

Е.К. Еськов  
А.В. Давыдов  
В.М. Кирьякулов  
Ю.И. Рожков  
С.А. Царёв

**БИОЛОГИЯ  
ОХОТНИЧЬИХ ВИДОВ  
ЗВЕРЕЙ**  
Парнокопытные



МОСКВА 2011

УДК 639.111(075.8)

ББК 47.1я73

Б63

**Е.К. Еськов, А.В. Давыдов, В.М. Кирьякулов,  
Ю.И. Рожков, С.А. Царёв**

**Б63 Биология охотничьих видов зверей. Парнокопытные. Руководство к полевым и лабораторно-практическим занятиям:** учеб. пособие для высш. учеб. заведений / под ред. проф. Е.К. Еськова. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. - 302 с.

В руководстве приведены общие сведения о происхождении и биологических особенностях наиболее важных охотничьих видов парнокопытных, обитающих на территории России. Рассмотрены принципы организации индивидуального поведения животных, их миграции, а также средства, используемые в системе пространственной ориентации и связи. Изложены методы наблюдений за животными в естественной среде обитания, их отлов и транспортировка. Приведены способы определения возраста и видовой принадлежности животных по следам их жизнедеятельности. Руководство, представляющее собой пособие по биологии, адресуется студентам, изучающим биологию, а также охотоведам, егерям и другим специалистам в области охотоведения.

Рецензенты:

д-р биол. наук, профессор *Б.В. Новиков*

(Российский государственный аграрный заочный университет);

канд. биол. наук, старший научный сотрудник *В.С. Лобачёв*

(Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова)

Фото на обложке *В.Г. Малеева* - канд. биол. наук, зам. председателя комитета ГД по природным ресурсам, природопользованию и экологии

ISBN 978-5-87317-752-3

© Коллектив авторов, 2011

© Товарищество научных изданий КМК, 2011

# СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
1. Краткая история и характеристика царства животных.....	4
1.1. Происхождение.....	4
1.2. Нетаксономическая дифференциация .....	7
1.2.1. Пойкило- и гомойосмотические животные.....	7
1.2.2. Пойкилотермные (холоднокровные) животные...	8
1.2.3. Гомойотермные (теплокровные) животные.....	9
1.3. Основные таксоны.....	12
1.3.1. Первично- и вторичноротые.....	12
1.3.2. Беспозвоночные.....	13
1.3.3. Позвоночные.....	15
1.3.4. Млекопитающие (звери) .....	17
1.3.5. Парнокопытные (парнопалые) .....	19
1.3.5.1. Происхождение.....	19
1.3.5.2. Систематика.....	21
Контрольные вопросы.....	27
2. Видовые признаки и биологические особенности парнокопытных.....	29
2.1. Лось ( <i>Alces alces</i> L.).....	29
2.2. Благородный олень ( <i>Cervus elaphus</i> L.).....	31
2.3. Пятнистый олень ( <i>Cervus nippon</i> L.).....	33
2.4. Косули ( <i>Capreolus capreolus</i> L., <i>Capreolus pygargus</i> Pall.).....	35
2.5. Северный олень ( <i>Rangifer tarandus</i> L.).....	37
2.6. Кабарга ( <i>Moschus moschiferus</i> L.).....	39
2.7. Кабан ( <i>Sus scrofa</i> L.).....	41
2.8. Сайгак ( <i>Saiga tatarica</i> L.).....	44
2.9. Серна ( <i>Rupicapra rupicapra</i> L.) .....	46
2.10. Кавказский каменный козел, или тур ( <i>Capra caucasica</i> Güld.).....	48
2.11. Сибирский горный козел, или тэк ( <i>Capra sibirica</i> Pall.)	52
2.12. Архар ( <i>Ovis ammon</i> L.).....	53
2.13. Снежный баран, или толсторог ( <i>Ovis nivicola</i> Eschsch.)	56
2.14. Зубр ( <i>Bison bonasus</i> L.).....	59
2.15. Овцебык ( <i>Ovibos moschatus</i> Z.).....	61
Контрольные вопросы.....	62

