, в Европе был дополнительно одомашнен *европейский муфлон* (*Ovis ampon ampon*), сохранившийся в диком состоянии до наших дней лишь на островах Корсика и Сардиния. Этот баран характеризуется относительно мелкими размерами, отсутствием гривы и значительной примесью в окраске черного цвета. Его одомашненные потомки, по-видимому, смешались с торфяной овцой и поглотили ее на территории большей части Европы. Наконец, в третьем центре — центральноазиатском, как полагают многие исследователи, был одомашнен очень крупный одноцветно-песчаный с огромными спирально закрученными рогами *аргали* (*Ovis ampon ampon*). Свойственные некоторым домашним породам сильно закрученные рога являются, надо думать, наследием от аргали.

В результате длительного содержания в неволе, скрещивания и тщательного отбора человек вывел огромное количество (до 150) крайне разнообразных домашних пород овец. Они могут быть сгруппированы в 4 основных типа.

*Короткохвостые овцы* — с хвостом, не достигающим до скакательного сустава, покрытым короткими волосами и имеющим обычно не более 13—14 позвонков. Распространены преимущественно в северных частях Европы и Азии. Среди этого типа нет пород, особенно ценных по шерстным качествам, но некоторые отличаются молочностью и овчинами. К таким овчино-шубным овцам относится знаменитая пегая *романовская овца*, разводимая преимущественно в Ярославской области.

*Длиннохвостые*, или *тощехвостые*, *овцы* — с хвостом, спускающимся ниже скакательного сустава, содержащим более 14 (до 22—23) удлиненных позвонков и лишенным жировых отложений. Распространены главным образом в Европе, Австралии и Америке, частью в Африке. Содержатся преимущественно ради шерсти, есть и мясо-шерстные породы. Среди шерстных овец особенно ценятся по своим качествам *мериносы*. Их шерсть (руно) состоит лишь из одного пуха (подшерстка), отличающегося тонкостью, прочностью, равномерной извитостью и густотой. Шерсть таких овец идет на изготовление самых тонких шерстяных тканей. Из мериносов, разводимых в СССР, особого внимания заслуживают *асканийская* тонкорунная порода, выведенная академиком М. Ф. Ивановым; овца дает 10—15 (до 21) кг шерсти; *кавказская* тонкорунная, дающая густую длинную шерсть (до 22 кг). Сюда же относятся *казахская* тонкорунная, *ставропольская*. К суровым климатическим условиям приспособлена новая порода *алтайских* овец, дающих в среднем до 7,3 кг тонкой шерсти. К полутонкорунным относится разводимая у нас на Украине *цыгайская* порода и ряд других.

*Жирнохвостые*, или *широкохвостые*, *овцы* — с хвостом, богатым жировой тканью и содержащим не менее 13 и до 22 позвонков. Распространены главным образом по Центральной и Средней Азии, Кавказу и Юго-Восточной Европе. Этот тип содержит разнообразные породы, ценные по своим шерстным качествам, молочные, мясные и смушковые. Из последних особенно ценна *каракульская овца*, разводимая в равнинной Средней Азии и дающая превосходные смушки ягнят в возрасте до 2 недель с правильными, упругими завитками.

*Курдючные овцы* лишены свободного хвоста, скелет которого содержит лишь 4—7 позвонков, и имеют на задней части тела большие жировые скопления — свешивающийся курдюк. Область распространения — Центральная и Средняя Азия, степи Восточной Европы, Иран, продолжается на Аравийский полуостров и Африку. Этот тип довольно однообразен и содержит мясо-сальные породы, характеризующиеся высокими

ногами, горбатой мордой, длинными, повислыми ушами. Для овец, а часто и баранов характерна безроговость.

**К о з ы.** По-видимому, существовало три центра одомашнения коз. Самый древний из них — переднеазиатско-индийский, где был приручен *винторогий козел* (*Capra falconeri*). Этот вид до сих пор обитает в диком состоянии в горах Западных Гималаев, Сулейманова хребта, Кашмире, в Афганистане, а у нас — в горах юго-западного Таджикистана. Он отличается закрученными штопором и направленными вверх рогами, причем переднее ребро рога от корня поворачивает наружу, т. е. правый рог закручен направо, а левый — налево. Древнейшие изображения домашних коз, найденные в Месопотамии и Египте, имели именно такие рога. Второй центр — переднеазиатский. Здесь должно было произойти одомашнение *безоарового козла* (*Capra aegagrus*), населяющего до сих пор горы от западной Индии через Переднюю Азию, Кавказ и Малую Азию до Греческого архипелага. Характерные признаки безоарового козла — сжатые с боков и изогнутые назад «саблевидные» рога, по переднему ребру которых расположены редкие вздутия. Древние *торфяные козы* новокаменного века Европы обнаруживают сходство именно с этим козлом. Наконец, значительно позднее (в медном веке) в Юго-Восточной Европе (Карпаты) был одомашнен ископаемый *галицийский козел* (*Capra prisca*). Весьма возможно, что он представлял собой не самостоятельный вид, а лишь подвид безоарового козла, характеризующийся тем, что его рога были слабо (1—2 оборота) закручены, но в направлении, обратном, чем у винторогого козла, т. е. правый рог — налево, левый — направо. В дальнейшем одомашненные формы этого козла стали расселяться все шире по Европе, Азии и даже Африке, скрещиваясь и вытесняя два предыдущих вида, так что к настоящему времени, судя по рогам, более или менее прямые потомки безоарового козла сохранились главным образом лишь в Северной и Средней Европе, а винторогого, по-видимому, лишь на Кавказе (черкасская коза).

Козы во многих отношениях неприхотливее овец, уход за ними проще; они легко используют мелкие участки и пастбища, пересеченные скалистыми уступами, усыпанные камнями и т. п. Охотно кормятся в зарослях кустарников. Кроме мяса, молока, мехового сырья от коз получают шерсть, которая у некоторых пород (например, кашмирской, ангорской) отличается исключительно высокими качествами. У мясошерстных пород она довольно длинная, тонкая, шелковистая. Козы — смелые животные, но в то же время они осторожнее овец и не так легко поддаются панике при испуге, поэтому в отарах овец нередко в качестве «вожаков» держат небольшие группы коз. Это облегчает управление отарой на пастбищах, а также на больших пегргонах.

Одомашнение на козах сказалось несравненно слабее, чем на овцах, но все же довольно значительно. У коз многих пород рога стали меньше и слабее, а у некоторых совсем исчезли, уши удлинились и повисли или же укоротились до основания, сильно изменились окраска и качество шерсти, достигшей у некоторых пород (ангорской, кашмирской) большой длины и чрезвычайной тонины, шелковистости.

**В е р б л ю д ы.** Все строение верблюда приспособлено к жизни в пустыне с ее скудной растительностью, безводьем, резкой сменой температур, щебнистой или песчаной почвой. Он питается такими жесткими пустынными растениями, которые не едят другие сельскохозяйственные животные, подолгу может обходиться без воды. Зато сырость выносит плохо. Для человека в пустынных областях верблюд незаменим, не только служа вьючным, тягловым и ездовым животным, но, кроме того, давая шерсть, молоко и съедобное мясо.

Верблюдов существует две основные формы: *двугорбый верблюд*, или *бактриан* (*Camelus bactrianus*), и *одногоорбый*, или *дромедер* (*Camelus dromedarius*). Они сильно отличаются друг от друга не только числом горбов и общим складом, но и рядом анатомических признаков. Представляют

ли они собой потомков двух независимо одомашненных диких видов или лишь домашние породы одного дикого вида — вопрос еще окончательно не решенный. Раньше большинство ученых придерживалось последнего взгляда, в настоящее же время наиболее авторитетные исследователи, по-видимому, склоняются считать их за самостоятельные виды.

Хотя, по древним китайским летописям, дикие двугорбые верблюды водились в пустынях Центральной Азии, но фактически они были найдены здесь лишь в 1877 г. нашим знаменитым путешественником Н. М. Пржевальским. Отличия их от домашних очень невелики. Приручение двугорбого верблюда произошло, по-видимому, относительно поздно, хотя около тысячи лет до нашего летоисчисления он уже содержался как домашнее животное в Центральной и Средней Азии, а также местами в Индии. Дикий одногорбый верблюд в настоящее время не существует, но на скалах Синая сохранились рисунки его, относящиеся, вероятно, к каменному веку; возможно, что еще в античное время он водился на Аравийском полуострове. Очень древние египетские статуэтки дофараоновского времени изображают уже домашних одногорбых верблюдов. В истории семитических народов он играл ту же роль, что двугорбый в истории народов тюрко-монгольских. В противоположность двугорбому верблюду, от одногорбого вывели ряд пород — одни из них массивны и тяжелы, другие легкого сложения и отличаются быстротой бега.

Двугорбого верблюда разводят в Центральной Азии, Казахстане, Нижнем Поволжье, одногорбого — в Северной Африке, Южной Азии, на Кавказе. В Юго-Западной и Средней Азии имеются обе формы, но в Узбекистане преобладают двугорбые, а в Туркмении — одногорбые. В местах совместного существования часто встречаются помеси различных степеней, но пород смешанного типа не существует. Двугорбый верблюд на зиму покрывается длинными густыми волосами и дает ценную шерсть, дромадер имеет слабую оброслость шерстью, но зато отличается молочностью.

*Лама и альпака* — два домашних представителя южноамериканских верблюдов. Первый — вьючное животное, второй — дающее шерсть. Вероятно, они представляют собой потомков *гуанако*, которая до сих пор обитает в горах Южной Америки. Возможно, однако, что альпака произошла от другого современного дикого вида — *викуны*. Вне Южной Америки лама и альпака нигде не разводятся.

*Северный олень*. Дикий вид северного оленя широко распространен по всей тундровой и таежной полосам восточного и западного полушарий. Одомашнен только в нашем полушарии и уже отсюда перевезен недавно в Северную Америку. Время одомашнения вызывает большие разногласия: одни исследователи относят его чуть ли не к каменному веку, когда северный олень спускался до Южной Европы, другие — лишь к первым столетиям нашей эры. Последний взгляд, видимо, ближе к истине, так как признаков, отличающих домашнего северного оленя, мало: они сводятся к меньшему росту, менее постоянной окраске, слабым рогам, несколько более широкому копытам, более густой и длинной шерсти. Однако следует иметь в виду, что домашний олень круглый год живет на воле, и уход за ним выражается лишь в охране стада. Домашние олени часто спариваются с дикими.

*Северный олень* — ценнейшее упряжное и верховое животное тундровой и таежной зон. Перевозка грузов, перекочевка во время охоты на пушного зверя, осмотр широко разбросанных по тундре ловушек на песца; промысел белки охотниками, передвигающимися верхом на оленях, разведка горных богатств подвижными геологическими партиями — только часть примеров использования северного оленя в качестве незаменимого транспортного животного. В условиях многоснежных областей с длительной зимой и в горной тайге олень обладает способностью передвигаться с большой скоростью, питаясь только подножным кормом, там, где не пройдет ни лошадь, ни собачья упряжка. Мясо, печень, кровь; жир оленя богаты витами-

нами, особенно ценными для людей, живущих в Заполярье (ненцы, употребляющие в пищу свежую кровь и сырую печень оленя, никогда не знают цынги). Кожевенное и меховое сырье, жилы оленя используются для пошива легкой одежды, отлично приспособленной к условиям Севера. Некоторые народы Сибири (эвенки, тувинцы и др.) используют молоко оленя, отличающееся очень высокой жирностью. Раздающиеся иногда утверждения, что северное оленеводство, так же как верблюдоводство пустынной зоны, — только экзотика, которая уйдет в прошлое, уступая место технике, глубоко ошибочны. Каждое из одомашненных животных играет в хозяйстве сложную многостороннюю роль, очень ценную именно в местных условиях. Вездеходы, вертолеты и т. п. могут взять на себя только небольшую часть полезных функций, выполняемых в хозяйстве верблюдом, лошадью, северным оленем, поэтому отказ от использования этих животных как культурных завоеваний человечества ничем не оправдан.

**С в и н ь и.** Несомненно, основной предок домашних свиней — *обыкновенный кабан* (*Sus scrofa*), который широко распространен в Европе, Северной Африке, умеренных широтах Азии и образует несколько хорошо выраженных географических рас. Приручение свиней происходило в разных очагах, из них более достоверными считаются средиземноморский, североазиатский, среднеазиатский и восточноазиатский. Материалом для трех первых очагов послужил *европейский кабан* (*Sus scrofa scrofa*) и крайне близкие к нему подвиды. Происхождение восточноазиатских пород сложное. В образовании их прежде всего участвовал хорошо выраженный *дальневосточный* подвид кабана — *Sus scrofa leucomystax*, однако весьма вероятно, что подвид *индийского кабана* — *Sus scrofa cristatus*, который был одомашнен в Индокитае. Наконец, домашние свиньи Суматры, Явы и некоторых соседних островов ведут свое происхождение, видимо, от близкого вида — местного *полосатого кабана* (*Sus vittatus*).

В Европе свиньи были одомашнены по крайней мере в конце новолитового века. У этих первобытных домашних свиней, очень близких к местным диким формам, размеры тела и особенно клыков и коренных зубов были уменьшены, что объясняется жизнью в неволе при скудном питании. О дальнейших, уже положительных изменениях у домашних свиней говорят древние памятники (рисунки и статуэтки) о. Крит, Египта, Греции и Рима. Они изображают свиней уже с длинными и очень широкими туловищем и спиной, мощными ороками и в различной степени вогнутой мордой. Вероятно, уже эти древние породы обладали скороспелостью и способностью быстро жиреть. Подобную же эволюцию должны были претерпеть и свиньи Восточной Азии, от которых произошли знаменитые своей скороспелостью и обилием сала *китайские свиньи*. До установления морских сношений китайское свиноводство не могло оказывать влияния на свиноводство европейское. Но позже китайских свиней стали ввозить в Европу и скрещивать с местными породами. По-видимому, таким образом были выведены некоторые западноевропейские породы, отличающиеся высокими продуктивными качествами.

Породный состав свиней СССР весьма разнообразен. Как основная улучшающая порода у нас принята одна из самых рослых, тяжеловесных и продуктивных пород — *английская крупная белая*. Из отечественных пород особого внимания заслуживают *сибирская рябая* и *украинская*. Последняя была выведена академиком М. Ф. Ивановым путем скрещивания крупной белой английской с местной «беспородной» украинской свиньей; порода совмещает выносливость к степному климату с высокой скороспелостью и плодовитостью. В колхозах Ярославской области выведена *брейтовская* порода, отличающаяся крепкой конституцией, крупным ростом, сальным типом и высокой продуктивностью; высокой продуктивностью отличаются также *ливенская* порода и ряд других.

**Л о ш а д и.** Вопрос о происхождении домашних лошадей до сих пор остается крайне неясным. Еще недавно считалось, что предком домашних

лошадей, по крайней мере легкого восточного типа, является дикая лошадь *Пржевальского* (*Equus przewalskii*). Это единственная современная дикая лошадь, открытая в 1879 г. нашим знаменитым путешественником Н. М. Пржевальским в пустынях Джунгарии и получившая свое название в честь него. От домашних лошадей она отличается главным образом короткой стоячей гривой и отсутствием челки и холки, т. е. длинных волос у начала гривы и между ушами. В настоящее время лошадь Пржевальского сохранилась лишь на небольшом пространстве Западной Гоби, но, судя по рисункам первобытного человека, в то время она была широко распространена по Европе, вплоть до Франции. Однако, по новейшим данным, лошадь Пржевальского, хотя и очень близка к домашним, с которыми скрещивается и дает вполне плодовитое потомство, все же не является их прямым предком.

Вплоть до середины прошлого века в южнорусских степях обитали дикие лошади — *тарпаны*, а в лесах Польши и Белоруссии — *лесные лошади*. Таким образом, дикие предки домашних лошадей, по-видимому, давно вымерли.

Задолго до приручения дикие лошади были излюбленными охотничьими животными первобытного человека. Об этом свидетельствуют их многочисленные раздробленные кости, находимые в стоянках первобытных людей. Прирученные лошади первоначально использовались как убойные животные, и только значительно позже они стали употребляться на войне и охоте, а еще позже — как рабочая сила.

Древнейшие изображения домашних лошадей Западной Европы и Востока резко отличаются. Первые имеют тяжелый склад, вторые (египетские, ассирийские, древнегреческие) — легкий. На памятниках древнего Востока, относящихся к периоду 2000 лет до н. э., лошади изображены уже в колесницах. Следовательно, коневодство должно было возникнуть еще раньше и во II и I тысячелетиях до н. э. достигло сильного развития, причем в то время употреблялись лошади лишь для военных целей. В XV в. до н. э. лошади с завоевателями попали в Египет. С начала I тысячелетия до н. э. на Востоке колесницы были заменены всадниками, и эта кавалерия сыграла огромную роль в персидских походах и позднее. В середине I тысячелетия до н. э. лучшее коневодство Азии было в Иране и смежных странах. Местные лошади, судя по дошедшим до нас изображениям, имели довольно высокий рост, сухое стройное сложение, высокую холку. Славилась своими конями и Индия. Во второй половине I тысячелетия до н. э., вероятно, от переднеазиатской основы возникло туркменское и арабское коневодство. Из Передней же Азии приводили лошадей римляне, скифы, населявшие южнорусские степи, и даже китайцы, совершавшие походы в Среднюю Азию.

Коневодство на севере Азии и Европы возникло, по всей вероятности, независимо, путем самостоятельного приручения местных диких лошадей.

Третьим, по-видимому, более поздним очагом одомашнения лошади была Западная Европа. Здесь, надо думать, из местных диких лошадей были выведены породы тяжелого склада. Когда начался здесь этот процесс, неизвестно. Сильные лошади стали особенно цениться в средние века — для верховой езды рыцарей, закованных в тяжелые доспехи. Позже в Западной Европе были выведены разнообразные породы тяжеловозов, служащие для транспорта и земледелия.

Все породы домашних лошадей, которых насчитывается более 100, распадаются на два основных типа; южный, содержащий лошадей легкого склада, и северный, более тяжелый.

*Южные лошади* преимущественно быстроаллюрные, верховые. К ним относятся наши *донские*, *кабардинские*, *ахалтекинские*, также *арабские* лошади. Сюда же может быть отнесена *английская кровная порода*, выведенная на основе лошадей южного типа.

*Северные лошади*, в свою очередь, распадаются на два подтипа: восточный — более мелкий, и западный — очень крупный. К первым относятся *восточноевропейские, сибирская, якутская и монгольская* породы лошадей. Ко вторым — тяжеловозы Англии, Франции, Бельгии. Из них у нас разводят главным образом *арденнов* и *брабансонов*. Большую будущность имеет и недавно выведенная отечественная порода *владимирская* — тяжеловозы вывозят груз до 10 т; и скаковые лошади — *донская и терская* породы.

Существует еще много пород смешанного происхождения. Из отечественных пород этой группы наиболее известны знаменитый *русский (орловский) рысак*, *казахская* и *киргизская* породы.

СССР богат конским поголовьем косячного содержания, т. е. табунами лошадей, которые круглый год пасутся на подножном корме.

**О с е л.** Первые сведения о нем как о домашнем животном древнего Египта относятся к 6—7 тыс. лет до н. э. Отсюда домашний осел проник в Палестину и Древнюю Грецию, где был хорошо известен еще во времена Гомера. Позже он расселился по всей Западной Европе. Происхождение домашнего осла не вызывает сомнений: его предком был современный *североафриканский дикий осел* (*Asinus africanus*), который распадается на две хорошо выраженные географические формы: северную, более крупную — *сомалийский осел*, и южную — *нубийский осел*. В образовании домашних пород, по-видимому, принимали участие обе формы. Одомашнение отразилось на ослах сравнительно слабо, сказавшись на росте, окраске, ставшей довольно разнообразной, на некотором удлинении гривы.

**Осел** (на юге чаще его называют «ишак») — очень выносливое, неприхотливое вьючное и верховое животное, успешно заменяющее лошадь в горных и полупустынных районах, бедных кормом (сухих предгорьях и горах Закавказья, Средней Азии и т. п.). Он играет большую роль в личном хозяйстве сельских жителей Азербайджана, Армении, Узбекистана, Таджикистана. Лошадь и осел скрещиваются и дают потомство, но бесплодное. Помеси между ослом и кобылой называются *мулами*, помеси между жеребцом и ослицей — *лошаками*. Лошаки небольшого роста, мулы же крупные животные, обладающие большой силой и очень крепкой спиной; используются они главным образом как вьючные животные в горных условиях. Муловодство было известно еще в вавилонских времен.

**С о б а к и.** Домашние собаки, по крайней мере основная масса их, ведут свое происхождение от *обыкновенного волка* (*Canis lupus*), который, образуя резко выраженные географические формы, широко распространен по Европе, Азии и Северной Америке. Свою близость с волком собаки сохранили до сих пор — свободно скрещиваются с ним и дают вполне плодовитое потомство. Однако возможно, что в образовании некоторых пород собак участвовал и шакал. Так, известно, что в Древнем Египте был одомашнен *волчий шакал* (*C. lupaster*). Обыкновенный шакал (*C. aureus*), свойственный Юго-Восточной Европе, Южной Азии и Северной Африке, возможно, также принимал участие в образовании пород домашних собак. Несомненно, одомашнивание волков происходило более или менее одновременно в различных странах, где обитали свои географические формы волка. Так должны были возникнуть первые породы собак. В дальнейшем пути отбора, воспитания, скрещивания этих пород и дополнительного одомашнивания местных волков и даже шакалов человек вывел то огромное количество разных пород собак, которых в настоящее время насчитывается не менее 300. Разнообразие их исключительно велико. Достаточно вспомнить огромных *догов* и *сенбернаров*, поджарых *быстроногих борзых*, короткомордых, всегда оскаленных *бульдогов*, приземистых кривоногих *такс*, голых *египетских собак*, крошечных *болонок*.

Собака была первым домашним животным первобытного человека, еще не знавшего земледелия и жившего исключительно за счет охоты и рыбной ловли. На заре культур Месопотамии и Египта уже существовало много

хорошо выраженных пород собак. Следовательно, собака появилась как домашнее животное не менее 13—15 тыс. лет назад.

Древнейшим основным центром одомашниения собаки была, по-видимому, Юго-Восточная Азия. Отсюда собака с человеком проникла в Австралию, где до сих пор живет одичавшая собака — *динго*. Отсюда же она расселилась на восток, где и поныне в селениях и даже городах существуют многочисленные бесхозные собаки — парии, обнаруживающие черты сходства с динго. Отсюда же, по-видимому, собака попала в Америку, где европейцы застали у инков древнего Перу разнообразные породы ее — овчаркообразные, таксообразные, бульдогообразные (самостоятельное одомашниение собак в Америке в настоящее время большинством исследователей отрицается).

Приручив собаку, люди приобрели верного помощника, обладающего необычайно тонким слухом и изумительным чутьем — способностями, равных которым нет у других домашних млекопитающих и у самого человека. Очень важна также высокая восприимчивость собаки к обучению, недаром физиолог И. П. Павлов назвал ее «исключительным животным». Домашние породы собак объединяются в 4 группы.

*Лайки* — характеризуются средними размерами, густым мехом и стоячими ушами. Их разводят на северо-востоке Европы, на севере Азии и Америки. Это универсальные собаки, которых употребляют и для охоты, и для пастьбы северных оленей, и в качестве упряжных животных. У себя на родине они являются незаменимыми помощниками промысловиков и служат одним из основных средств транспорта. Среди них есть и специализированные — ездовые, зверовые, птичьи, оленные.

*Овчарки* — довольно разнообразные собаки крупных размеров, употребляемые для пастьбы стад. Они не только охраняют стада от нападения хищников, но и подгоняют животных, разыскивают отбившихся, сдерживают забегавших вперед и тем самым выравнивают фронт пастьбы. Типичные представители: *украинская, туркменская, кавказская овчарки*.

*Служебные собаки* — тоже довольно разнообразные породы, имеющие широкое применение при охране складов, магазинов, государственных границ и в военном деле как разведчики, санитары, связисты, подносчики боеприпасов и т. п. Достаточно указать, что к концу первой мировой войны только в войсках Франции было более 40 тыс. служебных собак. В период Великой Отечественной войны 1941—1945 г. служебными противотанковыми собаками подорваны сотни вражеских танков; собаки бросались под них с грузом взрывчатки, укрепленной на спине. Еще большую роль они сыграли в службе миноискания. Фашистские войска часто закладывали мины в деревянные, бетонные и картонные оболочки; обнаружить их с помощью миноискателей невозможно, так как магнитный прибор в данном случае непригоден. Собаки-саперы безошибочно отыскивали мины по запаху взрывчатки. С помощью этих собак были обнаружены миллионы мин, осуществлено успешное разминирование многих городов СССР, а также Варшавы, Праги, Будапешта и др. Чемпион миноискатель Дик — ленинградская овчарка колли, за войну обнаружил и тем помог обезвредить 12 тыс. мин. Собаки неоднократно захватывали и приводили пленных, подобно тому как служебные розыскные овчарки милиции отыскивают и задерживают преступников.

Важнейшие породы: *европейская овчарка*, внешнеюстью напоминающая волка, из которой выведена советская линия «Абрек-Эдди», гладкошерстный *доберман* и *эрдельтерьеры* с курчавой шерстью.

*Хотничьи собаки* разнообразны, среди них различают борзых, гончих и подружейных. Борзые имеют удлиненное поджарое тело и исключительно быстрый бег и используются для травли зверя (лисиц, зайцев, волков). Типичные представители их — *русская густошерстная* (густопсовая) *борзая* и среднеазиатские борзые — *тазы*. *Гончие*, обладающие хорошим чутьем и свойством гнать зверя с лаем, применяются часто в сов-

местной охоте с борзыми. Подружейные отыскивают дичь чутьем и делают по ней стойку: сюда относятся разнообразные *сеттеры* и *пойнтеры*.

**Домашние кошки.** Основной центр одомашнения — Египет, где до сих пор живет местная форма широко распространенной по пустынно-степным областям Африки и Азии *дикой пятнистой кошки* (*Felis libyca*). Ее приручили, судя по изображениям на египетских памятниках, древние египтяне, считавшие ее священным животным, более чем 6 тыс. лет назад. Отсюда она много позже была ввезена в Европу — древние греки и римляне до христианской эры кошек не знали и для истребления крыс и мышей держали прирученных хорьков. Вопрос о дополнительном одомашнении других видов азиатских кошек не ясен, но это весьма сомнительно, хотя домашние кошки Юго-Восточной Азии своеобразны.

**Домашние кролики.** Происхождение домашних кроликов от дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus*), широко распространенного по средиземноморским странам и Западной Европе, не вызывает сомнений. Одомашнение кроликов началось лишь в середине века — первоначально в Испании. Кролики дают хорошую шкурку, пух и вкусное мясо. Благодаря дешевизне и простоте содержания при чрезвычайной плодовитости кролика (одна самка может принести в год 48 молодых, которые уже в 8 месяцев достигают половой зрелости) кролиководство является весьма доходной отраслью мелкого животноводства. Всего выведено более 50 пород. Из шерстных пород особенную известность приобрели *ангорские* кролики, пух которых, отличающийся необычайной легкостью и теплотой, идет на изготовление различных трикотажных и вязаных изделий. Из мясных пород особого внимания заслуживают *фландры* и *белые великаны*, средний живой вес которых превышает 5 кг.

**Другие одомашненные и домашние животные.** Сюда относятся, во-первых, так называемые лабораторные животные, служащие для различных лабораторных работ, экспериментальных исследований в области физиологии, экологии, генетики, медицины и учебных целей. Это прежде всего *морские свинки*, первоначально одомашненные южноамериканскими индейцами для мясных целей и распадающиеся в настоящее время на разнообразные породы, и *белые крысы* и *мыши*, выведенные от соответствующих диких серых предков.

Во-вторых, сюда относятся пушные звери, которых ради получения шкурки разводят на звероводческих фермах и в больших питомниках. Отдельные разводимые виды играют то большую, то меньшую экономическую роль в зависимости от колебаний спроса на рынке и капризов моды. *Серебристочерная* лисица, клеточная форма которой была выведена в начале текущего столетия в Северной Америке, несколько десятилетий являлась основным и очень выгодным для разведения объектом. Большое число географических рас лисец возникло во всех странах с холодным и умеренным климатом. Селекционная работа привела к созданию нескольких форм лисец с различной и очень красивой окраской меха. В последние годы спрос на лисьи шкурки резко сократился и более выгодным стало разведение американской норки и голубого песца. Разводят сейчас также ценных пушных зверей *шиншилл* — грызунов, происходящих из Южной Америки, где они почти истреблены. Кроме клеточного звероводства, существуют формы «вольного» и «полувольного» разведения зверей. В условиях естественной среды, но на ограниченных участках и под постоянным присмотром разводят *речных бобров*, на островах — *серебристочерных лисец* и *голубых песцов*. Здесь зверей подкармливают в голодные сезоны, отбирают здоровых производителей и защищают животных от нападений хищников. В южной половине СССР успешно разводят *нутрию* в условиях полувольного содержания на заросших водоемах. В течение теплой половины года эти крупные грызуны, питаясь дикой растительностью, успешно размножаются, а поздней осенью нутрий вылавливают, большинство забивают на шкурку, а отобран-

ных производителей содержат в клетках до весны (нутрии происходят из тропической зоны Южной Америки и не переносят замерзания водоемов и низких температур воздуха).

В-третьих, к одомашненным относят очень близкого к маралу *дальневосточного изюбря* (*Cervus elaphus*), а также *дальневосточного пятнистого оленя* (*Cervus pinnon*). Их содержат в особых маралятниках ради крайне ценных пантов. Это молодые, еще не затвердевшие рога, покрытые бархатистой шерстью, их ежегодно спиливают с животного. Из пантов в Китае изготавливают лекарство. За последнее время целебное свойство пантов признано и европейской медициной как средство, поднимающее общую жизнедеятельность организма.

Кроме перечисленных животных, имеются еще и такие, опыты по одомашнению которых были или протекают вполне успешно. Это прежде всего *лось*, представляющий исключительный интерес как тягловое и верховое животное в трудных условиях болотистой, захламленной и глубокоснежной тайги. В свое время в течение 1,5—2 тысячелетий древние египтяне с успехом разводили до 10 видов антилоп, а в настоящее время у нас в степном украинском заповеднике Аскания-Нова удается размножить и увеличивать стада крупных антилоп: *канны, нильгау, гну*.

**Промысловые млекопитающие.** Основу пушного промысла СССР составляют белка, ондатра, соболь, лисица, песец и зайцы. *Белки* ценятся за теплый, легкий и красивый мех. Самые лучшие беличьи меха на международный рынок поставляет Советский Союз (в отношении их наша страна выступает почти монополистом). В большом количестве беличьи меха хорошего качества поступают также из Китая и МНР. На протяжении своего обширного ареала белка образует множество местных форм, достоинства пушнины которых в общем повышаются с запада на восток. Высоко ценятся шкурки очень крупной, серебристо-серой телеутки (*Sciurus vulgaris exalbidus*), населяющей степные боры по верхнему течению Оби, среднему Иртышу, и темно-серой якутской белки (*Sc. v. jacutensis*), отличающейся очень пышным и шелковистым зимним мехом.

*Соболь*, в начале текущего столетия находившийся на грани полного уничтожения, благодаря охране и искусственному расселению в советский период уже к концу 40-х годов восстановил численность и занял почти весь прежний ареал. Темные по окраске с очень нежным и густым мехом соболи Прибайкалья и юга Якутии — дают одну из наиболее дорогих шкурок мира. Но светлые, рыжеватые западносибирские соболи ценятся не выше лесной куницы.

*Лисица* распространена по всему Союзу и занимает по стоимости ее пушнины одно из первых мест в ежегодных заготовках страны, а в степных и лесостепных областях устойчивое первое место среди всех пушных видов. Шкурки лучшего качества (крупные, пушистые, насыщенно окрашенные) поступают из северных районов и особенно с северо-востока Сибири. Лисицы полупустынь и пустынь мелки, с грубоватым, относительно коротким песчано-серым мехом.

Видное место в пушно-меховом хозяйстве страны занимает и *песец*, хотя промысел его существует только в зоне тундр и северной части тайги. В экономике населения Крайнего Севера песцовый промысел имеет большое значение.

Количество добываемых у нас ежегодно *зайцев* — *русаков, беляков и толаев* очень велико, но не поддается точному учету, так как значительная часть шкурок оседает на месте и не поступает в заготовку. Особенно много шкурок беляков идет на местные нужды в Якутии, где население изготавливает из них легкие теплые одеяла и другие вещи, необходимые в быту при крайне морозных зимах. Промышляют зайцев в значительной мере ради мяса, но шерсть шкурок, поступающих в заготовку, используется промышленностью для изготовления фетра. Беляков добывают много главным образом в проволочные петли, которые расставляют на их тропах, когда снег в тайге

становится глубоким. На втором месте в промысле по значению стоит *русак*, а *толай*, относительно мелкий заяц, ценен тем, что дает хорошее мясо в очень бедных угодьях наших полупустынь и пустынь.

Большое промысловое значение, хотя и меньшее, чем предыдущие виды, имеют *степной*, или *светлый*, *хорь* (*Mustela evermanni*), *черный хорь* (*Mustela putorius*), *горноста́й* (*Mustela erminea*), *лесная куница* и *куница-белодушка*, *колонок*, *норка*, *выдра*, а из грызунов — *сурки* и *желтый суслик*, или *песчаник* (перечислены здесь примерно по мере убывания стоимости пушной продукции).

Одно из важных достижений охотничьего хозяйства в послереволюционный период — организация промысла ряда видов, ранее у нас совсем не использовавшихся. Важнейшие из них, помимо желтого суслика, — несколько других видов сусликов, *крот*, *обыкновенный хомяк* и *бурундук*. Большинство сусликов и хомяков — серьезные вредители сельского хозяйства, поэтому отлов их не только дает стране дешевую пушнину, но и помогает сокращать численность вредных видов.

С другой стороны, в советский период были в широком масштабе проведены мероприятия по обогащению промысловой фауны путем разведения чужеземных видов (акклиматизация) и восстановления и расселения ценных местных видов, ранее почти истребленных полностью. Наибольший экономический успех дала акклиматизация североамериканского полуводного грызуна — *мускусной крысы*, или *ондатры* (*Ondatra zibethica*). Это зверь среднего размера (взрослые особи весом около 1 кг) с темно-бурой, очень густой и пышной шкуркой. мех ондатры отличается большой носкостью; используется в натуральном виде и для имитации под котика.

Расселение ондатры начато в СССР с 1928 г., когда были выпущены привезенные из-за рубежа небольшие партии зверьков. Вскоре они сильно размножились, так как ондатра довольно плодовита: подобно большинству полевок. На юге ондатра приносит по 2—3 помета, на севере обычно только один; среднее число детенышей в помете 7—8, а максимальное 16. Молодые самки ранних пометов при благополучных условиях приносят приплод в первое же лето своей жизни. Дальнейшее расселение ондатры шло естественным путем и посредством доставки производителей, отловленных на местах первых выпусков, в отдаленные районы с обилием водоемов, богатых прибрежной и погруженной растительностью. Всего было расселено более 200 тыс. особей, из которых только 1650 импортных. В настоящее время ареал ондатры в СССР значительно больше по площади, чем на ее родине в Северной Америке, где она является важнейшим объектом пушного промысла (в США и Канаде). Выход шкурок ондатры в этих странах колеблется от 12—16 млн. и до 20 млн. штук. В СССР начиная с 1935 г. заготовки тоже исчисляются миллионами штук, хотя далеко не все области страны оказались для ондатры достаточно благоприятными. Наиболее крупные популяции сформировались в дельтах южных рек (Сыр-Дарья, Или, Аму-Дарья) и в густо покрытой озерами степной и лесостепной зоне Западно-Сибирской низменности. Во многих районах ондатра стала наиболее важным промысловым видом и обеспечила большую устойчивость бюджета охотников-промысловиков, прежде нередко страдавших от недостатка средств в годы «неурожаев» белки.

В районах с высокой плотностью населения ондатры у нас созданы крупные государственные промысловые хозяйства. Тридцатилетний опыт разведения ондатры в нашей стране показал, что этот вид, занявший экологическую нишу, не используемую отечественными видами, оказался очень ценным новым членом фауны. Он не приносит вреда рыбному и сельскому хозяйству, но мстами портит земляные ирригационные сооружения, с чем можно успешно бороться.

Акклиматизация *енотовидной собаки* оказалась успешной, и вид у нас широко расселился, а в последние годы проник на запад, даже до Чехословакии, ФРГ, где его появление встретили с вполне обоснованной тревогой,

так как к этому времени выяснилось, что в районах преобладания спортивной охоты «енотовидка» показала себя как злейший враг пернатой дичи, разоряющий гнезда уток, гусей, куропаток, фазанов, тетеревов, рябчиков и др. Кроме того, ее появление активизировало природные очаги бешенства (основными носителями его вируса служат дикие виды семейства собак). Вместе с тем во многих областях средней полосы европейской части число добываемых за сезон шкурок енотовидной собаки нередко превышает число лисьих по суммарной ценности и занимает в заготовке первое место.

На Дальнем Востоке, в Сибири и в европейской части Союза уже идет промысел недавно акклиматизированной *норки* (*Mustela vison*), более ценной и крупной, чем *европейская норка* (*Mustela lutreola*). К сожалению, в районах, расположенных к западу от Урала, американская норка быстро уничтожает европейскую, что необходимо остановить, усилив отлов вселенца. Другое дело в азиатской части страны, где экологически близкие виды отсутствуют и появление нового представителя семейства куниц обогащает фауну пушногопромысловых видов, не нанося значительного ущерба местным формам.

В Азербайджане, Киргизии и Белоруссии успешно акклиматизирован *американский енот* (*Prociop lotor*), но экономические результаты этого мероприятия еще неясны.

Опыты вольного разведения нутрий даже на юге Средней Азии и в Закавказье кончились неудачей, так как эти крупные грызуны, как уже было отмечено выше, не переносят зимовки на замерзающих водоемах. Все же нутрия сохранила свое значение как объект клеточного и полувольного разведения.

С большим успехом осуществлены работы по восстановлению численности и расселению *речного бобра*. Это вид, находившийся у нас в предреволюционные годы под угрозой полной гибели, в советский период был спасен благодаря тщательной охране в специально созданных заповедниках — Березинском, Воронежском, Кондо-Сосьвинском. Из заповедников небольшие партии производителей были доставлены на водоемы других охраняемых территорий — в Лапландский, Хоперский, Печоро-Илычский, Окский и другие заповедники, где бобры были полностью уничтожены еще много десятилетий тому назад, и которые в свою очередь послужили очагами для дальнейшего естественного и искусственного расселения этих ценных животных. К настоящему времени поголовье бобров и районы, занятые ими, увеличились в сотни раз; местами уже разрешен отлов их на шкурку. В южных районах Сибири и в Казахстане был акклиматизирован *заяц-русак*; на Урале и в европейской части СССР были проведены успешные опыты по акклиматизации *марала* и *пятнистого оленя*; хорошо идет восстановление поголовья зубров, вывезенных из Беловежской пуши в Приокско-Террасный, Кавказский и другие заповедники.

Крайне успешно прошло восстановление *лося* и степной антилопы *сайги*. Длительный запрет охоты на этих копытных дал им возможность не только сильно увеличить численность, но и вновь в ходе естественного расселения занять участки ареала, когда-то совершенно опустошенные. Сайга еще в 20-х годах считалась одним из редчайших зверей нашей фауны; небольшие стада ее уцелели только в самых безлюдных районах полупустынь северо-западного побережья Каспия и Центрального Казахстана. К 1964 г. сайгаков только в этой республике было уже более 2,5 млн. голов. Лоси заняли всю лесную область страны, начали вселяться в лесотундру и лесостепь, а на юг вновь проникали в леса предгорий Кавказа, где были выбиты полностью уже к началу XVIII в.

Важнейшими промысловыми зверями СССР, добываемыми главным образом ради мяса и кожи, являются *кабан* (дающий, кроме того, ценную щетину), *сибирская косуля*, *лось* и *северный олень* (последний представляет исключение из всех оленей — имеет хороший, очень теплый мех). Что касается прочих наших копытных, то они имеют лишь местное значение, хотя

некоторые, например *снежный баран* (*Ovis pivicola*) на северо-востоке Сибири и *архар* (*Ovis ampon*) на Памире,— довольно важное.

Наконец, нужно отметить, что неоднократно поднимался вопрос об одомашнении *лося* как мясного (он вдвое более плодovit, чем корова, так как лосиха нормально приносит пару лосят), а главное, тяглогового животного, что имело бы большое значение в освоении тайги. Лось легко приручается, но плохо выживает в неволе, что, по-видимому, зависит от неправильного пищевого режима. Установить этот режим — очередная задача.

В целях сохранения промысловых зверей и увеличения их численности, что связано с рационализацией охотничьего дела вообще, государство принимает ряд мер: устанавливает сроки охоты, чем предотвращает добычу зверей в период размножения, в то время, как мех у пушных видов не вполне «выкунил» и шкуры малоценны; запрещает ряд способов добычи, при которых искалеченный зверь часто уходит, пропадая даром; организует охотничьи хозяйства, в которых наряду с другими мероприятиями бонифицирует охотничьи угодья; организует заказники, где запрещается всякая охота или только на определенные виды или на определенные сроки, чтобы дать всей промысловой фауне или отдельным животным размножиться; принимает меры к обогащению местной фауны новыми, более ценными формами путем их акклиматизации; наконец, организует заповедники, которые в СССР рассматриваются не только как «заповедники» в буквальном смысле, но и как своеобразные, вынесенные в природу лаборатории, где ставятся опыты и изучается жизнь животных в целях реконструкции биоценоза в соответствии с интересами нашего социалистического хозяйства.

Особое место занимает *зверобойный промысел*, т. е. добыча *тюленей* (дают кожи и жир) и *китообразных* (ради жира, отчасти кожи и мяса). Все наши тюлени — промысловые животные, но наибольшее значение имеют *гренландский тюлень*, или *кожа* (*Histiophoca groenlandica*), *обыкновенный тюлень* (*Phoca vitulina*) и *обыкновенная нерпа* (*Phoca hispida*) — на европейском Севере, *каспийский тюлень* (*Phoca caspica*) — на одноименном море и местные формы *обыкновенного тюленя* и *обыкновенной нерпы* — на Дальнем Востоке, где зверобойный промысел начинает особенно сильно развиваться.

Что касается китообразных, то из них наибольшее значение имеет *белуха*, дающая высокосортный жир, идущий на смазку самых тонких приборов, и превосходную кожу, которая обладает способностью не мерзнуть при самых жестоких морозах, что очень ценно на севере, где из нее изготавливают сбрую. За послереволюционные годы развился промысел *дельфинов* на Черном море. Особенное развитие в советское время получил промысел крупных *усатых китов* и *кашалотов*. Созданы специальные флотилии, состоящие из плавучего завода по переработке туш — так называемой китобойной матки — и мелких быстроходных китобойных судов, вооруженных гарпунными пушками. Добыча китов ведется в Антарктике и морях Дальнего Востока.

**Вредные млекопитающие.** Уже из приведенных выше примеров можно было сделать вывод, что вопрос о разделении млекопитающих на вредных и полезных далеко не прост. *Заяц-русак* — ценный объект спортивной охоты как у нас в европейской части СССР, так и в странах Западной Европы — служит переносчиком возбудителей бруцеллеза и туляремии, прокормителем множества пастбищных клещей, попадающих затем на скот и заражающих коров и лошадей опасными болезнями. Кроме того, в мало-снежные зимы *русак* гложет в садах кору и обстригают ветви плодовых деревьев, сильно повреждают виноградные лозы и молодые лесные посадки. *Песец*, ценнейший пушной вид Крайнего Севера страны, во время своих миграций заражает ездовых собак, а проникая зимой в тайгу губит и промысловых лаек, без которых невозможно охотиться на белку, соболя, куницу. *Кабан* — отличная дичь, приносит пользу даже тем, что, перекапывая почву в лесу в поисках корневищ и земляных червей, улучшает условия про-

растания семян ценных лесных пород и развитие молодой поросли. Но в некоторых местах кабаны сильно повреждают посевы зерновых, посадки картофеля, бахчевых культур, рвут рыбацьи сети, выбирая из них пойманную рыбу, и т. п.

Есть лишь несколько бесспорно крайне вредных видов, заслуживающих полного уничтожения.

На первом месте нужно поставить *грызунов-синантропов*, приспособившихся жить рядом с человеком, расселяющихся следом за ним и приносящих огромный многосторонний вред. Вред *серых* и *черных крыс* наиболее остро ощущается на товарных складах, холодильниках, бойнях, на птице- и свинофермах. Крысы не столько съедают, сколько портят и загрязняют съестные продукты, фураж; уничтожают яйца, цыплят и утят, нападают на кроликов, голубей, поросят и откормленных взрослых свиней, портят постройки, прогрызая ходы в полу и стенах, повреждают изоляцию электропроводов и вызывают пожары, разносят эктопаразитов (мелких клещиков и блох, в том числе способных сохранять и передавать при укусах бациллы чумы); рассеивают возбудителей множества болезней человека и домашних животных. Вредная деятельность *домовых мышей* также очень велика и многообразна. В степных областях мыши наносят большой урон урожаю зерновых и масличных культур, в домах портят хлеб, книги, одежду, обувь, стены, построенные из легкого материала, а при осенних миграциях приносят из степи в поселки возбудителей туляремии, чумы и других инфекций.

*Волк* — наиболее вредный и опасный из хищников нашей страны. В населенных местах большую часть года волки питаются почти исключительно за счет домашних животных, нападая на коров, лошадей, северных оленей, овец, коз, собак и домашних гусей. В более глухих районах они истребляют оленей, косуль, молодняк диких свиней, взрослых сайгаков, джейранов, зайцев, лисиц, песцов, ценную пернатую дичь, хотя при обилии полевых охотно питаются и этими мелкими зверюшками. Нападения волков очень затрудняют пастьбу оленей, овец; уничтожая ценных охотничьих собак, они срывают промысел. Борьба с волком очень трудно, в частности, из-за высокой подвижности стай зимой (переходы их за одну ночь достигают 25—70 км). Опасность этого хищника для людей обычно несколько преувеличивают, но, помимо нападения бешеных волков, были установлены случаи пожирания детей и подростков, захваченных врасплох в лесу при поисках грибов или по дороге в школу. Несмотря на выдачу премий, организацию особых бригад охотников-волчатников, применение отравленных приманок и т. п., до сих пор полностью разрешить «волчий вопрос» не удалось. В последнее десятилетие в условиях открытых ландшафтов волков успешно истребляют с самолетов и аэросаней.

В таежных областях в некоторые годы опасны для людей и *бурые медведи*, причиняющие также существенный вред животноводству, полеводству (уничтожают посевы овса, кукурузы близ леса), виноградарству и пчеловодству. Но в отношении этого вида, так же как *рыси*, *леопарда*, можно ставить вопрос только о регулировании численности, а не о полном истреблении.

*Тигр* в СССР стал настолько редким и представляет такую ценность, как объект зооэкспорта, что охота на него (равно как и на белого медведя) полностью запрещена.

Из морских млекопитающих чрезвычайно *вредна косатка* (*Orca orca*) — небольшой зубатый кит, уничтожающий много котиков, тюленей, иногда стаями нападающий даже на гигантских китов. Косатку надо истреблять всеми средствами.

Большинство важнейших вредителей полеводства, огородничества и отчасти садоводства относятся к подсемейству *Microtinae*. В практике защиты растений от вредителей этих зверюшек вместе с хомячками нередко объединяют в сборную группу «мышевидные грызуны». В нее входят *обыкновенная полевка* (*Microtus arvalis*) — массовый вид, населяющий по-

ля и луга; сменяющая его в сухих степях *общественная полевка* (*Microtus socialis*); широко распространенная в Сибири *узкочерепная полевка* [*Microtus (Stenocranius) gregalis*]; *степная пеструшка* (*Lagurus lagurus*), свойственная степям юго-востока европейской части СССР, Казахстана и Сибири. Из мышей, кроме уже упоминавшейся домово́й, сильно вредит посевам *полевая мышь* (*Apodemus agrarius*), а местами *мышь-малютка* (*Microtus minutus*) и *лесные мыши* (*Apodemus silvaticus* и *A. flavicollis*).

Роль млекопитающих как вредителей оценивается в трех направлениях: вредители сельскохозяйственных культур и складов, вредители животноводства и переносчики заразных болезней.

К важнейшим вредителям сельскохозяйственных культур относятся различные мышевидные грызуны: *крысы, домовая и полевая мыши* (*Apodemus agrarius*), *степная пеструшка* (*Lagurus lagurus*), *обыкновенная полевка* (*Microtus arvalis*), *общественная полевка* (*Microtus socialis*), *хомяки* и многие *суслики* — *малый, крапчатый, краснощекий*. Размножаясь в благоприятные для них годы в огромном количестве, эти зверьки приносят колоссальный вред, порой носящий катастрофический характер. Так в 1894—1895 гг. «мышинное нашествие» разразилось на огромной территории европейской России и Сибири. Мыши уничтожали все съестное, домашнюю утварь, обувь, одежду, истребляли сложенные в скирды солому и хлеб, а к весне, перебравшись в поле, начали поедать колосившийся хлеб, который вскоре оказался без колосьев — остались лишь пустые торчащие стебли. Вся земля была изборождена тропками между норами, которые были набиты хлебными зёрнами. Другое подобное же массовое размножение мышевидных было в 1914 г. в Киевской губернии, где они размножились настолько, что это приняло характер настоящего бедствия: уже с ранней весны грызуны начали уничтожать травянистую зелень озимых хлебов, и к началу мая половина озимых была уничтожена. В 1915 г. *желтогорлая мышь* (*Apodemus flavicollis*) уничтожила в районе Закатал (Закавказье) около 80% урожая зерновых хлебов, так что во многих местах уборка совсем не производилась. В 1922 г. в Сибири было повреждено сусликами около 950 тыс., а мышами — свыше 50 тыс. га. В том же году на Кавказе сусликами было занято около 2,5 млн. га хлебов, а в следующем году в Волжском крае — около 3,5 млн. га.

Массовые размножения полевок известны со времен глубокой древности и в народе пользуются названием «мышинная напасть». Нередко в такие годы грызуны уничтожают не только хлеба, но и подножный корм скота, стога и широко рассеивают возбудителей заразных болезней. Из сусликов особенно вредны *малый* (*Citellus pygmaeus*), *крапчатый* и *краснощекий*.

Грызуны вредят самым различным сельскохозяйственным культурам на всех стадиях их развития. Ранней весной *полевки, суслики, песчанки* подстригают молодые всходы. Позже такие виды, как *хомяк*, скусывают колосья. Поселяясь в скирдах, *мыши* и *полевки* поедают семена.

Посевам пшеницы, технических культур и хлопка в Средней Азии большой урон наносят *краснохвостые песчанки*. На бахчах, растаскивая высаженные семена арбузов, дынь и тыкв, вредят *тушканчики*. В садах ряда районов Юга заметный вред может наносить *соня-полчок*.

Заметный вред наносят грызуны и лесному хозяйству, особенно при посадках леса; в отдельные годы до половины высаженных желудей растаскивают *желтогорлые мыши*. Огромный урон наносит саксауловым лесам *большая песчанка* (*Rhombomys opimus*), срезая молодые побеги этого драгоценного дерева пустыни.

Вред *крыс* наиболее остро ощущается на товарных складах и зернохранилищах, где убытки, причиняемые ими, исчисляются миллионами рублей ежегодно.

В СССР проводится широкая борьба с вредными грызунами. В борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур большое значение имеет высокая агротехника. Прежде всего здесь играет роль глубокая зяблевая

вспашка, разрушающая норы, особенно таких вредителей, как *полевки*. Не меньшее значение имеет обработка черного пара, распашка межей и соответствующее чередование культур, поскольку на пропашных культурах грызуны не могут найти себе убежищ. Важно также вести борьбу с сорняками, своевременно и чисто убирать хлеб. Однако одних этих мероприятий недостаточно, и в нашей стране ежегодно проводится истребление грызунов на сотнях тысяч гектаров при помощи различных химических и механических методов. Важнейшим условием рентабельности работ по истреблению грызунов следует считать борьбу с вредителями в периоды их низкой численности на небольших по площади участках, где они обитают; это позволяет предупредить их массовое размножение.

Огромную помощь человеку в его борьбе с мышевидными грызунами и сусликами оказывают различные хищные птицы, а также хорьки, ласки и горностаи. Поэтому неоднократно поднимался вопрос о том, чтобы в местах, зараженных сусликами, временно прекратить добычу белого хоря, и в настоящее время охота на него в районах наибольшей вредности сусликов у нас запрещена.

Многие болезни диких млекопитающих (так называемые *зоонозы*) опасны для человека или для его домашних животных, а ряд заболеваний — и для человека, и для домашних животных одновременно (например, бешенство, сибирская язва и др.). Очаги зоонозов длительное время существуют в природе независимо от присутствия или отсутствия людей. Последние заболевают, соприкасаясь тем или иным путем с зараженными животными или с загрязненной выделениями водой, пищей и т. п. Некоторые инфекции от больных млекопитающих передают человеку кровососущие членистоногие (клещи, блохи, двукрылые). Такой путь заражения называют *трансмиссивным*. Известны десятки зоонозов, опасных для человека; с каждым годом число их увеличивается, так как новые приемы исследования дают возможность точно устанавливать возбудителей болезней, проходивших под другими диагнозами или совсем не известных. В СССР существуют природные очаги чумы, туляремии, клещевого энцефалита, бешенства, геморрагических лихорадок, клещевого риккетсиоза и рекурренса, разных форм лептоспирозов, эризипелоида, листериоза, кожного лейшманиоза и ряда других. Работами академика Е. Н. Павловского и его школы показано, что в местах, где имеются условия для непрерывного сохранения возбудителей зоонозов, существуют природные очаги. В них всегда есть: 1) возбудитель болезни и 2) микробоносители (млекопитающие), а во многих случаях, кроме того, и переносчики из беспозвоночных.

Зоологи в содружестве с бактериологами, вирусологами, паразитологами и эпидемиологами, исследуя природные очаги, находят средства подавления микробоносителей, переносчиков и рациональные меры охраны людей от заражения. В ряде случаев основную роль играет массовое применение специфической вакцинации людей (например, противотуляремийной, противочумной), в других — радикальное оздоровление самих очагов, их полная ликвидация. Так, чума, которая ранее ежегодно уносила в России тысячи жизней, практически ликвидирована в нашей стране как болезнь человека. Возбудитель чумы — *Pasterella pestis*. Переносчики — некоторые виды блох, паразитирующих на грызунах. Микробоносители — многие виды млекопитающих, но главную роль из них играют крысы — *пасюк*, *черная*, *песчанки* — *полуденная*, *большая*, *сурки* и *суслики* — *малый* и *желтый*.

*Туляремия* — болезнь, не так давно вызывавшая эпидемические вспышки в сельских местностях, охватывавшие до 80—95% населения. Сейчас благодаря созданию советскими врачами отличной живой вакцины заболеваемость людей в некоторых областях страны уже полностью ликвидирована. Но полное оздоровление туляремийных обширных очагов — дело очень трудное. Возбудитель туляремии — бактерия *Francisella tularensis* — советскими учеными был выделен от 56 видов диких млекопитающих,

обнаружен в природе у 17 видов иксодовых клещей, 16 видов двукрылых, 16 видов блох и 5 видов гамазовых клещей. В организме основных хранителей возбудителя — пастбищных клещей, сосавших в стадии личинки кровь больных зверьков, при метаморфозе количество туляремийных бактерий увеличивается в 1000—10 000 раз и может достигнуть 10 млрд. микробных клеток. Половозрелые клещи *Dermacentor marginatus* способны сохранять возбудителя туляремии 710 дней без изменения его биологических свойств и вирулентности. Таким образом, недостаточно уничтожить грызунов, нужно в каждом очаге истребить и всех пастбищных клещей. Многие трудности предстоят и в деле оздоровления очагов клещевого энцефалита. Его вирус не только длительно сохраняется в организме пастбищных клещей, но и передается самками трансвариально их потомству.

Крысы фигурируют в списках микробоносителей большинства зоонозов, а некоторые болезни существуют в природе почти исключительно за счет крыс и их паразитов. Такова чума почти во всех тропических очагах мира. Из тропических очагов на кораблях чума с крысами завозится время от времени в разные портовые города мира и вызывает там эпидемии. Из-за этого приходится содержать целую сеть портовых и городских противочумных наблюдательных станций. Крысиный риккетсиоз, болезнь Вейля и содоку — инфекции-космополиты — связаны только с крысами и мышами. Крысы обитают всюду — и в служебных, и в транспортных помещениях, и дома; борьба с ними крайне важна.

# СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОРГАНИЗАЦИИ ХОРДОВЫХ

**Задачи сравнительной анатомии.** Данные сравнительной анатомии вместе с данными палеонтологии и эмбриологии являются основными доказательствами эволюции. Описательная анатомия изучает организм по отдельным составным частям, системам органов и органам, что дает ей возможность анализировать, как в организме слагаются все жизненные отправления. Анализ — разложение сложного явления на части — такова задача описательной анатомии. Сравнительная анатомия при изучении организации животных пользуется методом сопоставления систем органов. Сравнительное изучение организации ряда животных позволяет установить черты сходства в одних признаках и различия — в других. Возникает вопрос о причинах, обуславливающих это сходство и различие; отсюда возникает необходимость от анализа перейти к синтетическому обобщению. Таким образом, в отличие от описательной анатомии сравнительная анатомия пользуется анализом лишь как средством для установления общих закономерностей, вытекающих из метода сравнения. Понятия гомологии, единства плана строения и единства происхождения являются первыми основными синтетическими обобщениями сравнительной анатомии (см. филогенез животного мира и его закономерности).

Сравнительная анатомия вместе со сравнительной эмбриологией и палеонтологией сливаются в единую науку — *эволюционную морфологию*.

Эволюционная морфология ставит своей целью: 1) установить высоту организации исследуемого животного и место его в эволюционном ряду, 2) разобрать родственные взаимоотношения между многообразными формами животного мира, 3) наметить пути их происхождения в историческом прошлом, 4) реконструировать промежуточные формы, не сохранившиеся в современной фауне и 5) установить общие закономерности эволюционного процесса.

Сравнительное изучение организации животных показывает, что в течение эволюционного процесса развитие шло по пути *дифференциации*, т. е. последовательного расчленения вначале однородных органов на отдельные составные части, которые в силу различного положения, различных связей и функций приобретают различное строение. Морфологическое расчленение всегда связано с разделением труда, при котором отдельные части органа начинают выполнять самостоятельные функции, и орган из простого становится сложным. Таким образом процесс дифференциации ведет к усложнению организации и к расчленению функций при усилении их действия. Хорошим примером дифференциации с разделением труда

может служить преобразование в ряду позвоночных животных простой пищеварительной трубки круглоротых в сложную пищеварительную систему с ее расчленением на ротовую полость с железами, глотку с дыхательными органами и железами внутренней секреции, пищевод, желудок, двенадцатиперстную кишку с пищеварительными железами—печенью и поджелудочной железой, тонкие и толстые кишки и т. д. (см. рис. 257). Как пример усложнения организации можно указать преобразование простого легочного мешка хвостатых амфибий в сложный губчатый орган млекопитающих (см. рис. 258). Одновременно с процессом дифференциации в организме происходит обратный процесс соподчинения органов, т. е. процесс *интеграции*: одностороннее развитие отдельных функций ведет к утере других жизненных функций и усиливает зависимость органов друг от друга. Особенно резко проявляется соподчинение частей организма сложной системой соотносительных изменений при процессе гистологической дифференровки клеток, когда отдельные клетки теряют свою самостоятельность и превращаются в разнородные ткани, составляющие тело организма как единую целостную систему.