3. Организация индивидуального и группового поведения животных.....	66
3.1. Классификация адаптаций.....	67
3.2. Адаптации к абиотическим факторам.....	68
3.2.1. Термоадаптации .....	68
3.2.2. Биологические эффекты природных электромагнитных полей (ЭМП).....	69
3.2.3. Этолого-физиологические эффекты искусственных ЭМП.....	71
3.3. Биокommunikации.....	74
3.4. Биоориентация.....	75
3.4.1. Кинезы.....	76
3.4.2. Таксисы.....	77
3.4.3. Зрение и зрительная ориентация.....	77
3.4.4. Хеморецепция и хемоориентация.....	80
3.4.5. Биологические часы.....	86
3.5. Миграции и кочёвки.....	87
3.5.1. Общая характеристика миграций и кочёвок.....	87
3.5.2. Происхождение миграционных инстинктов и механизмы навигации мигрирующих животных.....	89
3.5.3. Миграции и кочёвки у парнокопытных.....	91
3.6. Адаптивная роль поведения.....	96
3.6.1. Физиологические механизмы приспособления организмов.....	96
3.6.2. Обучение у животных.....	99
Контрольные вопросы.....	103
4. Наблюдения за животными и мониторинг среды их обитания.....	105
4.1. Организация полевых наблюдений.....	105
4.2. Оценка состояния среды обитания животных.....	107
4.2.1. Фенологические наблюдения.....	107
4.2.2. Биоиндикаторы.....	109
4.2.3. Климатические показатели.....	110
4.2.4. Оформление результатов наблюдений.....	111
4.3. Периодические процессы в жизни животных.....	113
4.3.1. Гон.....	113
4.3.2. Отел.....	115
4.3.3. Линька.....	116
4.3.4. Сбрасывание рогов.....	116

4.3.5. Миграции и кочёвки.....	117
4.4. Питание животных.....	117
4.5. Следы жизнедеятельности животных.....	119
4.5.1. Отпечатки копыт.....	120
4.5.2. Следовые отличия.....	122
4.5.2.1. Лось.....	122
4.5.2.2. благородный олень.....	126
4.5.2.3. Пятнистый олень.....	130
4.5.2.4. Косуля.....	131
4.5.2.5. Северный олень.....	134
4.5.2.6. Кабарга.....	136
4.5.2.7. Кабан.....	137
4.5.2.8. Сайгак.....	139
4.5.2.9. Серна.....	140
4.5.2.10. Козлы (тур, тэк).....	141
4.5.2.11. Бараны (архар, толсторог).....	141
4.5.2.12. Зубр.....	142
4.5.2.13. Овцебык.....	143
4.6. Маркировочные метки животных.....	144
Контрольные вопросы.....	145
5. Возрастная и сезонная изменчивости.....	147
5.1. Общие требования к обследованию и коллекционированию животных.....	147
5.2. Морфометрия.....	148
5.3. Возрастные отличия по внешним признакам животных.....	151
5.3.1. Лось.....	152
5.3.2. благородный олень.....	155
5.3.3. Пятнистый олень.....	160
5.3.4. Косуля.....	160
5.3.5. Северный олень.....	161
5.3.6. Кабарга.....	161
5.3.7. Кабан.....	162
5.3.8. Сайгак.....	166
5.3.9. Серна.....	167
5.3.10. Кавказский каменный козел, или тур.....	167
5.3.11. Сибирский горный козел, или тэк.....	171
5.3.12. Архар.....	172
5.3.13. Снежный баран, или толсторог.....	173
5.4. Возрастная изменчивость зубной системы животных... ..	175