Однако эволюционный процесс не состоит из механического суммирования прогрессивных явлений, не является последовательным усложнением организма вследствие постепенного совершенствования организации. Очень часто регрессивное развитие органа или даже полная редукция являются полезными приспособлениями организма к особым условиям существования. Усложнение организации в одном направлении и упрощение в другом, т. е. сочетание в едином процессе прогрессивных и регрессивных явлений — необходимое условие эволюционного развития.

Со сравнительноанатомической точки зрения организация хордовых может быть расчленена на следующие системы органов: 1) кожные покровы; 2) скелет; 3) мускулатура, 4) нервная система; 5) органы чувств; 6) пищеварительная система; 7) органы дыхания; 8) кровеносная система; 9) мочеполовая система; 10) органы внутренней секреции.

**Кожные покровы.** Кожные покровы позвоночных животных как система наружных органов, которая имеет непосредственную связь с окружающей средой, в первую очередь реагируют на изменения в условиях внешней среды. Поэтому кожа и ее производные у хордовых чрезвычайно разнообразны по строению и функциям.

В индивидуальном развитии первичный кожный покров — слой эктодермы — дает наружный слой кожи, т. е. *эпидермис* со всеми его производными (пигмент, органы чувств, железы и роговой слой). *Собственно кожа*, или *кориум*, — соединительнотканый слой кожных покровов — развивается за счет мезодермы от кожного листка миотома (см. рис. 13). Первичным строением кожи можно считать однослойный эпидермис и кориум, состоящий из неоформленной студенистой ткани. Такой кожный покров имеется у ланцетника и у зародышей позвоночных (рис. 244). У асцидий и сальп (подтип *Urochorda*) кожные покровы срастаются со стенкой тела в общий слой — мантию, а на поверхности тела выделяется особый, содержащий клетчатку покров — туника.

Уже начиная с круглоротых у всех первичноводных позвоночных, т. е. у бесчелюстных и у всех рыб (и даже частично у земноводных), строение кожи характеризуется следующими общими чертами: 1) эпидермис многослойный с большим количеством разнообразных слизистых и зернистых железистых клеток, функционирующих как одноклеточные железы; 2) кориум с плотными рядами коллагеновых и эластических волокон, располагающихся правильными чередующимися слоями — продольным и вертикальным.

У современных круглоротых (см. рис. 244) кожа голая и имеет много слизистых железистых клеток. Она лишена каких-либо костных образований и только в ротовой воронке имеет роговые зубы. У ископаемых бесчелюстных — щитковых (*Ostracodermi*) имелся панцирь из кожных костей, развившийся у них в связи с донным образом жизни (см. рис. 39, 40 и 41).

У рыб кожные покровы, помимо общих черт строения, отмеченных выше (многослойный эпидермис с разнообразными железистыми клетками и правильное расположение волокон в кориуме), характеризуются наличием различных костных чешуй. Наиболее древними (первичными) являются *плакоидные чешуи* акул. Плакоидная чешуя состоит из костной пластинки с полостью пульпы внутри и зубом из дентина, одетым эмалью (см. рис. 43), что указывает на генетическую связь с зубами всех позвоночных. Это — свидетельство общего происхождения всех позвоночных от акулородных предков с плакоидными чешуями. Изучение шлифов чешуй ископаемых рыб, а также эмбрионального развития чешуй современных костных рыб показывает, что зачатки плакоидных чешуй являются составной частью также и сложных ганоидных и космоидных чешуй.

В эволюции чешуй костных рыб (рис. 245) можно отметить 3 этапа: 1) усложнение костных чешуй путем сращения отдельных плакоидных чешуй и преобразования дентина в космин — *космоидные чешуи* кистеперых рыб, ископаемых двоякодышащих, а также *Asaphiodia* из панцирных рыб; 2) дальнейшее усложнение путем развития нового поверхностного слоя *ганоина* и глубокого слоя *изопедина* при преобразовании космоидной чешуи в *ганоидную* у современных костных ганоидов (Holostei), многоперых (Polypterus) и у ископаемых палеонисцид (Paleoniscoidea); 3) позднейшее упрощение костной чешуи путем редукции всех слоев, за исключением тонкого костного слоя у *циклоидных* и *ктеноидных* чешуй, как это имеет место у всех костистых рыб (Teleostei), современных двоякодышащих (Dipnoi) и ильной рыбы (*Amia* из Holostei).

Кожа современных а м ф и б и й имеет еще признаки водных позвоночных. Эпидермис, многослойный, слизистый, кориум с правильным расположением коллагеновых волокон. Однако в коже амфибий вместо разбросанных железистых клеток имеются большие мешковидные сложные железы, погруженные глубоко в кожу (рис. 244<sub>IV</sub>). У современных хвостатых (Caudata) и бесхвостых (Ecaudata) амфибий кожа голая; только у безногих червяк (Arota) имеются костные чешуйки, погруженные в особые мешочки в кожу. У ископаемых амфибий — стегоцефалов (Stegoccephalia) имелся сильно развитый костный панцирь кожного происхождения, образованный сросшимися костными чешуями (рис. 126, 128).

Кожные покровы рептилий, птиц и млекопитающих, несмотря на резкое различие по внешним признакам (чешуи, перья, волосы), характеризуются общими чертами строения, что является важным призна-

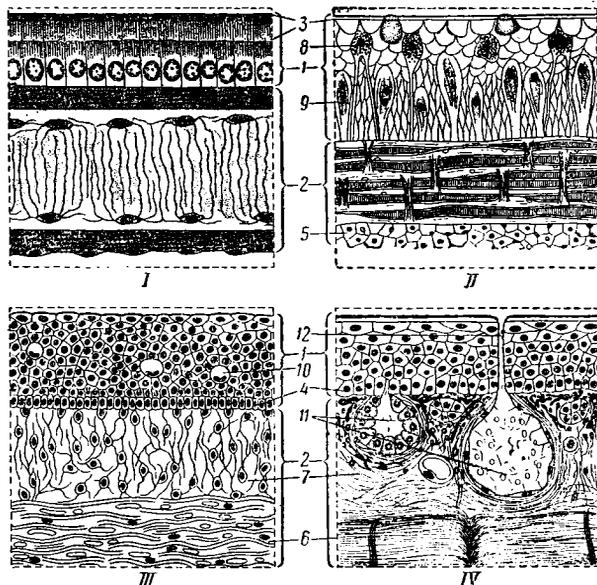


Рис. 244. Разрез через кожу хордовых (по Нилу и Рэнду). I — ланцетник; II — минога; III — акула; IV — лягушка:

1 — эпидермис, 2 — кориум, 3 — кутикула, 4 — роговый — мальпигиев, слой, 5 — подкожная соединительная ткань, 6 — плотная и 7 — рыхлая соединительная ткань, 8 — зернистые клетки, 9 — колбовидные клетки, 10 — слизистые клетки, 11 — слизистые железы, 12 — проток железы

ком для объединения всех трех классов высших животных в группу **амниот**. Слизистый эпидермис низших позвоночных замещается сухим роговым покровом, предохраняющим кожу амниот от высыхания. Это преобразование эпидермиса для первичных амниот явилось крайне важным приспособлением в процессе их эволюции, позволявшим им расселиться по суше, до тех пор лишенной фауны позвоночных животных, так как первичные наземные позвоночные — амфибии — были вынуждены жить во влажных местах по берегам пресноводных водоемов. Таким образом, превращение слизистого

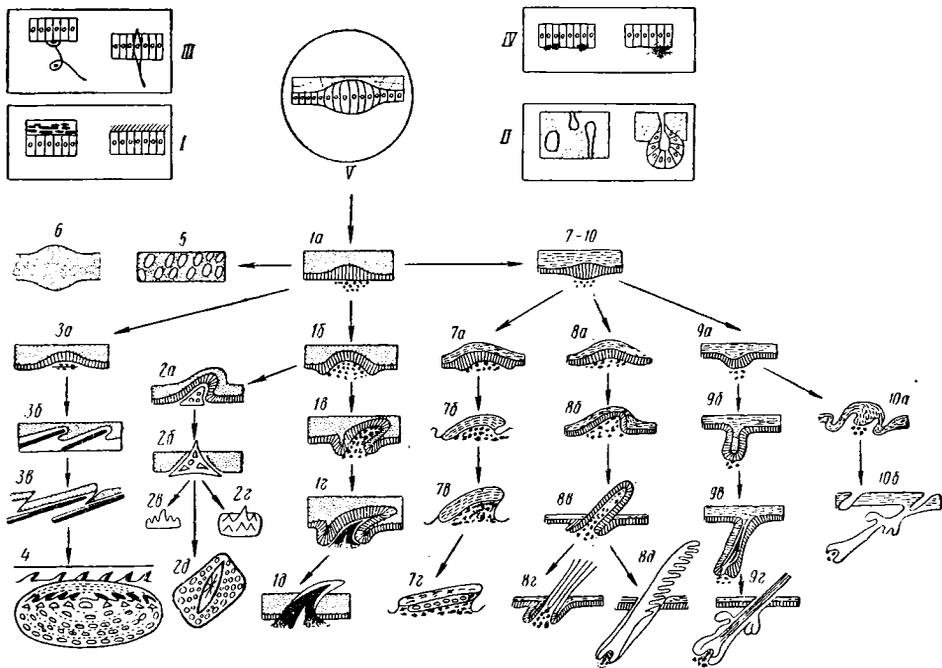


Рис. 245. Схема филогенетического развития чешуй, перьев и волос по данным эмбрионального развития (по Матвееву). I—V — типы функций кожных покровов (I — защитная, путем образования ресничек и кутикулы; II — секреторная, путем образования одноклеточных и многоклеточных желез, III — чувствительность, путем обособления первичных и вторичных чувствующих клеток; IV — окраска, путем дифференциации пигментных клеток; V — защитная функция кожи позвоночных животных, путем развития из общего зачатка):

1a—1d — ряд стадий дентинообразования у акуловых рыб при развитии плакондных чешуй с типичным эмалевым органом, 2a—2g — развитие костных зубчиков (2a—2b), спинных жучек и бляшек (2b—2g) в коже осетровых рыб с выпадением дентинообразования. 3a—3b — развитие циклоидных чешуй в коже костистых рыб при полной рудиментации эмалевого органа, 4 — схема ганглионной чешуи как пример комплекса многих генераций чешуй, 5 и 6 — замещение скелетообразующей функции кожи железистой функцией в коже рыб, 7—10 — общий зачаток роговых чешуй, перьев и волос у амниот, 7a—7g — стадии развития роговых чешуй у рептилий и птиц, 8a—8g — развитие пухового пера и 9d — развитие контурного пера, 9a—9g — стадии развития волоса при полной рудиментации соединительнотканного сосочка и прогрессивного развития эпидермального зачатка. 10a—10b — восстановление роговых чешуй в коже млекопитающих.

покрова в роговой явилось одним из важных факторов биологического прогресса, обусловившим расцвет рептилий в мезозойскую эру, а также расцвет птиц и млекопитающих, заменивших рептилий, в кайнозойскую эру. Ороговение происходит благодаря появлению в плазме эпидермиса зернышек рогового вещества — кератогиалина, элеидина, которые постепенно заполняют всю клетку, после чего она отмирает. Поэтому эпидермис делится на мальпигиев, или ростковый, слой с живыми клетками и роговой слой с отмирающими клетками (см. рис. 210). Кориум амниот состоит из сложного переплетения соединительнотканых волокон (коллагеновых и эластических).

Кожа рептилий, вследствие ороговения эпидермиса, лишена желез; остаются только железы специального назначения (бедренные поры

ящериц, мускусные железы крокодилов и т. д.). Для всех рептилий характерно развитие *роговых чешуй* разнообразного строения: простые бугорки, чешуи, плоские пластинки, стилевидные выросты (см. рис. 153). У некоторых пресмыкающихся (крокодилы, хамелеоны, гекконы) под роговой чешуей сохраняются костные пластинки. Изучение развития чешуй рептилий, а также изучение покровов ископаемых амфибий и рептилий позволяет сделать заключение о происхождении роговой чешуи рептилий из костной чешуи предков земноводных путем прогрессивного развития рогового слоя эпидермиса и редукции костной пластинки (рис. 245). Особый интерес представляет наружный костный панцирь черепах (см. рис. 151), развившийся из костного кожного панциря путем срастания его с внутренним скелетом. Кроме того, у рептилий на пальцах имеются настоящие роговые когти.

Кожа *п т и ц* очень близка по строению к коже рептилий; она также лишена желез (кроме копчиковой железы над хвостом), но значительно тоньше и подвижнее. Типичные роговые чешуи у птиц имеются лишь на ногах, на теле же развиваются *перья*, имеющие разнообразное строение и окраску. Строение чешуевидных перьев на крыльях пингвинов (вторично упрощенных в связи с приспособлением к нырянию под водой) и на ногах страусов, а также на голове археоптерикса позволяет сделать заключение о происхождении перьев из чешуевидных образований. Это вполне подтверждается эмбриональным развитием (рис. 166 и 245). Эмбриональный зачаток пера гомологичен зачатку роговой чешуи. Позже он превращается в пальцевидный вырост, эпидермальный чехлик которого на определенной стадии развития распадается на отдельные продольные стержни — бородки. Контурные перья развиваются сложнее благодаря неравномерному росту бородок.

Из других специфических производных кожи у птиц имеются: роговой *клюв* (различного строения в зависимости от характера пищи), *когти* на пальцах ног, а у некоторых птиц и на I пальце крыла (у археоптерикса на трех пальцах крыла) и, наконец, различные кожные выросты — *гребни*, *бородки*, *сережки* и т. д., играющие роль вторичных половых признаков.

Кожа *м л е к о п и т а ю щ и х* в отличие от других амниот богата различными кожными железами (рис. 210): *потовыми*, *сальными*, *млечными*, а также различными железами специального назначения, например: *копытными*, *мускусными*, *пахучие*, *околоанальные* и т. д. Все эти железы являются производными эпидермиса и лишь вторично глубоко погружены в кориум. Наличие желез в коже млекопитающих при отсутствии их у рептилий и птиц показывает, что предки млекопитающих произошли в процессе эволюции от очень древних рептилий, еще сохранивших общие признаки с ископаемыми земноводными. Млечные железы — типичные кожные железы, происшедшие от простых мешковидных трубчатых желез типа потовых (см. *Monotremata*) путем их сложного ветвления.

Совершенно своеобразными образованиями кожных покровов млекопитающих являются *волосы*. В отличие от роговых чешуй и перьев, волосы — чисто эпидермальные образования, и только в луковице волоса (см. рис. 212) имеется соединительнотканый сосочек. Присутствие роговых чешуй у некоторых млекопитающих (неполнозубые, выхухоль, бобр, нутрия и т. д.) одновременно с волосами показывает, что волосы развились самостоятельно между роговыми чешуями, лишь позднее заменив их. Поэтому вопрос о происхождении волос менее ясен, чем эволюция роговых чешуй и перьев. Эмбриональное развитие волос (рис. 245) дает возможность установить гомологию первичного зачатка волоса с зачатком чешуи. Это показывает, что волосы произошли из чешуевидных органов путем их изменения на ранних стадиях развития.

Помимо волос, производными кожи млекопитающих являются различные другие роговые образования: *когти*, *ногти*, *копыта* (рис. 211) и, наконец, *рога* полорогих.

**Скелет.** При сопоставлении сравнительноанатомического ряда современных хордовых животных намечаются следующие этапы в эволюции

скелета, подтверждаемые также и данными сравнительной эмбриологии. Первый этап — осевой скелет представлен спинной струной — хордой; такое строение встречается у ланцетника и личинок оболочников. Второй этап — сохраняется хорда, одетая вместе с центральной нервной системой плотным соединительнотканым футляром, не расчлененным на отдельные позвонки, кроме того, начинается образование отдельных хрящевых элементов; такое строение встречается у круглоротых и зародышей вышестоящих позвоночных. Третий этап — полный хрящевой скелет: позвоночник с ребрами и скелет парных конечностей (а если есть, и непарных плавников) и череп осевой и висцеральный. Такой скелет имеется у хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) и у зародышей вышестоящих групп на средних стадиях развития. Четвертый этап — начало появления костного скелета в виде наружного панциря из покровных окостенений кожного происхождения (*Chondrostei* и некоторые ископаемые хрящевые рыбы). Пятый этап — превращение хрящевого скелета в костный путем эндохондрального окостенения и соединения замещающих костей с покровными окостенениями в единый костный скелет. Такое состояние характеризует костных рыб и наземных позвоночных всех классов.

Палеонтологические данные не совпадают с этими этапами, установленными сравнительными анатомами и эмбриологами, так как ископаемые остатки даже самых древних позвоночных из группы *Agnatha* обладали уже костным скелетом, а не хрящевым. Позвоночные с хрящевым скелетом найдены лишь в более поздних отложениях, так как ископаемые остатки мягких частей организма очень редки. На этом основании многие палеонтологи держатся другой точки зрения на эволюцию скелета; они считают позвоночных, имеющих хрящевой скелет, деградировавшими формами, вторично утратившими костный скелет.

Осевой скелет туловища в течение эволюционного развития претерпевает ряд изменений в связи с дифференцировкой функции, которую несут разные отделы тела. Осевым стержнем скелета туловища является *спинная струна* (*chorda dorsalis*), которая у круглоротых (*Cyclostomata*), хрящевых ганоидов (*Chondrostei*) кистеперых (*Crossopterygii*) и двоякодышащих рыб (*Dipnoi*) сохраняется у взрослых форм. Из остальных позвоночных она имеется лишь у зародышей, а затем частично или полностью замещается хрящевыми или костными позвонками, которые составляют позвоночник, сохраняющий сегментальное строение у всех позвоночных животных и человека. Отдельный скелетный сегмент — типичный позвонок — состоит из *тела*, *верхних дуг*, образующих спинномозговой канал, и *нижних дуг*, образующих поперечные отростки для сочленения с ребрами в туловище или *гемальный канал* в хвостовом отделе. У всех рыб, имеющих хорду, тел позвонков нет, у остальных рыб тела позвонков четкообразно перешнуровывают хорду и имеют двояковогнутую (амфицельную) форму.

Позвоночник *хрящевых рыб*, как и всех других рыб, расчленяется на 2 отдела: передний — туловищный, несущий ребра, и задний — хвостовой, не имеющий ребер, но образующий внизу под хордой так называемый гемальный канал. Туловищный отдел несет функцию поддержания внутренних органов полости тела, хвостовой отдел — двигательную функцию (рис. 246<sub>1</sub>). Кроме типичных нижних ребер, у костных рыб, обладающих мощным наружным панцирем (*Polypterus*, *Crossopterygii*), развиваются еще и верхние ребра.

У *наземных позвоночных* в связи с переходом к передвижению по земле при помощи конечностей, а также в связи с развитием подвижного сочленения между черепом и позвоночником появляется обособление новых отделов в осевом скелете. У амфибий обособляется один шейный позвонок и один крестцовый (см. рис. 122 и 246). Кроме того, в связи с плечевым поясом появляется грудина (см. рис. 108). У всех *амниот* образуется замкнутая грудная клетка путем сочленения нижних отделов ребер

с грудиной. В связи с этим появляется новый, более активный тип дыхания благодаря развитию системы реберных мышц, поднимающих и опускающих грудную клетку, что является важным прогрессивным этапом в эволюции позвоночных. Таким образом, у амниот происходит явное обособление типичных для высших классов пяти отделов позвоночника: 1) шейно-

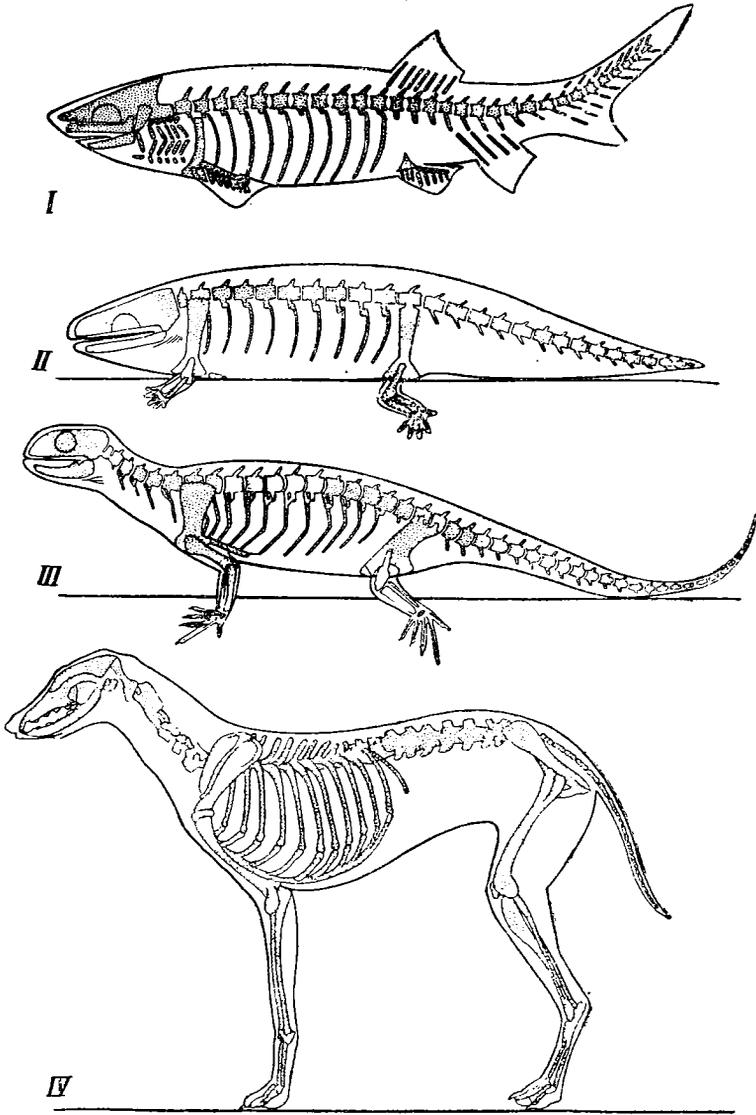


Рис. 246. Схемы строения скелета позвоночных. I — рыба; II — земноводное; III — пресмыкающееся; IV — млекопитающее (по Дружинину)

го — подвижного отдела с редуцированными ребрами; 2) грудного — с ребрами, соединенными на брюшной стороне с грудиной в грудную клетку; 3) поясничного — с длинными поперечными отростками и 4) крестцового — соединенного с поясом задних конечностей и 5) хвостового — с измененными позвонками, нередко имеющими гемальный канал (см. рис. 135, 167, 195 и 246<sub>III, IV</sub>).

Изменяется также и строение отдельных позвонков вследствие развития более совершенного способа сочленения их друг с другом. Между

амфицельными позвонками развивается межпозвоночный хрящ, обуславливающий типы тел позвонков: *амфицельные* — двояковогнутые (у стегоцефалов, безногих амфибий, гаттерий и гекконов), *процельные* — передневогнутые (бесхвостые амфибии и большинство рептилий), *опистоцельные* — задневогнутые (у некоторых хвостатых амфибий), *гетероцельные* — седлообразные (у птиц), *латицельные* — плоские с менисками (у млекопитающих). Кроме того, развиваются парные сочленовные отростки — зигапофизы.

У *п т и ц* позвоночник несет черты специализации их строения, приспособленного к полету. Шейный отдел позвоночника длинный и очень подвижный, в грудном отделе, наоборот, позвонки срастаются друг с другом. В крестцовой области появляется сложный крестец — *synsacrum* благодаря срастанию с тазовым поясом поясничных, крестцовых и частично хвостовых позвонков. Хвостовой отдел укорочен (см. рис. 167).

У *м л е к о п и т а ю щ и х* позвоночник характеризуется постоянным числом шейных позвонков (7) и менее постоянным числом позвонков в остальных отделах. В среднем имеется: 13 грудных, 6 поясничных, 4 крестцовых и различное число хвостовых.

Н е п а р н ы е п л а в н и к и встречаются у водных хордовых: у ланцетника, круглоротых, рыб и водных хвостатых амфибий. Скелет и самостоятельная мускулатура плавника существуют только у круглоротых и рыб. У ланцетника и личинок рыб имеется сплошной непарный плавник, окаймляющий все туловище и хвост. У круглоротых и рыб появляются отдельные плавники. Скелет состоит из ряда хрящевых, или костных, лучей (*radialia*), принадлежащих внутреннему скелету, и наружного кожного скелета, который поддерживает плавниковую складку; он представлен либо эластиновыми лучами (акуловые), либо костными лучами — лепидотрихиями (костные рыбы).

Х в о с т о в о й п л а в н и к имеет различное строение в связи с разной функцией: у круглоротых он первично равнолопастной — *протоцеркальный* (см. рис. 27), у акуловых рыб (см. табл. I и рис. 44), а также у осетровых — неравнолопастной, *гетероцеркальный*, у двоякодышащих рыб — вторично равнолопастной, *дифицеркальный* и у костистых рыб — наружно равнолопастной, но внутри асимметричный — *гомоцеркальный* (см. рис. 54).

П а р н ы е п л а в н и к и, передние — грудные, и задние — брюшные, отличаются от непарных присутствием поясов конечностей (плечевого и тазового), лежащих в мускулатуре туловища. Скелет свободных плавников, так же как и непарных плавников, состоит из внутреннего скелета — радиальных лучей (*radialia*) и соответствующего кожного скелета (эластотрихий и лепидотрихий). В сравнительноанатомическом ряду рыб намечается два типа строения плавников: у некоторых рыб (хрящевые и костные ганоиды и костистые рыбы) наблюдается постепенное замещение внутренних основных (радиальных) лучей костными лучами кожного происхождения. У двоякодышащих и кистеперых рыб плавники особенного строения (см. рис. 75, 76, 125); у них сохраняются и дифференцируются элементы внутреннего скелета.

П р о и с х о ж д е н и е п л а в н и к о в. Как указывают строение плавников у современных низших бесчерепных (*Ascapia*) и бесчелюстных (*Agnatha*), а также данные палеонтологии и эмбрионального развития, непарные плавники более древнего образования, чем парные. Грудные и брюшные плавники впервые встречаются лишь у древнейших хрящевых рыб (*Chondrichthyes*). Существует несколько теорий происхождения парных плавников позвоночных животных. Одни авторы (начиная с К. Гегенбаура) производят парные плавники из жаберных дуг. Другие (А. Н. Северцов, А. Дорн, К. Рабль) — из сравнения строения парных плавников с непарными делают вывод о происхождении грудных и брюшных плавников из парных боковых складок по бокам туловища, сходных с непарным плавником ланцетника и личинки рыб. Сходство в строении скелета

из ряда плавниковых лучей (*radialia*), мускулатуры из ряда мускульных пучков и иннервации спинномозговыми нервами дает основание считать теорию боковых складок более вероятной.

У предков первичных черенных позвоночных, по-видимому, плавники были представлены общей плавниковой складкой непарного плавника и двумя парными боковыми плавниковыми складками, не имеющими еще своего скелета и мускулатуры (рис. 247). В дальнейшем в плавниковых складках появилась мускулатура в виде мускульных пучков от ряда миотомов и скелет в виде ряда сегментальных радиальных лучей. Общий непарный плавник заместился отдельными плавниками (спинными, анальным и хвостовым), а парная складка распалась на два парных плавника — грудной и брюшной. Возможно, что общей парной плавниковой складки не было. Такое состояние плавников найдено у древнейших ископаемых акул (*Cladoselache*). В эмбриональном развитии, как правило, также повторяется стадия общего непарного плавника и парных плавниковых складок грудных и брюшных плавников с сегментальными мускульными почками, растающими в них от миотомов.

Дальнейшая эволюция непарных плавников заключалась в концентрации скелетных лучей, так что они потеряли сегментальное расположение. В парных плавниках произошло срастание основных элементов плавниковых лучей (см. рис. 46). Так образовались базальные лучи плавников акулосых рыб, а также, по-видимому, и пояса конечностей. У костных рыб в грудных плавниках к первичному плечевому поясу присоединился ряд кожных костей (*cleithrum, clavícula, posttemporale*), соединивших плечевой пояс с черепом, а сам плавник принял вертикальное положение. В тазовом поясе остается только первичный скелет. У древних ископаемых кистеперых и двоякодышащих рыб существовал многолучевой плавник с хорошо развитым внутренним скелетом. У современных двоякодышащих плавник сильно видоизменился, превратившись в бисериальный архиптеригий.

Пятипалые конечности наземных позвоночных, несмотря на многообразную функцию, выполняемую ими у позвоночных разных классов, и на различную функцию у представителей разных отрядов в пределах одного класса, имеют чрезвычайно сходный общий план строения, указывающий на происхождение наземных позвоночных от общего предка. Передние и задние конечности наземных позвоночных дают наиболее яркий пример *гомологии* органов. Независимо от выполняемой функции (хождение, плавание, летание, рытье и т. д.) они имеют одинаковое строение, развиваются из сходных зачатков и имеют общее происхождение. Сопоставление передних и задних конечностей дает ясный пример *гомодинамии* органов, т. е. гомологии органов, серийно повторяющихся у одного и того же животного. Несмотря на различную функцию (у передних — подтягивание тела вперед, у задних — отталкивание тела), они имеют сходное строение. Кроме того, эволюция пятипалых конечностей в ряду наземных позвоночных дает превосходные примеры различных типов филогенетических преобразований органов: явления смены функций, расширения и суже-

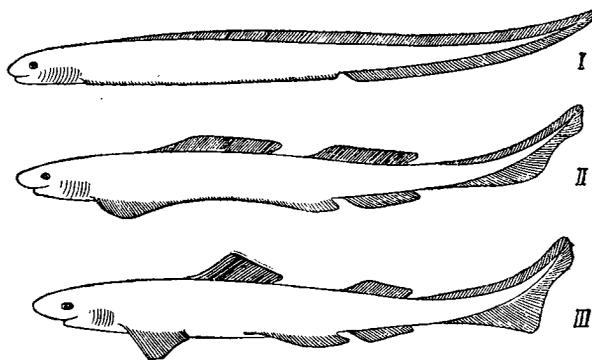


Рис. 247. Схема образования парных и непарных плавников (по Шмальгаузену)

ния функций, усиления и ослабления функций, замещения функций и т. д. (см. филогенез животного мира и его закономерности).

В основу строения конечностей наземных позвоночных может быть положена единая схема, общая как для передних, так и для задних конечностей (см. рис. 20).

Три основные кости плечевого пояса соответствуют трем элементам тазового пояса: лопатка (*scapula*) — подвздошной кости (*ilium*), кораконд (*coracoideum*) — седалищной (*ischium*), прокораконд (*procoracoideum*) — лобковой (*pubis*). Кроме того, на прокораконде в плечевом поясе часто сохраняется покровная кость — ключица (*clavicula*). Таким же образом плечевая кость (*humerus*) соответствует бедру (*femur*), две кости предплечья (*radius, ulna*) соответствуют двум костям голени (*tibia, fibula*). Далее, исходной схемой для кисти и стопы является формула с десятью костными или хрящевыми элементами в запястье (*carpus*) или предплюсне

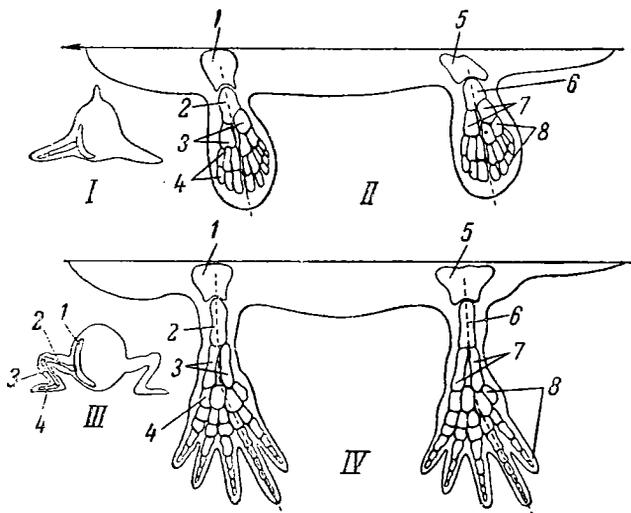


Рис. 248. Схема преобразования скелета плавника рыбообразного предка и скелет пятипалой конечности (по Гудричу). I и II — схема скелета ископаемого кистевого зауриптеруса; III и IV — схема конечности наземного позвоночного: 1 — плечевой пояс, 2 — плечо, 3 — предплечье, 4 — кисть, 5 — тазовый пояс, 6 — бедро, 7 — голень, 8 — стопа

(*tarsus*), располагаемыми в 3 ряда. Наконец, пять длинных костей пясти (*metacarpus*) соответствуют пяти костям плюсны (*metatarsus*), и далее идут уже фаланги отдельных пальцев.

Сравнительноанатомическое исследование конечностей амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих показывает весьма разнообразные преобразования этой исходной схемы в связи с различными изменениями функций конечностей отдельных групп четвероногих в зависимости от различных условий существования. Все эти преобразования могут быть сведены к явлениям сращения отдельных элементов друг с другом, к различной степени редукции боковых пальцев и прогрессивному росту остающихся.

Сравнительноэмбриологическое исследование развития конечностей, сопоставленное с палеонтологическими данными о строении конечностей древнейших земноводных (*Stegoccephalia*) и их предков, дает возможность восстановить следующую картину происхождения пятипалой конечности наземных позвоночных (см. рис. 248).

Предками наземных позвоночных были костные рыбы, занимавшие промежуточное положение между древними кистеперыми (*Crossopterygii*) и древними двоякодышащими рыбами (*Dipnoi*). Они имели многолучевые

парные плавники с сильно расчлененным скелетом, обладающим в основном одним базальным элементом. При помощи этих плавников они опирались на дно. Такие конечности имели древние ископаемые кистеперые *Sauripterus* и *Eusthenopteron* (см. рис. 125). Первичные наземные позвоночные, как это показали исследования А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена, имели не 5, а 7 пальцев. Эти пальцы вначале были соединены плавниковой складкой, а затем в связи с приспособлением к ползанию они постепенно вычленились. При выходе на сушу крайние пальцы редуцировались, и от них остались лишь рудименты в виде *рагеролех* (в передней конечности) и *раеһалух* (в задней конечности) сбоку от I пальца и *postminimus* сбоку от V пальца. Первая важная особенность при переходе к движению на суше заключается в том, что прочные соединения между скелетными элементами, имевшиеся у рыб, заместились у наземных форм подвижным сочленением между различными отделами конечности. Таким образом, конечность дифференцировалась в целую систему подвижно соединенных друг с другом рычагов взамен единого общего рычага в плавнике рыб (рис. 248). Вторая важная особенность при переходе к движению на суше заключается в приобретении конечностями прочной опоры в туловище. Это достигается сочленением тазового пояса с позвоночником (образование крестца) и прикреплением плечевого пояса к груди.

Череп появился у предков позвоночных в связи с прогрессивным развитием в переднем конце тела органов чувств (обоняния, зрения, слуха). Развитие органов чувств обусловило дифференцировку переднего конца нервной трубки в головной мозг. Дифференцировка в переднем отделе кишечной трубки рта и ротовой полости с ее органами и органов дыхания — жабр, связанных с глоткой, вызвала появление и дифференцировку висцерального скелета. Таким образом, эволюция двух отделов черепа: осевого черепа — *нейрокраниума* — и *висцерального* — шла вначале независимо друг от друга; лишь позже произошло их сочленение. Только у наземных позвоночных они образуют единый череп: свободной остается только подъязычная косточка. Это подтверждается данными эмбрионального развития.

Эволюция висцерального скелета шла в двух направлениях. У бесчелюстных (*Agnatha*) сохранились первично нерасчлененные жаберные дуги, лежащие снаружи от жаберных мешков. У современных круглоротых передние дужки редуцировались вследствие развития специальных губных хрящей, поддерживающих присасывательную воронку. У ископаемых щитковых (*Ostracodermi*) этих губных хрящей не было, но они имели более 10 жаберных мешков и костный наружный панцирь (см. рис. 39—41). Эволюция челюстноротых (*Gnathostomata*) характеризуется повышением интенсивности дыхания и питания. Жаберные дуги у них (см. рис. 45) расчленены с каждой стороны на подвижные 4 элемента, а передние 4 дуги утратили дыхательную функцию и превратились в челюстной аппарат с кусающими челюстями: передние две дужки — губные хрящи, третья — челюстная дуга (небноквадратный и меккелев хрящи), четвертая — подъязычная дуга (гиомандибулярный и гиоидный хрящи). В связи с различными типами захватывания пищи образовались разные типы сочленения челюстного аппарата с осевым черепом (рис. 249): 1) *амфистилия* — двойное сочленение с черепом небноквадратного хряща и третья сочленение через гиомандибулярный хрящ, который стал подвеском (древние акулы и костные ганоиды); 2) *гиостилия* — единственное сочленение через подвесок (высшие акулы и большинство костных рыб); 3) *аутостилия* — срастание небноквадратного хряща с черепом (химеры, двоякодышащие и все наземные позвоночные). При аутостилии подвесок (*hyomandibulare*) у рыб срастается с черепом, а у наземных позвоночных функция его меняется, и он сохраняется как слуховая косточка — *стремя* (*stapes*).

Вопрос о происхождении хрящевого *осевого черепа* связан со сложной проблемой метамерии головы. Как указывают данные сравнительной эмбриологии, *нейрокраниум* слагается из хордального отдела, развивающегося

по бокам хорды и сохраняющего в онтогенезе следы расчленения на отдельные сегменты — *парахордалии* и дополнительные хрящи, и прехордального отдела — *трабекул* с дополнительными хрящами, развивающимися впереди хорды самостоятельно. Трабекулы появляются у позвоночных, лишь начиная с рыб. К этим первичным элементам прирастают капсулы органов чувств (см. рис. 19). Происхождение *костного черепа* двояко. Сначала над хрящевым черепом развивается панцирь из покровных окостенений кожного происхождения. Подобные же покровные кости развиваются в ротовой полости на дне черепа на челюстях. Такое строение костного черепа имеется у осетровых рыб (*Chondrostei*): Вместе с этим начинается замещение хрящевого нейрокраниума рядом отдельных основных (эндохондральных) окостенений. В результате этих двух процессов образуется сложный костный череп из большого числа отдельных окостенений. Одновременно происходит окостенение и в висцеральном скелете.

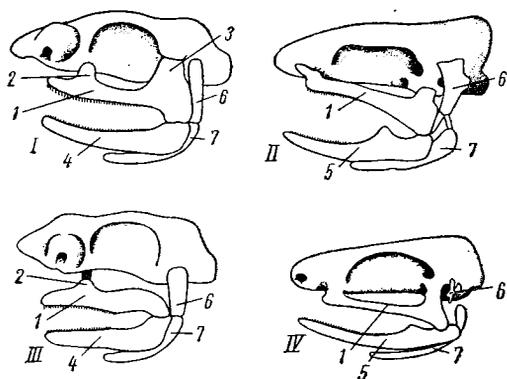


Рис. 249. Типы причленения висцеральных дуг к осевому черепу (по Шмальгаузену). I — амфиостильный череп акулы (*Heteranchus*); II — амфиостильный череп костного ганоида (*Amia*); III — гиостильный череп акулы; IV — аутоостильный череп наземного позвоночного (лягушка):

1 — небноквадратный хрящ, 2 — *processus palatopterygialis*, 3 — *processus oticus*, 4 — меккелев хрящ, 5 — нижняя челюсть, 6 — гиомандибуляре, 7 — гионд

Череп *костных рыб* очень сложен и разнообразен по строению, однако он может быть сведен к простой схеме (см. рис. 55). Первичный нейрокраниум складывается из окостенений мозговой коробки (*occipitalia* и *sphenoidea*), окостенений слуховой капсулы (*otica*) и обонятельного отдела (*ethmoidea*). К ним присоединяются сверху и сбоку покровные окостенения крыши черепа (*parietale*, *frontale*, *nasale* и др.), окостенение вокруг органов чувств (*orbitalia*, *jugael*, *buccalia*) и покровные окостенения дна черепа. В висцеральном скелете, помимо окостенений первичного челюстного и жаберного скелета, прибавляются покровные кости, связанные с зубами, а также вторичные челюсти (*maxillae* и *praemaxillae*) и, наконец, ряд покровных окостенений жаберной крышки (*opercularia*).

Череп *наземных позвоночных* характеризуется следующими общими чертами: 1) аутостилия и в связи с этим замена первичных верхних челюстей (*palatoquadratum*) вторичными (*maxillae* и *praemaxillae*) и превращение гиомандибулярного хряща в слуховую косточку; 2) образование внутренних ноздрей — хоан; 3) редукция жаберных дужек и превращение висцерального скелета в подъязычную кость; 4) образование подвижного сочленения с позвоночником.

Череп *ископаемых амфибий* — стегоцефалов (см. рис. 250 и 126) очень сходен с черепом древних кистеперых рыб, отсутствуют лишь кости жаберной крышки. Череп современных амфибий (см. рис. 106) вторично упрощен; он имеет много хряща и мало окостенений.

Череп *рептилий*, современных и ископаемых, разнообразны. Сравнительная морфология черепа ископаемых и современных рептилий дает чрезвычайно важный материал для решения вопроса о путях эволюции всех основных групп амниот, включая птиц и млекопитающих. Череп древнейших рептилий — котилозавров — имеет много общих черт с черепами стегоцефалов (рис. 250 II, III). Он характеризуется сохранением на мозговой

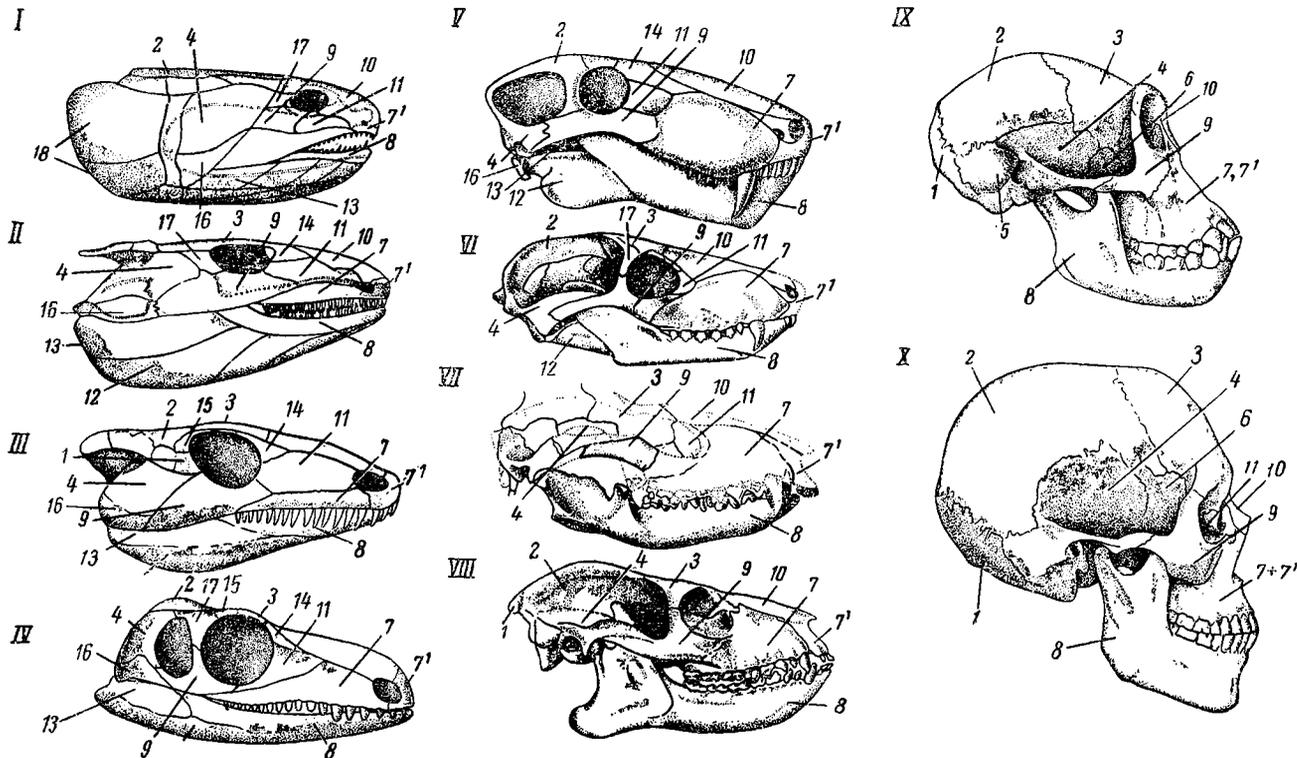


Рис. 250. Десять стадий эволюции черепа (по Грегори). I — кистеперая рыба (*Rhipidogon*) девонского периода; II — земноводное (*Palaeogyrinus*) нижнего каменноугольного периода; III — пресмыкающееся из котилозавров (*Seutoigia*) пермско-каменноугольного периода; IV — пресмыкающееся из тероморф (*Mucrotosaurus*) пермско-каменноугольного периода; V — пресмыкающееся из группы горноносий (*Scuipnognathus*) пермского периода; VI — пресмыкающееся из группы цинодонтов (*Ichtidopsis*) триасового периода; VII — примитивное сумчатое (*Eodelphis*) верхнемелового периода; VIII — примитивный примат (*Northarctus*) эоценовой эпохи; IX — современный антропоид (самка шимпанзе); X — современный человек:

Кости черепа: 1 — затылочная, 2 — теменная, 3 — лобная, 4 — чешуйчатая, 5 — носовидный отросток, 6 — крылоклиновидная, 7 — верхнечелюстная, 7' — межчелюстная, 8 — зубная, 9 — скуловая, 10 — носовая, 11 — слезная, 12 — угловая, 13 — надугловая, 14 — переднелобная, 15 — заднелобная, 16 — надугловая, 17 — задчелюстная, 18 — жаберная крышка

коробке сплошного панциря из покровных окостенений — *стегальный* тип черепа (см. рис. 137). Такой череп имеется у некоторых черепах (Chelonia).

Дальнейшая эволюция черепа шла в направлении постепенной редукции этого панциря, но различными путями: 1) путем образования задней височной впадины с единой своеобразной скуловой дугой (*jugale-squamosum*); сюда относится группа *анапсид* (Anapsida), в которую входят котилозавры и черепахи, а также группа *синапсид* (Synapsida), объединяющая зверозубых, плезиозавров и ихтиозавров; 2) путем образования двух височных впадин (см. рис. 137) и двух скуловых дуг — группа *диапсид* (Diapsida), объединяющая ящерогадов, псевдозухий, крокодилов, птеродактилей и динозавров, к этой же группе относятся и современные чешуйчатые (Squamata)

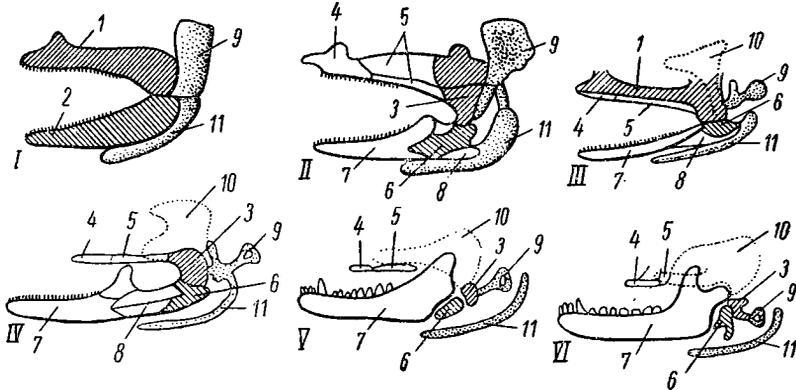


Рис. 251. Преобразование первых двух висцеральных дуг в ряду позвоночных (по Шмальгаузену). I — акула; II — костная рыба; III — амфибия; IV — рептилия; V — териодонт; VI — млекопитающее:

1 — небноквадратный хрящ, 2 — меккелев хрящ, 3 — квадратная кость — наковальня млекопитающих, 4 — небная кость, 5 — крыловидные кости, 6 — сочленовная кость — молоточек млекопитающих, 7 — зубная кость, 8 — угловая кость, 9 — гиомандибулярный хрящ — слуховая косточка, стремечко наземных позвоночных, 10 — чешуйчатая кость, 11 — гиоид

с одной верхней височной дугой. Некоторые авторы выделяют их в самостоятельную группу *парапсид* (Parapsida). От группы диапсид через редукцию верхней скуловой дуги и сохранение одной нижней дуги (*jugale, quadrato-jugale, quadratum*) выводят и череп птиц.

Таким образом, череп *птиц*, несмотря на специализацию строения в связи с приспособлением к полету (образование клюва, редукция зубов, срастание костей), сохраняет большое сходство с черепом высших рептилий. Наоборот, сопоставляя строение черепа млекопитающих с черепом ископаемых рептилий, можно сделать вывод об очень раннем ответвлении особой ветви зверозубых, среди которых надо искать предков млекопитающих.

Чрезвычайный интерес в черепе *млекопитающих* представляет своеобразное приращение к осевому черепу нижней челюсти, состоящей из одной зубной кости (*dentale*). С этим связано присутствие трех слуховых косточек (молоточка, наковальни и стремечка) вместо единого стремечка (*stapes*) у всех других наземных позвоночных. Рис. 251 дает картину постепенного преобразования всех элементов, составляющих челюстную и подъязычную дуги, начиная от хрящевых рыб и кончая млекопитающими, через амфибий, рептилий и териодонтов. В результате этого преобразования основная кость верхней челюсти (квадратная) превращается в наковальню (*quadratum-incus*), а основная кость нижней челюсти (сочленовная) превращается в молоточек (*articulare-malleus*).

**Мускулатура.** Мускулатура позвоночных животных делится на две основные группы: соматическую и висцеральную.

Соматическая мускулатура — всегда поперечнополосатая, произвольная, первично сегментальная и иннервируется двигательными (брюшными) корешками спинномозговых нервов в туловище и двигательными нервами в голове. Соматическая мускулатура образует основную мускулатуру тела животного. Развивается она из первичных мезодермальных сегментов — *сомитов* (см. рис. 12 и 13). У бесчерепных, круглоротых, рыб и частично у хвостатых амфибий соматическая мускулатура туловища сохраняет сегментальное строение и состоит из ряда *миотомов* (миомеров),

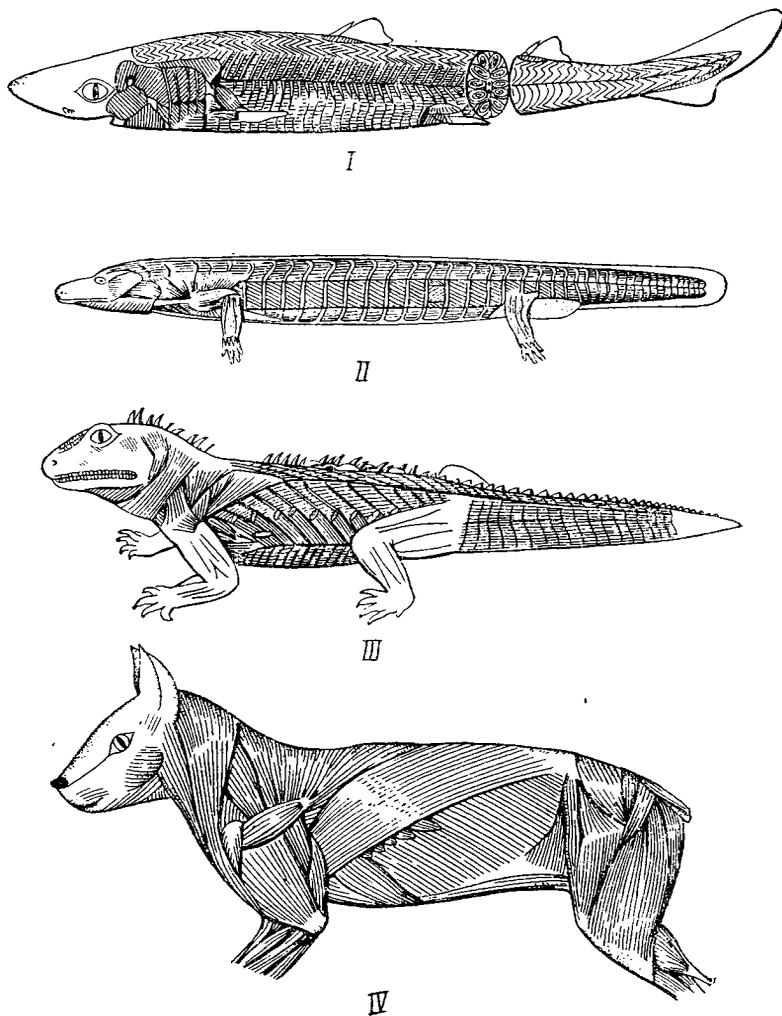


Рис. 252. Схемы наружной мускулатуры позвоночных (по Нилу и Рэнду). I — акула; II — амфибия; III — рептилия, IV — млекопитающее

образующих характерные Z-образно изогнутые поперечные ленты. У наземных позвоночных она дифференцируется в сложную систему мышц туловища, конечностей и частично головы.

Висцеральная мускулатура — первично гладкая, произвольная, не расчлененная на сегменты и иннервируется либо двигательными волокнами спинномозговых нервов, либо смешанными головными нервами. Висцеральная мускулатура образует мускулатуру внутренних органов — кишечной трубки, кровеносных сосудов и др. В голове к висцеральной мускулатуре относится жаберная и челюстная мускулатура как производная

глочной части кишечной трубки. При этом вся висцеральная мускулатура головы, развиваясь прогрессивно, превращается в поперечнополосатую произвольную мускулатуру, по строению не отличающуюся от соматической. Развивается висцеральная мускулатура из нерасчлененной на сегменты боковой пластинки (см. рис. 13), образующей стенки целомической полости.

*Туловищная мускулатура*, сохраняя у рыб еще правильное сегментальное строение в виде ряда миомеров, начинает уже и у них дифференцироваться на отдельные группы: *спинная* мускулатура (будущие длинные мышцы спины наземных позвоночных) и *боковая* мускулатура (будущая мускулатура живота). Кроме того, обособляется мускулатура

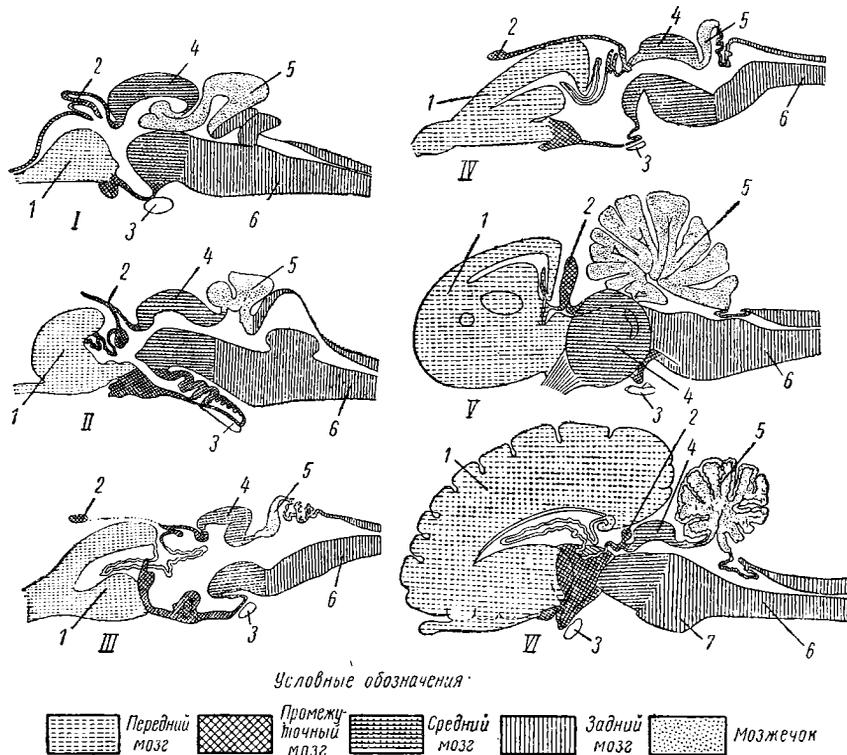


Рис. 253. Схематические продольные разрезы через головной мозг (по Гессе). I — костистая рыба; II — электрический скат; III — лягушка; IV — рептилия; V — птица; VI — млекопитающее:

1 — большие полушария, 2 — эпифиз, 3 — гипофиз, 4 — зрительные доли, 5 — мозжечок, 6 — продолговатый мозг, 7 — варолиев мост

плавников в парных конечностях: *дорзальная* группа (отводящие мышцы) и *вентральная* группа (приводящие к брюшной стенке тела). У наземных позвоночных, начиная от амфибий и кончая млекопитающими, процесс обособления отдельных групп мышц идет еще дальше. У них происходит срастание отдельных миотомов друг с другом, благодаря чему, начиная уже с бесхвостых амфибий, мускулатура теряет сегментальное строение. Соответственно делению тела на отделы мускулатура разделяется на *шейную*, *туловищную*, *хвостовую* и *мускулатуру конечностей* (рис. 252).

*Мускулатура головы* состоит главным образом из висцеральной мускулатуры. Соматическая при развитии черепа редуцируется, и от нее остаются только глазные мышцы, затылочная и подъязычная (поджаберная) мускулатура. Висцеральную мускулатуру головы составляют мышцы челюстного аппарата и жаберная мускулатура. Челюстная у всех

позвоночных сохраняется и дифференцируется постепенно от класса к классу в сложную систему *жевательных* и *лицевых* мышц. *Жаберная* мускулатура у наземных позвоночных вместе с жабрами редуцируется. *Подъязычная* мускулатура, наоборот, вместе с прогрессивным развитием языка развивается и усложняется.

Начиная с рептилий происходит постепенное обособление *подкожной* мускулатуры, достигающей мощного развития у млекопитающих. У млекопитающих появляется мускульная грудобрюшная преграда — *диафрагма*.

**Нервная система.** Центральная нервная система в эмбриональном развитии обособляется на дорзальной стороне зародыша (см. рис. 12 и 13) сначала в виде эктодермальной спинной пластинки. Эта пластинка постепенно сворачивается в нервную бороздку, а затем трубку, которая отшнуровывается от эктодермы и погружается вглубь. Таким образом возникает характернейший признак типа хордовых — трубчатая центральная нерв-

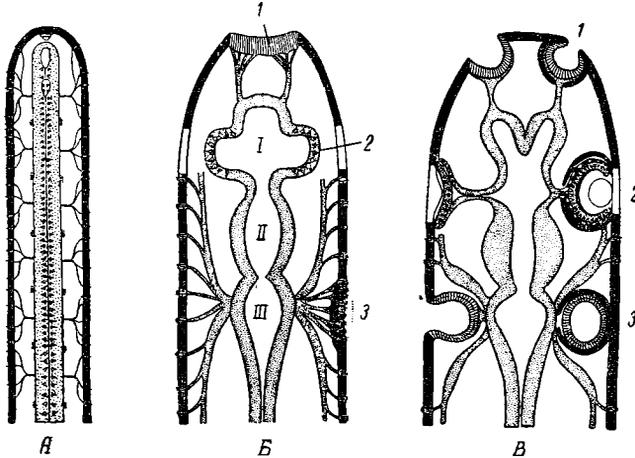


Рис. 254. Схемы, иллюстрирующие три стадии эволюции головного мозга и органов чувств черепных позвоночных (по А. Н. Северцову). Схемы эти представляют идеальные фронтальные разрезы через передний конец тела на уровне мозга. А — стадия бесчерепных хордовых с глазками Гессе в полости неврочеля и отдельными кожными чувствующими клетками; Б — стадия развития трех головных пузырей (I, II и III) и концентрации органов чувств (1, 2, и 3); В — стадия обособления органов обоняния (1), зрения (2) и слуха (3)

ная система с полостью — *неврочелем*. У зародышей нервная трубка сообщается спереди *невропором* с наружной средой, а сзади — с кишечником при помощи *нервнокишечного канала*. Такое развитие показывает, что нервная трубка хордовых животных не гомологична центральной нервной системе животных других типов и представляет новообразование, развившееся из особого органа чувства — чувствующей пластинки.

Характерные для всех позвоночных животных 5 отделов головного мозга развиваются путем дифференцировки трех первичных головных пузырей (см. рис. 21 и 253). Передний мозговой пузырь (*prosencephalon*) перешнуровывается и дает собственно передний мозг (*telencephalon*) и промежуточный мозг (*diencephalon*, или *thalamencephalon*). Второй мозговой пузырь преобразуется в средний мозг (*mesencephalon*). Третий мозговой пузырь (*rhombencephalon*) образует сверху мозжечок (*cerebellum*, или *metencephalon*) и в виде продолговатого мозга (*myelencephalon*, или *medulla oblongata*) продолжается в спинной мозг.

Эволюция позвоночных животных в общем характеризуется прогрессивным развитием головного мозга, однако развитие это шло различными путями (рис. 254).

У *бесчерепных* настоящего головного мозга нет, как нет и органов чувств, и только в переднем отделе имеется расширение, соответствующее первому мозговому пузырю (prosencephalon) (см. рис. 254). У *бесчелюстных* как у современных (Cyclostomata), так и у ископаемых (Ostracodermi), судя по реконструкциям, головной мозг был очень примитивен (см. рис. 29). Он имел 4 отдела (отсутствовал как самостоятельный отдел мозга мозжечок). В переднем мозге полушария не развиты, и нет головных изгибов.

У *рыб* преобразование головного мозга шло в двух направлениях. В одну сторону шло развитие нектонных рыб: хрящевых (Elasmobranchia и Holocerphala), хрящевых ганоидов (Chondrostei), костных ганоидов (Holostei) и костных рыб (Teleostei). Их головной мозг характеризуется слабым развитием переднего мозга (telencephalon); у всех остается общий мозговой желудочек, и крыша лишена мозговой ткани (только у современных акулловых рыб вторично наблюдается частичное разрастание мозгового вещества на крышу мозга). Промежуточный мозг высоко дифференцирован в связи с обособлением на дне мозговой воронки так называемого сосудистого мешочка (saccus vasculosus) — специфического рецептора глубины и токов воды при плавании рыб, а также гипофиза. В среднем мозге у хищных рыб мощного развития достигают зрительные доли как центры зрительных и слуховых восприятий. В продолговатом мозге сосредоточены центры стато-акустического органа и кожных органов чувств боковой линии. У большинства рыб сильно развит мозжечок как центр регуляции тонуса мускулатуры, силы тяжести и координации движений в воде (см. рис. 47). В другую сторону пошла эволюция мозга прибрежных пресноводных рыб — кистеперых (Crossopterygii), многоперых (Polypteri) и двоякодышащих (Dipnoi). Соответственно данным условиям существования их мозг характеризуется слабым развитием мозжечка и, наоборот, мощным развитием полушарий переднего мозга. Уже у двоякодышащих рыб полушария переднего мозга имеют самостоятельные полости (I и II желудочки), и стенки полушарий состоят из нервной ткани.

В этом же направлении продолжается эволюция головного мозга у наземных позвоночных.

У *амфибий* (см. рис. 109) передний мозг уже состоит из двух разделенных щелью полушарий с самостоятельными желудочками. Как дно, так и крыша их состоят из нервной ткани, образующей настоящий первичный мозговой свод — *архипаллиум*, где сосредоточены нервные центры не только обонятельных органов, но и координации других функций. Задний отдел мозга — мозжечок, как и у двоякодышащих рыб, развит очень слабо.

У *рептилий* (см. рис. 140) в связи с развитием более активной жизнедеятельности все отделы мозга достигают более прогрессивного развития. Полушария переднего мозга достигают значительно большего развития, чем у амфибий, и в связи с большей подвижностью увеличивается мозжечок как центр координации движений. Характерной особенностью является сильное развитие *париетального органа* — теменного глаза, развивающегося как непарный вырост крыши промежуточного мозга.

У *птиц* и *млекопитающих* — высших позвоночных, мозг характеризуется исключительным развитием, с чем связана их высокоразвитая психика. Однако этот процесс шел различными путями. У птиц (см. рис. 171) мозг, несмотря на громадные размеры полушарий, сохраняет черты мозга рептилий. Новые мозговые центры, ведающие высшей нервной деятельностью птиц, развиваются не в коре полушарий переднего мозга, как у млекопитающих, а в основании полушарий, образуя сложную систему центров *полосатых тел* (corpora striata). Головной мозг птиц отличается также слабым развитием обонятельных долей, что связано со слабым развитием обоняния. Наоборот, громадного развития достигают зрительные доли среднего мозга и мозжечок; это объясняется прогрессивным развитием зрения и необходимостью тончайшей координации движений при полете.

Мозг млекопитающих характеризуется мощным развитием полушарий

головного мозга за счет образования новых мозговых центров — серой коры полушарий, образующей вторичный мозговой свод — *неопаллиум*. В связи с этим происходит сложная дифференцировка проводящих мозговых путей (комиссур) и вторичных ассоциативных центров.

Помимо мозговых центров в стволовой части головного мозга, обеспечивающих координацию восприятий органов с рефлекторными актами, в коре полушарий головного мозга развиваются новые чувствующие и двигательные мозговые центры высшей нервной деятельности, согласно учению И. П. Павлова представляющие собою сложные *сочетания условных рефлексов*. Кроме того, в переднем мозге большинства млекопитающих (кроме китообразных, приматов и человека) мощного развития достигают обонятельные центры. Отделы промежуточного и среднего мозга (см. рис. 253) сверху и с боков скрыты закрывающими их лопастями полушарий переднего мозга. Средний мозг характеризуется развитием *четырёххолмия* с передними зрительными и задними слуховыми долями. Мозжечок также достигает мощного развития и, помимо средней части мозжечка — *червячка* (*vermis cerebelli*), соответствующей мозжечку других наземных позвоночных, отличается развитием новых образований — парных *полушарий мозжечка*, связанных мощной комиссурой поперечных волокон, называемых *варолиевым мостом*.

**Периферические нервы** в туловище сохраняют правильное сегментальное строение. Каждый сегментальный спинномозговой нерв складывается из двух корешков: брюшного — двигательного и спинного — чувствующего (вернее, смешанного). К передним и задним конечностям идут нервы от сплетений нескольких сегментальных нервов — плечевого и тазового. У ланцетника и круглоротых брюшные и спинные корешки спинномозговых нервов не соединяются друг с другом, что имеет большое теоретическое значение, так как то же состояние сохраняется у головных нервов всех вышестоящих позвоночных.

Головные нервы морфологически имеют разное значение, и их нумерация от I до XII (см. рис. 48) взята произвольно старыми анатомами по месту их отхождения у человека. У всех позвоночных имеются одни и те же головные нервы. Только последние пары — IX, X, XI и XII — занимают различное положение по отношению к задней границе черепа. По морфологическому значению нервы распадаются на 3 группы. Первая группа: I — *обонятельный* (n. olfactorius), II — *зрительный* (n. opticus) — не гомодинамны спинномозговым нервам. Вторая группа: III — *глазодвигательный* (n. oculomotorius), IV — *блоковой* (n. trochlearis), VI — *отводящий* (n. abducens) и XII — *подъязычный* (n. hypoglossus) — функционально гомодинамны отдельным брюшным (двигательным) корешкам. Третья группа: V — *тройничный* (n. trigeminus), VII — *лицевой* (n. facialis), VIII — *слуховой* (n. acusticus), IX — *языкоглоточный* (n. glossopharyngeus) и X — *блуждающий* (n. vagus) — соответствуют по функции спинным корешкам спинномозговых нервов.

Сравнительноанатомически можно наметить 2 типа ответвлений головных нервов. Первый тип имеется у водных позвоночных (рыб), где нервы третьей группы идут по висцеральным дугам (см. рис. 48). Второй тип свойствен наземным позвоночным и характеризуется редукцией жаберных ветвей и ветвей, снабжающих кожные органы чувств боковой линии.

**Симпатическая нервная система** представлена рядом самостоятельных ганглиев около позвоночного столба, соединенных продольными тяжами. Эти ганглии располагаются по сегментам, начиная от тройничного головного нерва (V), и тянутся до заднего конца тела, иногда образуя специальные симпатические узлы. К этим ганглиям подходят особые вегетативные нервы от внутренних органов, ведающие процессом обмена веществ, поэтому и вся система носит название вегетативной нервной системы.

По происхождению и функции симпатическая и вегетативная нерв-

ная система очень древняя. Ведаая процессом обмена веществ, она играет большую роль в жизни животных, но в ряду позвоночных, в процессе их эволюции, она изменяется, сравнительно с другими органами, очень незначительно.

**Органы чувств.** Внешние раздражения воспринимаются либо конечными нервными окончаниями специальных чувствующих клеток, либо особыми (вторичными) чувствующими клетками, располагающимися в специальных органах чувств. К первой категории относятся: 1) различные тактильные, осязательные, рецепторы, состоящие как из отдельных клеток, так и из групп клеток, которые образуют так называемые осязательные тельца — внешние рецепторы, или *экстерорецепторы*; 2) чувствующие окончания в мышцах — *проприорецепторы*; 3) чувствующие окончания во внутренних органах, особенно в сосудах — *внутренностные рецепторы*, или *ичтерорецепторы*.

Органы чувств позвоночных животных могут быть разделены на две группы. Первая группа — органы восприятия механических раздражений, к которым относятся кожные органы, органы боковой линии, органы равновесия и слуха, а также органы зрения. Вторая группа — органы восприятия химических раздражений; к ним относятся органы вкуса и обоняния.

Происхождение высших органов чувств (зрения, слуха, обоняния) можно понять только путем изучения эмбрионального развития, так как у бесчерепных гомологичные им органы отсутствуют, а у взрослых особей черепных они уже вполне сформированы (см. рис. 22 и 23).

Кожные органы чувств встречаются в виде свободных окончаний нервов и в виде осязательных клеток и телец, разбросанных в эпидермисе и в кориуме. Они имеются у всех позвоночных.

Органы боковой линии — специализированные кожные органы водных позвоночных; встречаются они у круглоротых, рыб и водных амфибий. Они представлены либо ямками, высланными чувствующими клетками (круглоротые, амфибии), либо (чаще) погружены под кожу в виде каналов боковой линии или ампул (рис. 60). Расположение каналов кожных органов чувств на голове имеет большое значение для теории происхождения костного черепа, так как окостенения развиваются вокруг этих каналов. У наземных позвоночных эта система органов чувств редуцируется.

Органы равновесия и слуха. У водных позвоночных внутреннее ухо несет функцию органа равновесия. Усложнение слухового лабиринта в ряду позвоночных животных последовательно показано на рис. 255: 1) постепенное обособление *полукружных каналов*; 2) обособление *мешочка* (sacculus) от *преддверия* (utricle) и развитие в нем отолитов; 3) у наземных позвоночных происходит образование *улитки* (lagaena), которая достигает наибольшего развития у млекопитающих; она и является собственно органом слуха (*кортиеv орган*).

Как показывает изучение эмбрионального развития (см. рис. 254), зачаток органа слуха гомологичен по происхождению органам боковой линии — также органам восприятия механического раздражения. Зачаток органа слуха, образующийся из эктодермы, лишь постепенно превращается в слуховую ямку, а затем в замкнутый пузырек, боковые выросты которого развиваются в полукружные каналы. Переход из водной среды, хорошо передающей все механические раздражения, в среду воздушную — газообразную, где волны механического раздражения быстро затухают, обусловил развитие у всех наземных позвоночных нового отдела органа слуха — *среднего уха* (см. рис. 110). Среднее ухо развивается из эмбрионального зачатка преджаберной щели — *брызгальца* (spiraculum), а слуховая косточка гомологична верхнему отделу подъязычной дужки (hyomandibulare). У высших позвоночных — млекопитающих (см. рис. 214) 1) имеется хорошо развитое наружное ухо; 2) число слуховых косточек увеличивается до трех — молоточек, наковальня и стремя (см. рис. 251); 3) внутри улитки обособляется сложный *кортиеv орган*, настоящий орган слуха, вос-

принимая отдельные звуковые тоны. У других наземных позвоночных внутри улитки также имеется воспринимающий аппарат, но устроен он проще.

Органы зрения у всех позвоночных имеют весьма сходное строение. При сравнении рис. 57, изображающего глаз рыбы, и рис. 216, на котором изображен глаз млекопитающего, видно, что их строение в общем очень близко. Отличия заключаются в различных способах аккомодации глаза — установки фокуса зрительного изображения на сетчатке. У рыб аккомодация совершается при помощи мышц серповидного отростка, передвигающего хрусталик внутрь глазного яблока, т. е. зрение у рыб близорукое, а аккомодация делает его более дальновзорким. У наземных позвоночных хрусталик лежит конутри от радужной оболочки. Аккомодация совершается ресничными мышцами, сжимающими стекловидное тело, благодаря чему хрусталик передвигается кнаружи, т. е. зрение у наземных позвоночных дальновзоркое, а аккомодация делает его более близоруким. У рептилий и птиц

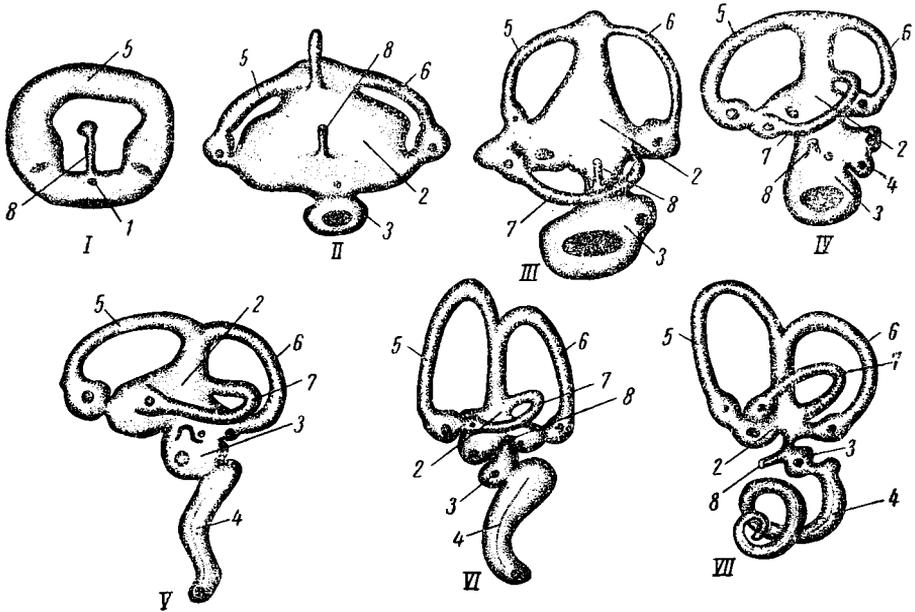


Рис. 255. Левый перепончатый лабиринт позвоночных, сбоку (по Нилу и Рэнду). I — миксина; II — минога; III — костистая рыба; IV — лягушка; V — крокодил; VI — птица; VII — млекопитающее:

1 — преддверие+мешочек, 2 — преддверие, 3 — мешочек, 4 — улитка, 5, 6, 7 — передний, задний, горизонтальный полукружные каналы, 8 — эндолимфатический проток

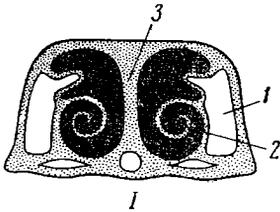
аккомодация достигается, кроме передвижения хрусталика, еще и другим способом — путем изменения кривизны хрусталика особыми мышцами, сжимающими хрусталик и меняющими его выпуклость. У млекопитающих развит только этот второй способ аккомодации — путем сжатия хрусталика ресничными мышцами.

Эмбриональное развитие показывает, что сетчатка и пигментная оболочка происходят из стенок мозговой трубки при образовании глазных пузырей, причем световоспринимающий слой сетчатки — слой палочек и колбочек — соответствует слою, выстилающему мозговую полость (см. рис. 23). Сосудистый слой и склера — соединительнотканного происхождения. Хрусталик развивается из эктодермы.

Особого внимания заслуживают дополнительные органы светоощущения, развивающиеся в крыше промежуточного мозга: *пинеальный орган* (у круглоротых), в дальнейшем преобразующийся в эндокринную железу —

эпифиз, и *париетальный орган* — теменной глаз рептилий. Они также развиваются как выросты крыши промежуточного мозга и имеют сетчатку со слоем палочек и колбочек, но расположенную иначе, чем в парных глазах.

На основе сопоставления строения глаза с теменным органом строится теория происхождения глаза позвоночных животных (теория Бовери). Первично функция восприятия света принадлежала клеткам, выстилающим полость невроцеля мозговой трубки (глазки Гессе в спинном мозге ланцетника). В дальнейшем в связи с ростом и утерей прозрачности тела функция восприятия света локализовалась в головном мозге в стенках промежуточного мозга (см. рис. 23). Эмбриональные стадии развития глазного пузыря



и глазного бокала дают представление о прогрессивном развитии этого органа в процессе эволюции.

На рис. 254 схематично представлены три стадии филогенетического развития органов чувств головы позвоночных, начиная от состояния их у бесчерепных, по А. Н. Северцову.

У предков бесчерепных, прозрачных, как ланцетники, органы восприятия внешних раздражений представлены, с одной стороны, наружными чувствующими почками в коже, а с другой — чувствующими клетками, выстилающими полость мозговой трубки (как глазки Гессе в спинном мозгу ланцетника).

У предков черепных позвоночных, перешедших к подвижному образу жизни, органы чувств прогрессивно развивались на переднем конце тела и преобразовались в органы обоняния, зрения и слуха на голове путем концентрации чувствующих клеток сначала в чувствующие ямки, а потом замкнутые сложные органы. Органы вкуса как органы химического раздражения сохраняют очень примитивное строение простых вкусовых почек (см. рис.

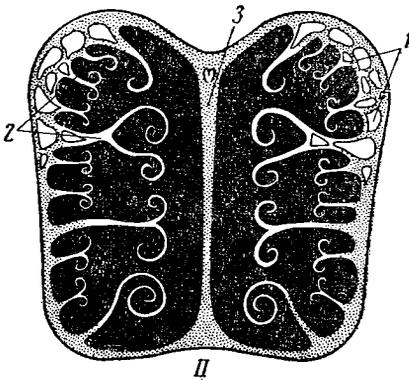


Рис. 256. Поперечный разрез через орган обоняния. I — птицы; II — млекопитающего (по Шмальгаузену): 1 — воздушные полости, 2 — носовые раковины, 3 — носовая перегородка

59). Органы обоняния являются высокодифференцированными органами восприятия химического раздражения, имеющими различное строение у разных позвоночных. У бесчелюстных (круглоротые и щитковые) имеется непарный обонятельный мешок, соединенный с гипофизарным мешком и непарной ноздрей. Эмбриональное развитие показывает, что эта непарность — вторичное явление (см. рис. 35). У рыб орган обоняния представлен складчатым обонятельным мешком с наружным обонятельным отверстием (у костистых рыб парным), занимающим различное положение.

Уже у двоякодышащих рыб образуются внутренние ноздри — *хоаны*, благодаря прорыву обонятельного органа в ротовую полость в связи с дыханием атмосферным кислородом. У наземных позвоночных внутренние ноздри — хоаны — открываются в ротовую полость, и орган обоняния, кроме восприятия химических раздражений, получает новую важную функцию проводящего пути для воздуха при дыхании. В связи с этим происходит обособление чувствующей и дыхательной частей обонятельного органа (см. рис. 141 и 152). Начиная с рептилий в дне ротовой полости обособляется дополнительный орган химического восприятия — *якобсонов орган*.

Наивысшей степени совершенства достигает орган обоняния у млекопитающих. В обонятельной области черепа, как это видно на медиальном

разрезе, развивается сложная система костных выростов, образуется сложный обонятельный лабиринт в решетчатой части черепа (рис. 256).

**Пищеварительная система.** Эволюция пищеварительной системы в ряду позвоночных представляет очень яркий пример постепенной дифференциации простого органа — прямой кишечной трубки в сложную систему органов, выполняющих отдельные функции пищеварения. Кроме того, передний отдел кишечной трубки — ротоглоточная полость — дифференцируется в особую систему органов дыхания.

Этот процесс дифференциации наблюдается также и в эмбриональном развитии. Первичным зачатком пищеварительной системы является энтодермальная трубка, замкнутая спереди и переходящая в нервно-кишечный канал сзади (см. рис. 12). Ротовая полость развивается из эктодермального выпячивания (stomodeum) и прорывается в кишечник. Эктодермальное выпячивание (proctodeum) в задней части трубки образует анальное отверстие.

В результате дифференциации пищеварительный тракт образует следующую систему органов (рис. 257): 1) ротовая полость — орган захватывания пищи, несущий зубы, различные ротовые железы, язык; 2) глотка — несет дыхательную функцию: у рыб — через жаберные щели и плавательный пузырь, у наземных позвоночных в глотке образуется перекрест пищевого и дыхательного путей при установлении связи глотки с ноздрями и легкими, кроме того, глоточная часть кишечника является местом возникновения важных желез внутренней секреции — *щитовидной железы* (gl. thyreoidea) и *зобной железы* (gl. thymus); 3) пищевод; 4) желудок — орган химической переработки пищи; 5) двенадцатиперстная кишка — важный раздел кишечника, где происходит переваривание жиров и белков благодаря деятельности двух пищеварительных желез — *печени* (hepar) с желчным пузырем и *поджелудочной железы* (pancreas); 6) тонкие кишки различной длины, где происходит всасывание переваренной пищи; 7) слепая кишка, образующаяся только у высших позвоночных; 8) толстая кишка как резервуар для окончательного отделения непереваренных остатков усвояемой пищи; 9) прямая кишка, в которой оформляются каловые массы, она открывается анальным отверстием либо в клоаку, либо прямо наружу.

В целях увеличения поверхности для переваривания пищи у разных позвоночных наблюдаются два способа, постепенно сменявших друг друга. Более древний способ — внутренняя дифференцировка стенок кишечника путем образования *спирального клапана* (см. табл. I) и позднейший — общее увеличение длины кишечника, образование различных петлеобразных изгибов.

В ряду позвоночных животных можно наметить следующие этапы эволюции пищеварительной системы.

У *бесчерепных* сохраняется первичное состояние прямой кишечной трубки, не расчлененной на отдельные органы, кроме слепого пече-

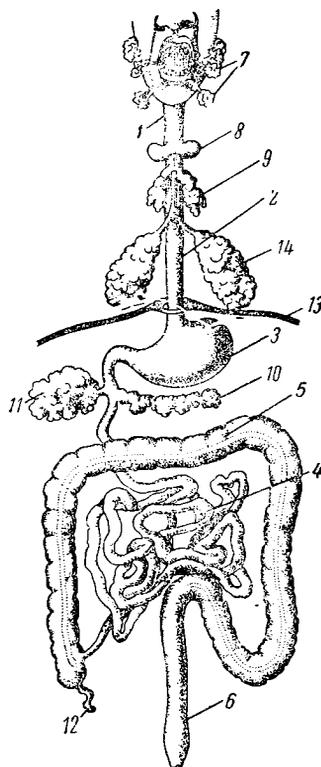


Рис. 257. Схема пищеварительного тракта человека (по Шмальгаузену):

1 — глотка, 2 — пищевод, 3 — желудок, 4 — тонкие кишки, 5 — толстые кишки, 6 — прямая кишка, 7 — слепые железы, 8 — щитовидная железа, 9 — зобная железа, 10 — поджелудочная железа, 11 — печень, 12 — червеобразный отросток, 13 — диафрагма, 14 — легкие

ночного выроста, функционирующего как воротная система печени. Характерно пассивное захватывание пищи движением ресничек эпителиальных клеток, выстилающих глоточную область кишечника.

*У бесчелюстных* (круглоротые) — боковой ветви в эволюции позвоночных, приспособившейся к паразитическому питанию, образуется присасывательный аппарат для высасывания крови (ротовая воронка, поддерживаемая особой системой губных хрящей). Кишечник также не дифференцирован на отделы, а представлен прямой трубкой.

*Все челюстноротые*, начиная с акулорыб, характеризуются присутствием подвижного челюстного аппарата для активного захватывания пищи при помощи зубов. В связи с новым характером питания пищеварительная трубка расчленяется на желудок и различные отделы кишечника, несущие пищеварительные железы (печень, поджелудочная железа). У акулорыб, осетровых, двоякодышащих костных ганоидов и кистеперых рыб имеется спиральный клапан и вместе с тем петлеобразный длинный кишечник. У костистых рыб спиральный клапан редуцирован.

*У наземных позвоночных* кишечник достигает значительной длины и имеет типичное деление на отделы. Особенной дифференциации достигает кишечник у *млекопитающих*, где в связи с характером пищи (растительная и животная) имеются разнообразные типы желудков (см. рис. 217) и отделов кишечника. Своеобразны также специфические черты пищеварительной системы у *птиц* в связи с приспособлением организации птиц к полету (отсутствие зубов, зоб, расчленение желудка на мускульный и железистый и т. д.).

*Зубы* развиваются в ротовой полости, высланной эктодермой, и по происхождению гомологичны кожным дентиновым зубам (плакоидным чешуям) низших рыб. В связи с различной пищей во всех классах позвоночных строение зубов очень отличается. Для представителей низших классов характерна многократная смена зубов — *полифиодонтия*. У многих рыб (карповые и сомовые) развиваются особые глоточные зубы очень разнообразного строения, у растительноядных и питающихся моллюсками имеются плоские, мостовидные зубы. У наземных позвоночных среди класса рептилий вырабатываются различные способы причленения зубов к челюстям: различают *зубы акродонтные, плевродонтные и текодонтные* (см. стр. 197 и 309). Особенно сложного строения достигают зубы у млекопитающих в связи с приобретением способности пережевывания пищи, т. е. механической переработки в ротовой полости на коренных зубах, развивается явление *разнозубости* — *гетеродонтность*.

**Органы дыхания.** Соответственно двум этапам в эволюции позвоночных — первично водному образу жизни и затем наземному в воздушной среде — встречаются два типа дыхания: жаберное и легочное.

**Жабры.** В отличие от животных всех других типов у хордовых жаберное дыхание совершается в *жаберных щелях* при помощи жаберных лепестков, сидящих на жаберных дужках. Сохранение жаберных щелей у зародышей рептилий, птиц и млекопитающих является прекрасным примером повторения в онтогенезе признаков предка (см. рис. 276). Каждая жаберная щель эмбрионально образуется благодаря развивающимся навстречу друг другу двум впячиваниям: наружному — эктодермальному и внутреннему — энтодермальному. Присутствие у низших хордовых большого количества жаберных щелей позволяет сделать вывод, что у первичных предков количество жаберных отверстий доходило до 17, в то время как у рыб имеются 5—7; редукция их шла и спереди и сзади. Редукция спереди произошла вследствие преобразования переднего конца пищеварительной трубки в аппарат для захватывания пищи. У круглоротых развился присасывательный и сосущий аппарат в связи с паразитическим питанием. У челюстноротых 4 передние висцеральные дуги преобразовались в челюстной аппарат. Из преджаберных щелей у акулорыб, осетровых и кистеперых рыб сохраняется брызгальце. У ланцетника в связи с роющим донным обра-

зом жизни количество жаберных щелей вторично увеличилось и развилась покрывающая их околожаберная (атриальная) полость. Эволюция жаберного аппарата у позвоночных шла в двух направлениях. У бесчелюстных образовались своеобразные жаберные мешки за счет развития энтодермических жаберных лепестков. У челюстноротых жаберные мешки образованы жаберными перегородками с сидящими на них жаберными лепестками эктодермического происхождения (см. рис. 62). У костных рыб развивается *жаберная крышка* (operculum), жаберные перегородки постепенно редуцируются, и получается иной тип движения дыхательного аппарата (см. рис. 63).

Л е г к и е. У многоперых (Polypteri) и двоякодышащих (Dipnoi) вместо дорзального плавательного пузыря имеются парные вентральные воздухоносные мешки, функционирующие как легкие (у цератода легкие непарные). Эмбриональное развитие показывает, что дорзальный плавательный пузырь и легкие развиваются из энтодермических зачатков задних рудиментарных жаберных мешков. У первичных наземных позвоночных они имели вид простых тонкостенных мешков. Такое состояние имеется у хвостатых амфибий. У высших амфибий, рептилий и птиц постепенно (рис. 258) намечается обособление внутренних перегородок. В результате внутри легкого обособляется особая сеть воздухоносных каналов — *бронхов*. У птиц как приспособление к полету развивается сложная сеть *воздушных мешков* (см. рис. 174). Млекопитающие имеют легкое самого сложного строения; сложная сеть бронхов оканчивается микроскопическими легочными пузырьками — *альвеолами* (см. рис. 200).

Для всех наземных позвоночных характерно образование внутренних ноздрей — *хоан* и поступление воздуха через ноздри в глотку, затем в трахею и бронхи. Брызгальце преобразуется в среднее ухо. С дыхательной частью кишечной трубки связаны важные железы внутренней секреции: 1) *щитовидная железа* (glandula thyreoidea), развивающаяся как мешковидное выпячивание на брюшной стороне глотки на месте эндостия (ланцетник); 2) *зобная железа* (gl. thymus), зачатки которой развиваются путем отшнуровывания первично нескольких парных зачатков на спинной части жаберных мешков.

К о ж н о е д ы х а н и е. Помимо специальных органов дыхания процесс газообмена и окисления крови кислородом воздуха и растворенным в воде осуществляется и через кожу. Кожное дыхание наибольшего развития достигает у земноводных. При зимовке в воде кожное дыхание служит единственным способом газообмена; при этом в венозных сосудах от кожи течет артериальная кровь. У высших наземных позвоночных кожное дыха-

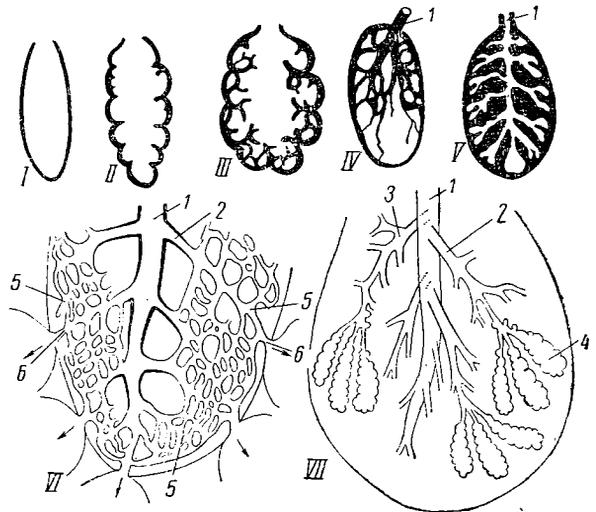


Рис. 258. Схема строения легких у позвоночных (по Видерсгейму). I, II — хвостатые амфибии; III — бесхвостые амфибии; IV — чешуйчатые рептилии; V — крокодил и черепаха; VI — птицы; VII — млекопитающие.

1 — бронхи, 2, 3 — бронхиальные и спинные ветви бронха, 4 — легочные альвеолы, 5 — легочные трубочки, 6 — сообщения легких с воздушными мешками

ние через систему кожных капилляров тоже играет большую роль в газообмене.

**Кровеносная система.** Кровеносная система бесчерепных и позвоночных замкнутая. Наиболее простое строение встречается у *ланцетника* (см. рис. 10), где имеются два крупных кровеносных сосуда: *брюшной*, по которому венозная кровь течет вперед, и *спинной*, по которому артериальная кровь течет назад. Сердца у ланцетника нет, но имеется общая для всех позвоночных *воротная система печени* и система *приносящих* и *выносящих* сосудов в жаберных дугах. Кроме того, уже у ланцетника начинается образование *парных кардинальных вен* (*vena cardinalis*), соединяющихся в *парные кювьеровы протоки* (*ductus cuvieri*). У *круглоротых* (см. рис. 32) между воротной веной печени и жаберными сосудами обособляется *сердце*, основные, общие для всех позвоночных стволы. От сердца отходит *брюшная аорта* (*a. ventralis*). Спинальный сосуд оформляется в *спинную аорту* (*a. dorsalis*); ветви ее снабжают артериальной кровью все органы. Хвостовая вена соединяется с кардинальными венами, которые на уровне сердца сливаются с *яремными венами* головы и впадают в сердце. Брюшной сосуд выделяется в особую венозную подкишечную систему и дает *воротную вену печени* (*v. portae hepatis*). Таким образом складывается система кровообращения, свойственная также и рыбам.

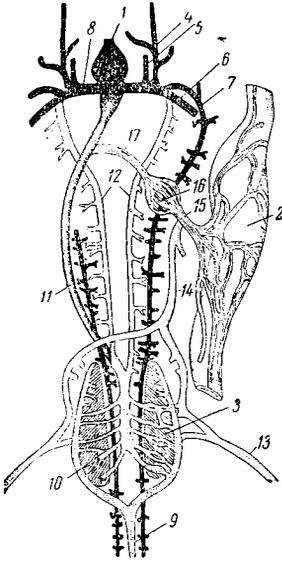


Рис. 259. Схема венозной системы саламандры (по Видерсгейму):

- 1 — сердце, 2 — кишки,
- 3 — почки, 4 — внутренняя яремная вена, 5 — наружная яремная вена,
- 6 — подключичная вена, 7 — кожная вена, 8 — кювьеров протоки,
- 9 — хвостовая вена, 10 — воротная система почек, 11 — задняя полая вена, 12 — задние кардинальные вены, 13 — подвздошные вены, 14 — брюшная вена, 15 — воротная вена, 16 — воротная система печени, 17 — печеночная вена

Для *рыб* характерно наличие единого круга кровообращения (см. стр. 74); в сердце кровь исключительно венозная, также и в брюшной аорте и в приносящих сосудах. Артериальная кровь имеется только в спинной аорте и ее ветвях к органам (см. рис. 49). У *рыб*, в отличие от бесчелюстных, образуются *парные кювьеровы протоки*, куда, кроме кардинальных и яремных вен, впадают также и вены от парных плавников — *подключичные вены* (*v. subclavia*). Кроме того, в области почек в кардинальных венах образуется система капилляров — *воротная вена почек* (*v. portae renalis*). Уже у некоторых *рыб* намечаются переходные признаки к наземным позвоночным. У *многоперых* и *двоякодышащих* появляется новый венозный ствол туловища — *задняя полая вена* (*v. cava posterior*), а у *двоякодышащих* образуется второй легочный круг кровообращения благодаря развитию *легочных вен* и *артерий* (*v. и a. pulmonales*).

У *наземных позвоночных* в сердце вливается как венозная, так и артериальная кровь благодаря образованию легочного круга кровообращения. Вследствие этого у *амфибий* и *рептилий* получаются смешанные потоки крови, и только у *птиц* и *млекопитающих* в связи с образованием четырехкамерного сердца потоки крови разделяются. Для всех наземных характерно, что система жаберных сосудов с капиллярами замещается дугами аорты. Далее кардинальные вены постепенно замещаются задними полыми венами, причем у *хвостатых амфибий* (рис. 259) и у *зародышей* позвоночных высших классов встречаются в туловище одновременно и кардинальные вены, и задние полые. У *рептилий* и *млекопитающих* от кардинальных вен остаются особые вторичные сосуды — *v. azugos*. Венозные сосуды головы объединяются в *передние полые вены* (*v. cava anterior*). В связи с переходом к четвероногости прогрессивно развиваются сосуды конечностей.

Воротная вена почек постепенно заменяется внутриворотной фильтрацией из крови продуктов распада, и у млекопитающих воротной системы почек нет.

Сердце эмбрионально развивается из прямого трубчатого сосуда путем его постепенного свертывания в изогнутую петлю; оно лежит на брюшной стороне зародыша под жаберным аппаратом. Передний отдел этой петли превращается в *желудочек* сердца, а задний — в *предсердие* и *венозный синус*. Вентральные карманы целомической полости тела, окружающие зачаток сердечной трубки, превращаются в околосердечную *перикардимальную полость*. Можно думать, что филогенетическое развитие сердца шло таким же путем.

У *круглоротых* (см. рис. 32) сердце сохраняет петлеобразную форму и разделяется на три отдела — желудочек, предсердие и еще не оформившийся в отдел сердца венозный синус, или венозную пазуху.

У *акуловых рыб* (табл. I) впереди желудочка перед брюшной аортой обособляется передний отдел сердца — *артериальный конус*, характеризующийся наличием системы полулунных клапанов. Таким образом, у хрящевых рыб (*Chondrichthyes*) двухкамерное сердце состоит из четырех отделов: артериального конуса, желудочка, предсердия и венозного синуса.

У *костных рыб* (*Osteichthyes*) на брюшной аорте развивается расширение — *луковица аорты* (*bulbus aortae*), которая в ряду рыб (осетровые, ганоиды, костистые рыбы) вытесняет артериальный конус.

У *двоякодышащих* артериальный конус, наоборот, сохраняется и снабжен продольным клапаном, как у амфибий.

У *амфибий* предсердие разделяется на два предсердия (правое — венозное и левое — артериальное); образуется так называемое трехкамерное сердце. Но, кроме того, перед желудочком имеется артериальный конус с продольным клапаном, а позади правого предсердия — венозный синус.

У *рептилий* строение сердца сходно с амфибиями, но исчезает артериальный конус, и в желудочке начинается образование перегородки.

У *птиц* и *млекопитающих* имеется типичное четырехкамерное сердце с правой — венозной половиной и левой — артериальной. Левое предсердие и правый желудочек относятся к легочному кругу кровообращения; правое предсердие и левый желудочек — к большому кругу кровообращения.

Артериальная система в общем складывается из системы сосудов, отходящих от сердца, которые на спинной стороне образуют *спинную аорту*, отсылающую ветви ко всем органам. Со сравнительноанатомической точки зрения представляет интерес преобразование системы жаберных сосудов при эволюции наземных позвоночных (рис. 260). У зародышей рыб от брюшной аорты отходят 6—7 висцеральных сосудов, которые переходят на спинную сторону и составляют корни спинной аорты. Из них 2 передних в связи с преобразованием челюстной и подъязычной дуг в челюстной аппарат рано теряют функцию жаберных сосудов, и в схеме (рис. 260<sub>I</sub>) остается 4 жаберных сосуда с капиллярами в жабрах. У двоякодышащих рыб (рис. 260<sub>II</sub>) от последней, IV жаберной дуги обособляется легочная артерия и самостоятельно развивается легочная вена. У личинок амфибий (рис. 260<sub>III</sub>) повторяется та же схема жаберных сосудов, причем передние концы корней аорты образуют *внутренние сонные артерии* (*a. carotis interna*). У хвостатых амфибий, имеющих жабры (рис. 260<sub>IV</sub>), жаберный сосуд обособляется в общий ствол сонных артерий, II жаберный сосуд образует дуги аорты, III — сохраняется в виде рудимента, а IV — дает легочную артерию. У бесхвостых амфибий (рис. 260<sub>V</sub>) происходит дальнейшее обособление общей сонной артерии с ее ветвями, так как связь с дугами аорты нарушается. III жаберный сосуд полностью запустевает, а легочная артерия, развивающаяся из IV жаберного сосуда, теряет анастомоз с дугами аорты. У рептилий (рис. 260<sub>VI</sub>) наступает важный момент — редуцируется артериальный конус и происходит дифференцировка мест отхождения главных артериальных

стволов от отделов сердца: правая дуга аорты отходит от левого желудочка, левая дуга аорты и легочная артерия отходят от правого желудочка. В отличие от амфибий у рептилий сохраняются связи с дугами аорты: у ящериц *сонный проток* (ductus caroticus), у змей и черепах — комиссура между легочными сосудами и дугами аорты, так называемый *боталлов проток* (ductus Botalli).

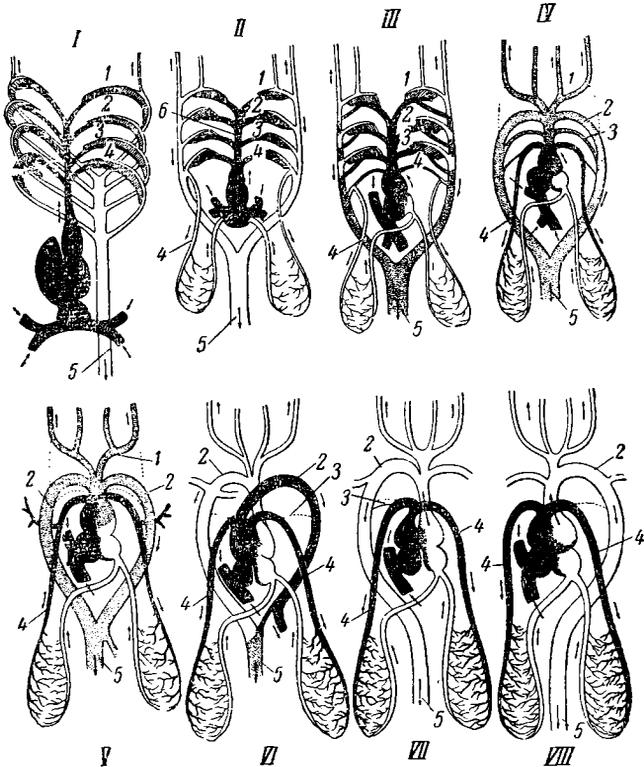


Рис. 260. Схема артериального кровообращения и изменений жаберных артерий у разных позвоночных (в незатушеванных сосудах — кровь артериальная, в затушеванных — венозная, в пунктированных — смешанная; сосуды изображены с брюшной стороны). I — рыба; II — двоякодышящие; III — личинка амфибии и хвостатые жаберные амфибии; IV — хвостатая амфибия; V — бесхвостая амфибия; VI — крокодил; VII — птица; VIII — млекопитающее (по Мензбиру):

1 — первая пара жаберных артериальных дуг (у наземных — общие сонные артерии), 2 — вторая пара жаберных артериальных дуг (дуги аорты у наземных), 3 — третья пара жаберных артериальных дуг, 4 — четвертая пара жаберных артериальных дуг (легочные артерии наземных), 5 — спинная аорта, 6 — брюшная аорта

У птиц и млекопитающих благодаря развитию четырехкамерного сердца окончательно обособляется артериальный поток крови. Это достигается разными путями. При сохранении той же эмбриональной схемы ряда жаберных кровеносных сосудов у птиц запусает левая дуга аорты (уже у рептилий несущая венозную кровь от сердца) и сохраняется у взрослых только правая дуга аорты (рис. 260<sub>VII</sub>). У млекопитающих при той же эмбриональной схеме, наоборот, сохраняется левая дуга аорты, а правая исчезает (рис. 260<sub>VIII</sub>). Основные этапы эволюции венозной системы у позвоночных животных определяются, как это отмечено выше, разным типом строения водных и наземных позвоночных.

**Мочеполовая система.** У бесчерепных органы выделения и размноже-

ния являлись совершенно самостоятельными системами органов, причем как первичные выделительные трубочки, так и половые железы были органами сегментальными. Такое состояние сохраняется у ланцетника (см. рис. 9). У *круглоротых* сегментальное строение нарушается, но половые железы еще не связаны с почками, так как отсутствуют половые протоки.

*Челюстноротые* характеризуются сохранением эмбрионально трех поколений сегментальных выделительных трубочек — *нефридиев*, следующих один за другим спереди назад: головных почек — *пронефрос*, туловищных — *мезонефрос* и тазовых — *метанефрос* (см. рис. 25).

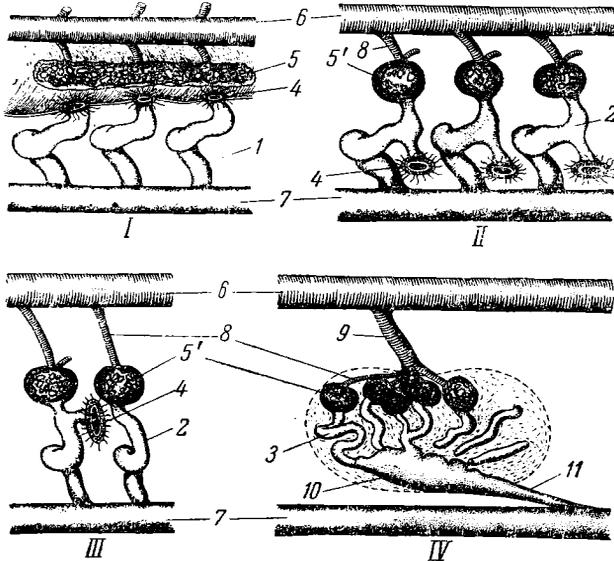


Рис. 261. Схема строения нефридиальных трубочек трех поколений почек (по Нилу и Рэнду). I — пронефрические каналы через воронки из целома получают продукты выделения; II, III — мезонефрические каналы получают продукты выделения непосредственно из крови через боуменовы капсулы, воронки сохраняются частично; IV — метанефрические каналы совершенно теряют воронки:

1 — пронефрические трубочки, 2 — мезонефрические трубочки, 3 — метанефрические трубочки, 4 — воронки, 5 — мальпигиево тело, 5' — мальпигиевы клубочки в боуменовых капсулах, 6 — аорта, 7 — вольфов канал, 8 — приносящие артерии, 9 — почечная артерия, 10 — почечная лоханка, 11 — мочеточник

У *рыб* и *амфибий* (*Ampibia*) имеются первые два поколения почек, у них нет метанефроса.

У *рептилий*, *птиц* и *млекопитающих* дефинитивные почки развиваются из метанефроса и имеют самостоятельный мочеточник. На рис. 261 представлены различия в строении нефридиальных трубочек — пронефрических, мезонефрических и метанефрических, — определяемые различным соотношением с кровеносными сосудами (боуменовы капсулы) и с полостью тела (нефридиальная воронка).

У *всех позвоночных* в эмбриональном развитии закладываются и у самцов, и у самок два одинаковых выводных протока: первичный пронефрический — *мюллеров канал* и вторичный мезонефрический — *вольфов канал* (см. рис. 25), судьба которых при дальнейшем развитии у разных полов различна. Это показывает, что до определенной стадии позвоночные сохраняют признаки обоеполюности.

Типичное взаимоотношение между туловищными (мезонефрическими) почками и половой системой встречается у *акуловых* и *двоякодышащих рыб* (см. рис. 51) и *амфибий* (см. рис. 117 и 118). У самок вольфов канал

функционирует как мочеточник, а мюллеров канал открывается свободной воронкой в полость тела и функционирует как яйцевод и матка. У самцов мюллеров канал редуцируется, верхние выделительные трубки срастаются с семенником и образуют *придаток* (epididymis), а вольфов канал несет функцию и семяпровода и мочеточника. Для *акуловых рыб* характерно внутреннее оплодотворение и откладка крупных яиц в небольшом количестве. У некоторых рыб наступают различные изменения в выводных половых путях в связи с приспособлением к откладке большого количества икринок и разрастанием половых желез. У самцов *костных ганоидов*, *кистеперых*, *костистых рыб* происходит обособление самостоятельного вторичного семяпровода; у самок образуются вторичные мезонефрические яйцеводы, а у *костистых рыб* они редуцируются, и образуется полый внутри яичник — так называемый икряной мешок.

У всех *амниот* мезонефрическая почка редуцируется и позади развивается метанефрическая тазовая почка (см. рис. 25) с самостоятельным мочеточником. У самок вольфов канал редуцируется, а у самцов играет роль семяпровода. Лишь у *млекопитающих* в наружных половых органах снова мочеточник и семяпровод объединяются вместе. Характерной особенностью для амниот служит аллантоидный мочево́й пузырь. В биологии размножения амниот наблюдается 2 важных этапа: 1) развитие зародышевых оболочек в яйце, давшее возможность первичным амниотам в мезозое широко расселиться по всей суше; 2) способность к развитию детеныша в матке и приспособление к питанию его за счет материнского организма (плацента), давшие возможность млекопитающим в третичную эпоху занять господствующее положение на Земле и вытеснить рептилий.

Для *птиц* характерно приспособление к откладке крупных яиц с твердой скорлупой. Это выражается в редукции с правой стороны яичника и яйцевода и в развитии скорлуповых и белковых желез в матке.

У *млекопитающих* половая система достигает высшей дифференцировки: развитие наружных половых органов, сложной системы придаточных желез (особенно у самцов) и развитие плаценты у самок. Низшие млекопитающие — однопроходные, имеют строение половой системы, переходное между рептилиями и млекопитающими (клоака, яйценокость), а сумчатые весьма уклоняются в сторону как особая боковая ветвь. Половая система отдельных отрядов плацентарных млекопитающих имеет весьма разнообразное строение в связи с разнообразием их биологии размножения.

---

# ФИЛОГЕНЕЗ ЖИВОТНОГО МИРА И ЕГО ЗАКОНОМЕРНОСТИ

## *ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РОДОСЛОВНЫХ СХЕМ*

Натуралисты с давних пор наблюдали черты сходства и различия в строении между разнообразными животными и растениями. На основании сходства они объединяли животных и растения в общие группы, на основании отличий устанавливали различную высоту их организации. Это давало право одним животных считать низко-, других — высокоорганизованными. Отсюда возникло представление о последовательном появлении на земле всех живых существ.

Еще греческие и римские мыслители Гераклит, Анаксимандр, Аристотель, Лукреций, жившие более 2000 лет назад, в своих трудах говорят о последовательном развитии жизни на Земле. Так, знаменитый греческий ученый Аристотель (384—322 гг. до н. э.) в своем сочинении «История животных» разделил всех известных ему животных (до 500 видов) по степени сложности их организации на 9 групп и наметил картину последовательного развития жизни на Земле. Низшими формами Аристотель считал растения, которым свойственны лишь питание и размножение; выше организованными — животных, которые обладают еще и свойствами движения и ощущения; самым высшим существом Аристотель считал человека, которому кроме всех перечисленных свойств, присущи разум и мышление.

Эти ценные выводы, полученные путем непосредственного наблюдения жизненных процессов, хотя и были проникнуты идеалистическими представлениями, имели ядро истины. Однако в последующие века они были надолго забыты. В связи с развитием христианских вероучений, не допускающих критики священных книг, а также в связи с развитием дедуктивной схоластической философии средних веков в течение многих столетий представления о возникновении жизни на Земле и о появлении (всех) живых существ зиждидлись на священном писании. Священное же писание из года в год повторяло старую библейскую легенду Моисея об одновременном «сотворении» мира высшим божеством в течение шести дней в такой последовательности: в первый день — свет, во второй — небо, в третий — земля, вода и растения, в четвертый — солнце и звезды, в пятый — водные животные и птицы, в шестой — наземные животные, звери и человек. Представление о божественном творении всех живых существ и их неизменяемости господствовало вплоть до середины XIX в., когда оно было окончательно опровергнуто учением Дарвина.

Еще в эпоху господства идей постоянства видов, после эпохи Возрождения, в XV—XVIII вв. мыслители снова вернулись к изучению явлений

природы путем непосредственных наблюдений, а не только путем дедуктивного рассуждения, что было характерно для схоластической философии средних веков.

Прежде всего непосредственный опыт и наблюдение дали возможность ознакомиться с громадным разнообразием фауны и флоры Земли. XVII и XVIII вв. характеризуются широким развитием путешествий в различные страны света, благодаря которым получались данные о новых видах животных и растений. Появилась необходимость привести все это разнообразие форм в определенную систему, и в 1758 г. шведский ученый К. Линней впервые установил классификацию животных и растений на виды, роды, отряды и классы с бинарной номенклатурой, которая сохранилась и до настоящего времени. В понимании последователей учения о постоянстве видов эта классификация представляет лишь систему форм, объединенных рядом общих признаков. Вопрос о соотношении различных групп животных оставался неразобранным.

Постепенное накопление ряда фактов, не укладывающихся в идею одновременного творения всего животного мира, потребовало своего объяснения и теоретического осмысливания. Появляется ряд теорий, пытающихся объяснить причины сходства и различия живых существ. Среди теорий, возникших в додарвиновский период и пытающихся объяснить причины сходства и различия живых существ, следует остановиться на теории ступенчатого распределения живых существ — «лестницы существ» природы и на «теории типов».

*Идея лестницы существ* высказывалась многими учеными, но наиболее яркое выражение она получила у швейцарского ученого Шарля Бонне (1720—1798). В своем сочинении «Созерцание природы» (1764), оставаясь на точке зрения постоянства видов и создания их богом, Бонне развил представление о лестнице существ. В эту лестницу природы Бонне включал весь земной шар от самых простых неорганических веществ, кончая человеком. На низших ступенях он поместил «тела жидкие» — огонь, воздух, воду; далее — «тела твердые, неорганизованные» — различные земли, металлы, полуметаллы (не имеющие ковкости), купоросы (соединения металлов с кислотами), соли, камни. Следующими ступенями лестницы существ Бонне являлись «тела организованные», т. е. органические. На нижних ступенях располагались различные растения, начиная с низших: водоросли, грибы, лишайники, выше — зеленые растения: травы, кустарники, деревья. Далее шел ряд ступеней животных, сначала беспозвоночные — ветвистые полипы, черви, насекомые, раковинные, потом позвоночные в совершенно неправильной, грубо наивной последовательности. Нижние ступени лестницы позвоночных занимали пресмыкающиеся (т. е. земноводные), затем водные змеи и ползающие рыбы, потом настоящие рыбы. От них через летающих рыб шли ступени к птицам — через водных птиц к земноводным птицам и далее к летающим. Верхние ступени занимали млекопитающие — от летающих мышей к четвероногим и, наконец, к обезьянам и человеку.

Идея лестницы существ, дающая ряд ступеней творения существ богом, несмотря на грубые ошибки, все же давала картину последовательного появления жизни на Земле от низших форм к высшим.

*Теория типов*, высказанная во Франции Ж. Кювье (1812), в Германии В. Гете, в России К. М. Бэр (1828), построена на данных сравнительной анатомии. Сходство в строении одинаковых органов у различных животных послужило основанием для создания теории единого плана строения (Ж. Сент-Илер, 1818) при сотворении животных высшим творцом. Ж. Кювье разделил животный мир на четыре основных раздела, или типа; представители каждого имеют особый, только им свойственный план строения.

1. **Позвоночные.** Центральная нервная система состоит из головного и спинного мозга, лежит на спинной стороне и заключена внутри осевого скелета, образованного черепом и позвоночным столбом. К осевому скелету прикрепляются ребра и не более двух пар конечностей. Под центральной нервной системой лежит пищева-

рительный канал, открывающийся спереди ртом, окруженным челюстями и оканчивающийся сзади анальным отверстием. Центральный орган кровообращения (сердце) расположен на брюшной стороне и имеет вид мускулистого мешка. Кровь красного цвета. Млекопитающие, птицы, гады, рыбы.

2. Мягкотелые. Центральная нервная система образована отдельными парными узлами, которые соединены нервами. Главнейших нервных узлов три пары — головные, кожные и внутренностные, из них передняя окружает рот. Внутреннего скелета нет. Тело нечленистое, покрыто мягкой кожей и часто заключено в твердую раковину. Пищеварительный канал обычно в виде петли. Сердце лежит на спинной стороне. Моллюски.

3. Членистые. Центральная нервная система состоит из парной цепи узлов, расположенных на брюшной стороне, и только передний узел помещается на спинной стороне. Тело членистое и покрыто обычно твердым наружным скелетом. К членикам тела часто прикрепляются парные придатки. Сердце лежит на спинной стороне. Членистоногие и черви.

4. Лучистые. Главнейшие системы органов расположены не по принципу двубоковой симметрии, как у всех прочих животных, а по лучистой, т. е. можно провести не одну, а несколько плоскостей, делящих тело на две части, сходные друг с другом, как зеркальные отражения. Система кровообращения недоразвита. Иголкожи, кишечнополостные и др.

Таким образом, несмотря на признание неизменяемости видов и толкование появления животных на Земле творческим актом божественного творца, в додарвиновском этапе развития биологии были установлены важные общие теоретические положения: 1) расположение всех живых существ в определенном порядке — от низших к высшим («лестница природы»); 2) наличие общих черт строения ряда животных, принадлежащих одному типу (теория типов); 3) единство плана строения среди многообразия форм в мире животных (теория единства плана строения); 4) единство развития всех животных из яйца: «все из яйца» («ex ovo omnia»), как формулировал это положение знаменитый английский анатом и физиолог Вильям Гарвей еще в 1651 г.

Эти теоретические положения использованы первыми защитниками постепенного развития жизни на Земле как доказательства родства ныне живущих форм и их постепенной изменяемости под воздействием окружающей среды.

Жан Батист Ламарк (1744—1829) был одним из первых натуралистов, защищавших в своей «Философии зоологии» (1809) идею эволюции, т. е. изменяемости видов в историческом развитии под влиянием воздействия внешней среды. Ламарк исходил в своих представлениях из «лестницы природы» натуралистов XVIII в., но толковал последовательность ступеней от простого к сложному как результат исторического развития, идущего по пути постепенного совершенствования организации. На рис. 262 представлена таблица из «Философии зоологии» Ламарка, на которой изображено происхождение различных животных в виде ветвей, расходящихся от общих стволов. Идея эволюции носила у Ламарка умозрительный характер. С одной стороны, он идеалистически признавал стремление всех живых существ к совершенствованию, а с другой — доказывал изменяемость организмов под воздействием внешней среды, передаваемую по наследству.

Только Ч. Дарвин в «Происхождении видов» дал неопровержимые дока-

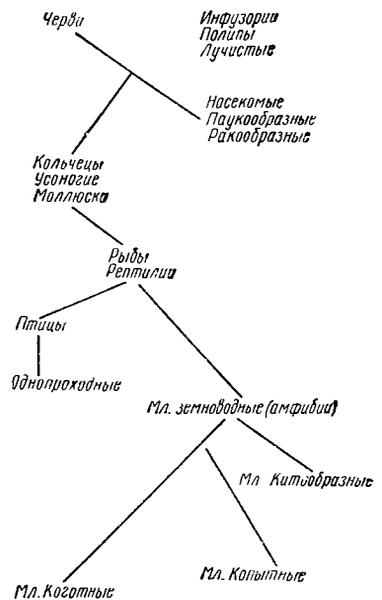


Рис. 262. Таблица, объясняющая происхождение различных животных, по Ж. Ламарку из «Философии зоологии»

зательства органической эволюции и обосновал материалистическое объяснение изменчивости органического мира в историческом развитии.

Чарлз Дарвин (1809—1882) своими замечательными трудами окончательно опроверг теорию постоянства видов и одновременного творения всех многочисленных видов животных и растений. Установленная Дарвином теория превращения организмов, теория трансформизма, основывается на трех основных факторах: *изменчивость, наследственность и отбор*.

Согласно учению Дарвина, единство плана строения и сходство разных животных являются свидетельством их родства и происхождения от единого общего предка, а различия в строении являются результатом изменчивости их организма благодаря приспособлению к различным условиям существования.

Эволюционное учение поставило перед биологией задачу установления родственных связей между отдельными группами животных в целях создания естественной системы, отвечающей развитию форм в процессе эволюции, т. е. восстановления филогенеза. Для последней цели служат родословные древа, которые наглядно показывают историческое взаимоотношение групп животных. Принцип построения родословных схем был установлен Ч. Дарвином.

Однако сам Дарвин в своих трудах установил лишь общие принципы построения родословных схем, которые он сформулировал следующими словами: «Сродство всех существ, принадлежащих к одному классу, иногда изображают в форме большого дерева. Я думаю, что это сравнение очень близко соответствует истине. Зеленые ветви с распускающимися почками представляют живущие виды, а ветви предшествующих годов соответствуют длинному ряду вымерших видов. Каждый год растущие ветви образовывали побеги по всем направлениям, пытаюсь обогнать и заглушить соседние побеги и ветви; точно так же и виды и группы видов во все времена одолевали другие виды в великой жизненной борьбе. Разветвления ствола, делящиеся на своих концах сначала на большие ветви, а затем на более и более мелкие веточки, были сами когда-то — когда дерево было еще молодо — побегами, усеянными почками; и эта связь прежних и современных почек через посредство разветвляющихся сучьев прекрасно представляет нам классификацию живущих и вымерших видов, соединяющую их в группы, подчиненные другим группам. Из многих побегов, распустившихся тогда, когда дерево еще не пошло в ствол, быть может, всего два или три сохранились и разрослись теперь в большие сучья, несущие остальные ветви; так было и с видами, жившими в давно прошедшие геологические периоды, — только немногие из них оставили по себе еще живущих изменившихся потомков. С начала жизни этого дерева много сучьев и ветвей засохло и обвалилось; эти упавшие ветви различной величины представляют собой целые отряды, семейства и роды, не имеющие живых представителей и нам известные только по ископаемым остаткам. Кое-где, в развилке между старых ветвей, отбивается тощий побег, уцелевший благодаря случайности и еще зеленый на своей верхушке — таков какой-нибудь орниторинх или лепидосирен, отчасти соединяющий своим сродством две большие ветви жизни и спасшийся от рокового состязанья благодаря защищенному местообитанию. Как почки в силу роста дают начало новым почкам, а эти, если только сильны, превращаются в побеги, которые, разветвляясь, покрывают и заглушают многие зачахнувшие ветви, так, полагаю, было в силу воспроизведения и с великим деревом жизни, наполненным своими мертвыми опавшими сучьями кору Земли и покрывающим ее поверхность своими вечно расходящимися и прекрасными ветвями».

В «Происхождении видов» Ч. Дарвин свое понимание расхождения признаков иллюстрировал схемой (рис. 263), на которой горизонтальные линии I—XIV изображают историческую смену поколений, равняющуюся 1000 поколений в каждом ярусе. Пунктирные линии A, B, C, D и т. д. отражают эволюционное развитие отдельных видов в этот промежуток времени.

Линии *A* и *I* с их разветвлениями представляют превращение в течение ряда поколений широко распространенного и изменяющегося вида. На рис. 263 представлены разновидности, или потомки, общей прародительской формы *A*, доведенные до десяти тысячного поколения. Линии *B*, *C*, *D* и *E* представляют виды, не дожившие до настоящего времени и вымершие в различные этапы жизни. Линия *F* — другой вид, который дожил до настоящего времени, но не обнаружил расхождения признаков, сохранив организацию без изменений или слегка измененную. Расхождение признаков, идущее путем дихотомического ветвления, носит название *дивергенции*. Такая схема в своих узловых точках отражает генеалогическую систематику. Соединение нескольких видов в узловой точке соответствует понятию

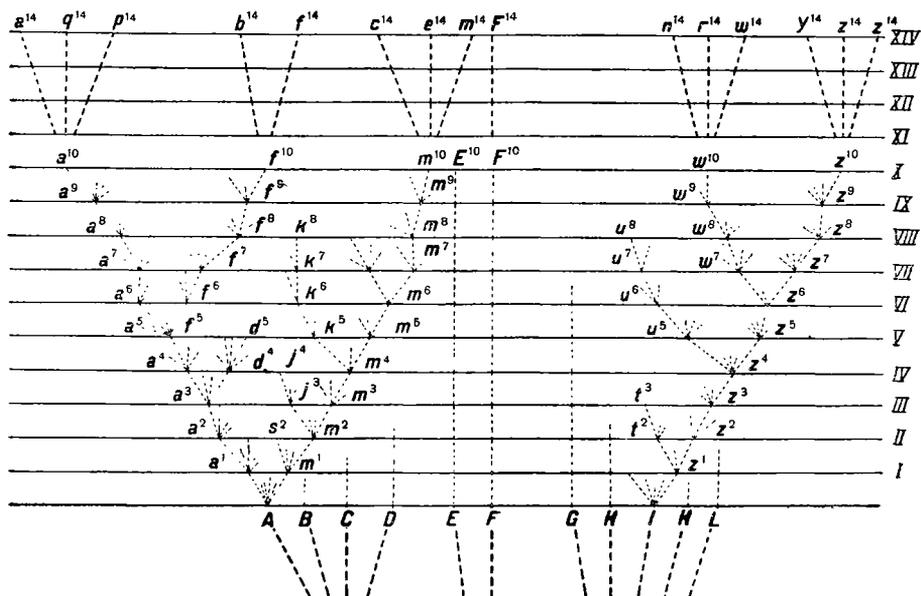


Рис. 263. Схема родословного древа по Ч. Дарвину из «Происхождения видов»

рода, соединение родов в общей узловой точке соответствует понятию семейства и т. д. В случае, если расхождение признаков от общей исходной формы идет в разных направлениях, как бы по радиусам, такое расхождение признаков носит название *адаптивной радиации*.

Таким образом, Дарвин дал схему построения родословных древ любой группы животных или растений, стоит лишь под буквенными обозначениями поставить ту или иную реальную форму.

Первый, кто составил родословные древа животного мира, был Э. Геккель, который уже в 1866 г., т. е. через семь лет после выхода в свет «Происхождения видов», в своей «Общей морфологии» вложил реальное содержание в схему родословного древа Дарвина и дал большое число родословных древ, начиная от простейших одноклеточных организмов, через все типы животных и растений. Эти первые попытки эволюционных схем Геккель обрабатывал в течение многих лет и окончательно обосновал их в «Систематической филогении» (1894—1895) и в «Антропогении» (1874—1903).

С современной точки зрения, родословные древа Э. Геккеля (рис. 264, 265) имеют ряд ошибок и ими нельзя пользоваться, но они представляют большой исторический интерес. Основная идея единства происхождения животных от общего корня и постепенное развитие многообразия форм путем ответвлений, идущих на разных уровнях истории жизни на Земле, приведены Э. Геккелем с полной ясностью и четкостью.

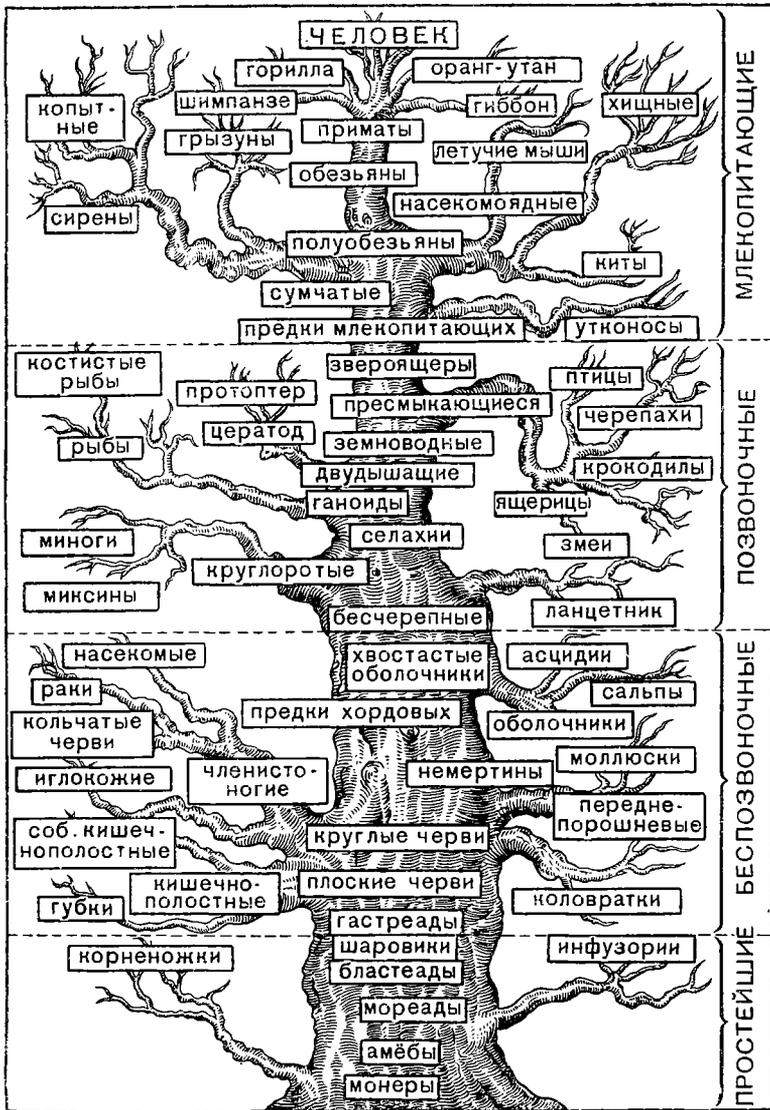


Рис. 264. Систематическое родословное древо по Э. Геккелю из «Антропогении». У корня древа помещаются первичные простейшие одноклеточные организмы (монеры), от которых, по мнению Геккеля, произошли все остальные животные. Ветви, отходящие от ствола внизу у корня, представляют различные типы низших животных, объединяемых в общее название беспозвоночных животных. Выше расположены ветви, принадлежащие различным классам позвоночных животных. Верхний отдел древа отражает родословное древо различных групп млекопитающих по пути эволюционного развития к человеку, который стоит на самой вершине

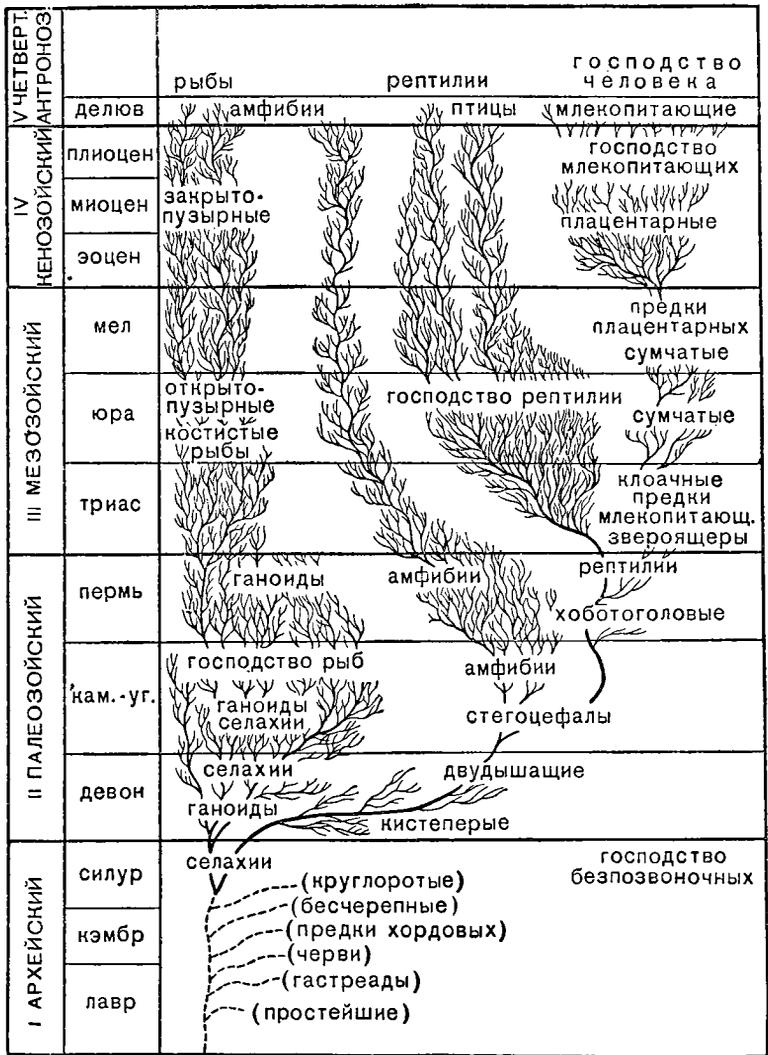


Рис. 265. Палеонтологическое родословное дерево по Э. Геккелю из «Антропогении», нанесенное на таблицу истории Земли по данным геологии. В архейскую эру тогда были известны лишь остатки низших рыб селахий. Палеозойская эра была названа Геккелем веком господства рыб и началом появления амфибий и рептилий. Мезозойская эра названа Геккелем веком господства рептилий. Кайнозойская эра — время господства млекопитающих. Начиная с четвертичного периода начинается время господства человека

## ИСТОРИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ В ЗООЛОГИИ И МЕТОДЫ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

Учение Дарвина открыло историческое направление в биологии, которое получило широкое распространение и поставило перед зоологами совершенно новые задачи по классификации животных. Объединение видов в роды, семейства, отряды и классы отражает в генеалогической систематике постепенное развитие мира животных в историческом процессе от низших форм к высшим. Так возникло учение о *филогении*, разработавшее методы исторического исследования.

Со времен Дарвина основными методами для восстановления истории органического мира и установления закономерностей эволюционного процесса служило сопоставление данных сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии на базе данных систематики, зоогеографии и экологии. Эти методы стали основными методами исторического направления в биологии, используемыми для восстановления родственных взаимоотношений среди ныне живущих групп животных.

**Экология, систематика и зоогеография.** Первым методом познания эволюционного процесса является изучение экологии, систематики и зоогеографии животных. В основе эволюционного учения лежит вопрос о происхождении вида.

**Экология** знакомит с биологией организмов, составляющих вид в комплексе с условиями его существования, и выясняет те биологические особенности, которые характеризуют данный вид. Особое внимание уделяется качественным особенностям, составляющим специфику вида. При этом экология выясняет закономерности отношения организмов с окружающей средой не только на основании изучения отдельных особей, но главным образом изучая динамику жизненных процессов (питания, размножения, численности и т. д.) целой популяции вида.

**Систематика** знакомит нас с многообразием животного и растительного мира, населяющего нашу планету в настоящее время и в прошлом и в сочетании с экологией объясняет возникновение тех или иных признаков вида, каковы приспособления к условиям существования, специфические для каждого вида. Кроме того, систематика стремится расположить все известные животные и растения по мере повышения их организации. Естественная система ставит задачей выявить родственные взаимоотношения между видами, наилучшей формой изображения которых служит родословное древо.

**Зоогеография** изучает закономерности распространения живых существ по земному шару, взаимоотношения между миром животных и миром растений и зависимость расселения животных от строения почв, климата, истории Земли. Вместе с тем зоогеография дает понятие о *географических расах*, подвидах, являющихся первым этапом в процессе видообразования. Изучение распространения животных по земному шару знакомит нас с так называемыми прерывисто распространенными видами; разрыв их ареала — следствие геологических или климатических перемен. Путем изучения распространения добываются сведения об интересных *реликтовых формах*, указывающих на широкое распространение видов в предшествующие геологические эпохи.

**Географическая изоляция** способствует сохранению в изолированных условиях древних форм, вытесненных в других местах более современными группами, что дает возможность ознакомиться с промежуточными звеньями в генетических рядах живущих форм (пример — новозеландская гаттерия). С другой стороны, изоляция вызывает формирование новых систематических групп, приспособляющихся к специфическим условиям существования в изолированных районах.

**Сравнительная анатомия.** Вторым методом является сравнительная анатомия, изучающая внутреннее строение животных с целью установления

их сходства и различия. Этим путем удастся определить высоту организации исследуемого животного и найти его место в эволюционном ряду.

Сравнительная анатомия устанавливает совершенство организации, степень дифференцировки органов. При этом для понимания эволюции часто имеют важное значение не только органы, занимающие ведущее положение в жизни организма и совершенствующиеся, т. е. органы *прогрессивные*, но также и органы *регрессивные* — *рудиментарные*, как остатки органов предков.

Сравнительная анатомия особое внимание обращает на формы, редко встречаемые, потому что эти редкие формы представляют остатки вымирающих групп животных, широко распространенных в историческом прошлом. Такие редкие формы имеют громадное значение для эволюции как *формы переходные*, так как они сочетают признаки различных групп и позволяют установить родственные связи между далеко отстоящими друг от друга группами животных.

**Палеонтология.** Третьим методом познания эволюционного процесса является изучение строения ископаемых остатков животных, погребенных в различных слоях земли. Если эволюционная теория верна, то в истории Земли, в земных слоях, образовавшихся в разные периоды последовательно друг за другом, можно по окаменелым остаткам животных и растений проследить их постепенное превращение. Действительно, палеонтология показывает, что фауна и флора в разные геологические периоды были различны. Палеонтология устанавливает постепенное возрастание сходства ископаемого мира с современным по мере приближения к настоящей эпохе, она показывает постепенное общее повышение организации от организмов более древних пластов к организмам пластов более поздних. Палеонтология дает представление об организации большого количества ископаемых животных и растений, уже вымерших, восстанавливая таким путем многие промежуточные группы, связывающие ныне живущие формы друг с другом рядом переходов. Палеонтология доказывает, что эволюция идет не в одном определенном направлении по пути к совершенствованию, а складывается из двух противоположных процессов. Наравне с прогрессом идет все время и регресс органов, который имеет такое же большое значение для эволюции, как и прогресс.

**Эмбриология.** Четвертым методом со времени Дарвина стало изучение эмбриологии — науки об индивидуальном развитии организма от яйца до взрослого состояния. Там, где палеонтология и сравнительная анатомия оставляют пробелы, во многих случаях помогает история индивидуального развития. Изучение строения последовательных стадий развития зародышей дает возможность проследить постепенное усложнение от простого зачатка к сложному органу, позволяет проследить и постепенное упрощение органа при регрессивном развитии — редукцию органа до рудиментарного состояния или до его полного исчезновения. Еще в дарвиновский период многие анатомы и эмбриологи (Меккель, 1821) отмечали, что организм в процессе индивидуального развития от яйца до состояния половой зрелости проходит ряд стадий, соответствующих ступеням дифференциации организмов от низших форм к высшим, Дарвин использовал эти данные для обоснования эволюционного учения, объяснив, что сходство зародышей животных разных систематических групп на ранних стадиях развития — следствие их родства, а различия, возникающие в последующем развитии, являются результатом изменения их организации вследствие расхождения признаков в процессе эволюционного развития. Ф. Мюллер (1864) обосновал роль эмбриологических данных для изучения эволюционного процесса на большом сравнительном материале по развитию и биологии ракообразных. Одновременно русские исследователи А. Ковалевский (1840—1901), И. Мечников (1844—1916) и В. Заленский доказали родство разных типов животного мира на основании сходства их зародышевых листков на ранних стадиях эмбрионального развития. Э. Геккель использовал все эти данные эмбрио-

логии для восстановления родственных взаимоотношений организмов и сформулировал *основной биогенетический закон*. Геккель формулировал его так: «*Онтогенез есть повторение филогенеза*. Иначе говоря, развитие организма от яйца до взрослого состояния (онтогенез) есть краткое и сжатое повторение того пути развития, который прошел в течение эволюции ряд предков этого организма (филогенез)». Этим последним Геккель укрепил эмбриологический метод наравне с другими методами эволюционного учения.

### Метод тройного параллелизма.

Каждый из методов охватывает только часть общего процесса, и, только сочетая воедино данные сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии, можно с истинным приближением проникнуть в скрытые от нас глубины исторического процесса. Таким образом, начиная с Э. Геккеля был установлен метод тройного параллелизма морфологических исследований.

Одним из блестящих примеров параллельного применения

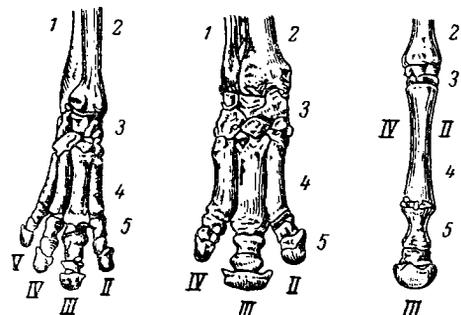


Рис. 266. Скелет передней конечности тапира, носорога и лошади:

II—V — второй, третий, четвертый и пятый пальцы, 1, 2 — локтевая и лучевая кости, 3 — запястные кости, 4 — пястные кости, 5 — пальцы

тройного метода морфологического изучения к эволюции служит история происхождения современной лошади.

Сравнительная анатомия учит, что млекопитающие, имеющие пятипалые конечности с когтями на пальцах, являются первичными и более древними. В процессе эволюции млекопитающих путем специализации в ряде поколений предков копытных выработались изменения когтей на пальцах в копыта и произошла постепенная редукция боковых пальцев за счет усиления средних. Таким путем можно построить ряд преобразований конечности млекопитающих (рис. 266). Передние ноги тапира представляют четырехпалую конечность с копытами на каждом пальце. Носорог имеет на каждой ноге только три пальца с копытами, причем средний палец развит сильнее, чем боковые. Наконец, лошадь имеет однопалую ногу с одним копытом, а от боковых пальцев остаются лишь рудиментарные пяст-

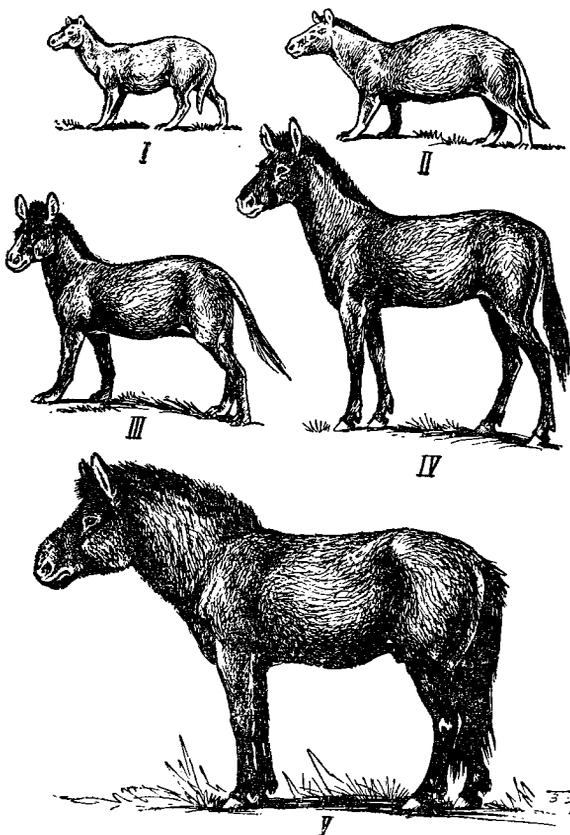


Рис. 267. Реставрация предков лошади. I — эогипус, II — орогиппус, III — мезогиппус, IV — гиппарион, V — дикая лошадь Пржевальского

ные косточки II и IV пальцев, не видимые снаружи. Совершенно такую же картину преобразований конечности дает нам и палеонтологический ряд ископаемых остатков предков лошадей из третичных отложений Европы и особенно Северной Америки. При этом одновременно с изменением конечности шло увеличение размеров всего животного и преобразование его зубов. На рис. 227 представлен ряд конечностей ископаемых лошадей, а рис. 267 дает представление о внешнем виде предков лошадей.

Древний предок лошади — эгиппус (размером с лисицу) имел четыре пальца на передней, три пальца на задней конечности и просто устроенные зубы. В течение эволюции шло постепенное увеличение размеров животного и усложнение строения его зубов. Одновременно происходили постепенное усиление среднего пальца и редукция боковых пальцев до их полного исчезновения у современной лошади.

История индивидуального развития лошади подтверждает эти выводы сравнительной анатомии и палеонтологии. Хотя у зародыша лошади, по видимому, не закладываются зачатки свободных боковых пальцев, но боковые пястные косточки II и IV-пальцев у зародыша лошади представлены совершенно отдельными хрящами, лишь несколько меньшими, чем пястная косточка III пальца (рис. 268). Следовательно, в эмбриональном развитии лошади повторяются стадии предков лошадей с самостоятельными боковыми пальцами (см. рис. 227).

#### Развитие исторического метода в биологии.

Метод тройного параллелизма сыграл большую роль при изучении закономерностей развития мира животных в процессе эволюции и для установления родственных отношений среди современных животных. Результатом явилось построение родословного древа мира животных (филогении) и его отдельных ветвей (см. ниже). Современная биология не удовлетворяется этими задачами и стремится, сочетая воедино разные методы исследования, вскрывать общие закономерности процесса развития мира живых существ. Такое направление было названо А. Н. Северцовым *эволюционной морфологией*. При этом понадобились обобщения и других методов исследования живых существ. В биологии возникли самостоятельные направления, развивающие исторический метод в биологии: *эволюционная физиология* (Л. А. Орбели, Х. С. Коштоянц, П. К. Анохин), *эволюционная гистология* (А. А. Заварзин, А. В. Румянцев, Н. Г. Хлопин), *эволюционная биохимия* (Флоркен, А. Б. Благовещенский, С. Е. Северин).

Главной задачей современного исторического метода в биологии является вскрытие закономерностей процесса эволюционного развития на начальных этапах приспособительной эволюции и в жизни отдельных видов при конкретных условиях их существования — это *проблема становления видов*. При этом нельзя ограничиваться изучением организации и жизненных проявлений отдельного организма. Необходимо изучение жизни вида в целом и жизненных проявлений популяций, составляющих вид как целое, с учетом специфики условий их существования.

### РАЗНЫЕ ТИПЫ СООТВЕТСТВИЯ ОРГАНОВ

При применении метода сравнения к изучению организации как ныне живущих животных, так и их ископаемых родичей сразу же возник ряд понятий, объясняющих сходство в признаках у животных разных групп и причины их различия. Учение о соответствии органов возникло еще в до-

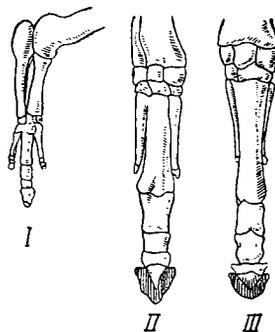


Рис. 268. Строение скелета конечностей у зародышей лошади на разных стадиях развития

дарвиновский период как понятие, объясняющее единство плана строения и единство типа строения. Петрус Кампер (1758), Жюффруа Сент-Илер (1818) морфологическое и физиологическое сходство называли *аналогиями*. При дальнейшем развитии учения о соответствии функциональное сходство органов было названо *аналогией*, а морфологическое сходство получило название *гомологии*.

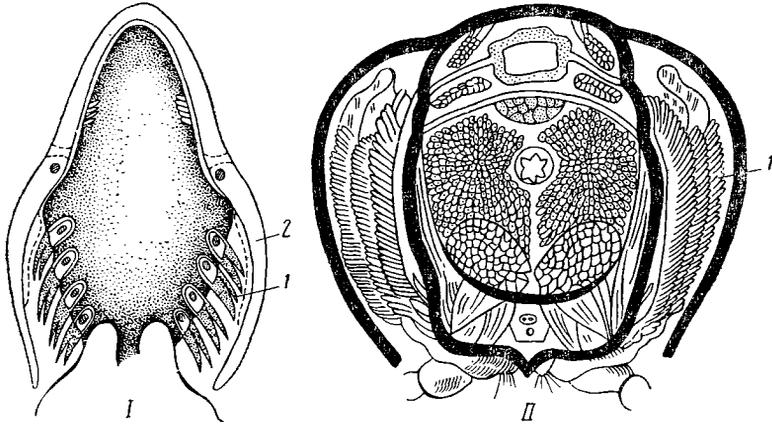


Рис. 269. Жабры рыбы и рака (по Гессу). I — спинная половина головы с жаберным аппаратом костистой рыбы; II — поперечный разрез через головогрудь речного рака:  
1 — жабры, 2 — жаберная крышка

**Аналогия.** При физиологическом подходе, т.е. в тех случаях, когда сравниваются друг с другом органы, несущие одинаковую функцию, возникает понятие аналогии. Так, органы водного дыхания у самых различных животных

носят название жабр, и все они выполняют одну и ту же функцию газообмена, поглощения в кровь кислорода из воды. Однако в историческом развитии эти органы могут быть совершенно различными, возникшими независимо друг от друга. У водных позвоночных жабрами (рис. 269) являются жаберные лепестки, сидящие на жаберных дугах в жаберных щелях, пронизывающих глоточную область кишечника. У различных морских кольчатых червей (см. том I) жабрами служат наружные выросты отдельных сегментов около органов передвижения — параподиев. У ракообразных (рис. 269 II) жабры — особые ветвистые органы в грудной области. Точно так же органы воздушного дыхания позвоночных животных — легкие — и органы воздушного дыхания насекомых и паукообразных — трахен — выполняют аналогичную функцию, но по строению и происхождению они совершенно различны и возникают в течение эволюции независимо друг от друга (рис. 270).

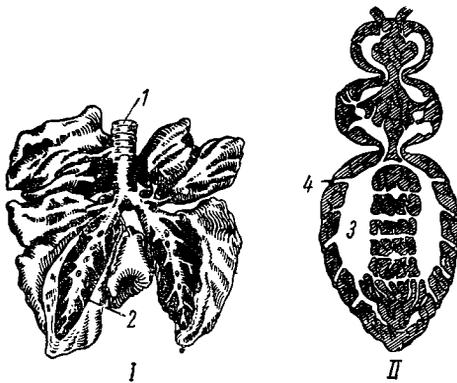


Рис. 270. Органы дыхания млекопитающих и насекомых. I — легкие быка; II — трахейная система пчелы:  
1 — трахея, 2 — бронхи, 3 — трахейные мешки, 4 — трахейные стигмы

Таким образом, аналогией называется *сходство функции органов независимо от их строения и происхождения*.

Изучение аналогии органов имеет большое значение для понимания преобразования организации животных под воздействием сходных условий существования, что доказывает ведущую роль функции в процессе видообразования.

**Гомология.** Для выяснения родственных связей между различными ныне живущими животными и для восстановления организации исходного предка служит морфологическое сравнение органов различных животных. Изучение *гомологии органов*.

*Гомологичными органами* называются органы *единого происхождения*, построенные по *одному плану*, занимающие *сходное положение* в теле животного и развивающиеся из *сходных зачатков*.

Гомология и аналогия, т. е. одинаковое устройство и сходная функция, часто совпадают. Например, сердце различных позвоночных имеет чрезвычайно разное устройство (сердце двухкамерное, трехкамерное, четырехкамерное), но выполняет одну и ту же функцию. В других случаях строение и функции могут быть различными. На рис. 271 представлены гомологичные скелеты конечностей: человека, медведя, кита, летучей мыши. Они имеют весьма сходный план строения, что объясняется их общим происхождением от конечностей четвероногого предка, однако выполняют различную функцию: рука служит для хватания, лапа медведя — для хождения по земле, ласт кита — для плавания, крыло летучей мыши — для полета.

**Гомодинамия.** Кроме сравнения соответственных органов у различных животных, сравнительным анатомам часто приходится видеть соответственное строение в сериальных органах одного и того же животного. При этом сериальные органы могут быть и сходного строения и различного. Например, позвонок из разных отделов позвоночника — шейный, грудной, поясничный, крестцовый, хвостовой — в общем имеет сходное строение, но и специфические отличия. Функция таких сериальных гомологичных органов может быть одинаковой (передняя и задняя конечности четвероногого), но может быть и разной (рука и нога человека, крыло и нога птицы). Для понятия сериальной гомологии принят термин *гомодинамия*.

**Гомойология.** Этим термином называется сходное строение в органах, развившихся параллельно у разных животных независимо друг от друга под влиянием приспособления к сходным условиям существования. Примером может служить сходная дифференцировка органов зрения у различных моллюсков или у разных червей. Осборн подобного рода явление называет *гомоплазией*.

**Значение учения о соответствии органов.** Учение о соответствии органов, аналогии и гомологии занимает центральное место в учении о кровном родстве живых существ — *филогении*. Общие черты строения органов являются неопровержимыми доказательствами происхождения современных групп животных от общего предка. Единство и различия в функции органа с учетом условий существования дают возможность объяснить различия, которыми обладают разнообразные и многочисленные потомки родоначального предка.

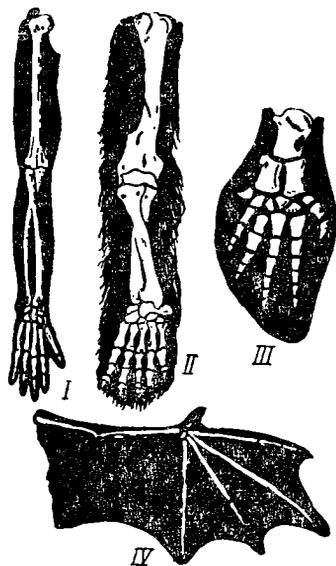


Рис. 271. Передние конечности млекопитающих (по Гессу). I — рука человека; II — лапа медведя; III — ласт кита; IV — крыло летучей мыши

Если сравнительная анатомия не может восстановить в полном объеме строение предков ныне живущих животных и растений, то палеонтология, изучающая ископаемые остатки организмов, живших в предшествующие геологические эпохи, может, последовательно изучая напластование земных слоев, проследить строение и превращение организмов. При этом в более древних слоях, как уже сказано выше, можно надеяться встретить более низко организованные формы, чем в слоях позднейшего времени. Действительно, в некоторых случаях палеонтология дает нам прекрасные примеры эволюции организмов. На рис. 272 представлен последовательный ряд превращения раковин (*Carinifex multiformis*) третичного периода, восстановленных еще в 1866 г. Гильдендорфом и также в 1905 г. Фраасом в ракушечнике в Штейнхейме (Германия). В нижних слоях раковины чрезвычайно простые, в верхних они постепенно усложняются и имеют совсем иные форму и строение.

Казалось бы, эволюционисту представляется возможность легко создать истинное родословное древо, последовательно изучая ископаемые остатки в земных слоях. Однако на самом деле еще Ч. Дарвин, оценивая положительную роль палеонтологии в эволюционном учении, указывал на неполноту геологической летописи. Неполнота объясняется тем, что окаменение организма может иметь место только в редких случаях. Большинство умерших животных и растений истлевают в почве без какого-либо остатка. Процесс окаменения может происходить только в воде и при условии, что сейчас же после смерти организм обволакивается плотным слоем тонкого ила или песка; в этих случаях истлевают только мягкие части, а твердые — раковины, кости, зубы — пропитываются растворами минеральных солей. Лишь при таких условиях получается полное замещение органического вещества неорганическим. Следовательно, наземные животные могут окаменеть в том случае, если они попадут в реку и будут занесены песком или илом. На поверхности земли все трупы истлевают полностью вместе со скелетом, не давая остатков.

**Ряды предков.** Нахождение ископаемых остатков прямого ряда предков является редким случаем.

**Прямой ряд предков** — это ряд форм, состоящих в прямом родстве друг с другом, как дед, сын и внук. Примером может служить вышеприведенный ряд предков лошадей. В большинстве случаев ископаемые представляют не прямой ряд предков, превращающихся друг в друга, а лишь ряд отдаленных друг от друга родственных форм. На рис. 273 буквой *А* обозначен предок какого-нибудь животного, *Б, В, Г, Д* — прямой ряд его потомков. В процессе эволюции, при биологическом прогрессе происходит расселение вида и его распадение на ряд новых групп. По ряду геологических горизонтов буквами *Б<sub>1</sub>, Б<sub>2</sub>, Б<sub>3</sub>* и т. д. обозначен ряд форм, живших одновременно с предками *Б*, но приспособившихся к различным условиям существования. То же обозначено на горизонтах *В, Г и Д*. Вследствие неполноты геологической летописи большинство переходных форм не оставило после себя никаких следов, а сохранились лишь их близкие или отдаленные родственники *Б<sub>3</sub>, В<sub>2</sub>, Г, Д*. Следовательно,



Рис. 272. Филогенетический ряд раковин из ракушечника в Штейнхейме (по Абелью)

палеонтологический ряд вместо прямого ряда предков А, Б, В, Г, Д дает на схеме зигзагообразную линию. Палеонтолог Абель называет подобные ряды ископаемых форм, в отличие от прямых рядов предков, ступенчатыми рядами.

Ступенчатый ряд — это последовательный ряд форм от низших к высшим, повторяющий в некоторых признаках те этапы эволюции, которые прошли прямые предки современных форм, но, однако, в большинстве признаков имеющих другое строение.

Ступенчатые ряды — это ряды форм, находящиеся в разных степенях родства с прямым рядом предков. Примером ступенчатого ряда может служить изменение конечностей от пятипалой через тапира, к носорогу и лошади (см. рис. 266).

Наконец, встречаются еще так называемые приспособительные ряды, представляющие ряд конвергентных форм, характеризующихся сходными, аналогичными признаками, которые развиваются совершенно самостоятельно у разных групп в связи с приспособлением к одинаковым условиям среды. Например, мы видим большое сходство в общей форме тела у акулы (рыба), ихтиозавра (рептилия) и дельфина (млекопитающее).

Ряды предков могут быть восстановлены на основании всех известных органов данного ряда животных, ступенчатые ряды — на основании одного или некоторых определенных органов, так как в других органах будут постоянно сказываться так называемые *перекресты специализированных признаков*. Например, ряды предков лошади, построенные по преобразованию в конечностях, не всегда совпадают с прямыми рядами их предков. По строению зубов видно, что одновременно с ними жили различные группы ископаемых непарнопалых млекопитающих со своими отличительными особенностями, т. е. имеющие конечности иного строения.

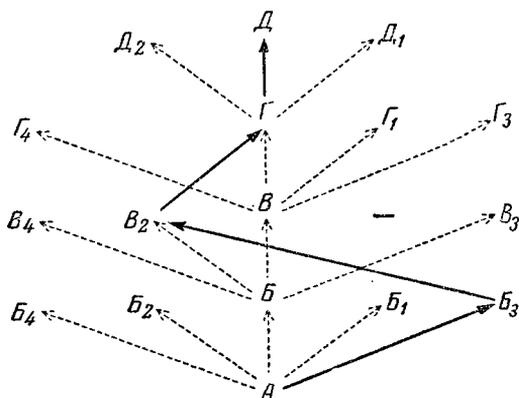


Рис. 273. Схема палеонтологических рядов. А, Б, В, Г, Д — прямой ряд предков; Б<sub>1</sub>, Б<sub>2</sub>, Б<sub>3</sub>, Б<sub>4</sub> — родственные формы, жившие одновременно с формой Б и являющиеся потомками А. То же для рядов В, Г и Д

## НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ

Еще творец материалистической теории происхождения органического мира Ч. Дарвин подчеркивал, что процветание вида может достигаться различными путями. Эволюционное развитие есть не процесс последовательного совершенствования организации — прогресса, а сложный процесс приспособления организации к новым условиям существования, где при прогрессивном развитии одних черт происходит регресс других. Эту диалектическую противоречивость особенно ярко выразил Ф. Энгельс, который писал, что «каждый прогресс в органическом развитии является в то же время и регрессом, ибо он закрепляет *одностороннее* развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях»<sup>1</sup>.

Однако и в настоящее время среди биологов, стоящих на идеалистических позициях, существует толкование прогресса как процесса посте-

<sup>1</sup> Ф. Энгельс. Диалектика природы. Госполитиздат, 1955, стр. 249.

пенного совершенствования организации, как выражения внутреннего стремления живых существ к совершенству. Материалистическая разработка вопроса о направлении эволюционного развития принадлежит советскому ученому А. Н. Северцову. На основании изучения направлений филогенетического развития позвоночных животных А. Н. Северцов разобрал вопрос, почему в одних случаях животное, изменяясь, дает новые поколения потомков, имеющих более высокую организацию, чем их предки, а в других случаях животные, хотя и изменяются в течение ряда поколений, остаются в общем на той же ступени высоты организации. Развивая идеи Ч. Дарвина, он показал, что процветание вида, или биологический прогресс, может достигаться различными путями в зависимости от характера взаимосвязей организма с окружающими условиями.

Термином «биологический прогресс» А. Н. Северцов обозначал направление эволюции, когда какая-нибудь группа животных или растений, живя в благоприятных условиях, с течением времени сильно *увеличивается в числе*, вследствие чего *расселяется в новые места* с иными условиями существования. При этом потомки родоначального предка, приспособляясь к новым условиям существования, *распадаются на новые подчиненные систематические группы* (разновидности, потом дочерние виды).

Биологический регресс — противоположное понятие и обозначает явление, когда *численность* вида уменьшается, *область распространения* постепенно становится все меньше и меньше, так же как и *число подчиненных систематических групп* (видов, разновидностей).

**Ароморфоз.** Если при изменении условий существования в организме животного происходит *прогрессивное морфо-физиологическое изменение его организации*, поднимающее интенсивность жизнедеятельности на *новую, высшую ступень*, то такое изменение называется *ароморфозом* (от греч. *айро* — повышаю, *морфозис* — изменение формы). Оно приводит к совершенствованию организации и процветанию вида. Такие прогрессивные морфо-физиологические изменения, ставящие весь процесс обмена веществ организма потомка, по сравнению с родоначальным предком, на новую, качественно высшую ступень, приводят к повышению его жизнедеятельности, в результате чего происходит увеличение численности вида и расширение его ареала. В историческом развитии позвоночных животных можно наметить целый последовательный ряд изменений, носящий характер ароморфозов. Так, например, птицы и млекопитающие по сравнению с рептилиеобразными предками характеризуются целым рядом прогрессивных изменений, носящих характер ароморфозов. Общим для обоих классов ароморфозом является гомойотермность, или теплокровность, т. е. высокая, постоянная температура тела, благодаря которой птицы и млекопитающие расселились по всему земному шару и распались на большое количество систематических групп, приспособленных к самым различным местообитаниям. Теплокровность была достигнута благодаря следующим прогрессивным изменениям организации: 1) четырехкамерности сердца и редукции одной дуги аорты, приведшим к полному разграничению венозного и артериального потоков крови; 2) защите тела от охлаждения благодаря появлению перьев у птиц и волос у млекопитающих; 3) совершенному строению органов дыхания, повысивших общую энергию жизнедеятельности. Кроме того, птицы и млекопитающие характеризуются совершенным строением органов чувств и головного мозга.

У птиц, кроме того, выработалось приспособление к новому способу передвижения — полету, а у млекопитающих — живородность и питание детенышей молоком матери. Эти изменения дали возможность животным перейти к новому образу жизни, широко расселиться по необитаемой до тех пор суше, где они встретили много пищи и свободных местообитаний. В эволюции человека, как указал Ф. Энгельс, таким прогрессивным изменением, благодаря роли труда в процессе очеловечения обезьяны, служило превращение передних конечностей предка человека в руки.

**Идиоадаптация, или алломорфоз.** Другим путем эволюции являются приспособления организмов к определенным условиям существования — адаптации в узком смысле, или *идеоадаптации*, посредством которых потомки животных из поколения в поколение приспосабливаются к разнообразным условиям жизни, причем сложность их организации и интенсивность жизнедеятельности в общем не повышаются. Благодаря этому, несмотря на ряд изменений, животные остаются на прежнем уровне высоты организации. Так, многие млекопитающие, стоящие в общем на одинаковом уровне высоты организации, приспособились к различным способам передвижения. Несмотря на самую различную функцию и различную форму органов движения, передние конечности остались построенными по тому же ти-

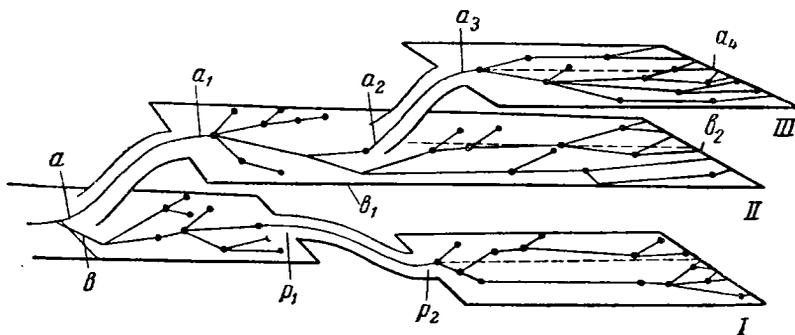


Рис. 274. Схема путей биологического прогресса (по А. Н. Северцову)

пу, лишь изменилось соотношение частей, как в этом может убедиться читатель, разбирая скелет конечностей (см. рис. 271) летучей мыши (летание), кита (плавание), медведя (хождение).

Указанные выше два типа приспособлений, ведущих к биологическому прогрессу, представлены на прилагаемой схеме (рис. 274). Ряд горизонтальных плоскостей представляет ступени высоты организации животных. Представим себе, что на некоторой стадии эволюционного процесса некое животное дало две новые формы  $a$  и  $b$ , из которых  $a$  отличается тем, что в ней развиваются признаки прогрессивного характера, благодаря чему происходит повышение организации, т. е. происходит ароморфоз; это повышение на схеме обозначено некоторым подъемом линии  $a$ — $a_1$ . Этот новый качественный скачок в организации приводит к биологическому прогрессу вида, численность его увеличивается, и ареал расширяется. При расселении условия существования меняются. Вслед за этим отдельные формы начинают приспосабливаться к различным условиям существования, с которыми им приходится сталкиваться благодаря расселению. При этом данная группа, попадая в различные условия, распадается на большее или меньшее число систематических подчиненных форм, что изображено разветвлениями по плоскости III. Эти разветвления в одной горизонтальной плоскости изображают приспособления (адаптации) второго типа, т. е. идиоадаптации. В дальнейшей эволюции одна из ветвей  $a_1$  может снова выработать новый подъем организации, новый ароморфоз  $a_2$ — $a_3$  и снова на новой ступени организации, в новой плоскости III дать новую сеть приспособительных изменений — идиоадаптации — и снова распасться на ряд ветвей. Некоторые формы  $p_1$ — $p_2$  могут попадать в особые специфические условия существования, вызывающие понижение общего уровня их организации из-за дегенерации органов.

Из вышесказанного понятно, почему в настоящее время существуют одновременно и высокоорганизованные животные и растения, являющиеся конечными разветвлениями родословного древа, т. е. молодые формы, и низкоорганизованные животные, остатки очень древних групп — начальных

ветвей родословного дерева. Эволюция высших групп шла путем ароморфозов, т. е. изменений, повышающих организацию. Исходные формы, от которых они произошли, вымерли, не будучи в состоянии конкурировать со своими более высокоорганизованными потомками. Но те потомки исходной формы, которые остались жить в тех же условиях, не остановились в своем развитии, а выработали в ряде поколений некоторые новые приспособления на уровне той же высоты организации путем идиоадаптации. Благодаря этому они сохранились до настоящего времени и живут одновременно с высшими.

Таким образом, историческое развитие — эволюция, не есть процесс равномерного постепенного развития; он протекает ступенчато, со сменой качественных и количественных изменений<sup>1</sup>.

**Дегенерация.** Биологический прогресс может достигаться не только прогрессивными изменениями строения и функций органов, но и регрессивными явлениями при дегенерации.

Дегенерацией называются *морфо-физиологические изменения регрессивного характера* при переходе животных в такие условия существования, когда орган теряет свое биологическое значение и утрата его является полезным приспособлением, приводящим к повышению численности вида и его процветанию. Взамен утраченных органов у таких животных иногда развивается очень сложная дифференцировка строения и функции остающихся органов, что обеспечивает их выживаемость и процветание.

Примером таких приспособительных изменений регрессивного характера, т. е. ведущих к вторичному упрощению организации, может служить широко распространенное явление *паразитизма*. Биологические выгоды перехода от самостоятельного к паразитному питанию, а вместе с тем к особому образу жизни довольно ясны. Становясь паразитом крупного и в общем хорошо защищенного животного, мелкое хищное животное выигрывает в безопасности и одновременно получает постоянный источник легко добываемого и питательного корма. При таком приспособлении к паразитному питанию становятся ненужными не только органы передвижения и органы чувств, но иногда и кишечный канал. Все такие органы в течение ряда поколений отмирают естественным отбором, происходит их дегенерация, а иногда и полная редукция. Так, все ленточные глисты — паразиты кишечника человека и других крупных животных — вследствие дегенерации не имеют ни органов передвижения, ни органов чувств, ни органов пищеварения. В противоположность свободноживущим червям они питаются непосредственно проникающими через стенки их тела уже переваренными, готовыми к усвоению продуктами пищеварения хозяина.

Другим примером биологического прогресса, достигнутого дегенерацией, может служить приспособление к сидячему образу жизни у асцидий. Как показывает их эмбриональное развитие, целый ряд органов — хорда, сегментальная мускулатура, трубчатая нервная система и другие — редуцируется при приспособлении к прикрепленному образу жизни. В то же время это приспособление явилось биологически полезным и позволило очень древней группе первичных хордовых дожить до настоящего времени.

**Рудиментарные органы.** Сравнительная анатомия обращает внимание не только на органы функционально важные, но также и на органы зачаточ-

---

<sup>1</sup> В последнее время среди зарубежных теоретиков эволюционного учения широким признанием пользуется учение о разных направлениях эволюционного процесса соответственно учению А. Н. Северцова об ароморфозах и идиоадаптациях. *Анагенезом* Б. Ренш и Дж. Гаксли называют крупные качественные изменения организации, соответствующие ароморфозам. *Кладагенезом* они именуют мелкие приспособительные изменения к частным изменениям условий существования, соответствующие понятию идиоадаптаций Северцова или алломорфозов Шмальгаузена. Кроме того, Дж. Гаксли (1949) выдвинул еще термин *стастигенез* — сохранение постоянства организации в течение многих геологических эпох при жизни в постоянных условиях существования (например, плеченогие).

ные, рудиментарные, не играющие значительной роли в жизни животного, так как они являются интересными документами предшествующей эволюции исследуемого животного, позволяют восстановить картину исторического прошлого и родственные отношения его с другими формами. Примером может служить существование рудиментов тазового пояса и задних конечностей у китообразных в виде нескольких косточек в теле на месте задних конечностей (рис. 275). Наличие рудиментов задних ног является важным

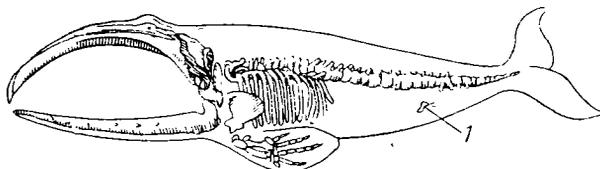


Рис. 275. Скелет гренландского кита:  
1 — рудимент задней конечности

документом о происхождении китообразных от четвероногих млекопитающих. Учение о рудиментарных органах имеет также большое значение в вопросе о происхождении человека.

### СПОСОБЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНОВ

На изменение условий существования организм животного прежде всего реагирует изменением функций органов.

**Изменение функции.** Еще Ч. Дарвин отметил, что каждый орган у животных выполняет не одну, а несколько функций. При переходе в необычные условия существования поведение животных изменяется, и один и тот же орган у одного и того же животного может выполнять различные функции. Это положение было развито А. Дорном (1875) в учении о смене функций и А. Н. Северцовым в учении о способах филогенетических изменений органов. При кратковременном изменении условий существования изменение поведения животного и функций органов также носит временный характер. Если же это происходит повторно, изменение поведения и функций становится постоянным для жизни организма в ряде следующих друг за другом поколений, то одновременно с функцией изменяется и строение органов, причем в определенном направлении, соответственно изменению внешней среды.

А. Дорн обратил внимание, что всякий более или менее сложного строения орган имеет не одну, а несколько функций, из которых одна главная, а остальные второстепенные. Это явление множественности функций носит название *мультифункциональности*. Так, главная функция конечностей наземного млекопитающего — движение животного по земле, но в то же время они выполняют дополнительные функции — плавания в воде, защиты от нападения (царапанье кошек, брыканье лошади), удержание добычи при питании (хищники) и т. п. При изменении условий среды может случиться, что главная функция ослабнет, а одна из вторичных — усилится и через некоторое время станет на место главной. Так, у предков китообразных и ластоногих главной функцией конечностей было хождение по земле, а второстепенной — плавание. При приспособлении к водному образу жизни плавание стало главной функцией, а передвижение по земле либо второстепенной, как у тюленей, либо утрачено полностью, как у китообразных.

Подобного рода преобразования строения и функций органов применительно к новой среде имеют громадное значение в процессе эволюции при видообразовании. В настоящее время разработана целая система этих способов филогенетических изменений органов. Приведем несколько примеров.

**Смена функции** (Л. Дорн). При приспособлении органа к условиям жизни в новой среде главная функция органа может потерять свое биологическое значение и постепенно замениться второстепенной — произойдет смена функции. Например, у хищных млекопитающих при приспособлении к питанию рыбой хождение по земле постепенно заменилось плаванием.

**Усиление функции, или интенсификация** (А. Н. Северцов). Это один из ведущих факторов при прогрессивном развитии органов. Примером может служить прогрессивная дифференцировка строения легких у наземных позвоночных.

**Расширение функции** (Л. Плате). Когда у потомка прежний орган приспособливается к выполнению новой функции, происходит расширение функции. Например, у живородящих рыб плавники приобретают функцию копулятивных органов для внутреннего оплодотворения.

**Фиксация фаз**. Если функция органа распадается на несколько последовательных ступеней — фаз, то одни фазы могут приобрести значение главной функции, а другие — выпасть. Примером может служить преобразование конечностей млекопитающих при переходе от стопоходения к пальцеходению и фалангоходению.

Особенно большое значение имеет преобразование функции органов в индивидуальном развитии животных. При развитии от яйца до взрослого состояния условия существования животного организма неоднократно меняются, и соответственно этим изменениям меняется функция органов и их строение. Индивидуальная жизнь каждого организма состоит из ряда ступеней — периодов, этапов, различных для разных видов животных. Каждый из этапов характеризуется своими особенностями функций органов и их строения. Поэтому изучение закономерностей индивидуального развития животных играет большую роль как в теоретической биологии, так и в практике разведения сельскохозяйственных и диких животных.

**Субституция**. Другим способом филогенетических изменений организации является замещение одного органа другим. В 1886 г. Н. Клейнберг установил принцип *субституции* органов, назвав этим термином случаи, когда при эволюции старые органы разрушаются и замещаются новыми. Так, в эволюции позвоночных первичный осевой скелет — спинная струна, или хорда — замещается у высших позвоночных сначала хрящевым, а потом костным позвоночником. При этом хорда полностью замещается хрящевыми позвонками, а затем хрящевые позвонки замещаются костными. Кроме принципа субституции органов, выделены принципы *субституции функции* (А. Н. Северцов) и *физиологической субституции* (Д. М. Федотов).

Примером субституции функции может служить замещение одних органов дыхания другими в разные периоды индивидуального развития у всех позвоночных. Функция газообмена остается одной и той же, но она выполняется разными органами. Так, например, головастики лягушки сначала дышат наружными жабрами, потом внутренними, а затем переходят к легочному дыханию кислородом воздуха. Так же в эмбриональном развитии рептилий, птиц и млекопитающих сменяются у зародышей три поколения почек: пронефрос, мезонефрос и метанефрос.

Когда исчезающий орган замещается другим, несущим подобную же функцию и занимающим подобное же положение, такая субституция носит название *гомотопной*. Если замещающий орган занимает другое положение, то он все же несет биологически равноценную функцию, не становясь на место исчезнувшего органа, такое замещение называется *гетеротопной* субституцией (И. И. Шмальгаузен).

**Закон корреляции**. Анатомы еще задолго до возникновения эволюционного учения наблюдали, что положение и строение разных органов в организме находятся в закономерном соотношении друг с другом. В начале XIX в. знаменитый французский сравнительный анатом и палеонтолог Жорж Кювье установил закон *сосуществования органов*, названный им зако-

ном *корреляции*, который помог ему восстановить целые скелеты из разрозненных остатков костей ископаемых животных. Сходный закон — взаимного *уравновешивания* органов — был также открыт его современником Жюффруа Сент-Илером.

Ч. Дарвин обоим этим законам придавал очень большое значение и в главе о соотносительных изменениях органов разбирал значение изменения соотношения между органами в процессе эволюции. Приспособление животного к определенным условиям существования не затрагивает один какой-нибудь орган, а вызывает целый ряд соотносительных изменений в других органах. Изменение функции какого-либо органа влечет изменение функций других органов. Так, например, приспособление млекопитающих к хищному питанию не только вызвало изменения в зубах и кишечнике, непосредственно связанных с питанием мясной пищей, но соответственным образом изменились и конечности: на пальцах образовались большие когти, развилась сильная мускулатура. У травоядных животных, кроме зубов, приспособленных к перетиранию растений, желудка и кишечника, приспособленных к перевариванию растительного корма, изменились также конечности: пятипалая конечность предков лошади превратилась в однопалую конечность с копытом, приспособленную к быстрому бегу, что необходимо при жизни в открытых степных пространствах.

Закон корреляции сыграл громадную роль в палеонтологии. Изучив подробно цепь функциональных взаимоотношений органов у современных форм, палеонтолог получил возможность, имея в руках лишь части животного, восстанавливать все животное целиком. Имея в руках обломки черепа с большими рогами, палеонтолог имеет полное право утверждать, что позвоночник этого животного имел большие остистые отростки, к которым прикреплялась мощная мускулатура, поддерживающая тяжелую голову, а конечности были приспособлены к хождению на двух пальцах, как это наблюдается у всех современных парнокопытных животных.

Закон корреляции играет также громадную роль в сравнительной анатомии и эмбриологии. С победой эволюционного учения статическое представление о корреляциях как постоянном сосуществовании органов было оставлено, и закон соотношения органов стали понимать как процесс взаимосвязи частей организма в индивидуальном и историческом развитии. Соответственно этому пониманию корреляций они были расчленены на две категории: 1) *корреляции физиологические*, или *индивидуальные*, т. е. взаимосвязи частей и органов в индивидуальном развитии, и 2) *корреляции филогенетические*, или *координации* (А. Н. Северцов), т. е. взаимосвязи органов в историческом развитии.

Учение о корреляциях играет большую роль в эволюционном учении. Оно объясняет случаи, когда незначительное наследственное изменение вызывает в организме сложную цепь координационных изменений, значительно меняющих прежнее отношение организма к окружающей среде.

## ЭМБРИОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ

История индивидуального развития от яйца до взрослого состояния с давних пор привлекала к себе внимание натуралистов. Еще в дарвиновский период эмбриологами был установлен ряд важнейших общих законов развития, которые были использованы Ч. Дарвином для обоснования процесса эволюции. В XVII в. известным анатомом и физиологом Уильямом Гарвеем было высказано знаменитое изречение «все живое развивается из яйца», устанавливающее единство законов развития органического мира. В конце XVIII в. один из первых академиков Российской академии наук в Петербурге Каспар Вольф в своей теории *эпигенеза* доказал, что развитие есть процесс постепенного преобразования простого недифференцированного зачатка в сложный организм. В начале XIX в. немецкий сравнительный ана-

том Иоганн Меккель связал эту постепенность в развитии от простого к сложному с теорией лестницы существ и высказал теорию *параллелизма* между стадиями развития зародыша человека со ступенями «лестницы природы» от низших форм к высшим. Христиан Пандер (1817) и Карл Бэр (1828) положили начало учению о *зародышевых листках*, сходно закладывающихся у разных животных и объединяющих их по характеру развития в общие типы развития. Таким образом, еще в додарвиновский период эмбриология дала ряд важнейших теоретических положений, послуживших основными доказательствами идеи эволюции: 1) единство органического мира в его развитии из яйца; 2) постепенность развития от простого к сложному; 3) повторяемость в развитии высших форм и их зародышей признаков, соответствующих чертам организации низших систематических групп.

Ч. Дарвин дал материалистическое толкование этим общим законам развития. Единство в планах строения и типах развития является неопровержимым доказательством общности родства и происхождения от общего предка. Постепенность в индивидуальном развитии есть следствие постепенности исторического развития, т. е. эволюции. Явление повторяемости — важнейшее доказательство идеи эволюции на основании данных эмбриологии. Дарвин называл эмбриологию одним из наиболее важных разделов естествознания и формулировал ряд важнейших положений, устанавливающих роль эмбриологических данных в эволюции.

1. *Закон эмбрионального сходства и дивергентного развития.* «Разные части одной и той же особи, вполне сходные в раннем эмбриональном периоде, становятся различными и служат для совершенно различных целей во взрослом состоянии»<sup>1</sup>.

2. *Закон о наследственной передаче в соответствующем возрасте.* «Несомненно большая часть изменений (не зависящих от образа жизни особи) зависит от ранних перемен, и можно предполагать, что в какое бы время жизни зародыша ни произошло изменение, оно будет проявляться в тот же период»<sup>2</sup>.

3. *Закон повторяемости в строении зародыша отдельных черт строения вымерших предков.* «Зародыши ныне существующих позвоночных отражают строение некоторых взрослых форм из большого класса существовавших в ранние периоды истории Земли»<sup>3</sup>.

4. *Закон изменяемости на всех стадиях индивидуальной жизни организма и закрепления в потомстве изменений естественным отбором.* «Естественный отбор на основании принципа наследования признаков в соответствующем возрасте может изменить яйцо, семя или молодой организм так же легко, как и организм взрослый»<sup>4</sup>.

5. *Закон о самостоятельной эволюции приспособлений на разных стадиях развития в зависимости от условий существования жизни зародыша или личинки.* «Если эмбриональная форма должна сама отыскивать себе свою пищу, то ее строение и приспособления будут столь же важны для вида, как строение и приспособления взрослого животного» ... «отбор в течение последующих веков продолжает приспособлять родителей к некоторой одной цели, а личинок — совершенно к другой»<sup>5</sup>.

Установленное Дарвином соотношение между закономерностями индивидуального развития и преобразованиями организмов в историческом развитии показали громадное значение эмбриологии в изучении эволюции. Как было указано выше, это в первую очередь было понято русскими эмбриологами А. О. Ковалевским, И. И. Мечниковым и В. В. Заленским, а также Ф. Мюллером, которые заложили основание эволюционной эмбриологии. Своими блестящими исследованиями по развитию ланцетника, асцидий и

<sup>1</sup> Ч. Д а р в и н. Происхождение видов. Соч., т. III, 1939, стр. 627.

<sup>2</sup> Ч. Д а р в и н. Очерк 1842 года. Соч., т. III, 1939, стр. 105.

<sup>3</sup> Ч. Д а р в и н. Очерк 1844 года. Соч., т. III, 1939, стр. 215.

<sup>4</sup> Ч. Д а р в и н. Происхождение видов. Соч., т. III, 1939, стр. 365.

<sup>5</sup> Ч. Д а р в и н. Очерк 1844 года. Соч., т. III, стр. 214.

также многих представителей типов беспозвоночных животных они доказали единство происхождения разных типов животных от единого корня. Э. Геккель использовал эти данные для обоснования основного биогенетического закона, и с тех пор эмбриология стала одним из основных методов изучения эволюционного процесса.

**Биогенетический закон.** Э. Геккель в 1866 г. в «Общей морфологии» сформулировал свой основной биогенетический закон следующими словами: «История развития организмов распадается на две родственные, тесно друг с другом связанные отрасли, на *онтогению*, или историю развития органических особей, и на *филогению*, или историю развития органических групп, возникших из одного общего корня. Онтогения представляет собою краткое и сжатое повторение (*рекапитуляцию*) филогении».

Биогенетический закон Геккеля сыграл большую роль в построении родословных древ. Там, где палеонтология не располагает ископаемыми остатками, а сравнительная анатомия — переходными формами, изучение истории индивидуального развития дает возможность установить родственные связи между различными животными и происхождение от общих предков.

Разрабатывая учение об основном биогенетическом законе, Геккель ввел в биологию целый ряд понятий о закономерностях индивидуального развития, которые сыграли большую роль при разработке исторического направления в биологии.

**Р е к а п и т у л я ц и я.** Явления повторения в развитии высших форм строения органов, присущих их предкам, которые имели более простое строение, называются рекапитуляцией. Типичным признаком рекапитуляции может служить присутствие у зародышей всех позвоночных животных, включая млекопитающих и человека, спинной струны — хорды, играющей роль осевого скелета у низших форм (ланцетник, минога, осетровые, двоякодышащие рыбы). В одних случаях у зародышей высших форм повторяется строение, присущее взрослым предкам (пример — хорда), в других — лишь зародышевое строение низших групп (пример — жаберные щели у зародыша) (рис. 276).

**П а л и н г е н е з ы и ц е н о г е н е з ы.** Э. Геккель расчленил эмбриональное развитие на два различных процесса: *палингенез* — последовательное развитие признаков, повторяющих строение взрослых предков, и *ценогенез* — возникновение новообразований, развивающихся у зародышей и личинок как эмбриональные приспособления к личиночной жизни. По мнению Геккеля, только палингенезы являются документами прошлой истории вида и только они дают последовательный ряд рекапитуляций. Ценогенезы, наоборот, как зародышевое приспособление, возникшее заново, нарушают правильную последовательность проявления палингенетических признаков и порядок рекапитуляции признаков предков в зародышевом развитии потомков. К разряду ценогенезов как нарушений, изменяющих последовательность рекапитуляции, Геккель относил следующие явления:

1. Развитие *ценогенетических*, или *провизорных*, органов как новообразований, играющих роль эмбриональных приспособлений к особым условиям существования в зародышевом или личиночном периоде жизни и у взрослых животных не сохраняющихся. Примером могут служить так называемые зародышевые оболочки всех амниот (амнион, аллантоис, хорион) или наружные жабры личинок земноводных и рыб, которые являются зародышевыми органами, функционирующими только у зародышей или личинок и не сохраняющимися во взрослом состоянии (рис. 277).

2. Разновременность закладки органов — *гетерохрония*. Развитие органов у зародыша обычно происходит неодновременно. Одни органы развиваются быстрее, происходит ускорение процесса их развития (акцелерация), у других, наоборот, оно задерживается, происходит запаздывание (ретардация) их развития.

3. *Гетеротопия* — этим термином Геккель называл изменение местоположения органа вследствие неравномерного роста органов и тканей в зародышевом и личиночном состоянии. Эти сдвиги местоположения органа, по мнению Геккеля, нарушали последовательность проявления палингенетических признаков и относились им к ценогенезам.

Основной биогенетический закон Геккеля сыграл большую роль при установлении родственных взаимоотношений в филогенетическом развитии животных. Но в то же время односторонний подход к пониманию закономерностей индивидуального развития, что «филогенез есть механическая причина онтогенеза» (как сформулировал Геккель взаимоотношение индивидуального и исторического развития), принес отрицательные результаты. Как показал еще Дарвин (см. выше), новообразования в индивидуальном

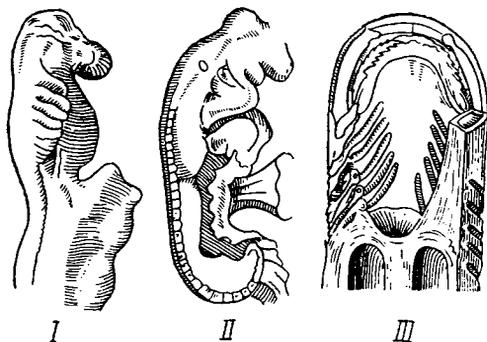


Рис. 276. Жаберные щели зародышей рыбы, человека и взрослой рыбы. I — зародыш ската; II — зародыш человека, III — глоточная область взрослой акулы (фронтальный разрез)

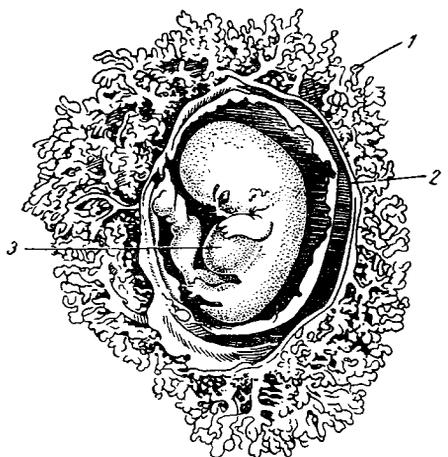


Рис. 277. Шестинедельный зародыш человека с зародышевыми оболочками (по Кольману): 1 — хорион, 2 — амнион, 3 — желточный пузырь

развитии возникают не только у взрослых животных, как думал Геккель, но и в течение всей индивидуальной жизни организма, от возникновения половых клеток до смерти животного.

Постепенно накопился большой материал, не укладывающийся в положения Геккеля об основном биогенетическом законе. Особенно не удовлетворяло исследователей деление процесса эмбрионального развития на палингенез и ценогенез. Отсюда возникла критика исторического направления в зоологии с полным отрицанием биогенетического закона.

**Филэмбриогенез.** Теория *эволюции путем изменения хода онтогенеза* — теория *филэмбриогенеза* — явилась новым важным этапом в восстановлении исторического направления при изучении закономерностей индивидуального развития животных. Создатель этой теории советский морфолог-эволюционист А. Н. Северцов выдвинул положение о том, что не только «онтогенез есть функция филогенеза», но и «филогенез есть функция онтогенеза». Сопоставляя данные сравнительной эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии, А. Н. Северцов доказывал, что при видообразовании многие новые признаки взрослых животных получены путем приобретения новых особенностей в их эмбриональном развитии.

Эмбриональные изменения могут возникать на последних стадиях морфогенеза, когда развитие того или иного органа не останавливается на состоянии родительской формы, а продвигается дальше — *анаболия*. Примером может служить развитие морской рыбы саргана (*Belone asus*), описанное А. Н. Северцовым (см. рис. 278). Взрослая рыба отличается от дру-

гих рыб очень длинными челюстями. Вначале зародыш имеет короткие челюсти, похожие на челюсти других рыб (рис. 278<sub>I</sub>). Потом начинается усиленный рост нижней челюсти, а верхняя остается короткой (рис. 278<sub>II,III</sub>); позже вырастает и верхняя челюсть до состояния, характерного для взрослой рыбы (рис. 278<sub>IV</sub>). Здесь в течение развития саргана повторяется ряд этапов, которые прошли в историческом прошлом их предки. Действительно, среди костистых рыб и в настоящее время есть одна рыбка — полурыл (Naemigamphus), родственная саргану, сохранившая длинную нижнюю челюсть и очень короткую верхнюю, как на средней стадии развития у Belone.

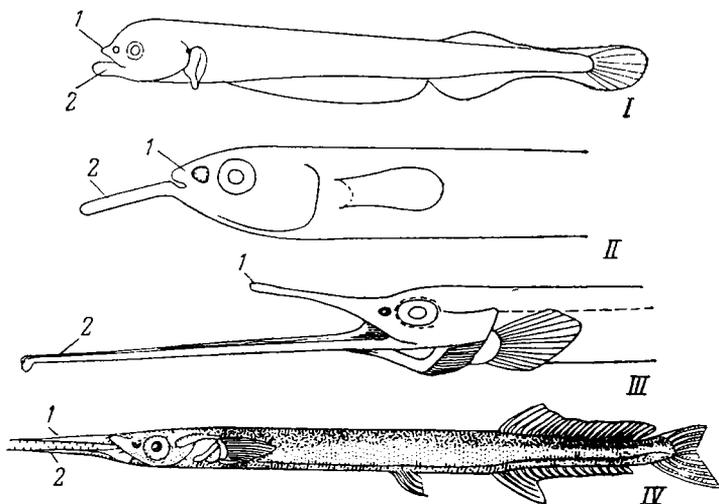


Рис. 278. Ряд стадий развития челюстей у мальков рыбы саргана (по А. Н. Северцову). I, II, III — мальки; IV — взрослая рыба: 1 — верхняя челюсть, 2 — нижняя челюсть

В других случаях новообразование возникает в середине эмбрионального периода — отклонение в сторону пути развития потомка от пути развития родительской формы — *девиация*. Наконец, развитие органа может идти по-новому с самого начала, т. е. возникают первичные изменения развития органа — *архаллаксис*. Филогенетическое развитие путем изменения хода индивидуального развития в конце морфогенеза, в середине развития и на стадии первичных зачатков может быть иллюстрировано рис. 245, представляющим схему филогенетического развития чешуй, пера и волоса позвоночных по данным эмбрионального развития (по Б. С. Матвееву).

### УПРАВЛЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫМ РАЗВИТИЕМ

В своих опытах по созданию новых пород плодовых и ягодных культур И. В. Мичурин обосновал ряд общих положений о закономерностях индивидуального развития, играющих важную роль как при процессе видообразования в природе, так и при управлении развитием животных. Исходя из общего положения, что человек может воздействовать на природу только совместным действием наследственной передачи свойств от родителей к потомку путем скрещивания и воздействием среды на развившийся организм, Мичурин разработал методы воздействия на организм. Во-первых, своими опытами с искусственным опылением цветков плодовых растений он доказал, что условия жизни родительского организма в период созревания половых клеток влияют на будущее потомков. Во-вторых, он провел

эксперимент с разными условиями хранения семян плодовых растений и доказал, что условия хранения семян изменяют качество плодов на деревьях, выросших из этих семян. В-третьих, он доказал, что растительные организмы восприимчивы к воздействию на них измененными условиями только в период их развития и роста. Возмужалые растения теряют способность воспринимать воздействия измененных условий развития. В животноводстве и других областях использования человеком животных за последние годы в Советском Союзе накопился большой опыт внедрения этих принципов Мичурина в управление развитием организма животных.

Воздействие через организм родителя на гаметы. В настоящее время накопился экспериментальный материал, показывающий, что рацион кормления может влиять на половые железы и гаметы. Установлено, что самцы нуждаются в кислотных рационах и больших количествах белковых веществ. Самки, наоборот, нуждаются в щелочных рационах и больших количествах углеводных веществ.

Дифференцированное кормление самцов и самок рогатого скота, овец и кроликов дает возможность повысить оплодотворяемость, снизить яловость, увеличить пометы и снизить смертность, в результате чего выживаемость и живой вес потомства значительно повышаются. При искусственном разведении значительные успехи получили применением при оплодотворении смешанного семени и содержания семени в кислороде. Эти мероприятия не только повышают жизнеспособность и рост плода, но отражаются на жизнеспособности и после рождения вплоть до взрослого состояния. Наконец, получены конкретные данные о влиянии возраста родителей на потомство. На основании изучения племенных книг в коневодстве установлено, что не только плодovitость, но и качество потомства зависит от возраста родителей. У очень молодых и старых родителей наблюдается повышенная смертность жеребят и пониженная резвость. При периоде размножения у лошадей в среднем от 2 до 26—28 лет наилучшее потомство зарегистрировано у кобыл и жеребцов в возрасте от 7 до 12 лет.

Воздействие на зародыши через материнский организм. Условия содержания материнского организма в период беременности также оказывают влияние на развитие потомства. У слишком тучных животных нередко гибнет дробящаяся яйцеклетка вследствие отравления недоокисленными продуктами жирового обмена. В условиях белкового голодания матери детеныши рождаются с ослабленными легкими и почками. Недостаточность витаминов нередко вызывает безглазость у поросят. Имеются данные, показывающие, что длина конечностей у потомства зависит от условий кормления матери в период закладки и интенсивного роста конечностей у зародыша. При повышенном обмене веществ у матери конечности плода растут лучше, чем при пониженном. Наиболее сильно изменяются под влиянием условий жизни матери те ткани, органы, системы их и организм плода в целом, которые в период воздействия тех или иных условий жизни наиболее интенсивно развиваются и растут, находятся в состоянии наиболее интенсивной деятельности или на переходе одной стадии развития к другой и в это время наименее устойчивы, т. е. наиболее изменчивы. Чтобы изменить обмен веществ плода, надо изменить обмен веществ матери.

Управление воспитанием потомства. Еще в 1900 г. И. В. Мичурин обратил внимание, что изнеженное воспитание понижает жизнеспособность породы или сорта плодовых культур, и выдвинул принцип спартанского воспитания, т. е. воспитания при более переменных условиях.

Обобщая опыт воспитания сельскохозяйственных животных, можно сделать вывод, что чем выше напряженность функции животного организма, чем выше жизнедеятельность животного, тем более необходимо воздействие на организм животного ритмической смены условий кормления, содержания и упражнения. Для воспитания желательного типа сельскохозяй-

ственных животных необходимо в соответствующие периоды роста обильное кормление, стимулирующее развитие желательных органов и тканей. В другие периоды развития, наоборот, необходимо умеренное кормление, не задерживающее, но и не стимулирующее развитие тканей и органов, менее важных в данном конкретном случае.

Таким образом, в овладении процессом управления развитием организма животных соответственно нуждам человека имеет громадное значение познание закономерностей индивидуального развития животных как в период созревания зародышевых клеток в родительском организме, так и в различные периоды зародышевого и постзародышевого развития. Опыт экспериментального вмешательства в процесс развития организма путем воздействия изменением условий содержания родителей и потомства дает основание заключить, что то же явление имеет место и в процессе видообразования в филогенетическом развитии мира животных.

## ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

**Закон адаптивной радиации.** Важным законом для понимания хода эволюционного процесса является установленный палеонтологами В. О. Ковалевским и Г. Осборном закон *адаптивной радиации*, или *иррадиации* приспособительного расхождения признаков по разным направлениям. Этот закон значительно расширяет установленный Ч. Дарвином закон расхождения признаков, положенный в основу образования видов.

При изучении крупных групп животных, живших в различные геологические эпохи, было установлено, что, попав в благоприятные условия существования, они начинали усиленно размножаться и расселяться на новые места, имеющие различные условия. При этом у потомков, попавших в различные условия существования, из одного и того же органа предка развивались самые различные по строению и по форме органы.

Таким образом, эволюция органов идет в весьма различных направлениях, соответствующих разным условиям внешней среды. Это положение можно представить следующей схемой (см. рис. 279). Центральный кружок *A* изображает животных-предков, живших в какой-то первоначальной среде. Потомки этих животных расселились в разные места с различными условиями существования — *B, В, Г, Д, Ж, З*, что изображено кружками, расположенными по радиусам от первоначального кружка в различных направлениях. При этом произошло приспособительное расчленение признаков по разным направлениям, весьма ярко выраженное у млекопитающих, возникших в отдаленном геологическом прошлом в виде очень небольших пятипалых стопоходящих зверьков. От этих зверьков затем, путем расселения и приспособления к различным условиям жизни, произошли все отряды млекопитающих, заселявших всю сушу с разнообразными условиями: воду, воздух и подземные пространства. При этом у них развились разные способы передвижения и питания. Сюда относятся хищники с их характерным обликом; приспособленные к быстрому беганию копытные; не могущие ходить, но прекрасно летающие летучие мыши; подземные роющие животные — кроты; лазающие по деревьям — обезьяны и ленивцы и приспособленные в различной степени к водному образу жизни и плаванию — тюлени, моржи и китообразные.

**Закон необратимости эволюции.** Изучение ископаемых животных, так же как и ныне живущих форм, установило ряд общих закономерностей эволюционного процесса. Сюда в первую очередь относится так называемый закон *необратимости эволюции* Л. Долло (1893), сформулированный так: «Организм ни целиком, ни даже отчасти не может вернуться к состоянию, уже осуществленному в ряду его предков». Орган, регрессировавший

в течение эволюции, никогда не достигает своей прежней степени развития; совершенно исчезнувший орган никогда не появляется вновь.

Если при приспособлении к новым условиям существования, например при переходе от бегания к лазанию, утрачиваются некоторые органы, то при обратном переходе к прежнему образу жизни эти органы не восстанавливаются, а замещаются каким-либо другим органом. Так, если конечности китообразных при переходе к водному образу жизни превратились из ходильных лап в ласты, то такая ластообразная конечность не может снова превратиться в сухопутную конечность.

Этим законом можно объяснить вымирание многих стволов позвоночных животных — результат их одностороннего, крайне специализированного развития, например, упомянутые выше вымершие пресмыкающиеся.

**Конвергенция и параллелизм.** Таким образом, если животное (или растение) *A* попадает в различные условия существования, то у его потомков

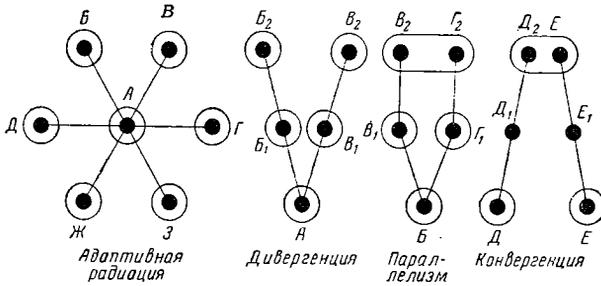


Рис. 279. Схема различных путей эволюционного процесса

$B_1$ ,  $B_2$ ,  $V_1$ ,  $V_2$  в ряде поколений вырабатываются различные признаки, вследствие чего происходит, как называет Дарвин, *расхождение признаков — дивергенция* (рис. 279). Но может быть явление другого порядка, которое также разобрано Осборном. Если животные, происшедшие от общего предка *A* и жившие затем в различных условиях существования —  $V_1$ ,  $\Gamma_1$  снова попадают в сходные условия существования —  $V_2$ ,  $\Gamma_2$ , то у их потомков в ряде поколений могут развиваться одинаковые приспособления к одинаковой внешней среде. Такое явление, когда аналогичные приспособления (сходные признаки) в строении органов происходят независимо друг от друга у *родственных* животных, по причине приспособляемости к сходным условиям среды, носит название *параллелизма*. Так, например, известно, что рыбы самых различных видов и даже родов приспособились к глубоководному образу жизни. У таких глубоководных рыб, живущих в полной темноте, совершенно самостоятельно развиваются сходные органы — органы свечения.

Приспособление к одинаковым условиям существования может вызвать сходные изменения и у систематически далеких форм. Известно, что в Австралии живет так называемый сумчатый волк (*Thylacinus cynocephalus*), который по своим признакам чрезвычайно сходен с обыкновенным хищником. Вследствие приспособления к хищному питанию выработались чрезвычайно сходные изменения в зубах и общем облике животного — сильные лапы, когти и т. д. Однако сумчатый волк принадлежит к совершенно другому подклассу млекопитающих — сумчатым животным, более древним, чем отряды млекопитающих, объединяемые под общим названием плацентарных. Следовательно, предки обыкновенного волка и сумчатого волка имели больше отличий, чем их современные потомки. Такое явление, когда сходные приспособления происходят независимо у различных *неродственных* животных (или органов), вследствие чего получается вторичное сходство, носит название *конвергенции*.

**Монофилия и полифилия.** Параллельное независимое появление одинаковых признаков у животных родственных групп дало основание для различных толкований происхождения живых существ. Со времени Э. Геккеля, творца естественнонаучного монизма, большинством биологов принимается, что все живые существа произошли от простейшего одноклеточного организма путем постепенного ответвления от него новых видов, давших начало новым группам животных и растений. Таким образом, все многообразие животных и растений рассматривается как конечные разветвления родословного древа, имеющего один общий корень. Такое *единое происхождение* живых существ носит название *монофилии*.

С другой стороны, в некоторых случаях систематики объединяют в одну систематическую группу формы, у которых сходные признаки развились независимо, параллельно у разных предков. Так, например, отряды нелетающих бескилевых птиц (Ratitae) — африканский страус, американский нанду, австралийский казуар и новозеландский киви — объединяют ряд ныне живущих и вымерших птиц, которые утратили способность к полету совершенно независимо друг от друга. Только в XVII в. вымерли истребленные человеком бескрылые птицы моа в Новой Зеландии, также не связанные генетически со страусами.

Такое *независимое происхождение* носит название *полифилии*. Некоторые биологи (ботаник Дж. Лотси, палеонтолог Штейнман) держатся крайней точки зрения, утверждая, что каждый вид современных животных и растений произошел от отдельного вида одноклеточного путем самостоятельной эволюции. Так, палеонтолог Штейнман считает, что современные киты произошли не от четвероногих млекопитающих путем их постепенного приспособления к водному образу жизни, а непосредственно от водного пресмыкающегося — ихтиозавра.

Таким образом, если сторонники монофилии изображают эволюционный процесс в виде ветвящегося родословного древа, сторонники полифилии представляют эволюцию в виде ряда параллельных ветвей, как поле, засеянное злаками, в котором каждый куст самостоятелен. При таком понимании сходные черты строения, наблюдаемые у разных форм, не находят другого толкования, как идеалистического представления об изначальной направленности эволюции. Полифилитическая точка зрения по существу антиэволюционна и чужда диалектическому материализму.

## РОДОСЛОВНОЕ ДРЕВО МИРА ЖИВОТНЫХ

**Основные подразделения мира животных.** Изучение организации современных представителей мира животных во взрослом состоянии, циклов их индивидуального развития, а также ископаемых остатков в геологических пластах прошлой истории Земли, проведенное после появления в свет материалистической теории происхождения органического мира Ч. Дарвина, дает основание утверждать, что мир животных имеет монофилитическое происхождение. Он развился из общего корня путем последовательного обособления ветвей, составляющих в дальнейшем основные систематические подразделения.

Мир животных делится на: 1) одноклеточные организмы (Protozoa) и 2) многоклеточные организмы (Metazoa), объединяющие остальные типы. Приобретение дочерними клетками многоклеточных животных способности не распадаться при развитии из яйца, а составлять вместе единый организм, где клетки его выполняют различные функции, явилось крупным этапом в развитии мира животных (рис. 280<sub>6</sub>). В дальнейшем эволюционном развитии многоклеточных произошло разделение на две ветви: 1) *губки* (Porifera) с их своеобразным эмбриональным развитием и строением и 2) двуслойные *кишечнополостные* (Coelenterata), построенные по типу лучевой симметрии (Radialia, рис. 280<sub>8</sub>). Высшие представители этих лучистых жи-

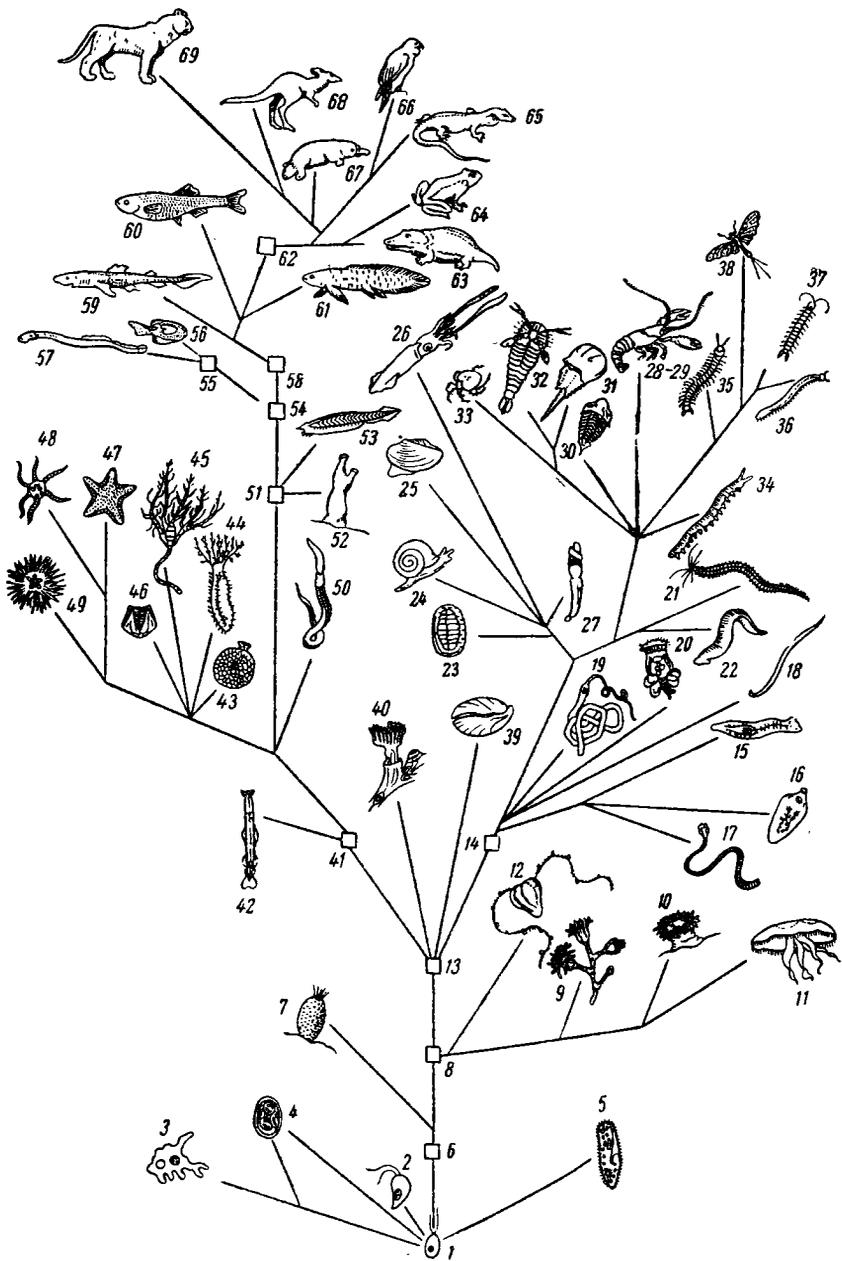


Рис. 280. Родословное древо животного мира:

1—5 — тип просейшие (Protozoa) [1 — первичные биценоеды (Protomastigophora), 2 — жгутиковые (Flagellata), 3 — класс корневожки (Rhizopoda), 4 — класс споровики (Sporozoa), 5 — класс инфузории (Ciliophora)], 6 — первичные многоклеточные (Prometazoa), 7 — тип губки (Porifera), 8 — двуслойный предок кишечнополостных, 9—12 — тип кишечнополостные (Coelenterata) [9 — класс гидроидные (Hydrozoa), 10 — класс коралловые полипы (Anthozoa), 11 — класс сцифоидные (Scyphozoa), 12 — класс гребневики (Ctenophora)], 13 — двустороннесимметричный предок (Bilateria), 14 — первичноротые (Protostomia), 15—17 — тип плоские черви (Plathelminthes), [15 — класс ресничные черви (Turbellaria), 16 — класс сосальщики (Trematoda), 17 — класс лентецы (Cestodea)], 18 — тип круглые черви (Nemathelminthes), 19 — тип немуртины (Nemertini), 20 — класс коловратки (Rotatoria), 21 — тип кольчатые черви, кольцецы (Annelides) [21 — класс щетинконогие черви (Chaetopoda), 22 — класс пиявки (Hirudinea)], 23—24 — тип моллюски (Mollusca) [23 — класс хитоны (Loricata), 24 — класс брюхоногие (Gastropoda), 25 — класс двустворчатые (Bivalvia), 26 — класс головоногие (Cephalopoda), 27 — класс лопатоногие (Scaphopoda)], 28—33 — тип членистоногие (Arthropoda), [28—29 — подтип жабродышащие (Branchiata), подклассы класса ракообразных (Crustacea), 30 — класс трилобиты (Trilobita), 31—33 — подтип хеллицеросные (Chelicerata), 31 — отряд мечехвосты (Xiphosura), 32 — отряд ракоскорпионы (Gigantostaca), 33 — класс паукообразные (Arachnida)], (34—38 — подтип трахейные (Tracheata) типа членистоногих [34 — класс первичнотрахейные (Protracheata),

вотных, близких современным *ктенофорам* (Stenophora), дали начало следующей прогрессивной ступени в историческом развитии мира животных — появились первичные *двустороннесимметричные* животные — Bilateralia<sub>13</sub>. Билатеральные животные, несмотря на многообразие, объединяются общими чертами организации, характеризующимися наличием сагиттальной плоскости, определяющей двустороннюю симметрию их тела. Эта плоскость гомологична одной определенной плоскости гребневиков, что объединяет всех двустороннесимметричных животных с радиальными формами.

Дальнейшая эволюция Bilateralia шла в различных направлениях. В одну сторону отвился ствол *первичноротых* животных (Protostomia; рис. 280<sub>14</sub>), объединяющий большинство типов беспозвоночных животных: все низшие черви, моллюски, высшие членистые черви и все членистоногие. Другой ствол — *вторичноротые* (Deuterostomia) — объединяет 3 типа животных: *иглокожих* (Echinodermata<sub>43-49</sub>), *полухордовых* (Hemichordata<sub>50</sub>) и *хордовых* (Chordata<sub>54</sub>). Между этими основными стволами промежуточное положение занимают *плеченогие* (Brachiopoda<sub>39</sub>) и *мшанки* (Bryozoa<sub>40</sub>), на особом месте — *червеобразные* и *щетинкочелюстные* (Chaetognatha<sub>42</sub>), которые приближаются к настоящим вторичноротым, но, однако, резко отличаются от иглокожих и от хордовых.

Это многообразие путей эволюции билатеральных животных с короткими специализированными ветвями, какие представляют плеченогие, мшанки и щетинкочелюстные, и двумя главными стволами первичноротых и вторичноротых представляет большой интерес. Целесообразность строения — не какой-то определенный путь развития. Прогрессивные ветви основных стволов мира животных (позвоночные среди вторичноротых и членистоногие среди первичноротых) характеризуются приспособлениями к подвижному образу жизни. Эти приспособления, выражающиеся в наличии разнообразных органов движения, обособлении головного отдела и прогрессивном развитии органов чувств и центральной нервной системы, — не предустановленный путь развития, а лишь сходные приспособления, самостоятельно развившиеся у билатеральных животных разными путями. Они никак не могут быть объединены в общую ступенчатую лестницу, где одно звено вытекает из другого. Отсюда становится ясным и место позвоночных в мире животных.

**Происхождение хордовых.** Вопрос о происхождении хордовых имеет длинную историю. В литературе имеется целый ряд гипотез о происхождении хордовых от самых различных групп беспозвоночных животных. Начиная с А. Дорна (1875), широким распространением пользовалась гипотеза происхождения хордовых от аннелид. А. Губрехт считал предками позвоночных немертин, В. Гаскелл (1896) производил панцирных щитковых (Ostracodermi) прямо от морских хелицерат. В настоящее время все эти предположения имеют лишь историческое значение. Открытие за последние

---

35—37 — класс многоножки (Myriopoda), 35 — подкласс губоногие многоножки (Chilopoda), 36 — подкласс двупарноногие многоножки (Diplopoda), 37 — подкласс сколопендреллы-многоножки (Symphyla), 38 — класс насекомые (Insecta), 39 — тип плеченогие (Brachiopoda), 40 — тип мшанки (Bryozoa), 41 — вторичноротые (Deuterostomia), 42 — класс щетинкочелюстные (Chaetognatha), 43—49 — тип иглокожие (Echinodermata) 43 — класс ископаемые карпоидеи (Carpoidea), 44 — класс голотурни (Holothuriodea), 45 — класс морские лилии (Crinoidea), 46 — класс ископаемые морские бутоны (Blastoidea), 47 — класс морские звезды (Asteroidea), 48 — класс офиуры (Ophiuroidea), 49 — класс морские ежи (Echinoidea), 50—69 — тип хордовые (Chordata) 50 — подтип полухордовые (Hemichordata), или кишечножаберные (Enteropneusta), 51 — гипотетические предки, первичные бесчерепные (Acrania primitiva), 52 — подтип личиночордовые (Urochordata), 53 — подтип современные бесчерепные (Acrania), 54—69 — подтип позвоночные (Vertebrata), 54 — предки позвоночных, первичные черепные (Protocraniata), 55 — группа бесчелюстные (Agnatha), 56 — ископаемые щитковые (Ostracodermi), 57 — класс круглоротые (Cyclostomata), 58 — группа челюстноротые (Gnathostomata), 59—61 — надкласс рыбы (Pisces), 59 — хрящевые рыбы (Chondrichthyes), подкласс элазмобранхии (Elasmobranchii), 60 — костные рыбы (Osteichthyes), подкласс лучеперые рыбы (Actinopterygii), 61 — подкласс хоановые (Choanichthyes), 62 — предки четвероногих (Tetrapoda), 63 — подкласс ископаемые амфибии, стегоцефалы (Stegoccephalia), 64 — подкласс современные амфибии, 65 — класс рептилии (Reptilia), 66 — класс птицы (Aves), 67—69 — класс млекопитающие (Mammalia), [67 — подкласс млекопитающие однопородные (Prototheria), 68 — подкласс млекопитающие сумчатые (Metatheria), 69 — подкласс млекопитающие плацентарные (Placentalia)]

годы в глубинах Тихого океана *погонофор* (Pogonophora) — червеобразных животных, сходных с кишечножаберными (Enteropneusta) и ископаемыми граптолитами и ранее относимых к кишечнополостным, — окончательно утвердило родство хордовых с кишечножаберными и через них с иглокожими и другими вторичноротыми. впервые высказанное Бэсом в 1884 г.

Как сказано выше, исследования развития ланцетника и асцидий А. О. Ковалевским, И. И. Мечниковым и В. В. Заленским начиная с 1864 г. установили ряд общих черт эмбрионального развития между ланцетником и иглокожими. У иглокожих и у вторичноротых имеется свободноплавающая личинка — *диплейрула* (dipleurula), которая еще Мечниковым (1869) сравнивалась с гребневиками. В эмбриональном развитии ланцетника, а через него и других хордовых имеются черты строения этой личиночной формы диплейрулы, выражающиеся в обособлении трех пар целомических мешков. Эволюция различных групп вторичноротых шла путем эволюции их онтогенеза, начиная от их личиночной стадии диплейрулы. Кишечножаберные и погонофоры представляют собой пример непосредственного превращения диплейрулы во взрослое животное. Наоборот, у иглокожих личинка диплейрула претерпевает сложный путь изменений, приводящих к сложной организации вторичнолучевых морских звезд и ежей. Резкие отклонения обнаружены также в эмбриональном развитии асцидий и других оболочников. В развитии ланцетника наблюдается ряд общих черт с личинкой кишечножаберных — *торнарией*, а через нее — со взрослыми баланоглоссами и погонофорами, которых в настоящее время объединяют вместе в самостоятельный тип *полухордовые* (Hemichorda).

Предки хордовых принадлежали к двустороннесимметричным мало-членистым вторичноротым червеобразным животным, они были вторичнополостными и сегментированными. Для них было характерно наличие хорды, трубчатой нервной системы и 14—17 жаберных щелей, пронизывающих глоточную часть кишечника. Внешне они напоминали современных бесчерепных, и А. Н. Северцов, восстановивший строение этих гипотетических предков, назвал их *первичными бесчерепными* (Acrania primitiva). На рис. 281 представлена схема исторического развития хордовых животных, включая и современную и ископаемые группы, наложенная на геологическую шкалу времени в миллионах лет. Каждый из «языков» представляет появление, расцвет ископаемых групп и вымирание отдельных отрядов и подклассов позвоночных. Таким образом, перед нами раскрывается картина последовательного эволюционного развития всего типа хордовых животных (при рассмотрении — начиная снизу и слева по направлению вверх и вправо).

Самые древние этапы эволюции низших хордовых, не сохранившихся в ископаемом состоянии, составлены на основании сравнительноэмбриологических работ нашего известного эволюциониста А. Н. Северцова. В основании корня хордовых, вероятно, еще в кембрийский период обособившиеся группа *первичных бесчерепных* (см. рис. 281<sub>1</sub>). Это были малоактивные донные животные с пассивным питанием и дыханием, как и ланцетник. В дальнейшей эволюции они были вытеснены более прогрессивными потомками — *первичными черепными позвоночными* (Protocraniata, см. рис. 281<sub>4</sub>), у которых на голове развились характерные для позвоночных органы чувств (обоняния, зрения, слуха) и головной мозг (см. рис. 254).

Однако две специализированные ветви первичных бесчерепных сохранились до настоящего времени. Одна — *оболочники*, или *туникаты* (рис. 281<sub>2</sub>) — пошла по пути дегенерации в связи с приспособлением к сидячему образу жизни, у нее выработался ряд специальных приспособлений к донному образу жизни (мантия и др.). Этот подтип достиг процветания и сохранился до настоящего времени благодаря специализации, несмотря на дегенерацию. Другая ветвь — *бесчерепные* (Acrania) — ушла от соревнования с более прогрессивными первичными черепными — протокраниатами, приспособившись к роющему донному образу жизни. У них развилась

околожаберная полость, предохраняющая наружные жаберные щели при зарывании в песок, и увеличилось количество жаберных отверстий. Таким образом обособилась ныне живущая ветвь бесчерепных — ланцетники, составляющие современный класс бесчерепных — *головохордовых* (Cephalochordata).

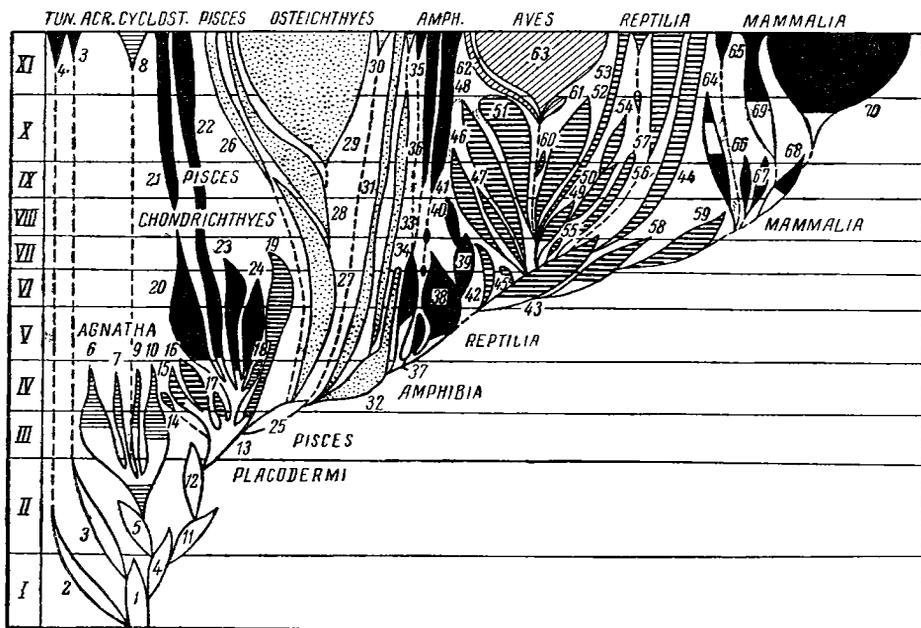


Рис. 281. Родословное древо хордовых, наложенное на геологическую летопись (по Матвееву). Отдельные филогенетические ветви обозначены в виде листьев, ширина которых означает относительное количество представителей в данной эпохе. Незакрашенные места означают отсутствие ископаемых остатков. I — кембрий, 70 млн. лет; II — ордовик, 90 млн. лет; III — верхний силур, 40 млн. лет; IV — девон, 50 млн. лет; V — нижний карбон, 50 млн. лет; VI — верхний карбон, 35 млн. лет; VII — пермь, 25 млн. лет; VIII — триас, 35 млн. лет; IX — юра, 35 млн. лет; X — мел, 65 млн. лет; XI — кайнозойская эра (третичный, четвертичный и современный периоды), 55 млн. лет:

1 — Acrania primitiva, 2 — Urochordata, 3 — Acrania, 4 — Protocrania, 5 — Entobranchiata, 6, 7, 9, 10 — щитковые (Ostracodermi), 6 — Osteostraci, 7 — Anapsida, 8 — Cyclostomata, 9 — Coelolepida, 10 — Heterostraci, 11 — Ectobranchiata, 12 — Protognathostomata, 13 — хрящевые рыбы (Chondrichthyes), 14—19 — панцирные рыбы (Placodermi) [14 — Paleospondyli, 15 — Anithiarchi, 16 — Arthrodira, 17 — Stegoselachii, 18 — Macropetalichthyidae, 19 — Acanthodii], 20—24 — хрящевые рыбы (Chondrichthyes) [20 — Bradyodonti, 21 — Holocephala, 22 — Elasmobranchii, 23 — Pleurocathodii, 24 — Cladoselachii], 25—33 — костные рыбы (Osteichthyes) [25 — Osteichthyes primitiva, 26 — Chondrostei, 27 — Paleoniscoidei, 28 — Holostei, 29 — Teleostei, 30 — Polypteri, 31 — Dipnoi, 32 — Crossopterygii Rhipidistii, 33 — Crossopterygii Coelacanthini], 34, 37, 38, 39, 40 — стегоцефалы (Stegocephalia), 34 — Lepospondyli, 35 — Apoda, 36 — Urodela, 37 — Ichthyostegalia, 38 — Embolomeri, 39 — Rachitomi, 40 — Stereospondyli, 41 — Anura, 42 — Batrachosauria (Seunouriamorpha), 43—44 — Anapsida [43 — Cotylosauria, 44 — Chelonia], 45 — Mesosauria, 46 — Ichthyosauria, 47 — Protosauria, 48 — Sauropterygii (Plesiosauria), 49—54 — архозавры (Archosauria) [49 — Pseudosuchia, 50—54 — Pterosauria, 50 — Rhamphorhynchoidea, 51—52 — динозавры (Dinosauria), 51 — Dinosauria Ornithischia, 52 — Dinosauria Saurischia], 53 — Crocodilia, 54 — Pterodactyloidea], 55 — Eosuchia, 56 — Prosauria (Rhynchocephalia), 57 — Squamata, 58—59 — Theromorpha (Synapsida), [58 — Pelycosauria, 59 — Therapsida], 60—63 — птицы (Aves) [60 — Saururrae, 61 — Odontognatha, 62 — Paleognatha, 63 — Ornithura (Neognathae)], 64 — Multituberculata, 65 — Monotremata, 66 — Trituberculata, ( 66 — Triconodontia, 67 — Symmetrodontia, 68 — Pantotheria], 69 — Marsupialia, 70 — Placentalia

Дальнейшая эволюция черепных позвоночных (Craniota, или Vertebrata) пошла в двух направлениях. Одна ветвь, названная Северцовым *внутреннежаберными* (Entobranchiata), дала начало всем *бесчелюстным* (Agnatha) с их современными представителями — *круглоротыми* (Cyclostomata). Они характеризовались наличием жаберных мешков с энтодермальными жаберными лепестками. Другая ветвь, названная Северцовым *наружножаберными* (Ectobranchiata), явилась родоначальной для всех ос-

тальных классов позвоночных, объединяемых в группу *челюстноротых* (Gnathostomata). Они характеризовались подвижными и расчлененными жаберными дугами с эктодермальными жаберными лепестками.

**Бесчелюстные позвоночные** — агнаты. Древние представители бесчелюстных имели наружный кожный скелет, и их ископаемые остатки являются первыми документами существования позвоночных в истории Земли. Уже в нижнем силуре (в ордовикскую эпоху) в пресноводных отложениях Северной Америки были найдены остатки кожного скелета — *конодонты*; в настоящее время их считают принадлежащими древнейшим бесчелюстным. В верхнем силуре в середине готландской эпохи уже найдена многообразная фауна бесчелюстных позвоночных, которые по наличию наружного костного панциря названы *панцирными*, или *щитковыми* (Ostracodermi). Это были донные животные с большим количеством жаберных мешков и всасывающим ртом, как у современных личинок миног; большинство имело непарную ноздрю. Эти признаки объединяют их с современными круглоротыми. Щитковых разделяют на 4 подкласса; *костнощитковые* (Osteostraci), *бесщитковые* (Anaspida), *целолепиды* (Coelolepida) и *разнощитковые* (Heterostraci). Однако в конце девона вся эта многообразная фауна бесчелюстных позвоночных вымерла, вытесненная более совершенными хрящевыми рыбами. Лишь одна ветвь этих разнообразных бесчелюстных сохранилась благодаря приспособлению к полупаразитическому питанию путем высасывания крови. Это современная ветвь бесчелюстных — *круглоротые* (Cyclostomata).

**Эволюционное развитие рыб.** Эволюция второй ветви первичных позвоночных животных — *наружножаберных*, или *эктобранхиат* (Ectobranchiata) — пошла в другом направлении. Преобразование передних жаберных дуг в челюстной аппарат, служащий для активного схватывания добычи кусающими челюстями, и развитие парных плавников дали этим *первичным челюстноротым* позвоночным (Gnathostomata<sub>12</sub>) громадное преимущество в борьбе за жизнь по сравнению с бесчелюстными. Способность активно питаться подняла их жизнедеятельность на новую, высшую ступень (ароморфоз), и первичные челюстноротые дали начало многообразной группе рыб. В настоящее время *рыб* (Pisces) противопоставляют как первичноводных позвоночных всем наземным позвоночным (Tetrapoda, или Quadripeda) и расчленяют на ряд самостоятельных классов. Еще в верхнем силуре обособились *панцирные хрящевые рыбы* (Placodermi<sub>15,16</sub>), имевшие поверх хрящевого скелета наружный костный панцирь: к ним относятся так называемые *артродиры* (Arthrodira) и *антиархи* (Anthiarchi). Одновременно существовали и другие хрящевые рыбы с наружным панцирем: *стегоселахии* (Stegoselachii), *макропеталяхтиды* (Macropetalichthyidae) и *акантоды* (Acanthodii), которых в настоящее время палеонтологи объединяют с плакодермами в общую группу как самостоятельный класс *панцирных рыб* (Aphelohyoidea). К ним же причисляют и *палеоспондилид* (Palaeospondiloidea), ранее относимых к ископаемым бесчелюстным.

**Хрящевые рыбы** (Chondrichthyes) обособились от панцирных рыб еще в девоне. Они характеризовались тем, что подъязычная дуга у них потеряла дыхательную функцию и превратилась в подвесок (hyomandibulare) челюстного аппарата, в то время как у панцирных рыб гиоидная дуга сохраняла функцию жаберной дуги. Хрящевые рыбы не имели наружного костного панциря и вели подвижный нектонный образ жизни, став активными хищниками морей. К ним относятся *брадиодонты* (Bradiodonti<sub>20</sub>) и, по-видимому, их современные потомки *химеровые* (Holocephala<sub>21</sub>), современные акуловые рыбы — *эласмобранхии* (Elasmobranchii<sub>22</sub>), ископаемые акуловые рыбы *плейракантоды* (Pleuacanthodii<sub>23</sub>) и *кладоселахии* (Cladoselachii<sub>24</sub>). Все эти хрящевые рыбы господствовали в морях палеозойской эры, и в каменноугольный период они вытеснили агнат. Однако в пермский период они сами уступили место более совершенным костным рыбам.

Из всей многообразной фауны хрящевых рыб палеозойской эры в по-

следующие эпохи сохранились лишь две их ветви — современные эласмобранхии и химеровые. Эласмобранхии сохранились потому, что у них выработался в процессе эволюции ряд прогрессивных черт организации (высокоразвитые органы чувств и головной мозг, внутреннее оплодотворение и откладка крупных, одетых скорлупой яиц), позволявших им конкурировать с высшими рыбами. Химеровые рыбы ушли от конкуренции, приспособившись к жизни в глубоких слоях моря.

**Костные рыбы** (Osteichthyes) ответвились от общего ствола рыб чрезвычайно рано. Их ископаемые остатки встречаются почти одновременно с остатками древних хрящевых рыб уже в пресноводных отложениях девона. Костные рыбы характеризуются следующими прогрессивными особенностями строения, давшими им преимущество по сравнению с древними хрящевыми рыбами. Их более легкий и прочный костный скелет давал преимущество в движении, так же как и новый важный орган — плавательный пузырь. У них образовалась жаберная крышка и более совершенный способ дыхания. Первичные костные рыбы (Osteichthyes<sub>25</sub>) уже в девоне распались на две группы.

Одна группа — *лучеперые*, или *лучеплавниковые* (Actinopterygii), эволюционировала в сторону приспособления к жизни в открытых водоемах и явилась родоначальником высших костных рыб; *хрящевых ганоидов*, или *осетровых* (Chondrostei), *палеонисцид* (Palaeoniscoidea<sub>27</sub>), *костных ганоидов* (Holstei<sub>28</sub>) и *костистых рыб* (Teleostei<sub>29</sub>). Они характеризуются присутствием дорзального плавательного пузыря, служащего важным приспособлением при плавании, высокоразвитыми органами зрения и мозжечком головного мозга. Наиболее совершенная в этом отношении самая молодая группа костистых рыб (Teleostei) появилась лишь в конце триаса и достигла очень быстро полного господства во всех водоемах земного шара как морских, так и пресноводных (из 20 тыс. видов всех рыб около 19,5 тыс. принадлежат костистым рыбам).

Другая группа древнейших костных рыб заселяла прибрежные зоны пресноводных водоемов и характеризовалась приспособлением к жизни в прибрежных зарослях; плавники их приспособлены к поддержанию тела на дне, имеется тяжелый чешуйчатый покров из сложных ганоидных или космоидных чешуй, органы зрения и мозжечок развиты слабо, в дополнение к жабрам у них развились брюшные плавательные пузыри как дополнительные органы дыхания. В черепе обнаружено присутствие хоан, указывающих на наличие легочного дыхания, поэтому их в настоящее время объединяют в общий подкласс *хоановых* (Choanichthyes, или Sarcopterygii).

В эту группу рыб относят *кистеперых* (Crossopterygii) и *двоякодышащих* (Dipnoi<sub>31</sub>). Из кистеперых одна группа (Rhipidistia) вымерла еще в пермский период, а другая (Coelacantini) в виде реликтов дошла до настоящего времени (Latimeria). Двоякодышащие рыбы ответвились от общих предков с кистеперыми еще в девоне и в виде реликтов продолжают существовать и поныне (Ceratodus — в Австралии, Lepidosiren — в Америке и Protopterus — в Африке).

Весьма близок по образу жизни к кистеперым рыбам *африканский многопер*, или *полиптерус* (Polypterus). Однако многие ихтиологи считают это сходство конвергентным и по наличию у полиптеруса ганоидных чешуй считают многопера родственным ископаемым палеонисцидам. Вместе с хрящевыми ганоидами их относят в группу *древних лучеперых рыб* (Paleopterygii). В последнее время *многоперовых* выделяют в самостоятельный подкласс Brachiopterygii.

По палеонтологическим данным, древняя группа кистеперых (Rhipidistia) явилась родоначальником для предков наземных позвоночных, и ветвь первичных четвероногих (Quadripeda) отводят в девонском периоде от этой группы рыб. Они имели мясистые плавники, приспособленные к ползанию по дну, и строение черепа, очень сходное с черепом древнейших ископаемых амфибий — стегоцефалов.

**Эволюционное развитие амфибий.** Переход от водного к наземному образу жизни связан со сложной перестройкой всей организации: изменился способ движения, многолучевые плавники преобразовались в пятипалые конечности, образовалось подвижное сочленение головы с туловищем, выделился крестцовый отдел позвоночника; в связи с переходом к воздушному дыханию при помощи легких жаберный аппарат начал редуцироваться, обособилось среднее ухо и его звукопроводящий аппарат. Новый способ воздушного дыхания стал возможным благодаря образованию хоан, трехкамерного сердца и обособлению малого круга кровообращения. Все эти особенности характерны для наземных позвоночных всех классов, но уже вполне типичны и для амфибий.

Первым наиболее древним классом наземных позвоночных являются *земноводные* (Amphibia). По данным палеонтологии, первичные амфибии начиная с девона заселяли прибрежные зоны пресноводных водоемов и достигли расцвета в каменноугольный период. Как и кистеперые рыбы, они обладали наружным костным панцирем. Ископаемые панцирные амфибии объединяются в общую группу *стегоцефалов* (Stegoccephalia), которые составляли довольно многообразную фауну первых наземных позвоночных, представленных целым рядом отрядов ископаемых земноводных. В настоящее время эти отряды вместе с ныне живущими земноводными объединяют в 2 подкласса.

Первый подкласс *дугопозвонковые* (Apsidospondyli) содержит 4 отряда, носящих общее наименование надотряда *лабиринтодонтов* (Labyrinthodontia). Самый древний отряд девонских стегоцефалов — *ихтиостегов* (Ichtyostegalia) — сохранял остатки жаберной крышки рыб. К лабиринтодонтам относятся широко распространенный в каменноугольный период отряд *эмболомерных* стегоцефалов (Embolomeri<sup>38</sup>), пермские *рахитомии* (Rachitomi<sup>39</sup>) и обособившиеся от них в триасе *стереоспондилльные стегоцефалы* (Stereospondyli<sup>40</sup>). Вся эта группа лабиринтодонтов исчезла на границе юрского периода.

У корня древних лабиринтодонтов в настоящее время ответвляют и наиболее широко распространенный современный отряд *бесхвостых амфибий* (Anura<sup>41</sup>) вместе с ископаемыми отрядами Eoanura и Proanura, составляющими второй надотряд подкласса апсидоспондилльных *прыгающих земноводных* (Salientia). Ископаемые остатки настоящих бесхвостых амфибий начинают появляться лишь на границе юры и перми, но в последние годы найдены отдельные формы в верхнем карбоне и триасе, которые занимают промежуточное положение между лабиринтодонтами и бесхвостыми амфибиями.

Второй подкласс земноводных — *тонкопозвонковые*, или *лепоспондилльные* (Lepospondyli) — объединяет несколько групп большей частью мелких стегоцефалов (Microsauria), весьма многочисленных в карбоне, но уже в пермский период вымерших. В последнее время лепоспондилльных стегоцефалов считают родоначальной группой для двух современных отрядов амфибий: *хвостатых* (Caudata, или Urodela) и *безногих* (Apoda<sup>35</sup>). Однако непосредственной связи между ними нет, так как ископаемые остатки современных отрядов найдены лишь в меловой период, а лепоспондилльные вымерли уже в перми.

Таким образом, между ископаемыми стегоцефалами и современными отрядами нет прямой связи. Ископаемые и современные отряды на родословном древе располагаются как бы в два этажа. Это показывает, что современные земноводные претерпели значительную эволюцию и являются сильно измененными потомками первых наземных позвоночных.

**Эволюционное развитие рептилий.** Рептилии принадлежат к группе амниота (Amniota), объединяющей их с птицами и млекопитающими в группу настоящих наземных позвоночных. Преобразование слизистой, железистой кожи земноводных в сухой роговой покров, предохраняющий тело от высыхания, и приобретение способности размножаться на суше

путем откладки яиц, одетых плотными оболочками, явилось крупным поворотным этапом в жизни наземных позвоночных животных. Эти изменения дали им возможность расселиться в глубь суши, до того населенной земноводными лишь по берегам пресноводных водоемов, на новые места обитания и приспособиться к весьма разнообразным условиям среды. Перед нами яркий пример скачка в эволюции (ароморфоза), вызвавшего в дальнейшем яркую адаптивную радиацию. Современные черепахи, гаттерии, чешуйчатые гады и крокодилы являются лишь остатками некогда богатой формами фауны. Ископаемые остатки рептилий показывают, что фауна пресмыкающихся в мезозойскую эру была чрезвычайно многообразной, они заселили все возможные станции и господствовали на земном шаре.

Наиболее древним является отряд *котилозавров* (Cotylosauria<sub>43</sub>), по строению черепа сходных со стегоцефалами. Их отводят в нижнем карбоне от эмболомерных стегоцефалов. В настоящее время наиболее древних котилозавров группы *сеймуриобразных* (Seymouriamorpha), имеющих такое большое сходство со стегоцефалами, что некоторые палеонтологи относят их к классу амфибий, выделяют в особый подкласс *батрахозавров* (Batrachosauria<sub>42</sub>), промежуточный между амфибиями и рептилиями.

К началу пермского периода котилозавры вымерли и были замещены многочисленными потомками, занявшими разнообразные станции. Непосредственно от котилозавров в перми отводят *черепах* (Chelonia<sub>44</sub>), которые являются наиболее древними из современных рептилий, поэтому их объединяют с котилозаврами в общий подкласс *анапсида* (Anapsida). Все остальные подклассы рептилий также отводят от котилозавров как от исходной группы. Центральное место занимает подкласс *архозавров* (Archosauria<sub>49-54</sub>), объединяющий *текодонт*, или *покрытозубых* (Thecodontia), *птицетазых динозавров* (Ornithischia<sub>51</sub>), *ящеротазых динозавров* (Saurischia<sub>52</sub>), *крокодилов* (Crocodylia<sub>53</sub>) и *крылатых ящеров* (Pterosauria<sub>50-54</sub>). В сторону от архозавров от первичных котилозавров ответвились пресмыкающиеся, вторично вернувшиеся к водному образу жизни: рыбообразные *ихтиозавры* (Ichthyosauria<sub>46</sub>) и *мезозавры* (Mesosauria), выделяемые в особый подкласс *рыбоногих* (Ichthyopterygia), а также сходные с ластоногими *плезиозавры* (Plesiosauria), или *ящероногие* (Sauropterygii<sub>48</sub>), и более примитивные *проторозавры* (Protorosauria<sub>47</sub>). За исключением крокодилов и черепах вся эта многообразная фауна рептилий к началу третичной эпохи вымерла, вытесненная высшими позвоночными — птицами и млекопитающими.

Современные *чешуйчатые ящерицы* и *змеи* (Squamata<sub>57</sub>) и *гаттерии* (Rhynchoccephalia<sub>56</sub>) вместе с ископаемыми *эозухиями* (Eosuchia<sub>55</sub>) составляют подкласс *чешуйчатых* гадов (Lepidosauria).

Наконец, еще в верхнем карбоне ответвилась особая группа *звероподобных ящеров* (Theromorpha), которые дали начало предкам млекопитающих. К этой группе относятся отряды *пеликозавры* (Pelycosauria<sub>58</sub>) и *терапсиды*, или *зверообразные* (Therapsida<sub>59</sub>), составляющие особый подкласс *синапсид* (Synapsida).

**Происхождение птиц.** Птицы являются классом позвоночных, наиболее широко распространенным среди всех других наземных классов, так как их способность к передвижению, совершенное кровообращение (четырёхкамерное сердце) и постоянная высокая температура (гомойотермность) вместе с высоким развитием органов чувств и головного мозга дали им возможность широко расселиться по всему земному шару и занять всевозможные станции от полюсов до экватора.

Предков птиц надо искать среди *псевдозухий* (Pseudosuchia) в группе примитивных *текодонтных* (Thecodontia) в пермском периоде. Однако, кроме археоптерикса, найденного в юрских сланцах, другие ископаемые предки птиц неизвестны. Поэтому первоптицы выделяются в самостоятельный подкласс *ящерохвостых* птиц (Saururae, или Archaeornithes<sub>60</sub>). Подкласс *веерохвостых* птиц (Ornithurae, или Neornithes) известен начиная с

мелового периода, и достигает полного расцвета уже в третичный период, когда птицы вместе с млекопитающими занимают господствующее положение в фауне наземных позвоночных. В подклассе Neornithes выделяются лишь в качестве надотрядов меловые зубатые птицы (Odonthognathae), бескилевые (Palaeognatha, или Ratitae<sup>62</sup>) и килевые (Neognathae<sup>63</sup>). Последних в свою очередь расчленяют на *пингинов* (Impennes) и *собственно килевых* (Carinatae).

Несмотря на все многообразие птиц, они все же близки по своей организации к рептилиям, поэтому их объединяют в общую группу *ящерообразных* (Sauropsida).

В родословном древе амниот птицы занимают положение, сходное с костистыми среди рыб. Однако перьевой покров, способность к полету и ряд прогрессивных особенностей организации выделяют их как ярко выраженный ароморфоз, что оправдывает их объединение в самостоятельный, высший класс, достигший пышного расцвета в кайнозойскую эру.

**Эволюционное развитие млекопитающих.** Млекопитающие отделились от ствола первичных наземных пресмыкающихся раньше, чем ответвились от них птицы. В организации млекопитающих имеется ряд признаков, общих с земноводными: наличие большого количества кожных желез, отсутствующих у пресмыкающихся, сочленение черепа с позвоночником при помощи двойного мыщелка, голеностопное сочленение, левая дуга аорты. Все это дает право считать, что предки млекопитающих произошли от чрезвычайно древних первичных пресмыкающихся — *котилозавров* (Cotylosauria), имеющих много общих черт с древними ископаемыми земноводными — стегоцефалами. Предки млекопитающих отделились от звероподобных пресмыкающихся чрезвычайно давно — еще в самом начале мезозойской эры, и жили в виде самостоятельной группы звероящеров, причем у них постепенно выработались характерные для млекопитающих отличительные признаки. Такими основными признаками для организации млекопитающих являются: 1) преобразование чешуйчатого покрова в волосяной покров; 2) прогрессивное изменение сердца и легких и в связи с этим приобретение теплокровности; 3) дифференцировка зубов на резцы, клыки и коренные, что дало возможность не только захватывать пищу, но и пережевывать ее; 4) своеобразное, характерное для млекопитающих самостоятельное прикрепление нижней челюсти к черепу и в связи с этим усложнение строения слуховых косточек; 5) прогрессивное развитие головного мозга, развитие коры переднего мозга как центра сознания, а также совершенное строение органов обоняния и слуха; 6) наконец, способность рожать живых детенышей и кормить их молоком.

Только в третичный период эти мелкие зверьки, благодаря своим прогрессивным признакам, давшим им преимущества в борьбе за существование над другими наземными позвоночными, постепенно вытеснили занимавших до сих пор господствующее положение пресмыкающихся и сделали сами господствующим классом кайнозойской эры.

Еще в конце триаса (рис. 281) млекопитающие распались на 5 стволов: *многобугорчатые* (Multituberculata<sup>64</sup>), *однопроходные* (Monotremata<sup>65</sup>), *пантотерии* (Pantotheria<sup>67</sup>), *симметродонтные* (Symmetrodontia<sup>67</sup>) и *трикодонтные* (Triconodontia<sup>66</sup>). Из этих групп сохранились до наших дней однопроходные; пантотерии в мелу дали начало двум другим подклассам млекопитающих — *сумчатым* (Marsupialia<sup>68</sup>) и *плацентарным* (Placentalia<sup>70</sup>), а остальные вымерли, не оставив потомков. Таким образом, первым, самым древним подклассом являются *первозвери* (Prototheria) отряд *однопроходные* (Monotremata), куда относятся замечательные австралийские утконосы и ехидна, имеющие клоаку и сохранившие еще унаследованную от пресмыкающихся способность откладывать яйца.

Вторым подклассом, отчленившимся от предков млекопитающих еще в середине мезозойской эры, является подкласс *низшие звери* (Metatheria) отряд сумчатые (Marsupialia), которые характеризуются способностью вына-

шивать детенышей, рождаемых весьма слабыми и неприспособленными к самостоятельному образу жизни, в особой сумке на брюхе.

Третьим подклассом млекопитающих являются *высшие звери* (Eutheria), или *плацентарные* (Placentalia), к которым относятся все остальные известные в настоящее время млекопитающие. Все они рожают живых детенышей, которых вынашивают в утробе матери, причем в матке самки развивается особый орган — плацента, через которую осуществляется питание зародыша за счет материнского организма. Плацентарные млекопитающие расселились, начиная с третичного периода по всему земному шару, вытеснили почти отовсюду других млекопитающих и заняли господствующее положение. Особое место среди млекопитающих занял человек — продукт не только природы, но и общественной жизни.

Плацентарные млекопитающие представляют прекрасный пример приспособляемости к самым различным условиям существования, идущей по пути идиоадаптации. Они насчитывают 18 различных отрядов, приспособившихся к самым разнообразным средам обитания и к различным способам питания. Млекопитающие распространены по всем широтам земного шара, начиная от тропиков и кончая полярными областями. Они заполнили всевозможные станции на суше. Кроме того, тюлени, морские котики, дельфины и киты приспособились к водному образу жизни и населяют моря и океаны. Летучие мыши приспособились к полету.

## ЛИТЕРАТУРА

### По низшим хордовым

- Грегори В. Эволюция лица от рыбы до человека (книга для чтения). Биомедгиз, 1934.
- Заварзин А. А. Краткое руководство по эмбриологии человека и позвоночных животных. 1935.
- Наумов С. П. Зоология позвоночных. Учпедгиз, 1951.
- Огнев С. И. Зоология позвоночных, изд. 4-е. Медгиз, 1945.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса (книга для чтения). Изд. 2-е, Биомедгиз, 1934.

### По рыбам

- Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Определитель с описанием и географическим распределением. Изд. 4-е, т. I—III, 1948—1949. Изд-во АН СССР.
- Книпович Н. М. Определитель рыб Черного и Азовского морей. М., 1923.
- Книпович Н. М. Определитель рыб морей Баренцева, Белого и Карского. М., 1926.
- Матвеев Б. С. (ред). Большой практикум зоологии позвоночных (анатомическая часть). Ч. I, в. 1—4. Низшие хордовые, круглоротые, хрящевые рыбы; ч. II, в. 1—3. Костные рыбы; ч. III, вып. 1—3. Амфибии. Изд-во МГУ, 1963—1966.
- Мартисен Г. В. Рыбные ресурсы Мирового океана, их распределение и использование. Научн. инф. ВНИРО, № 6, 1962.
- Никольский Г. В. Частная ихтиология. «Советская наука», 1954.
- Никольский Г. В. Экология рыб. «Высшая школа», 1963.
- Пучков Н. В. Физиология рыб. М., Пищепромиздат, 1954.
- Солдатов В. К. и Линдберг Г. У. Обзор рыб Дальневосточных морей. Изд-во АН СССР, Л., 1930.
- Солдатов В. К. Промысловая ихтиология. Пищепромиздат. Ч. I, 1934; Ч. II, 1938.
- Суворов Е. К. Основы ихтиологии. Снабтехиздат, 1948.
- Черфас Б. И. Основы рыбоводства. Пищепромиздат, 1950.
- Шмидт П. М. Миграции рыб. «Советская наука», 1947.

### По земноводным и пресмыкающимся

- Брем А. Жизнь животных, перевод. Под ред. Книповича, т. IV, СПб, 1914. Под ред. В. К. Солдатова, т. III, 1939.
- Банников А. Г. и Денисова М. Н. Очерки по биологии земноводных. Учпедгиз, 1956.
- Терентьев П. В. Лягушка. «Советская наука», 1950.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А. Определитель земноводных и пресмыкающихся СССР. Изд. 3-е, «Советская наука», 1949.
- Терентьев П. В. Герпетология. «Высшая школа», 1961.

### По птицам

- Банников А. Г. и Михеев А. В. Летняя практика по зоологии позвоночных. Учпедгиз, 1956.
- Благосклонов К. Н. Охрана и привлечение птиц, полезных в сельском хозяйстве. Учпедгиз, 1955.
- Дементьев Г. П. Птицы. Руководство по зоологии, т. VI. Изд-во АН СССР, 1940.

Дементьев Г. П. и др. Птицы Советского Союза, тт. I—VI. Изд-во АН СССР, 1951—1954.

Дементьев Г. П. Птицы нашей страны. Изд-во МГУ, 1960.

Дементьев Г. П. [и др.]. Определитель птиц СССР. 1948, 1964.

Житков Б. М. и Формозов А. Н. (ред.). Животный мир СССР. Птицы. 1940.

Промптов А. Н. Птицы в природе. Учпедгиз, 1960.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации воробьиных птиц. 1956.

Туров С. С. Жизнь птиц. 1958.

Хейнрот О. Из жизни птиц. Ин. изд., 1947.

Шульпин Л. М. Орнитология. Л., 1940.

Штейнбахер Й. Перелеты птиц и их изучение (перев). Ин. изд., 1956.

#### По млекопитающим

Барабаш-Никифоров И. И., Формозов А. Н. Териология. «Высшая школа», 1963.

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР, 1944. «Советская наука», 1965.

Виноградов Б. С. и Громов И. М. Грызуны СССР. Изд-во АН СССР, 1952.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Т. I. Парнокопытные и непарнокопытные. 1961.

Громов И. М. и др. Млекопитающие фауны СССР. Т. I—II. АН СССР, 1963.

Колосов А. М., Лавров Н. П., Наумов С. П. Биология промысловых зверей СССР. «Высшая школа», 1965.

Кузякин А. П. Летучие мыши. «Советская наука», 1950.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. Изд-во АН СССР, 1928.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. Л., «Советская наука», 1956.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. I—VII. М., 1928—1958.

Огнев С. И. Экология млекопитающих. «Советская наука», 1951.

Соколов И. И. Копытные млекопитающие СССР. Изд-во АН СССР, 1959.

Терентьев П. В., Дубинин В. Б., Новиков Г. А. Кролик. «Советская наука», 1952.

Формозов А. Н. Спутник следопыта. «Советская наука», 1959.

#### По общим вопросам

Бобринский Н. А. Животный мир и природа СССР. Изд-во АН СССР, 1960.  
Боголюбский С. Н. Происхождение домашних животных. «Советская наука», 1959.

Гессе Р. Учение о происхождении видов. Изд. 5-е, 1936.

Грегори В. Эволюция лица от рыбы до человека. Гиз, 1934.

Давиташвили Л. Курс палеонтологии. 1941.

Дарвин Ч. Происхождение видов. Соч., т. III. Изд-во АН СССР, 1939.

Матвеев Б. С. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции. «Зоол. журнал», т. XXVI, в. 5, 1947.

Матвеев Б. С. Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизм. «Зоол. журнал», т. XVIII, 1939.

Наумов Н. П. Экология животных. «Высшая школа», 1963.

Ромер А. Палеонтология позвоночных. Техгиз, 1939.

Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. Собр. соч., т. III, 1947.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Биомедгиз, 1934.

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. Изд-во АН СССР, 1939.

Шимкевич В. М. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. Изд. 3-е. Гиз, 1922.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии. Изд. 4-е. Гиз, 1947.

Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. Изд-во АН СССР, 1964.

Colbert E. H. Evolution of the vertebrates, 1955.

Romer A. The body of the vertebrates. Philadelphia, 1951.

Romer A. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere Übersetzung von H. Frick. Hamburg, 1959.

## ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Агама 197, 204\*  
 — степная 197  
 Агнаты 42, 438  
 Адреналин 38  
 Аист 252  
 Ай-ай 328\*, 334  
 Акантоды 105, 438  
 Акклиматизация рыб 139  
 Аксолотль 161, 165\*  
 Акуловые 84, 85, 86  
 Акула 29\*, 57\*, 58\*, 59\*, 60\*, 61\*, 62\*,  
     63\*, 64\*, 65\*, 85, 86  
 — ископаемая 106  
 — китовая 83  
 — колючая 56, 86  
 — плащеносная 86  
 — полярная 126  
 — примитивная 106  
 — суповая 128  
 Аллантоис 181, 141\*  
 Аллигатор 201  
 Альбатрос 251  
 Альвеолы легочные 291  
 Алломорфоз 421  
 Альпака 330, 361  
 Амблостомы 161, 162\*  
 Амия 84, 87\*, 91  
 Амнион 180, 241\*  
 Амниоты 41, 241\*  
 Ампулы 71  
 — лоренциновые 59  
 Амур белый 84  
 Амфибии 27, 41, 142  
 — бесхвостые 440  
 Амфисбена 197  
 Амфиума 161, 175  
 Амфиумовые 161  
 Анаболия 428  
 Аналогия 416  
 Анамнии 41, 180  
 Анапсиды 206, 441  
 Анатомия сравнительная 375, 412  
 — ящерицы 184, 185\*, 186\*, 189\*, 190\*,  
     191\*  
 Антиархи 438  
 Антилопы 349  
 Анчоусовые 92  
 Аорта брюшная акулы 62\*
- Аорта брюшная ланцетника 400  
 — — миноги 46, 47\*  
 — — млекопитающих 291, 292\*  
 — спинная 400\*  
 — — акулы 62\*  
 — — ланцетника 20\*, 400\*  
 — — лягушки 153\*  
 — миноги 47  
 — — ящерицы 192  
 Аппендикулярии 9, 13\*  
 Аpsидоспондили 440  
 Аптерии 225  
 Ара 254  
 Аргали 350  
 Ареосцелис 207\*  
 Ароморфоз 213, 420  
 Аррау 205  
 Артериальный конус акулы 35, 62  
 Артерии 35  
 — аллантоидные 242\*  
 — бедренные млекопитающих 291, 292\*  
 — — птиц 237  
 — безымянные птиц 237  
 — грудные птиц 238\*  
 — жаберные выносящие акулы 62\*  
 — — — миноги 47\*  
 — — — окуня 74\*  
 — — ланцетника 20\*  
 — — приносящие акулы 62\*  
 — — — миноги 47\*  
 — — — окуня 74\*  
 — легочно-кожные 153\*  
 — легочные двоякодышащих 103  
 — — млекопитающих 291\*, 292, 400  
 — — птиц 238\*  
 — межреберные 292\*  
 — подвздошные лягушки 153\*  
 — — млекопитающих 291, 292\*  
 — — ящерицы 192  
 — подключичные лягушки 153\*  
 — — млекопитающих 291, 292\*  
 — — птиц 237, 238\*  
 — — ящерицы 192  
 — сонные акулы 62\*  
 — — млекопитающих 291, 292\*  
 — — внутренние 153\*  
 — — лягушки 153\*  
 — — ланцетника 20\*  
 — — миноги 47\*  
 — сонные наружные 153\*

<sup>1</sup> См. также «Филогенетическое древо».

Артерии сонные трески 74\*  
— — птиц 238\*  
— — ящерицы 192  
Артерия безымянная 237, 238\*, 291, 292\*  
— большая кожная 153\*  
— брыжеечная задняя 238\*  
— — млекопитающих 292\*  
— желточная 242\*  
— кишечная 292\*  
— — ящерицы 192  
— подключичная левая 238\*  
— сонная левая 238\*  
— хвостовая млекопитающих 292\*  
— — птиц 237, 238\*  
— — ящерицы 192  
Артродиры 438  
Архаллакис 429  
Архар 331  
Археоптерикс 256\*  
Архипаллум 148, 305\*, 392  
Архозавр 209,\* 441  
Архозавры 208, 441  
Аспид 199  
Аспиды 199  
Асцидии 9, 10\*, 11\*, 14  
— личинка 12\*  
— одиночные 9  
— сложные 14  
Атерина 99  
Атлант 185  
Атлас 181  
— ящерицы 185  
Атриопор 17

Базалии 59  
Баклан 245\*  
Бактриан 360  
Баланоглосс 24, 25\*  
Бантенг 331, 358  
Барабанная полость 33  
— перепонка 143  
Барабаны слуховые 288  
Барабулька 96  
Бараны 331  
— горные 328\*  
— дикие 358  
— европейские 358  
— снежные 331, 358  
Барракуда 99  
Барсук 313\*, 325  
Батрахозавры 206, 441  
Батрахосепс 163  
Бег птиц 260  
Бегающие 243  
Бегемоты 329  
Бедро 30\*  
Безногие 164, 440  
Бекас 250  
Беличьёобразные 321  
Беличьи 321  
Белка  
— колючехвостая 342  
— наземная 322  
— обыкновенная 321  
— сахарная 315  
— сумчатая 313\*, 316  
Белодон 207\*  
Белозубка 316  
— малютка 317  
Белорыбница 93  
Белуга 90

Белуха 329  
Бельдюга 77, 97, 126\*  
Бентофаги 121  
Бескилевые 243  
Бескрылые 244  
Беспанцирные 169  
Бесхвостые 164  
— водные 167  
— древесные 167  
— роющие 167  
Бесчелюстные 9, 41, 52\*, 437, 438  
— ископаемые 438  
Бесчерепные 8, 9, 23, 436  
Бесщитковые 52, 53, 438  
Бисса 222  
Бластодиск 75, 240  
Бластопор 21\*  
Бластоцель 38  
Бластула  
— ланцетника 21\*  
Бобры 313\*, 322, 352  
— канадские 322  
— речные 322  
Боковая линия акулы 56  
— — окуня 67, 71\*  
Боковая пластинка 22  
Большеног 270  
Болонки 364  
Бонито 97  
Борзые 364, 365  
Бородки 379  
Бородки пера 226\*  
Борозда  
— поперечная 305  
— роландова 305  
— сильвиева 286, 305  
Боченочники 15\*  
Брадиодонты 438  
Брахозавр 211  
Бронхи  
— млекопитающих 291\*  
— ящерицы 192  
Бронхиолы 291  
Броненосцы  
— гигантские 313\*, 320  
Бронтозавр 207\*, 211  
Брыжейка 36  
— брюшная 36  
— спинная 36  
Брызгальце 56, 394  
Бугорок яйцевой 243  
Бугры зрительные 287\*  
Буйволы индийские 328\*, 331, 358  
Бульдоги 364  
Бульdogовая мышь 318  
Буревестник 245\*, 251  
Бурозубки 316  
— крошки 317  
Бурундук 321  
Быки 331  
Бычки 97  
Бычок-бабка 97  
— головач 97  
— жаба 98  
— кругляк 82, 97

Вальдшнеп 245\*, 250  
Вампир 318  
Варановые 197  
Варан  
— серый 197, 204\*

Вари 334  
 Варолиев мост  
 — — млекопитающих 305  
 Веки верхние 143  
 — нижние 143  
 Веко третье 143  
 Вена  
 — брюшная лягушки 153, 154\*  
 — — ящерицы 192  
 — воротная млекопитающих 292\*  
 — — печени 400  
 — — пресмыкающихся 192  
 — — акулы 63\*  
 — — миноги 47\*  
 — — птиц 237  
 — — почек 75, 400  
 — желточная 242\*  
 — копчиково-брыжеечная 238\*  
 — надкишечная 238\*  
 — печеночная акулы 63\*  
 — — ланцетника 20\*  
 — — миноги 47\*  
 — — ящерицы 193  
 — подкишечная 75\*, 238  
 — подключичная 75\*, 238\*  
 — полая задняя 154\*, 238, 400  
 — — — двоякодышащих 400  
 — — — млекопитающих 292\*  
 — — — птиц 238\*  
 — — — ящерицы 192  
 — — акулы 63\*  
 — — костистых 75\*  
 — — ланцетника 20\*  
 — — миноги 47\*  
 — — птиц 238\*  
 — — ящерицы 192  
 Венозный синус 35  
 — — миноги 47\*  
 Вены аллантоидные 242\*  
 — бедренные 238\*, 292\*  
 — боковые акулы 63  
 — воротные почек лягушки 153, 154\*  
 — — — ящерицы 192  
 — кардинальные 75  
 — — задние акулы 63  
 — — — зародыша птиц  
 — — — ланцетника 20\*, 400  
 — — — миноги 47\*  
 — — передние акулы 63  
 — — — ланцетника 20\*  
 — — — миноги 47\*  
 — кожные большие 154\*  
 — — двоякодышащих 400  
 — — млекопитающих 292\*  
 — непарные 292\*  
 — передние полые лягушки 154\*  
 — — млекопитающих 292\*  
 — подвздошные 238\*  
 — подключичные 238\*  
 — — лягушки 154\*  
 — — млекопитающих 292\*  
 — — рыб 400  
 — — ящерицы 193  
 — полые задние 238\*  
 — — — млекопитающих 292\*, 400  
 — — — ящерицы 193, 400  
 — яремные верхние акулы 63  
 — — ланцетника 20, 400  
 — — костистых 75  
 — — миноги 47

Вены яремные лягушки 154\*  
 — — млекопитающих 292\*  
 — — нижние акулы 63  
 — — ящерицы 193  
 Верблюды 330, 360  
 — двугорбые 330, 360  
 — одnogорбые 330, 360  
 Веретеница 197, 204\*  
 Веретеницевые 197  
 Веретенник 263  
 Вертишейка 255  
 Веслоногие 252  
 Веслоносы 90  
 Вечерница рыжая 343  
 Вещество корковое почки 292, 293\*  
 — мозговое белое млекопитающих 286  
 — — почки 292, 293\*  
 — — серое 306  
 — — — млекопитающих 306  
 Вибриссы 282  
 Виверры африканские 313\*, 324  
 Викунья 330, 361  
 Висцеральный листок 36  
 Влагалище волосяное 301  
 — млекопитающих 294, 295\*  
 — птиц 239  
 Внутреннежаберные 437  
 Вобла 94  
 Водорез 265  
 Водосвинка 322  
 Водянистая влага 33  
 Волки 313\*, 326  
 — сумчатые 313\*, 315  
 Волкозуб 216  
 Волосы 300\*, 378\*, 379  
 Вомбат 315, 316  
 Вонючка 355  
 Воробы 255  
 — домовые 249\*, 267\*  
 — полевые 267\*  
 Воробьиные 255  
 Ворон 255  
 Ворона 255  
 — серая 255  
 Воронка мозговая 31  
 — — млекопитающих 287\*  
 — — окуня 70  
 Ворс 301  
 Восковица 225  
 Врановые 255  
 Выдра 325  
 — морская 343  
 Выrost гипофизарный 45  
 — питуитарный 45  
 Высшие звери 316  
 Выхухоль 316  
 Вьюн 84  
 Вьюновые 83  
 Вьюрковые 255  
 Гавиал 201, 204\*  
 Гага 245\*, 278  
 Гагара 245\*  
 Гагарка 258  
 Гадюка 204\*  
 — обыкновенная 199  
 Гадюковые 199  
 Гады панцирные 200

- Гады чешуйчатые 441  
 Газели 342  
 Гаял 358  
 Гамбузия 95, 140  
 Ганоиды 107  
 — костные 84, 90, 107  
 — хрящевые 84, 89, 107  
 Ганоин 79  
 Гастрозоиды 15  
 Гастропор 21\*  
 Гастроцель 12  
 Гаструла 21, 39  
 Гаструляция ланцетника 21\*  
 Гаттерия 195\*, 204\*, 441  
 Гаур 358  
 Геккон 196  
 — серый 204  
 — сцинковый 197, 204\*  
 Гемоглобин 35  
 Гетерохрония 427  
 Гиббон 328\*, 335  
 Гиены 324  
 — полосатые 324  
 Гиоид 58  
 Гиостилия 69  
 Гипофиз 31, 38, 45, 60  
 — млекопитающих 31\*, 287\*  
 Гиппарион 414  
 Гиппокамп 287, 305\*  
 Гладконосные 319  
 Глаз млекопитающего 307  
 Глаза 32  
 — голубя 234\*  
 — окуня 70\*  
 Глазки Гессе 18\*  
 Глазное яблоко 33  
 Глазной бокал 32\*, 33  
 Глазок 12  
 Глиптодонт 320  
 Глотка 34  
 — млекопитающих 289  
 Глухарь 245\*, 248  
 Гнезда млекопитающих 351\*  
 — птиц 269  
 Гнездовой участок 269  
 Гну 367  
 Гоацин 245\*, 248, 260\*  
 Гоголь 245\*  
 Голенастые 252  
 Голень 30\*  
 Голец 93  
 Голова 27  
 — миноги 46\*  
 Головная нефридия Гатчека 19  
 Головохордовые 9, 16  
 Голомянка 98  
 Голосовые связки 290  
 — — истинные 290  
 — — ложные 290  
 Голуби 225, 248  
 — декоративные 275  
 — витютень 248  
 — домашние 276  
 — дутыши 276  
 — катуны 276  
 — мясные 276  
 — павлиньи 276  
 — плодовые 248, 266  
 — почтовые 276  
 — — бельгийские 276  
 — — восточные 276  
 — — римские 275  
 Голуби сизые 248, 275  
 — трубастые 276  
 — турман 61, 276  
 — чайки 276  
 — чубатые 276  
 — якобинцы 276  
 Голубь-витютень 248  
 Гомодинамия 383, 417  
 Гомойология 417  
 Гомология 383, 416  
 Гонозоиды 15  
 Гончие 365  
 Горбуша 93, 123\*  
 Горбылевые 82  
 Горилла 328\*, 335  
 Горихвостки 269  
 Горлица обыкновенная 248  
 Горло дыхательное 289  
 Гормоны 38  
 Горностай 313\*, 325  
 Гортань млекопитающих 290\*  
 Градинки 240  
 Граптолитовые 24  
 Граптолиты ископаемые 24  
 Гребешок 190  
 Гребни 379  
 Грипотерий 320  
 Гриф американский 245\*  
 — белоголовый 245\*  
 Грудина 29  
 — амфибии 144\*, 147  
 — ящерицы 185  
 Грудная клетка 28  
 — — амниот 182  
 — — ящерицы 185  
 Грудобрюшная преграда 286  
 Грызуны 320  
 Гуанако 330  
 Гуанин 79  
 Губы млекопитающих 282  
 Гурами 84, 97  
 Гусь 245\*  
 — домашний 251, 275  
 — китайский 251, 275  
 — русский 251, 275  
 — серый 245\*, 275  
 — тулузский 275  
 — холмогорский 275  
 Гусиные 251  
 Гюрза 199  
 Далия 94  
 Даман 328\*, 332  
 Двоякодышащие 439  
 Двуделочные 104  
 Двурезцовые 315  
 Двустороннесимметричные 435  
 Девиация 429  
 Дегенерация 422  
 Дельфин 329  
 — обыкновенный 329  
 Дентин 56, 78  
 Дергач 250  
 Детритофаги 121  
 Детское место 181  
 Джейран 328\*, 331  
 Диапсиды 206, 208  
 Диастема 288  
 Диафрагма 286  
 Дивергенция 409  
 Дикобразные 322

- Дикобраз 113\*, 322  
 Динго 365  
 Динозавр 209, 210  
 — птицетазый 441  
 — ящеротазый 441  
 Диплейрула 436  
 Диплодок 207\*, 211  
 Диск зародышевый 38  
 Длиннокрылые 254  
 Доберман 365  
 Доги 364  
 Долгопят 328\*, 334  
 Доли височные 286  
 — зрительные 31, 60  
 — обонятельные 189  
 Дракон летучий 197, 204\*  
 Древесница 178  
 Дерево жизни 306  
 Дроздовые 255  
 Дрозды-рябинники 249\*, 255  
 Дромадер 360  
 Дронт 258  
 Дрофа 245\*, 250  
 Дубонос 266  
 Дуга аорты амниот левая 192  
 — — правая 192  
 — височная верхняя 195\*  
 — — нижняя 195\*  
 — гиоидная акулы 58  
 — — акулы 58  
 — — костистых 68  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — пресмыкающихся 188  
 — челюстная 29  
 — — акулы 58  
 Дуги аорты лягушки 153\*  
 — висцеральные 29  
 — жаберные 29  
 — позвонков верхние 380  
 — — — акулы 57  
 — — — миноги 43  
 — — — ящерицы 188  
 — — — нижние 380  
 — — — акулы 57  
 Дугопозвонковые 169  
 Лудак 250  
 Дужка подглазничная 44\*  
 Душка пера 226\*  
 Дыхание двойное 236  
 — жаберное 398  
 — кожное 399  
 — легочное 399  
 — ротоглоточное 152  
 Дюгонь 333  
 Дятловые 255  
 Дятел 249\*  
 — калифорнийский 266  
 — пестрый большой 249\*, 255  
  
 Еж обыкновенный 316  
 Енотовидная собака 326, 368  
 Ерш 96  
 Ехидна 313\*, 314  
  
 Жаберные дуги 58, 69  
 — крышки 66, 68, 69, 398  
 — лепестки 62  
 — мешки 46  
  
 Жаберные отверстия 56  
 — тычинки 83  
 Жаберные щели 7, 8, 19, 398  
 — — акулы 62  
 Жабры 34, 398, 416  
 — акулы 62  
 — миноги 46\*  
 — наружные рыб 416  
 — рыб 54, 416  
 Жаба 166, 167, 172  
 — бразильская 178  
 — зеленая 165\*, 171  
 — повитуха 166, 176  
 — серая 165\*  
 — суринамская 177\*  
 — южноафриканская 179  
 Жаворонок 249\*, 255  
 Жако 254  
 Жвачные 330  
 Железа зобная 38, 397\*, 399  
 — копчиковая 225  
 — куперова 294, 295\*  
 — поджелудочная 34, 46, 397\*  
 — — акулы 62  
 — подмозговая 31  
 — предстательная 293, 294\*  
 — скорлуповая 63  
 — щитовидная 38, 397\*, 399  
 Железы бокаловидные 78  
 — заднепроходные 302  
 — кожные 302  
 — — млекопитающих 302  
 — — окуня 78  
 — колбовидные 77  
 — копытные 379  
 — млечные 302, 379  
 — мускусные 379  
 — околоанальные 379  
 — пахучие 302, 379  
 — половые 37\*, 302  
 — потовые 302, 379  
 — ротовые 308  
 — сальные 302, 379  
 — слюнные 288, 308  
 — — лягушки 151  
 — — млекопитающих 308  
 — — околоушные 288, 308  
 — — подглазничные 288, 308  
 — — подчелюстные 288, 308  
 — — подъязычные 288, 308  
 — шаровидные 77  
 — — рыб 78  
 Желток 39, 241  
 — белый 239  
 — желтый 239  
 — образовательный 239  
 — питательный 239  
 Желтопуз 147\*, 204  
 Желудок 34  
 — миноги 45  
 — млекопитающих 289\*, 290  
 — окуня 72  
 Желудочек мозга третий 31\*  
 — — головного 18  
 — — четвертый 31\*  
 — сердца 35, 401  
 — — окуня 73  
 Желудочки гортани 290  
 — мозга 31\*  
 — — боковые 31\*  
 Желчный пузырь 62, 72, 289\*, 290  
 Жель 34

- Жерлянка 165\*, 166  
 Живородящие пресмыкающиеся 218  
 Живорождение рыб костных 126  
 — хрящевых 126  
 Жирафы 331  
 Жиряк 332  
 Журавль 245\*  
 — малый 250  
 — серый 250  
 Жучки 79
- Зайцеобразные 323  
 Заяц 313\*  
 — беляк 324  
 — маньчжурский 324  
 — русак 324  
 — толай 324  
 Закон адаптивной радиации 431  
 — биогенетический 414, 427  
 — дивергентного развития 432  
 — иррадиации 431  
 — корреляции 424  
 — надследственной передачи 426  
 — необратимости эволюции 431  
 — повторяемости 426  
 — соотношения органов 424  
 — сосуществования органов 424  
 — уравновешивания органов 424  
 — эмбрионального сходства 426  
 Замор 113  
 Запастье 30\*, 144  
 Зародыш 38  
 — ланцетника 21\*, 22, 23  
 — миноги 48\*  
 — окуня 75, 76\*  
 — человека 428  
 — ящерицы 194\*  
 Зародышевые листки 426  
 Зародышевый диск 39  
 — — пресмыкающихся 194\*  
 — щит 39  
 Защитные приспособления пресмыкающихся 218
- Звери 280  
 — высшие 443  
 — низшие 442  
 — пушные 366  
 Зверообразные 212, 441  
 Звероподобные 212, 441  
 Зебры 338  
 Зеленушка 96  
 Землерои 351  
 Землеройки 316  
 — водяные 317  
 — выдровые 343  
 — короткохвостые 317  
 — обыкновенные 317  
 Земноводные 9, 27, 142, 143  
 — безногие 440  
 — бесхвостые 440  
 — древнейшие 440  
 — панцирные 440  
 — прыгающие 440  
 — хвостатые 440  
 Зимородки 249\*, 254  
 Змеи 197, 441  
 — гремучие 199, 204\*, 219  
 — кошачьи 199  
 — морские 199, 204\*, 217  
 — очковые 199, 204\*  
 — плетевидные 219  
 Змеи-стрелы 199, 204, 216  
 — яичные 217  
 — ящеричные 217  
 Зоб 234  
 Зоогеография 412  
 Зооиды 14  
 Зоопланктон 134  
 Зрительные бугры 31\*  
 Зубная формула 308  
 Зубр 331  
 Зубы акродонтные 197, 398  
 — агамы 204  
 — боковые 46\*  
 — гетеродонтные 398  
 — игуаны 204  
 — коренные 288, 308  
 — — большие 308  
 — — истинные 308  
 — — ложные 308  
 — — малые 308  
 — крокодила 204\*  
 — лабиринтодонтные 109  
 — лягушки 151\*  
 — млекопитающих 288  
 — окуня 83  
 — плевродонтные 197, 398  
 — рептилий 220  
 — роговые 43  
 — рыб 83  
 — текодонтные 309, 398  
 — хищнические 325\*  
 — ядовитые заднебороздчатые 220  
 — переднебороздчатые 220  
 — — змей 198\*, 220  
 — ядозуба 204\*  
 Зяблик 255
- Иглобрюх 77, 87\*, 100  
 Иголокожи 24  
 Иголшерсты 322  
 Иглы 301  
 Игрунковые 334  
 Игрунок унстити 328\*  
 Игуанодон 207\*, 211  
 Игуана 197, 204\*  
 Игуаны 197  
 Идиоадаптация 213, 421  
 Изопедин 80\*  
 Изюбрь 367  
 Изоляция географическая 412  
 Иктиозавры 336  
 Илициум 99  
 Инвагинация 39  
 Индейки 247, 275  
 — дикие 275  
 — домашние 275  
 — белые русские 275  
 Индри 334  
 Иностранцевия 207\*, 213, 336  
 Инсектофаги 121  
 Интеграция 376  
 Интерорецепторы 394  
 Ихтиозавр 207\*, 208, 441  
 Ихтиоптеригии 208  
 Ихтиорнис 257
- Кабаны 328\*, 330, 362  
 — дальневосточные 362  
 — европейские 362  
 — индийские 362  
 — обыкновенные 362

- полосатые 362
- Кабарга 331
- Казуар 244, 245\*
- Кайман 201
- Кайманова рыба 78\*, 90, 91, 108
- Кайра 251
- Какаду 254
- Калан 343
- Калкан 98
- Калуга 90
- Камбала 77, 78\*, 98
- Камбалообразные 98
- Камера
  - глаза задняя 33
  - — передняя 33
- гортанно-трахейная 152
- Камни слуховые 71
- Камышница 250
- Камышовка 255
- Канал вольфов 403\*
  - — акулы 63
  - гемальный 57, 380
  - мочепускательный 292
  - мюллеров 403\*
  - — акулы 63
  - нервнокишечный 12, 391
  - позвоночный 283
- Каналы полукружные 32\*, 394, 395\*
- Канарейки домашние 276
- Канна 367
- Канюки 245\*, 277
- Капсулы обонятельные 43
- Каракал 355
- Карапакс 201
- Карась 94
- Каретта 204\*
- Карповидные 94
- Карповые 83
- Карпозубые 95
- Карпообразные 94
- Катран 56
- Кашалот 329
- Квакша 179\*
  - американская 179
  - кузнец 165\*
  - сумчатая 165\*, 177\*
  - филломедуза 165\*, 177\*
  - южноамериканская 177\*
- Кенгуру гигантский 314
  - рыжий 313\*
- Кератогиалин 378
- Кета 93
- Кефалеобразные 99
- Кефаль 84, 87\*, 99
- Киви 244, 245\*
- Килевые 264
- Киль грудной 229\*
- Килька 93
- Кистеперые 101, 109, 439
  - ископаемые 101\*, 107, 439
- Кисть 30
- Китовый ус 329
- Китообразные 327
- Киты беззубые 329, 344\*
  - гренландские 329
  - зубатые 329
  - синие 329
- Кишечник бесчелюстных 398
  - бесчерепных 397
  - млекопитающих 289\*, 290, 398
  - наземных позвоночных 398
- Кишечник птиц 398
  - челюстноротых 398
- Кишка двенадцатиперстная 34
  - задняя 34
  - передняя 34
  - прямая 34
  - — млекопитающих 289\*, 290
  - слепая 290
  - — млекопитающих 289\*, 290
  - — ящерицы 191
  - средняя 34
  - тонкая 34
  - — млекопитающих 289\*, 290
  - толстая 34
  - — млекопитающих 289\*, 290
- Кладоселахин 438
- Клапан спиральный кишечника 90, 397
  - — — акулы 62
  - — — миноги 46\*
  - — сердца 152
- Клейтрум 69
- Клест 249\*, 255
  - белокрылый 266
  - еловик 266
  - сосновик 266
- Клетка грудная 29
- Клетки фолликулярные 294
- Клоака 191
  - акулы 56
- Клоачные 304, 312
- Клюв 379
- Клювоголовые 195
- Клюворылы 344
- Ключица млекопитающих 284\*, 285, 304
  - позвоночных 30\*
- Клыки 308
- Книжка желудка 309
- Кобра 199
- Кобчик 265
- Когти 378
- Коала 316
- Кожа 376
  - амфибий
  - круглоротых 376
  - ланцетника 376
  - млекопитающих 298, 299\*, 377
  - позвоночных 28
  - птиц 377
  - рептилий 377
  - рыб 66, 78, 377
  - собственно 28, 377
  - хордовых 377\*
- Козодои 249\*
  - обыкновенные 249\*, 254
- Козел
  - безоаровый 331, 360
  - винторогий 331, 360
  - галицийский 360
  - дикий 331, 360
  - каменный 331, 360
- Козы 360
- Коленная чашечка 283\*
- Колибри 254
  - эльф 249\*, 254
- Колюшка трехглая 99
- Колюшкообразная 98
- Колпница 252
- Кольца хрящевые 192
- Комплекс арктический 135\*
  - натальный 135\*, 136
  - тропический 135\*, 136
  - южнобореальный 135\*, 136

- Конвергенция 432  
 Кондоры 245\*, 253  
 Конечности задние  
 — голубя 232\*  
 — лягушки 148  
 — млекопитающих 298\*  
 — непарные 29  
 — парные 29  
 — голубя 231  
 — лягушки 148  
 — пятипалые 383, 384\*  
 Коньки 255  
 Контя 199  
 Копула 58  
 Копулятивный орган акулы 56  
 Копыта 379  
 Копытка 248  
 Копытные 349  
 — южноамериканские 338  
 Кора мозга 286  
 Коракоид лягушки 147  
 — млекопитающих 304  
 — окуня 69  
 — позвоночных 30\*  
 Корнум 376  
 — ланцетника 17  
 — позвоночных 28  
 — рыб 79  
 Кормилка 15  
 Корни артерии ланцетника 20  
 Коровы алатауские 358  
 — астраханские 358  
 — индийские 358  
 — костромские 358  
 — лебединские 358  
 — симментальские 358  
 — тагильские 358  
 — холмогорские 358  
 — швицкие 358  
 — шортгорнские 358  
 — ярославские 358  
 Королек желтоголовый 264  
 Коростель 250  
 Короткоголов 165\*, 166, 167  
 Корреляции 425  
 — индивидуальные 425  
 — физиологические 425  
 — филогенетические 425  
 Коршуны 245\*, 253  
 Косатки 95, 371  
 Космин 80\*  
 Кости барабанные 284\*, 285, 303  
 — бедренные 30\*  
 — безымянные  
 — — ящерицы 189  
 — берцовые большие 30\*  
 — — малые 30\*  
 — верхнеушные ящерицы 186  
 — верхнечелюстные голубя 230\*, 231  
 — — лягушки 145\*, 146  
 — — млекопитающих 285  
 — — ящерицы 187  
 — височные 303  
 — глазоклиновидные голубя 230\*  
 — — земноводных 161  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — рыб 68  
 — заглазничные 187  
 — заднеушные голубя 230  
 — замещающие 28  
 Кости затылочные боковые голубя 230  
 — — — лягушки 145\*  
 — — — рыб 68  
 — — — ящерицы 186  
 — — — рыб 68  
 — зубные голубя 230\*, 231  
 — — костистых рыб 68  
 — — лягушки 146  
 — — ящерицы 187  
 — каменные 285, 303  
 — квадратноскуловые голубя 231  
 — — лягушки 145\*, 146  
 — — квадратные голубя 231  
 — — костистых рыб 68  
 — — ящерицы 187  
 — клинообонятельные амфибии 145  
 — кожные 28, 67  
 — крыловидные голубя 230\*, 231  
 — — костистых рыб 68  
 — — лягушки 145\*, 146  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — окуня 67  
 — — ящерицы 187  
 — крылоклиновидные 284\*, 285  
 — — рыб 68  
 — лобковые 30, 189  
 — лобно-теменные 145  
 — лобные голубя 230  
 — — костистых рыб 68  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — ящерицы 187  
 — локтевые 284\*  
 — лучевые 284\*  
 — межчелюстные голубя 231, 230\*  
 — — костистых рыб 68  
 — — лягушки 145\*, 146  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — ящерицы 187  
 — надвисочные 187  
 — надглазничные 187  
 — накладные 67  
 — небные голубя 23, 231  
 — — костистых рыб 68  
 — — лягушки 145\*, 146  
 — — ящерицы 187  
 — носовые голубя 230\*, 231\*  
 — — костистых 68  
 — — лягушки 145  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — ящерицы 187  
 — переднеушные лягушки 145\*  
 — — ящерицы 186  
 — плечевые 144\*  
 — подбородочно-челюстная 146  
 — подвздошные 147, 189, 286, 384  
 — — амфибий 144\*  
 — — позвоночных 30\*  
 — — рептилий 189  
 — покровные  
 — — позвоночных 28  
 — — рыб 68  
 — предлобные голубя 230  
 — — ящерицы 187  
 — преформированные хрящом 67  
 — седалищные 147, 189, 286, 384  
 — — амфибий 144\*  
 — — позвоночных 30\*  
 — — ящерицы 189  
 — скуловые голубя 231  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — ящерицы 187  
 — слезные голубя 231

- Кости слезные костистых 68  
 — — ящерицы 187  
 — столбчатые 187  
 — сумчатые 312  
 — теменные  
 — — костистых рыб 68  
 — — млекопитающих 284\*, 285  
 — — ящерицы 187  
 — угловые 187  
 — хрящевые 28, 67  
 — чешуйчатые голубя 331  
 — — лягушки 145\*  
 — чешуйчатые млекопитающих 284\*, 285\*  
 — — ящерицы 187  
 Костистые рыбы 65, 91, 107, 109, 439  
 Костнохрящевые 55  
 Костнощечки 98  
 Костнощитковые 52, 53, 438  
 Костные ганоиды 439  
 — рыбы 439  
 Косточка слезная 68  
 — пластинчатая 187  
 — сплениальная 90  
 Косточки мускульные 67  
 — — млекопитающих 288  
 Кость барабанная 285, 303  
 — — ящерицы 187  
 — верхнезатылочная голубя 230  
 — — рыб 68  
 — — ящерицы 186  
 — воронья 147  
 — затылочная 284\*, 304  
 — клинообонятельная 161  
 — копчиковая 229\*, 230  
 — межтеменная 284\*, 285  
 — надугловая голубя 231  
 — — ящерицы 187  
 — обонятельная средняя 230  
 — основная затылочная голубя 230  
 — — — ящерицы 186  
 — — клиновидная голубя 230  
 — — — млекопитающих 284\*  
 — — — — рыб 68  
 — — — — ящерицы 186  
 — переднеклиновидная голубя 230\*  
 — — млекопитающих 284\*  
 — пластинчатая голубя 231  
 — — ящерицы 187  
 — пястно-запястная 231  
 — пяточная 283\*, 286  
 — решетчатая 284\*, 285  
 — слезная 285  
 — сочленовная голубя 231  
 — — костистых рыб 68  
 — — млекопитающих 304  
 — — ящерицы 187  
 — таранная 283\*, 286  
 — угловая голубя 68  
 — — костистых 68  
 — — ящерицы 186, 187  
 Косули 330, 348  
 Котилозавры 205, 441  
 Кошки 313\*, 325  
 — буланные 325  
 — дикие 356  
 — домашние 325, 356  
 — пятнистые 356  
 Красавка 250  
 Краснокрыл 252  
 Красноперка 94  
 Крачки 250  
 — речные 250  
 Креодонты 338  
 Крестен 229  
 Крестовка 166  
 Кречетки 277  
 Кривизна желудка большая 290  
 — — малая 290  
 Кровообращение ящерицы 193\*  
 Кровь 35  
 — ланцетника 18  
 — смешанная 242  
 Крокодилы 199, 204\*, 209, 210  
 — нильские 201  
 Кролики ангорские 366  
 — великаны 366  
 — дикие 366  
 — домашние 366  
 — фландры 366  
 Кроншнеп 249\*  
 — большой 250  
 Крот обыкновенный 316  
 — сумчатый 313\*, 315  
 Крохали 245\*  
 Круг кровообращения большой 291  
 — — головной 74  
 — — малый 292  
 — — рыб 74  
 Круглоголовка ушастая 197, 204\*, 219  
 Круглоротые 9, 42, 437, 438  
 Крыланы 318  
 Крылышко 227  
 Крысы 313\*  
 — бобровые 323  
 — белые 366  
 — кенгуровые 346\*  
 — обыкновенные 372  
 — пластинчатозубые 354  
 — пасюки 323, 373  
 — черные 373  
 Крышка жаберная  
 — — окуня 69  
 — — рыб 69  
 Крючочки пера 226\*  
 Кряква 245\*, 351  
 Кузовки 77, 87\*  
 Кукушки 253  
 — обыкновенные 249\*, 253  
 Кулан 332  
 Кулики 250  
 — песочники 261  
 — плавунчики 261  
 — сороки 261  
 Кумжа 93  
 Куница каменная 325  
 — лесная 325  
 Куньи 325  
 Куропатка 247  
 — белая 245\*, 247  
 — серая 245\*, 247  
 — тундряная 248  
 Курины 246  
 Куры банкивские 245\*, 247  
 — виандоты 275  
 — бойцовые 275  
 — домашние 275  
 — кустарниковые 275  
 — лангшаны 275  
 — леггорны 275  
 — московские 275  
 — нью-гемпшир 275  
 — русские белые 275  
 — семиградские 275

- Куры сорные 248  
 — юрловские 275  
 — ушанки 275  
 Кускусы 342  
 Кутора 317  
 Кутис 57\*
- Лабиринт перепончатый** 32\*, 71  
 — — окуня 71  
**Лабиринтодонты** 169\*, 170  
**Лазание птиц** 259  
**Лазательная нога** 260  
**Лайка** 365  
**Ламантин** 328\*, 333  
**Лама** 330, 361  
**Ласка** 325  
**Ластоногие** 326  
**Ласточки** 255  
 — береговые 255  
 — городские 255, 269  
 — касатки 249\*, 255, 269, 277  
 — рыжепоясничные 269  
**Латимерия** 87\*, 101\*  
**Лебеди-шипунуны** 245\*  
**Лев** 325  
**Легкие** 34, 399  
 — двоякодышащих 84  
 — кролика 291\*  
 — млекопитающих 291\*  
 — рыб 84  
**Лейкоциты** 79  
**Лемминги** 323, 349  
 — копытные 355  
**Лемуры** 328\*  
 — катта 328\*, 333  
**Лемуры** 333  
**Ленивцы** 313\*, 319  
**Леопарды** 351  
**Лепидозавры** 208  
**Лепидосирен** 84\*, 104  
**Лепоспондили** 440  
**Лепоспондильные** 440  
**Лестница существ** 406  
**Летающие** 246  
**Летучие мыши** 318  
 — — длинноязычные 318  
 — — насекомоядные 318  
 — — настоящие 318  
 — — плодоядные 318  
**Летяга** 322  
**Лещ** 78\*, 87\*, 94\*  
**Лимфа** 35  
**Лимфатическая система** 36  
**Лимфатические мешки** 143, 144\*  
 — железы 36  
 — сердца 36  
 — синусы 36  
 — сосуды 36  
**Линька** 301  
**Лиопельма** 167  
**Липохромы** 228  
**Лирохвост** 249\*, 255  
**Лисица** 313\*, 326  
**Листки брюшины** 36  
**Листок брюшины париетальный** 36  
**Литоринх** 217  
**Личинки асцидий** 12  
 — земноводных 158, 174  
 — ланцетника 22\*  
 — морского черта 116  
 — рыб 127
- Личинки угря** 128  
**Личиночнохордовые** 9  
**Лобан** 99  
**Логовики** 351  
**Ложножабра** 73  
**Ложнопевчие** 255  
**Лопатка лягушки** 144\*  
 — млекопитающих 284\*, 285  
 — окуня 69  
 — позвоночных 30  
**Лопатонос** 90  
**Лори стройный** 334  
 — толстый 334  
**Лососевидные** 93  
**Лососевые** 93  
**Лосось атлантический** 93  
 — благородный 93  
 — обыкновенный 93  
**Лось** 330  
**Лошадь** 332, 340\*, 362  
 — английская 363  
 — арабская 363  
 — арденнская 363  
 — ахалтекинская 363  
 — брабансонская 363  
 — владимирская 363  
 — восточноевропейская 364  
 — домашняя 363, 364  
 — донская 363  
 — кабардинская 363  
 — казахская 364  
 — киргизская 364  
 — лесная 363  
 — монгольская 364  
 — Пржевальского 328\*, 332  
 — сибирская 364  
 — терская 364  
 — якутская 364  
**Лошак** 364  
**Лоханка почечная** 293\*  
**Луковицы аорты** 401  
 — — окуня 73  
 — — рыб костистых 74\*  
 — волосяные 300\*  
**Луна-рыба** 78\*  
**Лунь** 245\*, 253  
**Лучеперые** 89, 439  
 — древние 89, 439  
 — новые 89  
**Лучеплавниковые** 439  
**Люди** 335  
**Лягушка** 143, 166, 167  
 — бурая 165\*, 172, 173  
 — древесная 167  
 — зеленая 165\*, 172  
 — летающая 165\*  
 — настоящая 167  
 — озерная 171, 172  
 — остромордая 165\*, 172, 171  
 — прудовая 143  
 — травяная 143, 171, 172  
 — чилийская 177\*  
 — шпорцевая 165\*, 166  
 — яванская 177\*  
**Лягушкозуб семиреченский** 161  
**Лысуха** 263
- Мабуя золотистая** 216  
**Макаки** 335  
**Макрель** 97

Макропетахтиды 438  
Макропод 84, 97  
Мамонт 333  
Мангусты 324  
Мандрилы 328\*, 335  
Марабу 265  
Марал сибирский 328\*, 353  
Маргышки 328\*, 334  
Маргышкообразные 334  
Мастодонт 341  
Матка двойная 310\*  
— двураздельная 310\*  
— двурогая 310\*  
— млекопитающих 294, 295\*  
— мужская 294, 295\*  
— простая 310, 311\*  
— птиц 239  
Матки акулы 63  
Мегатерий 320  
Медведи 325  
— белые 325  
— бурые 313\*, 325  
— гималайские 325  
— сумчатые 316  
— черные 325  
Медоуказчики 272  
Медянка 198, 204\*  
Межкрышка 69  
Мезентерий 36  
Мезогиппус 340\*, 414\*  
Мезодерма 39  
Мезозавры 207\*  
Мезонефрос 37, 159, 403  
Меланины 228  
Меригерий 341  
Мегаморфоз регрессивный 159, 13  
Меганефрос 37,\* 183, 403  
Метод исторический 415  
— тройного параллелизма 414  
Мех кролика 283  
Меченосец 126  
Мешки воздушные 235, 237\*  
— голосовые 156  
— защечные 308  
— обонятельные позвоночных 34  
— слезные 302  
Мешкожаберные 42  
Мешок волосяной 300\*  
— желточный 65, 241\*  
Мешок сосудистый 60, 70  
Мешочек внутреннего уха 394, 395\*  
— круглый 32\*  
— мезодермальный 194  
— овальный 32\*  
Миграции 348  
— гренландского тюленя 349\*  
— млекопитающих 348  
— рыб 128  
— — активные 128  
— — вертикальные 131  
— — зимовочные 129  
— — кормовые 129  
— — нерестовые 129, 131  
— норвежской сельди 128, 130\*, 131  
— — — пассивные 128  
— периодические 348  
— угрей 129, 130  
Миксины 42, 49\*, 50\*  
Миноги 42, 44\*, 45\*, 46\*, 47\*, 49  
— каспийские 50  
— морские 46\*, 50  
— невские 47\*, 50

Миноги речные 42, 43\*, 50  
Миомеры ланцетника 18, 22  
— позвоночных 30  
Миосепты 18, 30  
Миотомы 22, 389  
— ланцетника 22  
— позвоночных 30  
Млекопитающие 9, 280, 341  
— водные 343  
— вредные 370  
— домашние 356  
— древесные 342  
— древнейшие 336  
— плотоядные 343  
— подземные 342  
— промысловые 367  
— растительноядные 344  
— хищные 347  
Многобугорчатые 336, 442  
Многопер 100, 110, 439  
Многоперы 100  
Многоперые 100\*, 110, 439  
Многорезцовые 315  
Мозг головной 390\*, 391\*  
— — амфибий 148, 392  
— — млекопитающих 286, 304, 392  
— — позвоночных 30, 31\*, 390\*  
— — пресмыкающихся 390\*, 392  
— — птиц 233\*, 390\*, 392  
— — рыб 96, 390\*, 392  
— передний 30, 391  
— — миноги 45\*, 46\*  
— — млекопитающих 286  
— — позвоночных 31\*  
— — рыб 69  
— продолговатый 30, 391  
— — позвоночных 31\*  
— промежуточный 30, 391  
— — окуня 69  
— — позвоночных 31\*  
— спинной 31  
— — голубя 234  
— — миноги 45\*, 46\*  
— средний 30, 391  
— — миноги 45\*, 46\*  
— — позвоночных 31\*  
— — рыб 69  
Мозговой свод  
— — вторичный 305\*  
— — млекопитающих 286, 305  
— — первичный 305\*  
Мозжечок 30, 390\*, 391  
— млекопитающих 287\*, 305  
— позвоночных 31\*  
— рыб 69  
Мозазавр 209  
Мозологие 330  
Молоко 303  
Молоточек 304, 306\*  
Моногамы млекопитающих 353  
Морда 282  
Моржи 327  
Морская корова 333  
Морская щука 99  
— — американская 99  
Морские щуки 99  
Морские свинки 322, 366  
— собачки 97  
Морской ангел 87\*  
— конек 77, 78\*  
— котик 327  
— мичман 82

- Морской слон 327  
 — черт 77, 87\*, 99  
 Мочевой пузырь 155, 292\*, 294\*  
 Мочеточники 36, 37\*  
 — акулы 63  
 — лягушки 155\*  
 — млекопитающих 292, 294\*  
 — рыб 74  
 — ящерицы 193  
 Мошонка 282  
 Мул 364  
 Мультифункциональность 423  
 Муравьеды большие 319\*, 313  
 — цепкохвостые 342  
 Мурашеды сумчатые 343  
 Мурена 95  
 Мускулатура боковая 390  
 — вентральная 390  
 — висцеральная 30, 389  
 — дорзальная 390  
 — головы 390  
 — жаберная 391  
 — кишечника 30  
 — конечностей 390  
 — мимическая 286  
 — наружная 389\*  
 — плавников 390  
 — подкожная 391  
 — — млекопитающих 286  
 — — ящерицы 189  
 — подъязычная 391  
 — позвоночных 389\*  
 — соматическая 30, 328  
 — спинная 390  
 — туловищная 390  
 — хвостовая 390  
 — шейная 390  
 Муфлон азиатский 358  
 — европейский 359  
 Мухоловка-пеструшка 249\*, 255  
 Мухоловковые 255  
 Мышеобразные 323  
 Мыши белые 366  
 — бульdogовые 318  
 — домовые 323  
 — курганчиковые 350  
 — лесные 323  
 — малютки 352  
 — полевые 323  
 Мышинные 323  
 Мышцы глоточные 30  
 — грудные 232  
 — жаберные 30  
 — жевательные 391  
 — лицевые 391  
 — межреберные 189  
 — певчие 235  
 — подключичные 232  
 — челюстные 30  
 Мюллеров канал 37\*
- Навага** 96  
 Надгортанник 290, 310  
 Надгрудник млекопитающих 304  
 — пресмыкающихся 189  
 Надклювье 225  
 Надкожница 28  
 Надпочечники лягушки 155\*  
 Наковальня 304, 306\*  
 Налим 84, 96  
 Нанду 244
- Наружножаберные 437  
 Наседные пятна 270, 271\*  
 Насекомоядные 316, 338\*  
 Насиживание 270  
 Небо вторичное крокодила 200\*  
 — позвоночных 34  
 — вторичное млекопитающих 285  
 — — черепах 220\*  
 — мягкое кролика 288  
 — твердое 220\*  
 — — кролика 288  
 Невропор 391  
 — асцидии 12  
 — ланцетника 18  
 Невроцель 7, 12, 391  
 Нежвачные 329  
 Нельма 93  
 Неопаллиум 183  
 — млекопитающих 286  
 Неотения хвостатых 175  
 Непарнокопытные 331, 338  
 Непарнопалы 338  
 Неполнозубые 319  
 Нервное сплетение  
 — — плечевое 61  
 — — — акулы 61  
 — — пояснично-крестцовое 61  
 Нервы блоковые 306, 393  
 — блуждающие 306, 393  
 — вегетативные 393  
 — глазодвигательные 306, 393  
 — головные 306  
 — — акулы 61\*  
 — — ланцетника 18  
 — — млекопитающих 288, 306  
 — добавочные 61, 190  
 — — млекопитающих 288, 306  
 — зрительные 393  
 — — акулы 61  
 — — млекопитающих 287\*, 306  
 — лицевые 306, 393  
 — обонятельные 393  
 — — акулы 61  
 — — млекопитающих 306  
 — отводящие 306, 393  
 — периферические 393  
 — подъязычные 61, 306, 393  
 — слуховые 306, 393  
 — — акулы 61  
 — — ланцетника 18  
 — — лягушки 149  
 — тройничные 61, 306, 393  
 — языкоглоточные 61, 306, 393  
 Нерка 93  
 Нестор 254  
 Нефридии 403  
 — ланцетника 21  
 Нефростом 21  
 Низшие звери 314  
 — хордовые  
 Нильгау 367  
 Нити эластиновые 59  
 Ногперые 99  
 Ногти 379  
 Ножки мозжечка млекопитающих 288  
 Ноздри внутренне 34  
 — лягушки 143  
 — наружные 34  
 — — лягушки 151\*  
 Ноздря непарная 43  
 Норка 325  
 Норники 351

- Носороги 332  
 — белые 332  
 — волосатые 332  
 — индийские 328\*, 332  
 Нутрия 323  
 Нырки 261  
 Ныряние птиц 260
- Обезьяны 334  
 — паукообразные 334  
 — собакоголовые 334  
 — узконосые 334  
 — человекообразные 335  
 — широконосые 334  
 Оболочка глаза пигментная 32\*, 70\*  
 — — сосудистая 33, 70\*  
 — — серебристая 70\*  
 — сетчатая 33  
 — яйца вторичная 38  
 — — желточная 38  
 — — первичная 38  
 — — третичная 38  
 Оболочки 9, 16, 436  
 Овсянка 255  
 Овсянковые 255  
 Овуляция 294  
 Овцы алтайские 359  
 — асканийские 359  
 — длиннохвостые 359  
 — домашние 359  
 — жирнохвостые 359  
 — кавказские 359  
 — казахские 359  
 — каракульские 359  
 — короткохвостые 359  
 — курдючные 359  
 — меринсы 359  
 — романовские 359  
 — ставропольские 359  
 — торфяные 359  
 — цыгайские 359  
 Овчарки 365  
 — европейские 365  
 — кавказские 365  
 — туркменские 365  
 — украинские 365  
 Одноголосые 255  
 Однолегочные 103  
 Однопроходные 442  
 Окапи 331  
 Окно овальное 150  
 — круглое 190  
 Окраска земноводных 179  
 — млекопитающих 302  
 — приспособительная земноводных 178  
 — расчленяющая земноводных 178  
 Окуневидные 96  
 Окунеобразные 96  
 Окунь 65, 72\*, 76\*, 96  
 — морской 96, 98  
 Олени 330  
 — благородные 330  
 — настоящие 331  
 — пятнистые 331  
 — северные 328\*, 330, 361  
 Олуша 261\*  
 Оляпка 249\*, 255  
 Ондатра 323\*, 352\*  
 Онтогенез 427  
 Опахало пера 226\*, 227\*  
 Опоссум 315
- Орангутан 328\*, 335  
 Орбиты 58  
 Орган инфундибулярный 18  
 — копулятивный акулы 61  
 — — змеи 204\*  
 — кортнев 306\*, 394  
 — мерцательный 19  
 — париетальный 31, 45, 392, 396  
 — парный самцов химер 85  
 — пинеальный 31, 45, 395  
 — теменной миноги 45\*  
 — — ящерицы 189  
 — яacobсонов 396  
 — — ящерицы 191  
 Органы боковой линии 394  
 — — — акулы 59  
 — — — миноги 45  
 — — — окуня 73  
 — — — позвоночных 32  
 — — — рыб 81  
 — вкуса 71\*  
 — — рыб 82  
 — внутренние лягушки 150\*  
 — — асцидии 10  
 — — голубя 238  
 — — земноводных 155\*  
 — — ланцетника 20  
 — — миноги 46  
 — — млекопитающих 292, 310  
 — — окуня 74  
 — — ящерицы 193  
 Органы дыхания 398  
 — — асцидий 10  
 — — акулы 62\*  
 — — кролика 289\*, 290  
 — — ланцетника 18  
 — — лягушки 151\*  
 — — млекопитающих 309  
 — — окуня 73  
 — — позвоночных 34  
 — — птиц 235  
 — — рыб 82  
 — — ящерицы 191  
 — зрения 33, 395  
 — — акулы 60  
 — — млекопитающих 307\*  
 — — окуня 307\*  
 — — птиц 234  
 — — рыб 82  
 — — ящерицы 190  
 — кожные 78  
 — копулятивные ящерицы 193  
 — кровообращения 310\*  
 — — асцидии 10  
 — — мочеполовые 239\*  
 — — акулы 59  
 — — голубя 234  
 — — лягушки 151\*  
 — — миноги 45  
 — — млекопитающих 307\*  
 — — наземных позвоночных 34  
 — — окуня 71  
 — — рыб 82  
 — — ящерицы 190  
 — париетальные 396  
 — пинеальные 395  
 — пищеварения акулы 61  
 — — асцидий 10  
 — — земноводных  
 — — ланцетника 18  
 — — миноги 45, 46\*  
 — — млекопитающих 288, 289\*, 308\*

- Органы пищеварения окуня 72\***  
 — — позвоночных 34  
 — — птиц 234  
 — — рыб 83  
 — половые миноги 47, 48\*  
 — — млекопитающих 293, 294\*, 295\*, 310\*  
 — — лягушки 155\*  
 — — позвоночных 36  
 — — птиц 239  
 — — рыб 85  
 — провизорные 427  
 — прогрессивные 413  
 — равновесия 394  
 — — ланцетника 18  
 — размножения асцидии 10  
 — — ланцетника 21  
 — — лягушки 155\*  
 — — окуня 75, 76\*  
 — — ящерицы 193, 194\*  
 — регрессивные 413  
 — рудиментарные 413, 422  
 — свечения 78  
 — слуха 394  
 — — акулы 60  
 — — голубя 234  
 — — земноводных 149\*, 149  
 — — миноги 45  
 — — млекопитающих 306\*  
 — — позвоночных 32  
 — — рыб 82  
 — — ящерицы 190  
 — ценогенетические 427  
 — чувств 180, 394  
 — — акулы 59  
 — — кожные 32 394  
 — — ланцетника 18  
 — — лягушки 149  
 — — млекопитающих 288, 306\*  
 — — позвоночных 32  
 — — птиц 234  
 — — рыб 81  
 — — ящерицы 190  
 — электрические 81  
**Орланы 260**  
 — белохвостые 266  
 — грифовые 266  
**Орел 245\*, 253**  
 — степной 245\*  
**Орнитозух 207\***  
**Орогиппус 414\***  
**Осетровые 89, 439**  
**Осетр 87\*, 89**  
 — амурский 90  
 — русский 90  
 — сибирский 90  
**Ослы 332**  
 — дикие 364  
 — домашние 364  
 — нубийские 364  
 — сомалийские 364  
**Осоед 265, 266**  
**Отверстие анальное 17**  
 — атриальное 17  
 — заднепроходное 34, 282  
 — — кролика 282  
 — затылочное акулы 57  
 — — ящерицы 186  
 — лобково-седалищное 189  
 — мочевое окуня 65, 72\*  
 — мочеполовое кролика 282  
 — половое окуня 65  
 — предротовое 17  
**Отверстие предсердно-желудочковое 152**  
**Отверстия жаберные 46**  
 — запираательные млекопитающих 286  
**Отдел головы лицевой 282**  
 — — черепной 282  
 — дыхательный 191  
 — желудка кардиальный 309\*  
 — — пилорический 309\*  
 — обоняательный 191  
 — позвоночника грудной 182  
 — — — млекопитающих 283  
 — — — птиц 229  
 — — крестцовый  
 — — — лягушки 144  
 — — — млекопитающих 284  
 — — — птиц 229  
 — — — ящериц 185  
 — — — поясничный 182  
 — — — млекопитающих 284  
 — — — туловищный лягушки 144  
 — — — амфибий 144  
 — — — млекопитающих 284  
 — — — птиц 230  
 — — — ящериц 186  
 — — — шейный лягушки 144  
 — — — млекопитающих 283  
 — — — птиц 228  
 — — — ящерицы  
**Отдел черепа висцеральный 285**  
**Отики 68**  
**Отолиты 70\***  
**Отростки позвонков боковые 57**  
 — — крючковидные 195\*  
 — — остистые 185  
 — — верхние 67  
 — — нижние 67  
 — — передние сочленовные 185  
 — — задние сочленовные 185  
 — — скуловые 284\*, 285  
**Отросток акромиальный 283\*, 285**  
 — головной 240  
 — зубовидный 182  
 — коракондный 283\*, 285  
 — мечевидный 283\*, 284  
 — серповидный 70\*  
 — червеобразный 290, 309  
**Очин пера 226\***  
**Павиан 335**  
**Павлин 245\*, 247**  
**Пазуха венозная 62**  
**Палеоспондилы 438**  
**Палеоспондилус 105**  
**Палингенезы 427**  
**Палочки сетчатки 33**  
**Палтус 98**  
**Пальцестопоходящие 298**  
**Пальцеходящие 298**  
**Панцирноголовые 169**  
**Панцирные 438**  
 — — рыбы 438  
 — — хрящевые 438  
 — — щуки 78\*, 90, 91, 108  
**Паразитизм 422**  
 — гнездовой 272  
**Параллелизм 426, 432**  
**Парасфеноид костистых 68**  
**Парахордалии 29**  
**Парейазавры 206, 207\***  
**Парение динамическое 259**  
 — статическое 259  
**Парнокопытные 329, 338**

- Парнопалые 338  
 Парры 260  
 Парус ланцетника 19  
 — миноги 45  
 Парусник 97  
 Пастушки 250  
 Певчие настоящие 255  
 Пелагиаль 116  
 Паламедея 245\*, 252  
 Пеламида 97  
 Пеликан 245\*  
 — кудрявый 252  
 — розовый 252  
 Пеликозавр 212, 441  
 Пеночка 255  
 Первичная борозда 39  
 Первичные бесчерепные 436  
 Первичные черепные позвоночные 436  
 Первозвери 312, 442  
 Перегородки  
 — межжаберные акулы 58\*, 62  
 — — миноги 46\*  
 Перелетный инстинкт 262  
 Перелеты птиц 262  
 Перепел 245\*, 247  
 Перепонки барабанные 143  
 — голосовые внутренние 235  
 — — наружные 235  
 — крыловые 225  
 — мигательные лягушки 143  
 — плавательные  
 — — лягушки 143  
 Перилимфа 71  
 Пермоцинодон 336  
 Перо 225  
 — развитие 227  
 Перья 225  
 — голубя 226  
 — контурные 226\*, 227\*  
 — кроющие 227  
 — маховые 227\*  
 — нитевидные 227  
 — окраска 228  
 — пуховые 227  
 — рулевые 228  
 — эмбриональные 227\*  
 Пескоройка 48  
 Пеструшка желтая 350  
 — степная 350  
 Песцы 313\*, 326  
 Песчанка большая 372, 373  
 — краснохвостая 372  
 — полуденная 373  
 Петух морской 83  
 Петушок 94  
 — каменный 249\*, 255  
 Печень 397\*  
 — ланцетника 20  
 — млекопитающих 289\*, 290, 397\*  
 — окуня 72\*  
 — позвоночных 34  
 Пикаша 83, 96  
 Пинагор 98  
 Пингвин 246  
 — императорский 245\*, 246  
 Пиповые 166  
 Пипа 165\*, 166, 176  
 Пирамиды мозга 288  
 Пирозомы 14  
 Питание земноводных 173  
 — млекопитающих 343  
 — птиц 264  
 Питон 218  
 Пищевод миксины 50\*  
 — миноги 45  
 — млекопитающих 289\*, 290  
 — позвоночных 34  
 Пищуха 266, 324, 347\*  
 Плавание птиц 260  
 Плавающие 246  
 Плавник гетероцеркальный 56  
 — гомоцеркальный 66  
 — заднепроходный окуня 65  
 — протоцеркальный 43, 382  
 — унисериальный 59  
 — хвостовой 43, 382, 383  
 — — акулы 56  
 — — ланцетника 56  
 — — миноги 43  
 — — окуня 65  
 Плавники брюшные  
 — — акулы 56  
 — грудные  
 — — акулы 56  
 — — окуня 65  
 — непарные 382  
 — парные 382  
 — происхождение 382, 383  
 — спинные 43  
 — — акулы 56  
 — — ланцетника 17  
 — — миноги 43  
 — — окуня 65  
 Плавун южноамериканский 343  
 Плавунчики 250  
 Плазма крови 35  
 Планктофаги 121  
 Пластинка верхнечелюстная 43  
 — когтевая 299\*  
 — медуллярная 158  
 — нижнечелюстная 46\*  
 — нижняя 43  
 — основная черепа 43  
 — подошвенная когтя 299\*  
 — подъязычная 146  
 — югулярная 91  
 — язычковая 43, 46\*  
 Пластинки боковые 201, 390  
 — вставочные верхние 57  
 — замыкающие верхние 57  
 — — нижние 57  
 — краевые карапакса 202  
 Пластинчатоклювые 251  
 Пластрон 202  
 Плацента 181, 297, 311  
 — детская 297  
 — десмохориальная 311  
 — дискоидальная 297  
 — диффузная 311  
 — дольчатая 311  
 — зональная 311  
 — кольцевая 311  
 — материнская 297  
 — неотпадающая 312  
 — отпадающая 297, 312  
 — эндотелиохориальная 312  
 — эпителиохориальная 311  
 Плацентарные 316, 337, 443  
 Плезиозавры 207\*, 208\*, 441  
 Плейракантоды 438  
 Плечо 30  
 Плодовитость млекопитающих 353  
 Плотнорогие 330  
 Плюсна 30\*

- Поганка 251  
 — большая 245\*, 251  
 Погонофоры 24  
 Погоньш 250  
 Подвесок 29, 58, 69, 385  
 Подкаменщик-керчак 83  
 — обыкновенный 98  
 — четырехрогий 98  
 Подклювье 225  
 Подковоносые 319  
 Подкопытные 338  
 Подкрышка 69  
 Подорожник 255  
 Подошва роговая копыта 299\*  
 Подушечка пальца 299\*  
 Подшерсток кролика 283  
 Позвонки 28  
 — амфицельные 56, 67, 195, 382  
 — гетероцельные 382  
 — двояковогнутые 56  
 — лягушки 144\*  
 — млекопитающих 283  
 — опистоцельные 382  
 — платицельные 283, 382  
 — процельные 144, 185, 382  
 — хвостовые голубя 229  
 Позвоночник 28, 56  
 — акулы 57\*  
 — амфибий 144  
 — лягушки 144  
 — млекопитающих 283, 303, 382  
 — наземных позвоночных 380  
 — позвоночных 381\*  
 — птиц 382  
 — рыб 56  
 — — хрящевых 380  
 Позвоночные 7, 8, 9, 26, 27\*, 40\*, 41, 142  
 Пойкилотермия 183  
 Пойнтер 366  
 Покров кожный млекопитающих 283, 298  
 — — окуня 77  
 — — рыб 77  
 Покрытозубые 441  
 Полевки 347  
 — водяные 343  
 — горные 343  
 — общественные 347  
 — обыкновенные 323  
 — серые 345\*  
 — экономки 347  
 Полет машущий 258  
 — парящий 259  
 — птиц 258  
 Ползун 97  
 Полиптерус 84, 439  
 Полифиодонтия 398  
 Половозрелость млекопитающих 353  
 — птиц 272  
 — рыб 123  
 Половой диморфизм  
 — — птиц 267  
 — — рыб 122  
 Половой член крокодила 200  
 Полоз 198  
 — узорчатый 204\*  
 Полорогие 331  
 Полость амниотическая 180  
 — атриальная асцидии 11  
 — барабанная  
 — — лягушки 149  
 — скелета  
 — жаберная 11  
 — полость околосердечная 36  
 — перикардальная 401  
 — пищеварительная первичная 12  
 — предротовая 308  
 — ротовая 288  
 — — млекопитающих 308  
 — — окуня 82  
 — тела вторичная 8  
 Полужабра 62  
 Полуобезьяны 333  
 Полухордовые 24, 25\*, 26, 436  
 Полушария мозга  
 — — млекопитающих 305  
 — — мозжечка 305  
 Поморник 250  
 Поползень скалистый 269  
 Попугай амазонский 254  
 — волнистый 276  
 — лори 266  
 — совиный 254  
 Полурыл 96  
 Пору бедренные 185  
 Почки 36  
 — акулы 64  
 — вкусовые 71\*  
 — головные 37, 76\*  
 — лягушки 155  
 — мезонефрические 155  
 — метанефрические 155  
 — млекопитающих 293\*  
 — окуня 75  
 — птиц 238  
 — тазовые 38  
 — туловищные 37, 76\*  
 — ящерицы 193  
 Пояс плечевой акулы 57\*, 59\*  
 — — голубя 231  
 — — млекопитающих 285, 304  
 — — рыб 81  
 Пояс тазовый акулы 57\*, 59\*  
 — — голубя 232  
 Пояса конечностей 30, 59  
 Предгрудина 147  
 Преддверие внутреннего уха 394, 395\*  
 Предки млекопитающих 336, 395\*  
 Предкрышка 69  
 Предплечье  
 — лягушки 144\*  
 — лошади 414  
 — позвоночных 30\*  
 Предплюсна 30\*  
 Предсердие 35, 401  
 — акулы 62  
 Пресмыкающиеся 183  
 — зверозубые 336  
 Привратник желудка 309  
 Придатки пилорические 83  
 — семенников 193, 404  
 — — акулы 64\*  
 — — млекопитающих 287\*, 293, 294\*  
 Пробка желточная 158  
 Прогресс биологический 420  
 Продолжительность беременности 354  
 — жизни млекопитающих 354  
 — — птиц 273  
 Проехидна 314  
 Происхождение амфибий 170  
 — бесчерепных 23  
 — ганондов костных 108  
 — — хрящевых 108  
 — земноводных 168  
 — лошади 414

- Происхождение млекопитающих 336  
 — пресмыкающихся 205  
 — птиц 256  
 — рыб 104  
 — акуловых 106  
 — — двоякодышащих 109\*  
 — — кистеперых 109  
 — — костных 107\*  
 — — лучеперых 108  
 — — многоперых 110  
 — — панцирных 105, 107\*  
 — — хрящевых 106, 107\*  
 — хордовых 435, 437\*  
 Прокораконд лягушки 144\*, 147  
 — позвоночных 30\*  
 — ящерицы 188  
 Пронефрос 37\*, 159, 403  
 Проприорецепторы 394  
 Протеи 161, 163, 165\*, 175  
 — европейские 161, 163  
 Протогиппус 340\*  
 Протоки боталловы 242  
 — кювьеровы 75\*, 400  
 — — ланцетника 20, 400  
 — сонные 402  
 — — ящерицы 402  
 — эндолимфатические 33  
 — — окуня 70  
 Протоптерус 104  
 Проторозавры 441  
 Проход наружный слуховой 33, 306\*  
 Прыгающие 169  
 Прыгунчики 343  
 Прыгуны илистые 117\*  
 Псевдозухии 209, 210\*, 441  
 Птерилии 225  
 Птеродактиль 207, 211\*, 212\*  
 Птеранодон 212  
 Птицетазовые 211  
 Птицы 223, 224  
 — бескилевые 257, 441  
 — веерохвостые 257, 441  
 — водоплавающие 263  
 — вредные 276  
 — выводковые 271  
 — дневные 261  
 — домашние 274  
 — зерноядные 266  
 — зубатые 257, 441  
 — кайнозойские 257  
 — килевые 257, 441  
 — — собственно 441  
 — кочующие 262  
 — мелового периода 257  
 — моногамные 269  
 — наземные 263  
 — насекомоядные 266  
 — носороги 254  
 — ночные 261  
 — оседлые 262  
 — перелетные 262  
 — плодоядные 266  
 — полезные 276  
 — полигамные 269  
 — промысловые 278  
 — птенцовые 127, 271  
 — райские 249\*  
 — рыбаодные 265  
 — сумеречные 261  
 — трупоядные 265  
 — хищные 265  
 — ящерохвостые 257, 441  
 Пузырь бластодермический 296\*  
 — желчный 191  
 — мочевой 36  
 — — окуня 85  
 — — ящерицы 193  
 — плавательный окуня 72\*, 84  
 Пузырьки граафовы 294, 295\*  
 — семенные млекопитающих 293\*, 294  
 Пуночка 255  
 Пустельга 250  
 Пух млекопитающих 283  
 Пять 30\*, 144\*  
 Рабдоплевра 24  
 Радиалии акулы 57  
 — окуня 69  
 Радиация адаптивная 409  
 Радужная 32\*, 33, 70\*  
 Размножение земноводных 173  
 — — бесхвостых 175  
 — млекопитающих 253  
 — птиц 266  
 Разноголосые 255  
 Разнощитковые 52, 438  
 Раковины обонятельные 285, 288  
 — ушные 282  
 — челюстные млекопитающих 285  
 — — ящерицы 190  
 Ракки 254  
 Рамфоринх 207\*, 212  
 Распространение млекопитающих 297, 341  
 — птиц 257  
 — рыб 276  
 — ящериц 195  
 Расы географические 412  
 Ребра акулы 57  
 — брюшные 195\*  
 — верхние 66\*  
 — истинные 283\*, 284  
 — ложные 283\*, 284  
 — нижние 80  
 — окуня 66\*  
 — ящерицы 185  
 Ревуны 334  
 Регресс биологический 420  
 Резонаторы 156  
 Резцы 282, 308  
 — грызунов 308, 345\*  
 Рекапитуляция 427  
 Реликты 412  
 Рефлексы условные 393  
 Ржанка 263  
 Рог полушарий мозга задний 287  
 — — — нижний 287  
 — — — передний 287  
 Рога 379  
 Роговица 32\*, 33, 70\*  
 Рогозуб австралийский 103  
 Родословное дерево 409\*, 410\*, 411\*,  
 433\*, 434\*<sup>1</sup>  
 Родословные схемы 405  
 Рожки задние 146  
 — передние 146  
 Ромб 98  
 Ротовая присоска 46\*  
 Рубец желудка 309\*  
 Рубчик 239

<sup>1</sup> См. также «филогенетическое дерево».

- Рукокрылые 318, 342  
 Руконожка 328\*, 334  
 Рукоятка грудины 283\*, 284  
 Рыба-брызгун 121  
 — кайманова 87\*  
 — лоцман 121  
 — луна 87\*, 100, 118  
 — меч 87\*, 94  
 — молот 87\*  
 — пила 87\*, 120  
 — прилипало 87\*, 98, 118  
 — удильщик 99, 122\*  
 — четырехглазка 83, 95  
 Рыбозмей 164  
 — цейлонский 164, 165, 177\*  
 Рыбология 441  
 Рыбы 54  
 — абиссальные 116  
 — бентофаги 121  
 — двоякодышащие 109\*  
 — детритофаги 121  
 — донные 77  
 — ильные 91  
 — индифферентные 124  
 — инсектофаги 121  
 — кистеперые 88, 100, 109\*  
 — конечноротые 88  
 — коралловые 96  
 — костистые 88, 91  
 — костные 88, 107  
 — лабиринтовые 84  
 — летучие 118  
 — литорально-придонные 115  
 — литофилы 124  
 — лучеперые 108  
 — мирные 121  
 — многоперые 110  
 — морские 114  
 — остракофилы 124  
 — панцирные 105\*  
 — пелагические 77, 114  
 — планктофаги 116  
 — пластиножаберные 105  
 — пластинокожные 105  
 — полупроходные 114  
 — пресноводные 114  
 — приустьевые 114  
 — проходные 114  
 — псаммофилы 124  
 — свободноподъязычные 105  
 — стенотермные 112  
 — фитофаги 121  
 — хищные 121  
 — хрящевые 85, 106, 107  
 — челюстножаберные 105  
 — эвритермные 112  
 — «ямовые» 112  
 Рыло 56  
 Рысь 313\*, 325  
 Рябки 248  
 Рябчик 245\*, 248  
 Ряд лошадей 339\*, 340  
 — раковин 418\*  
 — слонов 340\*, 341  
 Ряды палеонтологические 339, 418, 419\*  
 — прямые предков 418\*, 419  
 — приспособительные 419\*  
 — ступенчатые 419  
 Саджа 248, 249\*  
 Сазан 94  
 Сайга 331  
 Сайра 96  
 Салака 92  
 Саламандра альпийская 176  
 — безлегочная 161  
 — гигантская 161, 165\*  
 — кавказская 163  
 — обыкновенная 176  
 — огненная 165\*  
 — пещерная 163  
 — центральноамериканская 163  
 — южноевропейская 163  
 Сальник 290  
 Сальпы 14  
 Секретарь 253  
 Сарган 78\*, 96  
 Сарганообразные 96  
 Сардина 83, 93  
 Свины 329  
 — английские 362  
 — брейтовские 362  
 — домашние 362  
 — китайские 362  
 — ливенские 362  
 — сибирские 362  
 — украинские 362  
 Свиристель 249\*, 255  
 Связки голосовые истинные 291  
 — — ложные 291  
 Сгибатель пальцев глубокий 233  
 Севрюга 87\*, 90  
 Сеймуриобразные 441  
 Сеймурия 205, 207\*  
 Селезенка 36  
 — окуня 72\*  
 — ящерицы 191  
 Сельдевидные 92  
 Сельдевые 92  
 Сельдеобразные 92  
 Сельдь 83, 92  
 — атлантическая 92  
 — каспийский пузанок 92  
 — норвежская 92  
 — океаническая 92  
 — тихоокеанская 92  
 — черноспинка 87\*, 92  
 Сельдяной король 78\*  
 Семга 93  
 Семенники 37  
 — акулы 64\*  
 — лягушки 155\*  
 — млекопитающих 293, 294\*  
 — окуня 75  
 — ящерицы 193  
 Семенные пузырьки акулы 64\*  
 — — лягушки 155  
 Семяприемники акулы 64\*  
 Семяпроводы акулы 64\*  
 Сенбернар 364  
 Сеноставка 364  
 Сердце 7, 27, 401  
 — акулы 400  
 — амфибий 400  
 — асцидий 10  
 — круглоротых 400  
 — млекопитающих 400  
 — окуня 72\*  
 — пресмыкающихся 400  
 — птиц 400  
 — рыб 74\*

- Сердце хордовых 7  
 — ящерицы 192\*  
 Сердцевина пера 226\*  
 Серна 331  
 Сероза 180  
 Сетка 309\*  
 Сетгер 366  
 Сетчатка 70\*  
 Сиг 93  
 Сизоворонка 249\*, 254  
 Сильвиев водопровод млекопитающих 287\*  
 — позвоночных 31  
 Симметрия билатеральная 8  
 — двубоковая 8  
 — двусторонняя 8  
 Симметродонтные 442  
 Симплектикум 69  
 Синапсиды 206, 212, 441  
 Синицевые 255  
 Синица 249\*, 155  
 — большая 249\*, 255, 277  
 — ремез 255  
 Синус винозный 401  
 — мочеполовой миноги 48\*  
 Синусы  
 — околожаберные 46  
 Сип белоголовый 245\*  
 Сирен 165\*  
 Сиреновые 333  
 Система артериальная  
 — — акулы 62  
 — — ланцетника 20\*  
 — — окуня 74\*  
 — — позвоночных 35\*, 36  
 — — птиц 237  
 — венозная акулы 63\*  
 — — голубя 237  
 — — ланцетника 20\*  
 — — окуня 74, 75\*  
 — — позвоночных 35\*  
 — воротная печени  
 — — — ланцетника 20\*  
 — — — млекопитающих 292\*  
 — — почек акулы 63  
 — зубная дифидодонтная 309  
 — кровеносная 34  
 — — акулы 62\*, 63\*  
 — — баланоглосса 25\*  
 — — голубя 237\*, 238  
 — — зародыша птиц 242\*  
 — — ланцетника 20\*  
 — — миноги 46, 47\*  
 — — лягушки 152  
 — — млекопитающих 35\*  
 — — рыб 75  
 — — лимфатическая 34, 36  
 — — лягушки 154  
 — мочеполовая 402  
 — — акулы 63, 64\*  
 — — позвоночных 36, 37\*  
 — — рыб  
 — мышечная голубя 232  
 — — ланцетника 18  
 — — лягушки 148  
 — — миноги 44  
 — — млекопитающих 286  
 — — окуня 69  
 — — позвоночных 30  
 — нервная  
 — — акулы 60\*, 61\*  
 — — амфибий 148
- Система нервная баланоглосса 25\*  
 — — вегетативная 393, 394  
 — — голубя 232  
 — — ланцетника 18  
 — — миноги 44, 45  
 — — млекопитающих 286, 304  
 — — окуня 69  
 — — позвоночных 30  
 — — симпатическая 149, 393  
 — — центральная 7, 391  
 — — — хордовых 7  
 — — пищеварительная 19, 34  
 Систематика 412  
 — земноводных 142, 159, 171  
 — млекопитающих 281  
 — позвоночных 41  
 — пресмыкающихся 183  
 — птиц 224  
 — рыб 54  
 — хордовых 9  
 Сифон клоакальный 10  
 — ротовой 10  
 Скот 78\*, 85, 86, 87\*  
 — лучистый 86  
 — шиповатый 86, 87\*  
 — электрический 81, 86, 87\*  
 — хвосток 120  
 Скворец 255, 278  
 — американский 272  
 — обыкновенный 255  
 — розовый 249\*, 255  
 Скелет акулы 58  
 — амфибий 144\*, 145\*, 146\*  
 — гренландского кита 423  
 — висцеральный акулы 58  
 — — миноги 44\*  
 — — позвоночных 29  
 — — окуня 68  
 — — ящерицы 186\*  
 — внутренний 28  
 — гаттерии 195\*  
 — голубя 229\*  
 — конечностей 29, 59\*  
 — — млекопитающих 283\*, 286  
 — — непарных 30  
 — — — акулы 59\*  
 — — — окуня 69  
 — — — позвоночных 29, 30\*  
 — — парных 30  
 — — — акулы 59\*  
 — — — млекопитающих 283\*, 285, 304  
 — — — окуня 69  
 — — — позвоночных 30\*  
 — кролика 283  
 — ланцетника 17  
 — млекопитающих 303  
 — окуня 66\*  
 — осевой 7  
 — — миноги 43  
 — — акулы 56, 57\*  
 — — позвоночных 28  
 — — рыб 80  
 — — туловища 380  
 — — предротовой воронки 44  
 — — рыб 80  
 — — черепахи 201\*  
 Складки метаплевральные 17, 23  
 Складчатогубые 319  
 Скопа 252, 253  
 Склера 32\*, 33, 70\*  
 Скорлупа яиц 241\*  
 — — птиц 241\*

- Скот балийский 358  
 — крупный рогатый 357  
 — серый степной 357  
 — серый украинский 357  
 Скрытожаберники 161  
 Скумбриевые 96  
 Скумбрия 78\*, 96, 97  
 Скунс американский 355  
 Славка 249\*, 255  
 Славковые 255  
 Слепозмейка 198, 216, 204\*  
 Слепун 198  
 Слепушонка 342  
 Слепыши 323  
 Слоны 332  
 — африканские 328\*, 332  
 — индийские 332  
 Снегирь 255  
 Собаки 364  
 — домашние 364  
 — египетские 364  
 — охотничьи 365  
 — служебные 365  
 Соболь 313\*, 325  
 Совы 253  
 — белые 253  
 — березовые 249\*  
 — болотные 253  
 Сойка 255  
 Соколы 252, 253  
 Сокол-сапсан 245\*  
 Соленоциты 21\*  
 Соловей 249\*, 255  
 Сомиты 39, 389  
 Сомовидные 95  
 Сом амурский 95  
 — обыкновенный 95  
 — Солдатова 95  
 — электрический 81  
 Сонн 348  
 — полчки 372  
 Соответствие органов 415  
 Сорока 255  
 Сорокопут 249\*, 255  
 Соски 302  
 — истинные 303  
 — ложные 303  
 Сосочек волосистой 300\*  
 — мочеполовой 64\*  
 Сосочки прикрепления 13  
 Сосуды кровеносные  
 — — брюшные 400  
 — — двоякодышащих 103\*  
 — — жаберные 10  
 — — — асцидий 10  
 — — кишечные 10  
 — — спинные 400  
 Сочленение интеркарпальное 183  
 — интертарзальное пресмыкающихся 183, 189  
 Сошник костистых 68  
 — ящерицы 187  
 Сперматофоры 162, 174  
 Спячка зимняя земноводных 172  
 — — млекопитающих 348  
 — летняя млекопитающих 348  
 Сростночелюстные 99  
 Ставрида 96  
 Становление видов 415  
 Статоцист 12  
 Ствол пера 226\*  
 Стегозавр 207\*, 211  
 Стегоцефалы 168,\* 170, 440  
 — дугопозвонковые 440  
 — лепоспондилные 440  
 — рахитомные 440  
 — стереоспондилные 440  
 — тонкопозвонковые 440  
 — эмболомерные 440  
 Стержень пера 226\*  
 Стерлядь 90  
 Стигмы 10  
 Столон 14  
 — почкородный 12  
 Стопа 30  
 Стопоходящие 298  
 Страусовые 244  
 Страус австралийский 244  
 — американский 244  
 — африканский 244, 245\*  
 — южноамериканский 244  
 Стремя 33  
 — лягушки 149  
 — млекопитающих 304, 306\*  
 — птиц 231  
 — позвоночных 33  
 Стрепет 245\*, 250  
 Стриж 249\*  
 — колючехвостый 264  
 — обыкновенный 249\*, 254  
 Стриж-саланган 254  
 Струна спинная 7, 380  
 Субституция гетеротопная 424  
 — гомотопная 424  
 — органов 424  
 — физиологическая 424  
 — функций 424  
 Судак 96  
 Сумка волосистая 300\*  
 — выводковая 312  
 — околосердечная 36  
 — фабрициева 235  
 Сумчатые 314, 338, 442  
 Сурок 321  
 Суслик 313\*, 321  
 — желтый 321  
 — крапчатый 372  
 — краснощекий 372  
 — малый 372  
 — тонкопалый 322  
 Сухонос 251  
 Сфеноиды 68  
 Сцинк длинноногий 197, 204\*  
 Сцинковые 197  
 Сыч степной 264  
 Сычик воробьиный 261  
 Сычуг 309\*  
 Таз млекопитающих 283\*, 285, 304  
 Тазы 365  
 Таймень 93  
 Такса 365  
 Тапир индийский 328, 332  
 Тарань 94  
 Тарпан 332  
 Текодонтные 441  
 Тела надпочечные 38  
 — опистоцельные 91  
 — полосатые 70  
 — — млекопитающих 287  
 — пещеристые 293, 294\*, 295\*

- Телеутка 367  
 Тело желтое 294  
 — мозолистое 287\*  
 — стекловидное 33  
 Телодонты 52  
 Тельца кровяные красные млекопитающих 292  
 Теория типов 406  
 Терапиды 441  
 Тетерев-косач 245\*, 248  
 Тетеревины 248  
 Тибюотарзус 232  
 Тигры саблезубые 245\*  
 Тиркушки 277  
 Тихоходы 320  
 Ткачи 269  
 — общественные 269  
 Ткачики африканские 255  
 Ткачиковые 255  
 Токование 267, 268\*  
 Толай (см. заяц)  
 Толстолоб 84  
 Тонкопозвонковые 169, 170, 440  
 Топорик 251  
 Торнаррия 251  
 Трабекулы 29  
 Тракт пищеварительный 308  
 Трахея 192  
 Треска 96  
 Трескообразные 96  
 Трехбугорчатые 337  
 Трехперстка 269  
 Триконодонтные 442  
 Тритоны 172  
 — безлегочные 175  
 — гребенчатые 163, 165\*, 174  
 — когтистые 161, 172  
 — обыкновенные 162\*, 163, 174  
 — семиреченские 161, 172, 174  
 — слепые 175  
 — четырехпалые 161, 171, 174  
 Трицератопс 207\*  
 Трофобласт 296\*  
 Трубка нервная 158  
 — пищеварительная 34  
 Трубкозубы 328\*, 333  
 Трубкозубые 333  
 Трубконосые 251  
 Трубы евстахиевы лягушки 150  
 — фаллопиевы млекопитающих 294, 295\*  
 Тряпичник 118\*  
 Трясогузки белые 249\*  
 Трясогузковые 255  
 Ткачиковые 255  
 Тукан 255  
 Туника 9  
 Тунец 97  
 — голубой 97  
 — малый 97  
 — обыкновенный 97  
 Турухтан 250  
 Туры 331  
 — индо-туркестанские 357  
 — кавказские 331  
 — южнорусские 357  
 Тушканчики 323  
 — большие 346\*  
 Тюлени 327, 328\*  
 — безухие 327  
 — гренландские 327  
 — каспийские 327  
 — обыкновенные 327  
 Тюлени ушастые 327  
 Тюлька 93  
 Тэк 331  
 Убежища млекопитающих 350  
 — — случайные 350  
 Углозубы 161  
 Угорь 78\*  
 — обыкновенный 95  
 — речной 128  
 — электрический 81  
 Удавчик 198  
 — степной 198, 204\*  
 Удав 19  
 — обыкновенный 19, 204\*  
 Удод 254  
 — обыкновенный 254  
 Ужовые 198  
 Уж 198  
 — водяной 198  
 — гладкий 198  
 — обыкновенный 198, 204\*  
 Узелок гензеновский 240  
 — зародышевый 296\*  
 Улитка 33, 394, 395\*  
 — млекопитающих 306\*  
 — окуня 71  
 Умбра 94  
 Усы 282  
 Утка домашняя 275  
 — красная 269  
 — мускусная 275  
 — руанская 275  
 Утконос 312, 313\*  
 Утолщение гастрального 75  
 Ухо внутреннее 33, 394  
 — наружное 33, 394  
 — — млекопитающих 288, 306\*  
 — среднее 33, 149\*, 394  
 Фаланги пальцев 30\*  
 Фалангоходящие 298\*  
 Фиерасфер 121  
 Филин 249\*, 253  
 Филогения 412, 417, 427  
 Филогенетическое древо бесчелюстных 52\*  
 — — земноводных 170\*  
 — — круглоротых 52\*  
 — — млекопитающих 336  
 — — пресмыкающихся 209  
 — — рыб костных 107\*  
 — — панцирных 107\*  
 — — хрящевых 107\*  
 Филэмбриогенез 428  
 Фитопланктон 134  
 Фитофаги 121  
 Фламинго 252  
 Фонтанель 68  
 — передняя 57  
 Форель 93  
 Формы переходные 413  
 — реликтовые 412  
 Форозиды 15  
 Фринозома 197  
 — рогатая 204\*  
 Фулькра 89

Хамелеоны 199, 219  
— обыкновенные 198, 204\*  
Хамса 83  
Хвост 27  
Хвостатые 161, 175, 440  
Хиазма 149\*  
Химеровые 85, 88, 438  
Химеры 85, 88  
— европейские 87\*, 88  
Хирот 197, 204\*  
Хищники дневные 252  
— — нормальные 253  
Хищные 324  
Хоановые 439  
Хоаны 34, 396  
— двоякодышащих 396  
— млекопитающих 289  
Хоботноголовые 208  
Хоботные 332  
Хождение птиц 260  
Хондрокраниум 186  
Хорда 7  
Хордовые 7, 8, 9, 24, 375  
Хорек 313\*, 325  
Хроматофоры 79  
Хрусталик 32\*, 70\*  
Хрящ гиоидный 58\*  
— гиомандибулярный 58\*  
— задний верхний 44\*  
— — — миноги 43  
— кольцевой 44\*  
— меккелев 57\*, 58\*  
— — лягушки 144\*  
— надкоракоидный 147  
— надлопаточный 147  
— небноквадратный 57\*, 145\*  
— непарный 44\*  
— околосердечный 44\*  
— палочковидный миноги 44\*  
— перстневидный млекопитающих 290  
— подъязычный миноги 44\*  
— стилевидный 44\*  
— щитовидный 290  
Хрящевые гангоиды (см. Гангоиды хрящевые)  
— рыбы 438  
Хрящи губные акулы 58\*  
— — круглоротых 44\*  
— ростральные 58\*  
— черпаловидные лягушки 152  
— — млекопитающих 290

Цапли 252  
— серые 252  
— солнечные 247  
Цевка голубя 229\*  
Целокантины 101  
Целолепиды 438  
Целом 7  
— ланцетника 22  
Цельноголовые 88  
Цельночерепные 205  
Ценолестовые 315  
Цепкохвостые 334  
Цератод 102\*  
Цератозавр 207\*, 211  
Цесарка 275  
— домашняя 275  
— обыкновенная 247, 275  
Цефалодиск 24  
Цикличность сезонная земноводных 172  
— — млекопитающих 347, 348

Цикличность сезонная птиц 262  
— — рептилий 215  
— суточная земноводных 172  
— — млекопитающих 347, 348  
— — птиц 261  
— — рептилий 215  
Циногнат 336  
Циногнатус 207\*, 213  
Цокоры 342  
Цихлида 84, 96

Чайки 250  
— речные 250  
— серебристые 249\*, 250  
Человек 335  
Челюсти верхние млекопитающих 285  
— вторичные костистых 68  
— кусающие 54  
— нижние млекопитающих 285  
— рыб 429\*  
Челюстноротые 54  
Червяги 164  
— кольчатые 165\*  
— цейлонские 177\*  
Червячок мозжечка 287\*  
Череп 54, 385  
— акулы 58\*  
— амфибий 145\*, 386, 387\*  
— амфистилический 80, 385  
— анапсид 388  
— антропоида 387\*  
— аутостилический 80, 102, 385  
— висцеральный 146, 385  
— гиостилический 80, 385  
— головастика 146  
— голубя 230\*  
— диапсид 388  
— змен ядовитой 198\*  
— кожный 68  
— костный 385  
— крокодила 200\*  
— кролика 284\*  
— лягушки 145\*  
— млекопитающих 284, 303, 388  
— наземных позвоночных 386\*  
— окуня 67  
— осевой 385, 386\*  
— — акулы 57  
— парапсид 388  
— первичный окуня 67  
— позвоночных 26, 386  
— пресмыкающихся 387\*  
— примата 387\*  
— птиц 388  
— рептилий 386  
— рыб 80  
— — кистеперых 387\*  
— — костных 386  
— сеймурии 206\*  
— синапсид 388  
— стегальный 187, 386  
— человека 387\*  
— черепах 201  
— ящерицы 186\*  
Черепаха 441  
— арай 205  
— бисса 203  
— бокошейная 205  
— болотная 203, 204\*  
— змеешейная 204\*

Черепаша кавказская 203  
— каспийская 203  
— китайская 203  
— морская 203  
— мягкокожистая 203, 204\*  
— скрытошейная 203  
— слонобая 203  
— среднеазиатская 203, 204\*  
— суповая 203  
— сухопутная 203  
Черепная коробка первичная 284  
Черепные 26  
Чесночница 165\*, 166, 167  
Четверохолмие 287\*, 305  
Чечевица 255  
Чечетка 255  
Чешуйчатые 196, 209  
Чешуя 54, 377, 378\*  
— ганойдная 78  
— космоидная 79\*, 101, 377  
— костная 66\*, 78  
— ктеноидная 66\*, 79, 377  
— плакоидная 78, 79\*, 377  
— роговая млекопитающих 300, 379  
— рептилий 183  
— рыб 66\*  
— циклоидная 66\*, 377  
Член мужской 282  
Чибис 277  
Чиж 255  
Чистики 251  
— собственно 251

#### Шакалы

— волчьи 364  
— обыкновенные 364  
Шерстокрылые 317  
Шерстокрыл 317  
Шерсть млекопитающих 301  
Шилохвость 245\*, 251  
Шимпанзе 328\*, 335  
Шиповка 84

#### Щегол 255

Щеки 288  
Щетина 301  
Щитки роговые 183  
Щитковые 51\*, 52\*  
Щитомордник 199, 204\*  
Щука 93  
— панцирная 84 (см. Панцирная щука)  
Щукообразные 93  
Щупальцы 50\*  
Щурки 254  
— золотистые 249\*, 254

#### Эволюционная биохимия 415

— гистология 415  
— морфология 415  
— физиология 415  
Эволюция 425  
— земноводных 167, 440  
— млекопитающих 336, 440  
— мозга головного 391\*  
— позвоночных 40  
— пресмыкающихся 205, 440  
— птиц 256, 440  
— рыб 104

#### Экологические группы рыб 114

Экология 412  
— млекопитающих 341  
— земноводных 171  
— пресмыкающихся 214  
— птиц 257  
— рыб 110  
Экстерорецепторы 394  
Эктобраниаты 438  
Эктодерма 11, 39  
Эласмобрании 438  
Элеидин 378  
Эмаль 57\*, 78, 378  
Эмбриология 413  
Эмбрион окуня 76\*  
Эму 244, 245\*  
Эндостиль 10, 19  
Энтодерма 39  
Эогиппус 339\*, 414\*  
Эозухии 208, 441  
Эпиболия 39  
Эпигенез 425  
Эпидермис 39, 57\*, 376  
— ланцетника 17  
— мальпигиев 378  
— млекопитающих 299\*, 377  
— позвоночных 377  
— ростковый 378  
— рыб 377  
Эпистрофей амниот 181  
— ящерицы 185  
Эпифиз акулы 60\*, 60\*  
— млекопитающих 287\*  
— позвоночных 31\*  
Эрдельтерьеры 365  
Этмоиды 68  
Эупротогония 341

#### Ядозуб 197, 204\*

Ядро сальп 14  
Яички 36  
Яичники акулы 63, 64\*  
— окуня 72\*, 75  
— позвоночных 36  
— ящерицы 193  
Яйца голобластические 38  
— демерсальные 124  
— меробластические 39  
Яйцеводы 36  
— акулы 63, 64\*  
— лягушки 156  
— ящерицы 193  
Яйцо птиц 240\*, 241\*  
Якан 260  
Як 328\*, 331, 358  
— дикий 331  
— домашний 358  
Яма височная боковая 188  
— — верхняя 188  
Ямка Гатчека 19  
— обонятельная Келликера 18  
— ромбовидная 31  
Ястребы 245\*  
— перепелятники 253  
— тетеревиатники 253  
Ящер звероподобный 441  
— крылатый 209, 441  
Ящерица 196  
— живородящая 197  
— настоящая 197

- плащеносная 219, 220\*  
— прыткая 184, 197, 204\*  
— чешуйчатые 441  
Ящероногие 441  
Ящерообразные 441  
Ящеротазовые 210  
Ящеры 320
- \* \* \*
- Abramis brama 94  
Acanthodes 106\*  
Acanthodii 105, 437\*, 438  
Accipiter gentilis 253  
— nisus 253  
Accipitres 252  
Acerina cermia 96  
Acetabulum 147  
Arhosauria 441  
Acipenser guldenstädti 90  
— ruthenus 90  
— stellatus 90  
Acipenseriformes 89  
Acrania 8, 16, 382, 435\*, 436, 437\*  
— primitiva 435\*, 436, 437\*  
Actinopterygii 55, 89, 435, 439  
Aegyptius monachus 253  
Agama sanguinolenta 197  
Agnatha 41, 42, 380, 382, 385, 435\*, 437  
Aguila 253  
Alauda 269  
Alaudidae 255  
Alca 269  
Alcae 251  
Alcedo 254, 269  
Alces alces 330  
Alisphenoideum 68, 285  
Allantois 181  
Alligator 201  
Alopex lagopus 326  
Alticola 347  
Alytes 166  
— obstetricans 176  
Amasona 254  
Ambystoma 161, 162\*  
— tigrinum 175  
Ambystomoidea 161  
Ambystomidae 161  
Amia 91, 377, 386\*  
— calva 91  
Amiiformes 91  
Ammodytes 120  
Amnion 180  
Amniota 41, 440  
Amphibaneus 170  
Amphibia 142, 143, 440  
Amphicoela 166  
Amphioxidae 23  
Amphioxides 23  
Amphioxus lanceolatus 16, 17\*, 18\*, 19\*,  
20\*, 21\*, 22\*, 24\*  
Amphiprion percula 121  
Amphisbaenidae 197  
Amphiuma 163  
Amphiumidae 161  
Amyda sinensis 203  
Anabas 97  
Anableps tetraphthalmus 83, 95  
Anamnia 41  
Anapsida 201, 388, 437\*, 441  
Anarichas 97  
Anas acuta 251  
— penelope 251  
— platyrhyncha 251, 275  
Anaspidia 52, 438  
Ancistrodon 199  
Anguidae 197  
Anguilla 77  
— anguilla 95  
Angulare 68, 91, 146, 161  
Anguis fragilis 197  
Anisomyodi 255  
Annelides 434\*  
Anomocoela 166  
Anser anser 251, 275  
Anseres 251  
Anthiarchi 437\*, 438  
Anthozoa 434\*  
Anthus 269  
Antropomorphidae 335  
Antropopithecus troglodytes 335  
Anura 142, 143, 164, 170, 171, 437\*, 440  
Anus 282  
Aorta dorsalis 153  
Aphetohyoidea 438  
Apoda 143, 164, 171, 377, 437\*, 440  
Apodemus agrarius 323, 372  
— flavicolis 372  
— sylvaticus 323, 372  
Apogon semilineatus 126\*  
Appendiculariae 13\*  
Appendix 290  
— vermicularis 309  
Apsidospondyli 169, 171, 440  
Apteryges 244  
Ara 254  
Arachnida 434\*  
Arbor vitae 306  
Archaeopteryx 224  
Archaeornithes 441  
Archipallium 233  
Archosauria 199, 209\*, 437\*  
Arthrodira 437\*  
Arthropoda 434\*  
Ardea cinerea 252  
Area opaca 240  
— pellucida 240  
Argentea 70\*  
Argyropelecus olfersi 119  
Arteria 35  
— carotis communis 153  
— — dextra 291  
— — externa 153  
— — interna 153, 401  
— — sinistra 291  
— cutanea magna 153  
— dorsalis 400  
— iliaca 153  
— innominata 237, 291  
— pulmo-cutanea 153  
— pulmonalis 192, 400  
— subclavia 153  
— — dextra 291  
— — sinistra 291  
— ventralis 400  
Arthrodira 438  
Articulare 68, 91  
— malleus 388  
Artiodactyla 329  
Ascaphus 166  
Ascidia mentula 9, 10\*, 11\*, 12\*

Ascidiae 14  
Asinus 332  
Asinus africanus 364  
Asio flammeus 253  
Aspredo levis 125  
Assymetron 23  
Asteroidea 435\*  
Astragalus 286  
Ateles 334  
Atherina 99  
Atrium 35  
Aves 223, 435\*, 437\*

Bagridae 95  
Balaena mysticetus 329  
Balaenoptera musculus 329  
Balanoglossus 24, 25\*  
Basalia 59\*  
Basioccipitale 68  
Basisphenoideum 68, 186  
Basitemporale 230  
Batrachiosauria 206, 437\*  
Batrachosauria 441  
Batrachoseps 163  
Belone 96  
Beloniformes 96  
Betta 97  
Bilateralia 434\*, 435  
Bison bonasus 331  
Bivalvia 434\*  
Blarina 317  
Blastoidea 435\*  
Blennius 97  
Boa constrictor 198  
Bombina 166  
— bombina 167  
Boidae 198  
Bos banteng 331  
— primigenius 331, 357  
— — nomadicus 357  
— — primigenius 357  
Bothidae 98  
Bovidae 330, 331  
Brachiopoda 435\*  
Brachiopterygii 100  
Bradiodontia 438  
Bradypodidae 319  
Branchiae 34  
Branchiata 434\*  
Branchiostoma 16  
Branchiostomidae 23  
Brevicipitidae 166  
Bronchi 191  
Bryozoa 435\*  
Bubalus 331  
Buccalia 386  
Bucerotes 254  
Bufo 179  
Bufonidae 166  
Bulbus aortae 46, 47\*, 401  
— arteriosus 73, 74\*  
Bungarus 199  
Bursa Fabricii 235

Cacatuinae 254  
Caiman 201  
Calamus 226

Calcaneus 286  
Callorhinus 327  
Camelus bactrianus 330, 360  
— dromedarius 330, 360  
Canalis neuroentericus, 12, 22  
Canalis semilunaris 32  
Canidae 326  
Canini 308  
Canis aureus 364  
— lupaster 364  
— lupus 326, 364  
Capra aegagrus 331, 360  
— cylindricornis 331  
— falconeri 331, 360  
— prosca 360  
— sibirica 331  
Capreolus 330  
Caprimulgi 254  
Caprimulgus 254, 269  
— europaeus 254  
Caprolagus brachyurus 324  
Caput 27  
Carapax 201  
Carassius 94  
Carinatae 246, 442  
Carinifex 418  
Carnivora 324, 343  
Carpoidea 435\*  
Carpo-metacarpus 231  
Carpus 148, 384  
Cartilago meckeli 58  
— thyreoidea 290  
Caspialosa 92  
Casiomyzon 50  
Castor 322  
Castoridae 322  
Casuarii 244  
Casuarium 244  
Catarrhini 334  
Cathartae 253  
Catus 98  
Cauda 27  
Caudata 143, 161, 377, 440  
Cavia porcellus 322  
Caviidae 322  
Cebidae 334  
Cephalaspida 52\*  
Cephalaspis 51\*  
Cephalochorda 16, 17  
Cephalodiscus 24  
Cephalopoda 434\*  
Cephus 251, 269  
Ceratiidae 122  
Ceratioidei 99  
Ceratodus 439  
Ceratopsus 211  
Ceratopsoides 119\*  
Cercopithecidae 334  
Cercopithecus 335  
Cerebellum 30, 391  
Cerebrum 30  
Cervidae 330  
Cervus 330  
— elaphus 330, 367  
— nippon 367  
Cestodea 434\*  
Cetacea 327  
Ceteropleura 23  
Chaetopoda 434\*  
Chaetognatha 24, 435\*  
Chameleon 199  
Chameleontes 184, 199

Characinoidei 94  
 Chelicerata 434\*  
 Chelonia 184, 201, 206, 209\*, 387, 437\*, 441  
 — imbricata 203, 222  
 — mydas 203  
 Chelonidea 203  
 Chianichthyes 435\*  
 Chilopoda 435\*  
 Chimaera 88  
 — monstrosa 88  
 Chiroptera 318  
 Chirotres 197  
 Chisomis madagascarensis 334  
 Chlamydoselachus anguineus 86  
 Choanichthyes 55, 439  
 Chondrichthyes 41, 55, 85, 106, 380, 401,  
 435\*, 437\*, 438  
 Chondrocranium 67, 147  
 Chondrostei 89, 380, 386, 392, 437\*, 439  
 Chorda dorsalis 7, 380  
 Chordata 7, 9, 24, 435\*  
 Ciconia ciconia 252  
 Cichlidae 96  
 Ciliopoda 434\*  
 Circus 253  
 — cephalicus 74  
 Citellus 321  
 — fulvus 321  
 Cladoselache 106\*, 383  
 Cladoselachii 437\*, 438  
 Clavicula 147, 384  
 Clemmys caspica 203  
 Cleithrum 69  
 Climatius 105\*  
 Clitris 294  
 Cloaca 34  
 Clupea harengus 92  
 Clupeidae 92  
 Clupeiformes 92  
 Clupeonella 93  
 Clupoidei 92  
 Cobioidei 97  
 Coccosteus 105  
 Cochlea 71  
 Coeciliidae 164  
 Coecum 290  
 Coelacantini 439  
 Coelacanthiformes 101  
 Coelenterata 433, 434\*  
 Coelo 437\*  
 Coelolepida 52, 438  
 Coelorhynchys carminatus 119\*  
 Coenolestes 315  
 Coitus 294  
 Collocalia 254, 269  
 Collum 28  
 Cololadis 96  
 Colon 34, 290  
 Coluber 198, 216  
 Colubridae 198  
 Columba livia 225, 248, 275  
 — palumbus 248  
 Columbae 248  
 Columbi 251  
 Columna vertebralis 28, 56  
 Comephorus 98  
 Complementare 231  
 Condylus occipitalis 186  
 Contia 199, 216  
 Copula 58  
 Cor 35  
 Coracides 254  
 Coracoideum 69, 147, 384  
 Coregonus 93  
 Cornea 33  
 Cornu anterius 287  
 — inferius 287  
 Cornu posterius 287  
 Cornua anteriores 146  
 — posteriores 146  
 Coronare 187  
 Coronella austriaca 198  
 Corpora striata 392  
 Corpus 27  
 — callosum 287, 305  
 — cavernosum 293  
 — parietale 31  
 — quadrigeminum 287  
 — striatum 70, 233, 287  
 — vitreum 33  
 Corvidae 255  
 Costa 28, 57  
 Cottoidei 98  
 Coturnix coturnix 247  
 Cotylosauria 205, 437\*, 441, 442  
 Craniota 8, 24, 437  
 Cranium 29  
 Crenilabrus 96  
 Creodontia 338  
 Crex crex 250  
 Cricetus cricetus 323, 355  
 Crinoidea 435  
 Crista sterni 229  
 Crocidura 316  
 Crocodilia 184, 199, 210, 437\*, 441  
 Crocodilus niloticus 201  
 Crossopterygii 55, 100, 109, 380, 384, 392,  
 437\*, 439  
 Crotalus horridus 199  
 Crura medullo-cerebellaria 288  
 Crustacea 434\*  
 Cryptobranchoidea 161  
 Cryptobranchus 161  
 — alleghamensis 163  
 Cryptodira 203  
 Cryptosarus coesii 119\*  
 Ctenopharyngodon 94  
 Ctenophora 434\*, 435  
 Cuculi 253  
 Cuculidae 253  
 Cuculus canorus 253, 272  
 Cyclopterus lumpus 98, 125  
 Cyclostomata 42, 380, 392, 435\*, 437\*, 438  
 Cygnopsis cygnoides 251, 275  
 Cynognathus 336  
 Cypriniformes 94  
 Cyprinodon macularius 95  
 Cyprinodontiformes 95  
 Cyprinoidei 94  
 Cyprinus carpio 94  
 Cypseli 254  
 Cypselus apus 254  
 Dallia 94  
 Dasypteltis 217  
 Dasipodidae 320  
 Delion 269  
 Delphinapterus leucas 329  
 Delphinus delphis 329

- Deltatherium pretrituberculare 338\*  
 Dendrobatus tinctorius 178  
 Dentale 68, 91, 146, 388  
 Dermocranium 68  
 Dermoptera 317  
 Desmodontidae 319  
 Desmodus 344  
 Desmona moschata 316  
 Deuterostomia 8, 435  
 Diacromyodi 255  
 Diaphragma 286  
 Diapsida 388  
 Diastema 288  
 Didelphus 315  
 Diencephalon 30, 391  
 Dimetrodon 212  
 Dinosauria 210, 437\*  
 Diomeda exulans 251  
 Diplasiocoela 166  
 Dipleurula 436  
 Diplopoda 435\*  
 Dipneumones 103  
 Dipnoi 55, 102, 377, 380, 384, 437\*, 439  
 Dipodidae 323  
 Dipodea 323  
 Diprotodontia 315  
 Doliolum denticulatum 15\*  
 Draco volans 197  
 Dromiceius 244  
 Ductus Botalli 402  
 — caroticus 192, 402  
 — cuvieri 400  
 — endolymphaticus 33  
 Duodenum 34
- Ecaudata 142, 143, 377  
 Echeneis naucrates 98  
 Echinoidea 435\*  
 Echinodermata 24, 435\*  
 Echis carinatus 217  
 Ectobranchiata 437\*, 438  
 Ectoethmoideum 68  
 Edentata 319  
 Edriolichrus schmidti 122  
 Elapidae 199  
 Elaps 199  
 Elaphe 198, 217  
 Elasmobranchii 55, 86, 106, 392, 435\*, 437\*, 438  
 Eleginus navaga 96  
 Elephas maximus 332  
 — primigenius 333  
 Emberizidae 255  
 Embolomeri 437\*, 440  
 Emys orbicularis 203  
 Engraulidae 92  
 Enteropneusta 24, 435\*, 436  
 Entobranchiata 437\*  
 Entomonstraca 434\*  
 Entosphenus 50  
 Eoanura 170, 440  
 Eodelphis 337, 387\*  
 Eohippus 339\*  
 Eosuchia 208, 437\*  
 Epydydimis 64, 193, 293, 404  
 Epiglottis 290  
 Epiphysis 31  
 Epipterygoideum 187  
 Episternum 189
- Epistropheus 185  
 Equidae 332  
 Equus 332, 339\*  
 — hemionus 332  
 — przewalskii 332, 363  
 Eremias 216  
 Erethizontidae 322  
 Erinaceus europaeus 316  
 Eryx jaculus 198  
 Esociformes 93  
 Esox lucius 93  
 Ethmoidea 386  
 Eumeces schneideri 197, 217  
 Euprotogonia 341  
 Eusthenopteron 168, 385  
 Eutamias sibiricus 321  
 Eutheria 281, 316, 443  
 Exocoetus 77, 96  
 Exoccipitale 68, 145
- Falia enhiopica 13\*  
 Falco 253  
 Falcones 253  
 Felidae 325  
 Felis leo 325  
 — libyca 366  
 — lynx 325  
 — maniculata 325  
 — tigris 325  
 Femur 148, 384  
 Fenestra ovale 150  
 — rotunda 190  
 Fibula 148, 384  
 Fierasfer vermicularis 121  
 Fissura sylvii 286  
 Flagellata 434\*  
 Flocculus 287  
 Foramen obturatum 200  
 — occipitale 57, 186  
 Fornix 305  
 Fratercula 251  
 Fringillidae 255  
 Frontale 68, 386  
 Fronto-parietalia 145\*  
 Fulica atra 270  
 Fulmarus 251  
 Furcula 231
- Gadus aeglefinus 96  
 Galeopithecus 317  
 Galli 246  
 Gallinago 250  
 Gallinula chloropus 250  
 Gallus gallus 247  
 Gambusia 95  
 Gaster 34  
 Gasterosteiformes 98  
 Gasterosteus aculeatus 99  
 Gastralis 195  
 Gastropoda 434\*  
 Gastrostomus bairdi 119\*  
 Gastrotheca 176  
 Gaviae 251  
 Gavialis 201  
 Gazella subgutturosa 331  
 Geckonidae 196  
 Gigantostraca 434\*  
 Giraffa camelopardalis 331

- Giraffidae 330, 331  
 Glandula parotis 308  
 — prostatica 293  
 — retrolingualis 308  
 — sublingualis 308  
 — submaxillaris 308  
 — thymus 397, 399  
 — thyreoidea 38, 397, 399  
 Gliroidea 323  
 Glossophaginae 318  
 Glytodontidae 320  
 Gnathostomata 41, 54, 304, 385, 435, 438,  
 Gorilla gorilla 335  
 Gradientes 243  
 Graptolithoidea 24  
 Gravigrada 320  
 Gressores 252  
 Grues 250  
 Grus grus 250  
 — virgo 250  
 Grypotherium 320  
 Gulo gulo 325  
 Gymnodactylus 196  
 Gymnophiona 143, 164  
 Gymnotus 81  
 Gypohierax 266
- Halicore dugong** 333  
 Hapalidae 334  
 Hauliodus 119\*  
 Heloder 220  
 Hemichorda 436  
 Hemichordata 24, 435  
 Hemiramphidae 96  
 Hemishaerae cerebelli 287  
 Hepar 34, 290  
 Heptanchus 386\*  
 Herpestinae 324  
 Hesperornis regalis 257  
 Heteromyidae 346\*  
 Heteronetta atricapilla 272  
 Heterostraci 52, 438  
 Hiphippus 339\*  
 Hipparion 339\*  
 Hippocampus 287  
 Hippopotamidae 329  
 Hippopotamus amphibius 330  
 Hirundinea 434\*  
 Hirundinidae 255  
 Hirundo daurica 269  
 Histiophorus 97  
 Histricomorpha 321  
 Histriophoca groenlandica 327, 370  
 Holocephala 392, 437\*, 438  
 Holocephali 55, 88  
 Holodermatidae 197  
 Holostei 90, 377, 437\*, 439  
 Holothurioidea 435\*  
 Hominidae 335  
 Homo sapiens 335  
 Huho 93  
 Humerus 148, 384  
 Humor aqueus 33  
 Huso dauricus 90  
 — huso 90  
 Hyaena hyaena 324  
 Hyaenidae 324  
 Hydrochoerus 322  
 Hydromantis 163
- Hydrozoa 434\*  
 Hyla arborea 167  
 — squierela 179  
 Hylidae 166, 167  
 Hylobatidae 335  
 Hynobiidae 161  
 Hoyoideum 58  
 Hyomandibulare 58, 385, 394, 438  
 Hypophysis 31, 38  
 Hypophthalmichtys 94  
 Hyppocampus 77  
 Hyppoglossus 9  
 Hyppotigris 332  
 Hyracoidea 332  
 Hystricidae 322  
 Hystricomorpha 322  
 Hystrix leucura 322
- Ichthyophis** 164  
 Ichthyopterygia 208, 441  
 Ichthyornis victor 257  
 Ichthyosauria 208, 209\*, 437\*, 441  
 Ichthyostegalia 168, 437\*, 440  
 Ichtidopsis 387\*  
 Icteridae 272  
 Ictidosauria 336  
 Iguana tuberculata 197  
 Iguanidae 197  
 Iguanodon 211  
 Ileum 290  
 Ilium 147, 235, 384  
 Impennes 246, 442  
 Incisivi 308  
 Incus 304  
 Indicatoridae 272  
 Infundibulum 31, 60  
 Innominata 189  
 Inostrancevia alexandrovi 213, 336  
 Insecta 435\*  
 Insectivora 281, 316  
 Intermaxillare 68  
 Interparietale 285  
 Intestinum 34  
 Ipnops murrayi 119\*  
 Iris 33  
 Ischium 147, 384
- Jugale** 386, 388  
 — squamosum 388
- Labrum** 288  
 Labyrinthodontia 169, 170, 171, 440  
 Lacerta 184\*, 216  
 — agilis 184\*, 197  
 — viridis 191\*  
 — vivipara 197, 215  
 Lacertidae 197  
 Lacertilia 184, 196  
 Lacrimale 68  
 Lagaena 33, 394  
 Lagomorpha 282, 323  
 Lagopus lagopus 248  
 Lagurus lagurus 372  
 Lama huanachus 330  
 — vicugna 350  
 Lampetra fluviatilis 42, 50

Laphius 116  
 Lari 250  
 Larus argentatus 250  
 — ridibundus 250  
 Larynx 235  
 Latimeria 101, 439  
 Lemur varius 334  
 Lepidosauria 195, 441  
 Lepidosiren 104, 439  
 Lepidosteiformes 91  
 Lepidosteus 91  
 Leporidae 282, 323  
 Lepospondyli 170, 171, 437\* 440  
 Lepus europaeus 324  
 — timidus 324  
 — tolai 324  
 Lichanotus brevicaudatus 334  
 Lien 36  
 Limicolae 250  
 Linea lateralis 56, 67  
 Lingua 34, 152, 288  
 Liopelma 166  
 Lissamphibia 169  
 Lobi optici 60  
 Lobus olfactorius 41  
 — opticus 31  
 Lophius piscatorius 77, 99  
 Loricafa 434\*  
 Loris tardigrandus 334  
 Lota lota 96  
 Loxodon africanus 332  
 Lucioperca lucioperca 96  
 Lutra lutra 325  
 Lutreola lutreola 325  
 Lycodon 217  
 Lygosoma 218  
 Lyrurus tetrax 248, 268  
 Lytorhynchus 217

Mabuya 216  
 Macacus 335  
 Machairodus 343  
 Macrochires 254  
 Macropetalichyidae 437\* . 439  
 Macropodidae 315  
 Macropodus 97  
 Macropus rufus 315  
 Macrorhinus leoninus 327  
 Macrocellidae 317  
 Malacopterygii 92  
 Malacostraca 434\*  
 Malapterurus 81  
 Malleus 304  
 Mammalia 209\*, 281, 341 435\*  
 Mandrillus 335  
 Marmota 321  
 Marsupialia 314, 437\* . 442  
 Martes foina 325  
 — martes 325  
 — zibellina 325  
 Mastodon 341  
 Mastodontosaurus 169  
 Maxillare 68, 146, 386  
 Maxilloturbinale 190, 285  
 Medulla oblongata 391  
 — spinalis 31  
 Megachiroptera 318  
 Megaderma 318  
 Megaloba trachus 161, 163  
 Megapodii 270  
 Megapodiidae 248  
 Megatherium 320  
 Melaneropes formiciforus 266  
 Meleagris gallopavo 247, 275  
 Meles meles 325  
 Melopsittacus undulatus 276  
 Membrana chorioidea 33  
 Menura 255  
 Mephitis 355  
 Meriones unguiculatus 346\*  
 Merops 254, 269  
 — apiaster 254  
 Mertensiella 161  
 — caucasica 163  
 Mesaxonia 338  
 Mesencephalon 30, 391  
 Mesenterium 36  
 Mesethmoideum 68, 230, 285  
 Mesohippus 339\*, 340  
 Mesonephros 37  
 Mesosauria 437\*, 441  
 Metacarpus 148, 384  
 Metanephros 38  
 Metatarsus 148  
 Metatheria 281, 314, 435\*, 442  
 Metencephalon 30, 391  
 Microsauria 440  
 Microtus arvalis 323, 371, 372  
 — oeconomus 347  
 — socialis 347, 372  
 Mivus 253  
 Miochippus 339\*  
 Moeritherium 341  
 Mola mola 77, 100  
 Molares 308  
 Mollusca 434\*  
 Monatus 333  
 Monopneumones 103  
 Monotremata 312, 437\*, 442  
 Mosasauria 209  
 Moschus moschiferus 331  
 Motacilla 269  
 Motacillidae 255  
 Microchiroptera 318  
 Mugil 99  
 Mugiliformes 99  
 Mullus 96  
 Multituberculata 312, 336, 437\* . 442  
 Muridae 323  
 Muroidae 323  
 Muscicapidae 255  
 Musculus flexor digitorum perforans 233  
 — pectoralis 232  
 — retractor 149  
 — subclavius 232  
 — supracoracoideus 232  
 Mus musculus 323  
 Mustela erminea 325, 368  
 — eversmanni 368  
 — lutreola 369  
 — nivalis 325  
 — putorius 368  
 — vison 369  
 Mustelidae 325  
 Mycterosaurus 387\*  
 Myelencephalon 30, 391  
 Myomorpha 321, 323  
 Myopotamus coypus 323  
 Myoxcephalus 98  
 Myriopoda 435\*  
 Myrmecophaga tridactyla 310  
 Myrmecophagidae 319

- Mystacoceti 329  
 Myxini 42, 50\*
- Naale 386  
 Nasale 68  
 Nasalia 145\*  
 Natantes 246  
 Natrix natrix 198  
 — tessellata 198, 216  
 Naucrates ductor 121  
 Nectophrynoidea 177  
 Necturus maculatus 163  
 Nemathelminthes 434\*  
 Nemertini 434\*  
 Nemichthys avocetta 119\*  
 Neoceratodus forsteri 103  
 Neogobius 97  
 Neognathae 437\*, 442  
 Neoliparis mucosus 119\*  
 Neomys fodiens 317  
 Neopterygii 55, 108  
 Neornithes 441, 442  
 Nervus abducens 61, 393  
 — accessorius 190, 288, 306  
 — acusticus 61, 393  
 — facialis 61, 393  
 — glossopharyngeus 61, 393  
 — hypoglossus 61, 393  
 — oculomotorius 61, 393  
 — olfactorius 31, 61, 393  
 — opticus 31, 61, 393  
 — trigeminus 61, 393  
 — trochlearis 61, 393  
 — vagus 61, 393  
 Nesokia 354  
 Nestor 254  
 Neurocranium 29  
 Neurocoel 7  
 Neuroporus 12  
 Nonruminantia 329  
 Noctilio leporinus 319  
 Northarctus 387\*  
 Notoryctes typhlops 315  
 Notungulata 338  
 Numenius arquatus 250  
 Numida meleagris 247, 275  
 Nyctea scandiaca 253  
 Nyctereutes procyonoides 326  
 Nycticebus coucang 334
- Occipitalia 386  
 Oceanodroma 251  
 Ochotona 347  
 Ochotonidae 323  
 Octodontidae 323  
 Odoabaenidae 327  
 Odoabaenus rosmarus 327  
 Odontoceti 329  
 Odontognathae 437\*, 442  
 Oedipus 163  
 Oesophagus 34  
 Oicopleura cephocerca 13\*  
 Okapia jonstoni 331  
 Omentum major 290  
 Onchorhynchus 93  
 — gorboscha 93, 123\*  
 — keta 93  
 — nerka 93
- Ondatra zibethica 323  
 Onychodactylus fischeri 161, 163  
 Opercularia 386  
 Operculum 66  
 Ophidia 184  
 Ophiuroidea 435\*  
 Opisthocomus hoazin 248  
 Opisthopterygia 220  
 Orbitalia 68, 386  
 Orbitosphenoideum 68, 285  
 Orca orca 371  
 Ornithischia 211, 441  
 Ornithorhynchus anatinus 312  
 Ornithurae 224, 243, 437\*, 441  
 Orobastes 315  
 Orohippus 339\*  
 Orycteropus 333  
 Oryctolagus cuniculus 282, 366  
 Os coccygis 230  
 — occipitale 284  
 — spleniale 90  
 — temporale 303  
 Oscines 255  
 Osfeichthys 435\*  
 Osphronemus 97  
 Osteolepis 109\*  
 Osteostraci 52, 437\*, 438  
 Osteichthyes 41, 55, 88, 401, 437\*, 439  
 — primitiva 437\*  
 Ostracion 77, 99  
 Ostracodermi 41, 376, 385, 435\*, 437\*, 438  
 Otariidae 327  
 Otica 386  
 Otici 68  
 Otides 250  
 Otis tarda 250  
 — tetrax 250  
 Ovarium 36, 294  
 Oviductus 36  
 Ovis ammon 331, 358  
 — — ammon 359  
 — — orientalis 358  
 — canadensis 331  
 — nivicola 358, 370
- Palaeognathae 437\*, 442  
 Palaeogyrynus 387\*  
 Palaeomastodon 341  
 Palaeonisciformes 108  
 Palaeoniscus 108  
 Palaeospondylus 105  
 Palamedea 252  
 Palatoquadratum 58, 146, 386  
 Palatinum 68, 146  
 Palatum 34  
 Paleoniscoidei 437\*, 439  
 Paleopterygii 55, 108, 439  
 Paleospondyli 437\*  
 Pancreas 34, 290  
 Pandion haliaëtus 253  
 Pantotheria 337, 437\*, 441  
 Parapsida 368  
 Parasilurus 95  
 Parasphenoideum 68, 145\*  
 Paraxonia 338  
 Parazoa 433  
 Pareiasaurus 206  
 Parietale 68, 386  
 Passer domesticus 267  
 — montanus 267

Pasterella 373  
 Patagium 225  
 Patella 286  
 Pavo cristatus 247  
 Pecten 190, 234  
 Pelamidus 216  
 Pelecanus 252  
 Pelobates 166  
 Pelodytes 166  
 Pelycosauria 212, 437\*, 441  
 Penis 200, 282  
 Penna 225  
 Perca fluviatilis 65, 96  
 Perdix perdix 247  
 Periophthalmus 117\*  
 Perissodactyla 331  
 Peritoneum 36  
 Permocynodon 336  
 Perognathus hispidus 346\*  
 Petauristidae 321  
 Petaurus 316  
 Petromyzon marinus 50  
 Petromyzones 42, 49  
 Petromyzoniformes 49  
 Petrosium 285  
 Phalacrocorax carbo 252  
 — onocrotalus 252  
 Phalangerinae 316  
 Phalanges digitorum 148  
 Phalaropus 250, 267  
 Pharynx 34  
 Phascolarcus cinereus 316  
 Phascolomys 316  
 Phasianidae 246  
 Philomachus pugnax 250  
 Phoea caspica 327, 370  
 — hispida 370  
 — vitulina 370  
 Phocidae 327  
 Pholidota 320  
 Phrynocephalus 197  
 — mystaceus 197  
 — teobaldi 218  
 Phrynomerus bifasciata 178  
 Phrynosoma cornutum 197  
 Phyllomedusa 176, 177\*  
 — hypochondrials 176  
 Phyllopteryx eques 118\*  
 Phylloni 318  
 — cterinae 318  
 Phyllostomidae 318  
 Physeter casodon 329  
 Pinnipedia 282, 326  
 Pipa 166  
 Pipidae 166  
 Pisces 41, 438  
 Placenta 297  
 — adeduata 312  
 — deciduata 312  
 Placentalia 316, 435\*, 437\*, 443  
 Placodermi 41, 437\*, 438  
 Plactoguathi 99  
 Plagiostomi 86  
 Plastron 201  
 Plat-essa 98  
 Plathelminthes 434\*  
 Platyrrhini 334  
 Plecotus auritus 319  
 Plesiosauria 208, 209\*, 437\*, 441  
 Plethodontidae 161  
 Pleuracanthodii 437\*, 438  
 Pleurodira 205  
 Pleuronectes 98  
 Pleuronectiformes 98  
 Pliohippus 339\*  
 Pogonion 226  
 Pogonophora 24, 436\*  
 Podiceps 270  
 — cristatus 251  
 Podocnomis 205  
 Poëphagus mutus 331  
 Polyodon spathula 90  
 Polyodontidae 90  
 Polypedatus 177  
 Polypedatidae 166  
 Polyprotodontia 315  
 Polypteri 110, 392, 437\*  
 Polypteriformes 100  
 Polypterus 100, 377, 380, 439  
 Pons varolii 288  
 Porifera 434\*  
 Porzana porzana 250  
 Postminimus 385  
 Postorbitalis 187  
 Praemaxillare 146, 386  
 Praemolares 308  
 Praehallux 385  
 Proanura 170, 440  
 Proboscidea 332  
 Procion lotor 326, 369  
 Procionidae 326  
 Proceidae 255  
 Processus acromion 285  
 — coracoideus 285  
 — falciformis 70  
 — ontoideus 185  
 — spinosus 67  
 — uncinatus 195, 200  
 — xiphoideus 284  
 Prometazoa 434\*  
 Pronephros 37  
 Prooticum 145\*  
 Prosauria 437\*  
 Prosimiae 333  
 Prosencephalon 391  
 Protastigophora 434\*  
 Proteidae 161  
 Proteroglypha 220  
 Proteus 163  
 Protobatrachus 170  
 Protocraniata 436, 437\*  
 Protognathostomata 437\*  
 Prototheria 442  
 Protohippus 339\*, 340  
 Protopterus 104, 439  
 Protorosauria 437\*, 441  
 Protocraniata 435\*  
 Protostomia 8, 434\*, 435  
 Prototheria 281, 312, 435\*  
 Protozoa 433, 434\*  
 Protracheata 435\*  
 Pseudosuchia 210, 437\*, 441  
 Psittaci 254  
 Psittacus 254  
 Pteranodon 212  
 Pterapsidomorphi 52  
 Pteraspis 51\*  
 Pterichtyes 105\*  
 Pterocletes 248  
 Pterodactyloidea 437\*  
 Pteromys 322  
 Pterosauria 211, 437\*, 441  
 Pterygoideum 68

Pubis 147  
 Puffinus 251  
 Pulmones 34, 152  
 Putorius 325  
 Pylorus 309  
 Pyramis 288  
 Pyrosomata 14  
  
 Quadratojugale 146, 368  
 Quadratum 68, 368  
 — incus 388  
 Quadripoda 41, 142  
 Quadrupeda 105, 438, 439  
  
 Rachis 225  
 Rachitomi 437\*, 440  
 Radialia 59\*, 382, 433, 434\*  
 Radius 148, 384  
 Raja 86  
 Rajiformes 86  
 Ralli 250  
 Rana esculenta 143, 158  
 — ridibunda 158  
 — temporaria 143, 158  
 — terrestris 158, 160\*  
 Rangifer tarandus 330  
 Ranidae 166  
 Ranodon sibiricus 161, 163  
 Ratitae 243, 433, 442  
 Rectum 34, 290  
 Remiz pendulinus 269  
 Renez 36  
 Reptilia 183, 184, 435\*  
 Reticulum 330  
 Rhabdopleura 24  
 Rhacophorus 177\*  
 Rhamphorynchoidea 437\*  
 Rhea 244  
 Rhinoderma 177\*  
 Rhinocephalia 195, 437\*  
 Rhinocerotidae 332  
 Rhinoceros simus 332  
 — tichorinus 332  
 Rhinoderma darvini 176  
 Rhinolphidae 319  
 Rhipidistia 439  
 Rhisodopsis 387\*  
 Rhizopoda 434\*  
 Rhombencephalon 391  
 Rhombomys opimus 372  
 Rhynchocephalia 184, 208, 441  
 Rhyncholestes 315  
 Rhytina stelleri 333  
 Riparia riparia 269  
 Rodentia 312  
 Rodeus 125  
 Rostrum 56  
 Rotatoria 434\*  
 Ruminantia 330  
 Rupicapra rupicapra 331  
 Rutilus 94  
  
 Saiga tatarica 331  
 Salamandra 161  
 Salamandroidea 161  
 Salientia 169, 440  
 Salmo salar 93  
 Salpae 14  
 Salvelinus 93  
 Sarda sarda 97  
 Sardinella 93  
 Sardinops 93  
 Sauripterus 168\*, 385  
 Saurischia 210, 441  
 Sauropsida 41, 242, 296, 304, 310, 442  
 Sauropterygii 437\*, 441  
 Saururæ 243, 437\*, 441  
 Scaphirhynchus 90  
 Scaphopoda 434\*  
 Scapula 69, 147  
 Scapus 226  
 Scardinius 94  
 Scincidae 197  
 Sciuridae 321  
 Sciuromorpha 321  
 Sciurus vulgaris exalbius 367  
 — — jacutensis 367  
 Sclera 33  
 Scleromochlus 210\* 210  
 Scolopax rusticola 250  
 Scrotum 282  
 Scymnognathus 387\*  
 Scyphozoa 434\*  
 Selachiiformes 86  
 Selenodon 317  
 Selenodontidae 317  
 Seps 218  
 Serinus 276  
 Serosa 180  
 Serpentes 197  
 Seumouriamorpha 437\*  
 Seymouria 205, 209\*, 387\*  
 Seymouriomorpha 441  
 Stegocephalia 435\*  
 Squalus acanthias 56  
 Sguamata 437\*  
 Siluridae 95  
 Silurus 95  
 Simiasatyrus 335  
 Simiae 334  
 Sinus urogenitalis 47, 48\*  
 Siren 163  
 Sirenia 333  
 Sirenidae 161  
 Sitta neumayeri 269  
 — tephronota 269  
 Solea solea 98  
 Somateria 278  
 Sorex 316, 317  
 Spalacidae 323  
 Sparidae 122  
 Spermophilopsis 323  
 Sphenisci 246  
 Sphenethmoideum 145\*  
 Sphenoideum 303  
 Spheroides 77, 99  
 Sphyaena 99  
 Sphyaenoidei 99  
 Sphyrna zigaena 86  
 Splanchnocranium 29  
 Splen 36  
 Spleniale 187  
 Spiraculum 56, 394  
 Sporozoa 434\*

Sacculus 32, 394  
 Saccus vasculosus 60, 392  
 Sagittarius serpentarius 253

- Squamata 184, 196, 209\*, 441  
 Squamosum 145\*  
 Squatina 86  
 Stapes 146, 149, 385, 388  
 Steganopodes 252  
 Stegocephalia 169, 384, 437\*, 440  
 Stegoselachii 437\*, 438  
 Stenodus 93  
 Sterco 250  
 Stereospondili 437\*, 440  
 Sterna 250, 269  
 Sternidae 250  
 Sternum 29, 147, 185, 229  
 Streptopelia 248  
 Striges 253  
 Stringops 254  
 Struthio camelus 244  
 Sturnidae 255  
 Suboscines 255  
 Suidae 330  
 Suncus etrusca 317  
 Supraangulare 187  
 Supraoccipitale 68  
 Sus scrofa 330, 362  
 — — cristatus 362  
 — — leucomystax 362  
 — — scrofa 362  
 — vittatus 362  
 Sylviidae 255  
 Symmetrodontia 337, 437\*, 442  
 Symphyla 435\*  
 Symplecticum 69  
 Synapsida 388, 437\*, 441  
 Synaptosauria 208  
 Synsacrum 229  
 Syrinx 235  
 Syrrhaptus paradoxus 243
- Tachyglossus 314  
 Talpa europaea 316  
 Tapetum nigrum 33  
 Taphrometodon lineolatum 199  
 Tapiridae 332  
 Tarbophis 199  
 Tarsius spectrum 334  
 Tarso-metatarsus 232  
 Tarsus 148, 384  
 Telencephalon 31, 391  
 Teleostei 55, 91, 109, 392, 437\*, 439  
 Teleostomi 89  
 Testes 293  
 Testiculus 37  
 Testudo graeca 203  
 — horsfieldi 203, 216  
 Tetrao 248  
 Tetraonidae 246  
 Tetrapoda 7, 41, 142, 435\*, 438  
 Tetrastes 248  
 Tetrodontiformes 99  
 Thalamencephalon 391  
 Thalami optici 287  
 Thecodontia 441  
 Thelodontia 52  
 Therapsida 212, 437\*, 441  
 Theriodontia 336  
 Theromorpha 212, 437\*, 441  
 Thorax 29, 185  
 Thunnoidei 97  
 Thunnus 97
- Thylacinus cynocephalus 432  
 Thymus 38  
 Thyphlomolge 175  
 Tibio-tarsus 232  
 Tilapia 96  
 Tinca 94  
 Torpedo 81  
 Trachea 192  
 Tracheata 434\*  
 Trachinus draco 120  
 Trematoda 434\*  
 Triceratops 211  
 Trichonodonta 337, 442  
 Triconodon 437\*  
 Trigla 77, 120  
 Trilobita 434\*  
 Tringa 270  
 Trionychoidea 203  
 Trituberculata 337, 437\*  
 Triturus 161, 162\*  
 Trochilidae 254  
 Trygon 120  
 Tuba Fallopii 239  
 Tubinares 251  
 Tubulidentata 333  
 Tunicata 9  
 Tupajidae 317  
 Turbellaria 434\*  
 Turdidae 255  
 Tympanicum 285  
 Typhlopidae 198  
 Typhlops vermicularis 198  
 Typhlotriton 175
- Ulna 148, 384  
 Umbra 94  
 Upupa 254  
 Upupae 254  
 Ureter 36, 193  
 Uria 269  
 Urochorda 8, 9, 376, 435\*  
 Urochordata 437\*  
 Urodela 143, 161, 437\*, 440  
 Urostyl 144\*, 145  
 Ursidae 325  
 Ursus arctos 325  
 — maritimus 325  
 — tibetanus 325  
 Uterus 64\*, 239, 294  
 Utriculus 32, 394
- Vagina 239, 294  
 Varanidae 197  
 Varanus griseus 197  
 Vas deferens 193, 239  
 Velum 19, 45  
 Vena 35  
 — abdominalis 153  
 — azygos 310, 400  
 — cardinalis 400  
 — cava anterior 154, 400  
 — — posterior 154, 400  
 — coccygea mesenterica 238  
 — cutanea magna 154  
 — epigastrica 238  
 — femoralis 292

Vena hemiazygos 310  
— lateralis 63  
— portae hepatis 400  
— — renalis 400  
— pulmonalis 154, 400  
— subscavina 400  
Ventriculus 35  
Vermis 233  
— cerebelli 393  
Vertebra 7, 8, 28, 56, 437  
Vertebrata 26, 41, 435\*  
Vesica urinaria 36, 155  
Vesicula seminalis 64\*, 293  
Vespertilionidae 319  
Vibrissae 282  
Vipera berus 199, 216  
— libetina 199, 217  
Viperidae 199

Viverra 324  
Viverridae 324  
Volantes 246  
Vomer 68, 145\*, 187  
Vulpes 326  
Vultur gryphus 253

Xenopus 166  
Xiphias 97  
Xiphosura 434\*

Zaglossus 314  
Zalembdalestes leschei 338\*  
Zoarces 77, 97, 126\*  
Zygomatium 285

# О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие к седьмому изданию . . . . .	5
<b>Общий очерк типа хордовых и низшие хордовые</b>	
Общая характеристика типа хордовых (Chordata) . . . . .	7
Систематика . . . . .	8
<b>Подтип I. Личиночнохордовые, или оболочники (Urochorda, или Tunicata)</b>	9
Характеристика . . . . .	9
Представитель личиночнохордовых — асцидия ( <i>Ascidia mentula</i> ) . . . . .	9
Систематический обзор оболочников . . . . .	13
К л а с с 1. Апендикулярии ( <i>Appendiculariae</i> ) . . . . .	13
К л а с с 2. Асцидии ( <i>Ascidiae</i> ) . . . . .	14
К л а с с 3. Сальпы ( <i>Salpae</i> ) . . . . .	14
Систематическое положение и происхождение оболочников . . . . .	16
<b>Подтип II. Бесчерепные (Acrania)</b>	16
Характеристика . . . . .	16
Представитель бесчерепных — ланцетник ( <i>Amphioxus lanceolatus</i> , <i>Branchiostoma lanceolatum</i> ) . . . . .	16
Систематический обзор бесчерепных . . . . .	23
Происхождение бесчерепных . . . . .	23
Систематическое положение типа хордовых в системе мира животных . . . . .	24
Представитель полухордовых — баланоглосс ( <i>Balanoglossus</i> ) . . . . .	25
Прочие полухордовые . . . . .	26
Сходство полухордовых с другими типами . . . . .	26
<b>Подтип III. Черепные (Craniata), или позвоночные (Vertebrata)</b>	26
Характеристика . . . . .	26
Общий очерк организации позвоночных . . . . .	27
Геологическая история позвоночных . . . . .	40
Систематический обзор позвоночных . . . . .	41
<b>Раздел бесчелюстные (Agnatha)</b>	
<b>Класс I. Круглоротые (Cyclostomata)</b> . . . . .	42
Характеристика . . . . .	42
Систематика . . . . .	42
Представитель круглоротых — речная минога ( <i>Lampetra fluviatilis</i> ) . . . . .	42
Систематический обзор круглоротых . . . . .	49
<b>Подкласс I. Миноги (Petromyzones)</b> . . . . .	49
<b>Подкласс II. Миксины (Moxini)</b> . . . . .	50
Происхождение круглоротых . . . . .	51
<b>Раздел челюстноротые (Gnathostomata)</b>	
<b>Надкласс рыбы (Pisces)</b> . . . . .	54
Характеристика . . . . .	54
Систематика . . . . .	54
Представитель хрящевых рыб — колючая акула катран ( <i>Squalus acanthias</i> ) . . . . .	56
Представитель костистых рыб — окунь ( <i>Perca fluviatilis</i> ) . . . . .	65
Общий очерк организации рыб . . . . .	77
Систематический обзор рыб . . . . .	85
<b>Класс I. Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)</b> . . . . .	85
<b>Подкласс I. Акуловые (Elasmobranchii), или пластиножаберные (Plagiostomi)</b>	86
Отряд акулы ( <i>Selachiiiformes</i> , или <i>Selachioidei</i> ) . . . . .	86
Отряд скаты ( <i>Rajiformes</i> , или <i>Batoidei</i> ) . . . . .	86

<b>Подкласс II. Химеры, или цельноголовые (Holocephali)</b> . . . . .	88
Отряд химеры (Chimaeriformes) . . . . .	88
<b>Класс 2. Костные рыбы (Osteichthyes)</b> . . . . .	88
<b>Подкласс III. Лучеперые (Actinopterygii)</b> . . . . .	89
Надотряд 1. Хрящевые ганоиды (Chondrostei)	89
Отряд осетровые (Acipenseriformes)	89
Надотряд 2. Костные ганоиды (Holostei)	90
Отряд панцирные щуки (Lepidosteiformes)	91
Отряд амины, или ильные рыбы (Amiiformes)	91
Надотряд 3. Костистые рыбы (Teleostei)	91
Отряд сельдеобразные (Clupeiformes), или мягкоперые (Malacopterygii)	92
Подотряд сельдевидные (Clupeoidei)	92
Подотряд лососевидные (Salmonoidei)	93
Отряд шукообразные (Esociformes)	93
Отряд карпообразные (Cypriniformes), или костнопузырные (Ostariophysii)	94
Подотряд карповидные (Cyprinoidei)	94
Подотряд сомовидные (Siluroidei)	95
Отряд угреобразные (Anguilliformes)	95
Отряд карпозубые (Cyprinodontiformes)	95
Отряд сарганообразные (Beloniformes)	96
Отряд трескообразные (Gadiformes)	96
Отряд окунеобразные (Perciformes)	96
Подотряд окуневидные (Percoidei)	96
Подотряд морские собачки (Blennioidei)	97
Подотряд лабиринтовые (Anabantoidei)	97
Подотряд скумбриевые (Scombroidei)	97
Подотряд тунцы (Thunnoidei)	97
Подотряд бычки (Gobioidei)	97
Подотряд костнощекки (Cottoidei)	98
Отряд рыбы-прилипалы (Echeneiformes)	98
Отряд камбалообразные (Pleuronectiformes)	98
Отряд колюшкообразные (Gasterosteiformes)	98
Отряд кефалеобразные (Mugiliformes)	99
Подотряд морские щуки (Sphyranoidei)	99
Подотряд кефалевидные (Mugiloidei)	99
Отряд ногоперые (Pediculati, или Lophiiformes)	99
Отряд сротночелюстные (Plectognathi, или Tetradontiformes)	99
<b>Подкласс IV. Многоперые (Brachiopterygii, или Polypteri)</b> . . . . .	100
Отряд многоперы (Polypteriformes)	100
<b>Подкласс V. Кистеперые (Crossopterygii)</b> . . . . .	101
Отряд целакантини (Coelacanthiformes)	101
<b>Подкласс VI. Двоякодышащие (Dipnoi)</b> . . . . .	102
Отряд однолегочные (Monopneumones)	103
Отряд двулегочные (Dipneumones)	104
Происхождение и эволюция рыб . . . . .	104
Экология рыб . . . . .	110
Экономическое значение рыб . . . . .	133
<b>Надкласс наземные позвоночные (Tetrapoda, или Quadrupeda)</b>	
<b>Класс 3. Земноводные, или амфибии (Amphibia)</b> . . . . .	142
Характеристика . . . . .	142
Систематика . . . . .	142
Представитель земноводных — лягушка травяная, или прудовая (Rana temporaria, или Rana esculenta) . . . . .	143
Систематический обзор земноводных . . . . .	159
Отряд хвостатые (Caudata, или Urodela)	161
Отряд безногие (Apoda, или Gymnophiona)	164
Отряд бесхвостые (Ecaudata, или Anura)	164
Происхождение и эволюция земноводных . . . . .	167
Экология земноводных . . . . .	171
Экономическое значение земноводных . . . . .	179
<b>Анамнии и амниоты</b> . . . . .	180
<b>Класс 4. Пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia)</b> . . . . .	183
Характеристика . . . . .	183
Систематика . . . . .	183
Представитель пресмыкающихся — прыткая ящерица (Lacerta agilis)	184
Систематический обзор современных пресмыкающихся . . . . .	195
Отряд клювоголовые (Rhynchocephalia)	195
Отряд чешуйчатые (Squamata)	196
Подотряд ящерицы (Lacertilia)	196

Подотряд змеи (Ophidia, или Serpentes)	197
Подотряд хамелеоны (Chameleontes)	199
Отряд крокодилы (Crocodylia)	199
Отряд черепахи (Chelonina)	201
Подотряд морские черепахи (Chelonidea)	203
Подотряд мягкокожистые черепахи (Trionyochoidea)	203
Подотряд скрытошейные черепахи (Cryptodira)	203
Подотряд бокошейные черепахи (Pleurodira)	205
Происхождение и эволюция пресмыкающихся	205
Экология пресмыкающихся	214
Экономическое значение пресмыкающихся	220
<b>Класс 5. Птицы (Aves)</b>	<b>223</b>
Характеристика	223
Систематика	224
Представитель птиц — сизый голубь ( <i>Columba livia</i> )	225
Взаимоотношение птиц и пресмыкающихся	242
Систематический обзор птиц	243
Надотряд 1. Бескилевые (Ratitae), или бегающие (Gradientes)	243
Отряд африканские страусы (Struthionos)	244
Отряд американские страусы (Rheae)	244
Отряд австралийские страусы, или казуары (Casuarii)	244
Отряд киви, или бескрылые (Apteryges)	244
Надотряд 2. Пингвины (Impennes), или плавающие (Natantes)	246
Надотряд 3. Килевые (Carinatae), или летающие (Volantes)	246
Отряд куриные (Galli)	246
Отряд голуби (Columbae)	248
Отряд рябки (Pterocletes)	248
Отряд пастушки (Ralli)	250
Отряд журавли (Grues)	250
Отряд дрофы (Otides)	250
Отряд кулики (Limicolae)	250
Отряд чайки (Lari)	250
Отряд чистики (Alcae)	251
Отряд поганки (Columbi)	251
Отряд гагары (Gaviae)	251
Отряд трубконосые (Tubinares)	251
Отряд пластинчатоклювые (Anseres)	251
Отряд веслоногие (Steganopodes)	252
Отряд голенастые (Gressores)	252
Отряд дневные хищники (Accipitres)	252
Отряд совы (Striges)	253
Отряд кукушки (Cuculi)	253
Отряд попугаи (Psittaci)	254
Отряд козодои (Caprimulgi)	254
Отряд ракши (Coracides)	254
Отряд удои (Upidae)	254
Отряд длиннокрылые (Macrochires)	254
Отряд дятловые (Picariae)	255
Отряд воробьиные (Passeres)	255
Происхождение и эволюция птиц	256
Экология птиц	257
Экономическое значение птиц	274
<b>Класс 4. Млекопитающие, или звери (Mammalia)</b>	<b>280</b>
Характеристика	280
Систематика	281
Представитель млекопитающих — кролик ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> )	282
Общий обзор организации млекопитающих	298
Систематический обзор млекопитающих	312
Подкласс I. Клоачные, или первозвери (Prototheria)	312
Подкласс II. Низшие звери (Metatheria)	314
Отряд сумчатые (Marsupialia)	314
Подотряд многорезцовые (Polyprotodontia)	315
Подотряд ценолестовые (Coenolestoida)	315
Подотряд двурезцовые (Diprotodontia)	315
Подкласс III. Высшие звери (Eutheria), или плацентарные (Placentalia)	316
Отряд насекомоядные (Insectivora)	316
Отряд шерстокрылые (Dermoptera)	317
Отряд рукокрылые, или летучие мыши (Chiroptera)	318
Подотряд плодоядные летучие мыши, или крыланы (Megachiroptera)	318

Подотряд настоящие летучие мыши (Microchiroptera)	318
Отряд неполнозубые (Edentata, или Xenarthra)	319
Отряд ящеры (Pholidota)	320
Отряд грызуны (Rodentia)	320
Подотряд белчицеобразные (Sciuromorpha)	321
Подотряд дикобразные (Hystricomorpha)	322
Подотряд мышеобразные (Myomorpha)	323
Отряд зайцеобразные (Lagomorpha)	323
Отряд хищные (Carnivora)	324
Отряд ластоногие (Pinnipedia)	326
Отряд китообразные (Cetacea)	327
Подотряд беззубые киты (Mystacoceti)	329
Подотряд зубатые киты (Odontoceti)	329
Отряд парнокопытные (Artiodactyla)	329
Подотряд нежвачные (Nonruminantia)	329
Подотряд мозолоногие (Tylopoda)	330
Подотряд жвачные (Ruminantia)	330
Отряд непарнокопытные (Perissodactyla)	331
Отряд даманы (Hygacoidea)	332
Отряд хоботные (Proboscidea)	332
Отряд сиреновые (Sirenia)	333
Отряд трубкозубые (Tubulidentata)	333
Отряд полуобезьяны, или лемуры (Prosimiae)	333
Отряд обезьяны (Simiae)	334
Подотряд широконосые обезьяны (Platyrrhini)	334
Подотряд узконосые обезьяны (Catarrhini)	334
Происхождение и эволюция млекопитающих	336
Экология млекопитающих	341
Экономическое значение млекопитающих	355
<b>Сравнительноанатомический обзор организации хордовых</b>	<b>375</b>
<b>Филогенез животного мира и его закономерности</b>	<b>405</b>
Исторический очерк родословных схем	405
Историческое направление в зоологии и методы его изучения	412
Разные типы соответствия органов	415
Палеонтологические ряды форм	418
Направления эволюционного развития	419
Способы филогенетических изменений органов	423
Эмбриология и эволюция	425
Управление индивидуальным развитием	429
Общие закономерности эволюции	431
Родословное древо мира животных	433
Литература	444
Предметный указатель	446

**Николай Алексеевич Бобринский,  
Борис Степанович Матвеев,  
Андрей Григорьевич Банников,  
Георгий Петрович Дементьев,  
Владимир Дмитриевич Лебедев,  
Александр Николаевич Формозов**

## **КУРС ЗООЛОГИИ**

**Том 2**

### **ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ**

**Редактор Л. П. Петровская**  
**Художественный редактор Э. А. Марков**  
**Технический редактор С. С. Горохова**  
**Корректор М. А. Якушева**

Т 09289. Сдано в набор 29/XI-65 г. Подписано к печати 2/III-66 г. Формат 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Объем 30,25 печ. л.+0,5 печ. л. цв. вкл. 43,05 усл. печ. л. 42,89 уч.-изд. л. Изд. № Е—10/64. Тираж 40 000 экз. Цена 1 р. 62 к. Зак. 889.

Тематический план издательства «Высшая школа» (вузы и техникумы) на 1966 г. Позиция № 173.

Москва, И—51, Неглинная ул., д. 29/14, издательство «Высшая школа».

Ярославский полиграфкомбинат Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР.  
Ярославль, ул. Свободы, 97.

## *ПРИЛОЖЕНИЯ*

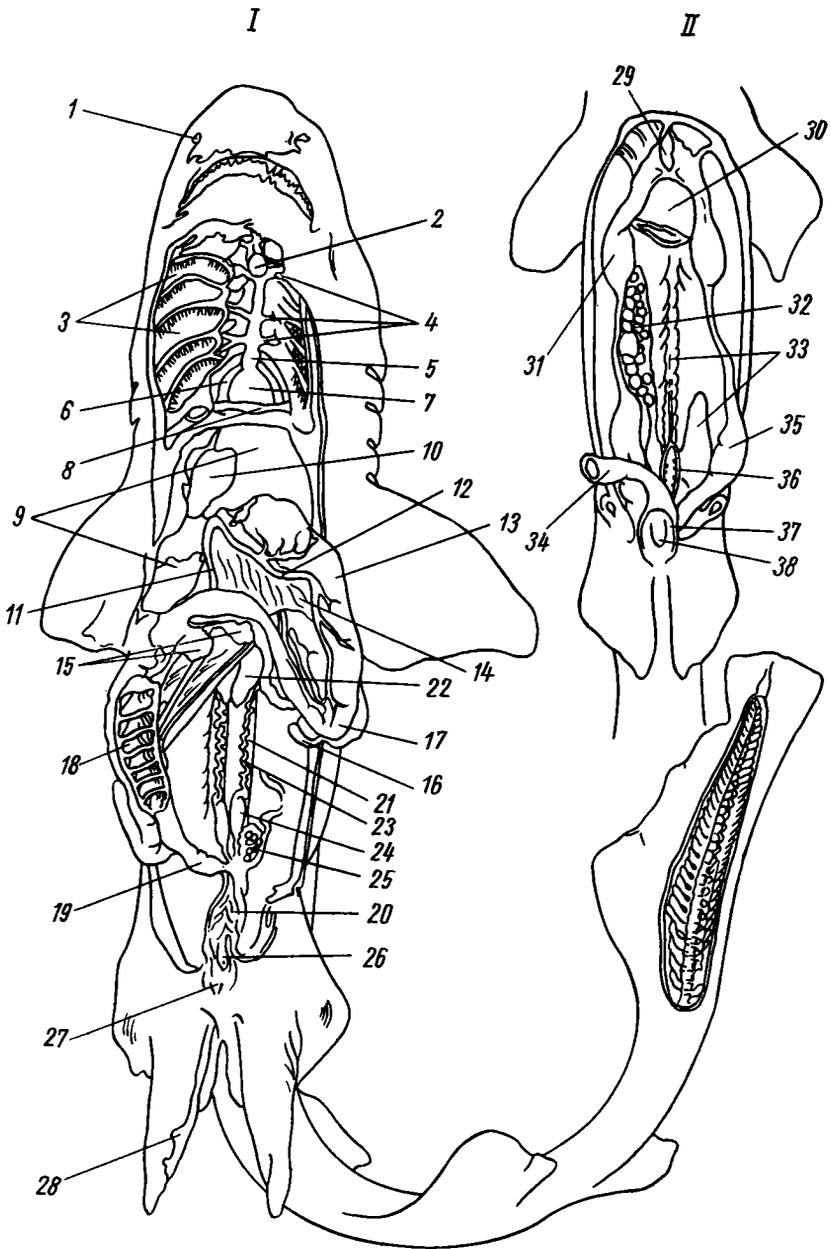


Таблица I. Вскрытая акула. I — самец; II — самка:

1 — ноздря, 2 — щитовидная железа, 3 — жабры, 4 — приносящие жаберные артерии, 5 — артериальный конус, 6 — предсердие, 7 — желудочек, 8 — венозная пазуха, 9 — печень, 10 — желчный пузырь, 11 — воротная вена печени, 12 — желудочная ветвь воротной вены, 13 — желудок, 14 — брыжейка, 15 — поджелудочная железа, 16 — селезенка, 17 — пилорическая часть желудка, 18 — вскрытая толстая кишка со спиральным клапаном, 19. 34 — прямая кишка, 20, 37. — вскрытая клоака, 21, 33 — почка, 22 — семенник, 23 — семяпровод, 24 — семенной пузырек, 25 — железа прямой кишки, 26 — мочеполовой сосочек, 27 — брюшная пора, 28 — копулятивный орган, 29 — воронка яйцевода, 30 — отрезок пищевода, 31 — яйцевод, 32 — яичник, 35 — матка, 36 — отверстия мочеточников, 38 — мочевой сосочек



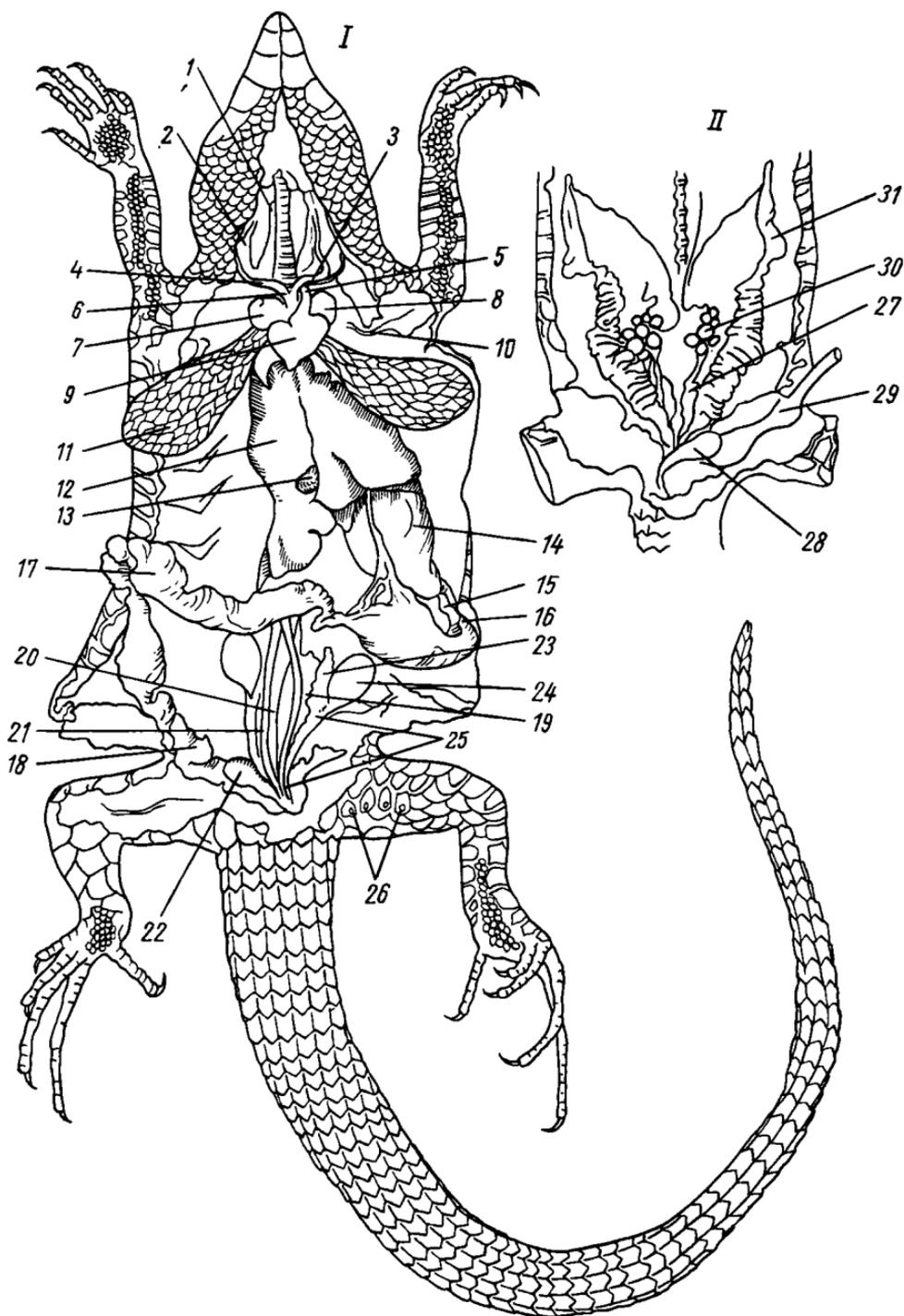


Таблица II. Вскрытая ящерица. I — самец; II — самка:

1 — внешняя яремная вена, 2 — внутренняя яремная вена, 3 — левая сонная артерия, 4 — правая сонная артерия, 5 — левая дуга аорты, 6 — правая дуга аорты, 7 — правое предсердие, 8 — левое предсердие; 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, 29 — прямая кишка, 19, 27 — почка, 20 — спинная аорта, 21 — выносящие вены почек, 22, 28 — мочевой пузырь, 23 — придаток семенника, 24 — семенник, 25 — семяпровод, 26 — бедренные поры, 30 — яичник, 31 — яйцепровод



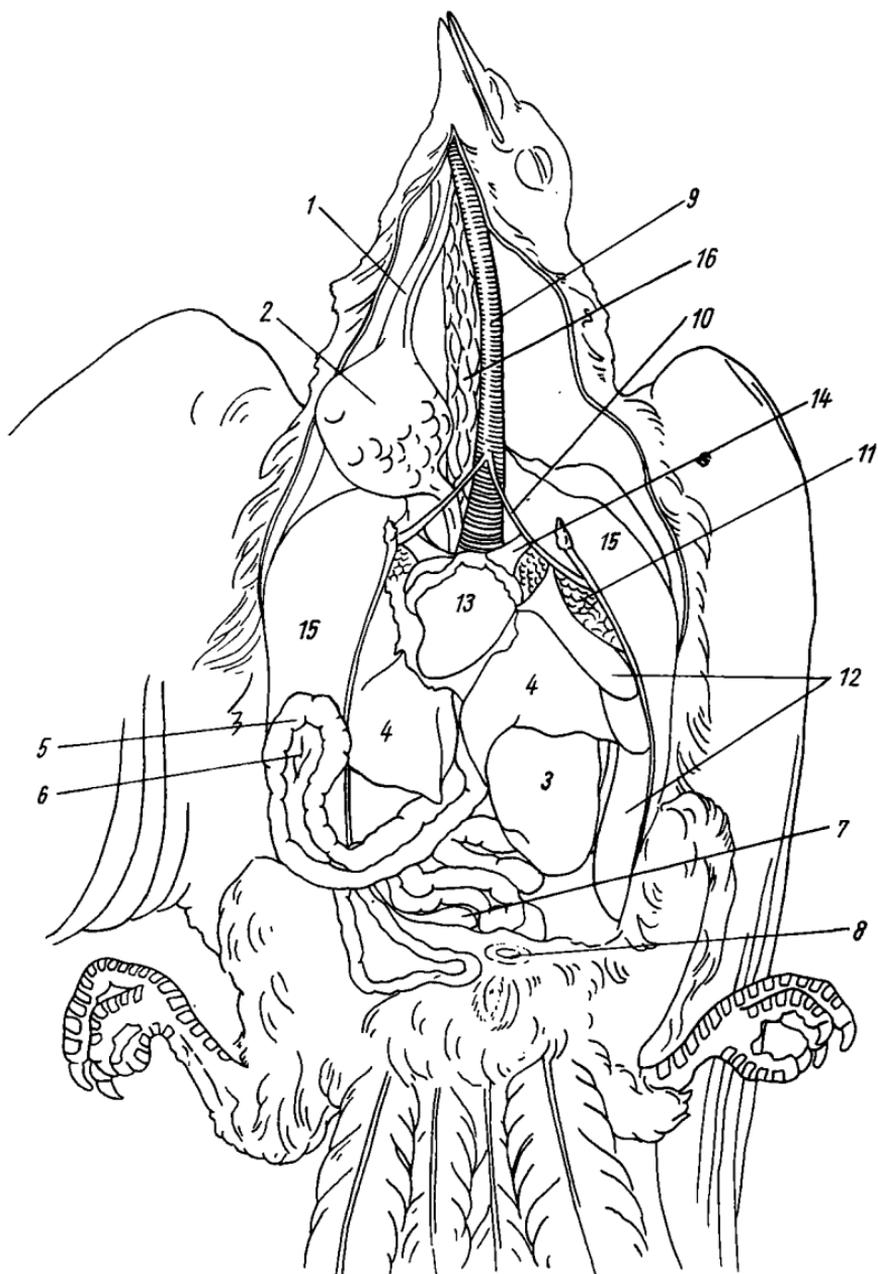
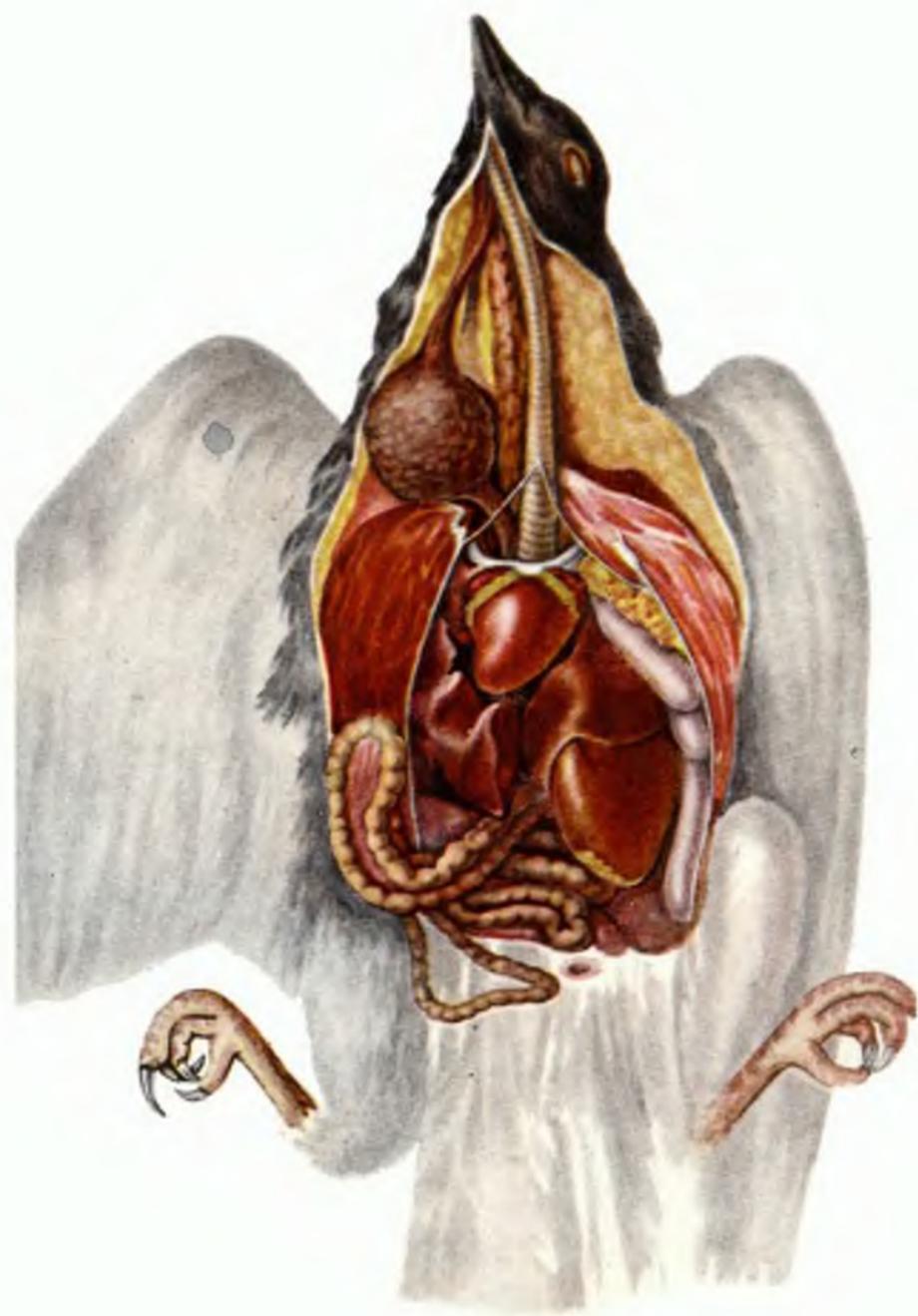


Таблица III. Вскрытый голубь:

1 — пищевод, 2 — зоб, 3 — мышечный желудок, 4 — пищевод, 5 — двенадцатиперстная кишка, 6 — поджелудочная железа, 7 — брюшная стенка тела (в разрезе), 8 — отверстие клоаки, 9 — трахея, 10 — мышцы нижней гортани, 11 — легкие, 12 — воздушные мешки, 13 — сердце, 14 — подключичная артерия, 15 — грудные мышцы (в разрезе), 16 — шейные мышцы



1 р. 62 к.



ВЫСШАЯ ШКОЛА • 196