5.4.1.	Лось.....	179
5.4.2.	Благородный олень.....	181
5.4.3.	Пятнистый олень.....	183
5.4.4.	Косуля.....	183
5.4.5.	Северный олень.....	186
5.4.6.	Кабарга.....	190
5.4.7.	Кабан.....	190
5.4.8.	Сайгак.....	195
5.4.9.	Серна.....	196
5.4.10.	Кавказский каменный козел, или тур.....	197
5.4.11.	Сибирский горный козел, или тэк.....	198
5.4.12.	Архар.....	198
5.4.13.	Снежный баран, или толсторог.....	198
5.5.	Сезонные изменения у животных.....	198
5.5.1.	Рост и сбрасывание рогов.....	198
5.5.1.1.	Лось.....	198
5.5.1.2.	Благородный олень.....	199
5.5.1.3.	Пятнистый олень.....	199
5.5.1.4.	Косуля.....	199
5.5.1.5.	Северный олень.....	201
5.5.2.	Линька и окраска шерсти.....	202
5.5.2.1.	Лось.....	202
5.5.2.2.	Благородный олень.....	203
5.5.2.3.	Пятнистый олень.....	203
5.5.2.4.	Косуля.....	204
5.5.2.5.	Северный олень.....	204
5.5.2.6.	Кабарга.....	204
5.5.2.7.	Кабан.....	204
5.5.2.8.	Сайгак.....	205
5.5.2.9.	Серна.....	206
5.5.2.10.	Кавказский каменный козел, или тур....	206
5.5.2.11.	Сибирский горный козел, или тэк.....	207
5.5.2.12.	Архар.....	207
5.5.2.13.	Снежный баран, или толсторог.....	207
5.5.2.14.	Зубр.....	207
5.5.2.15.	Овцебык.....	207
	Контрольные вопросы.....	208
6.	Отлов, транспортировка и мечение животных.....	209
6.1.	Иммобилизация животных.....	209
6.1.1.	Фармакологические иммобилизаторы.....	209

6.1.2. Введение обездвигивающих препаратов диким животным.....	216
6.2. Отлов и транспортировка диких животных.....	218
6.2.1. Овцебык.....	218
6.2.2. Косуля.....	221
6.2.3. зубр и бизон.....	222
6.2.4. Северный олень.....	224
6.2.5. Лось.....	225
6.2.6. благородный олень.....	227
6.2.7. Пятнистый олень.....	229
6.2.8. Кабан.....	231
6.3. Мечение животных.....	238
Контрольные вопросы.....	241
Специальные термины и понятия.....	242
Литература.....	293

# 1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ЦАРСТВА ЖИВОТНЫХ

## 1.1. Происхождение

В системе органического мира животные (Animalia) представляют царство в надцарстве эукариот. Наземные животные берут начало от водных форм. Некоторые из них вернулись в водную среду. Исторически животные возникли после прокариот, водорослей и грибов 1-1,5 млрд. лет назад. Возраст их достоверных останков не превышает 0,8 млрд. лет. Останки многоклеточных (кишечнополостных, червей, организмов, близких к членистоногим) обнаружены в отложениях вендской системы (690-570 млн. лет). В начале кембрия (570-490 млн. лет назад) встречаются многие беспозвоночные с минерализованным наружным скелетом (трилобиты, брахиоподы, моллюски, археоциаты), а в конце этого периода – позвоночные (предки круглоротых), обладавшие наружным скелетом (рис. 1).

Освоение животными суши началось в силуре (445-400 млн. лет назад), что сопряжено с появлением наземной растительности. В позднем силуре появились первые представители скорпионов, а в конце девона (400-345 млн. лет назад) – первые позвоночные, которые были представлены архаичными земноводными. В карбоне (345-280 млн. лет назад) среди беспозвоночных на суше доминировали насекомые, среди позвоночных – примитивные пресмыкающиеся и земноводные. Доминирование пресмыкающихся приходится на мезозойскую эру (230-66 млн. лет назад), в середине первого периода которого (в триасе) появились, а затем заняли господствующее положение динозавры.

Динозавры (Dinosauria) доминировали в наземных биоценозах юрского периода, представляя самую многочисленную группу пресмыкающихся (подкласс – архазавры). Они вымерли в конце мелового периода (около 65 млн. лет назад). Первично все динозавры были наземными хищниками. Позже (в конце триаса) от них отделились прозауроподы (предполагается, что они были всеядными), давшие начало растительноядным зауроподам. Они перешли к обитанию в водной среде. В триасе появились гетеродонтозавры. Предполагается, что они дали начало растительноядным птицетазовым. На протяжении среднего и позднего мезозоя проис-



ходила интенсивная смена видов, родов, семейств и подотрядов динозавров.

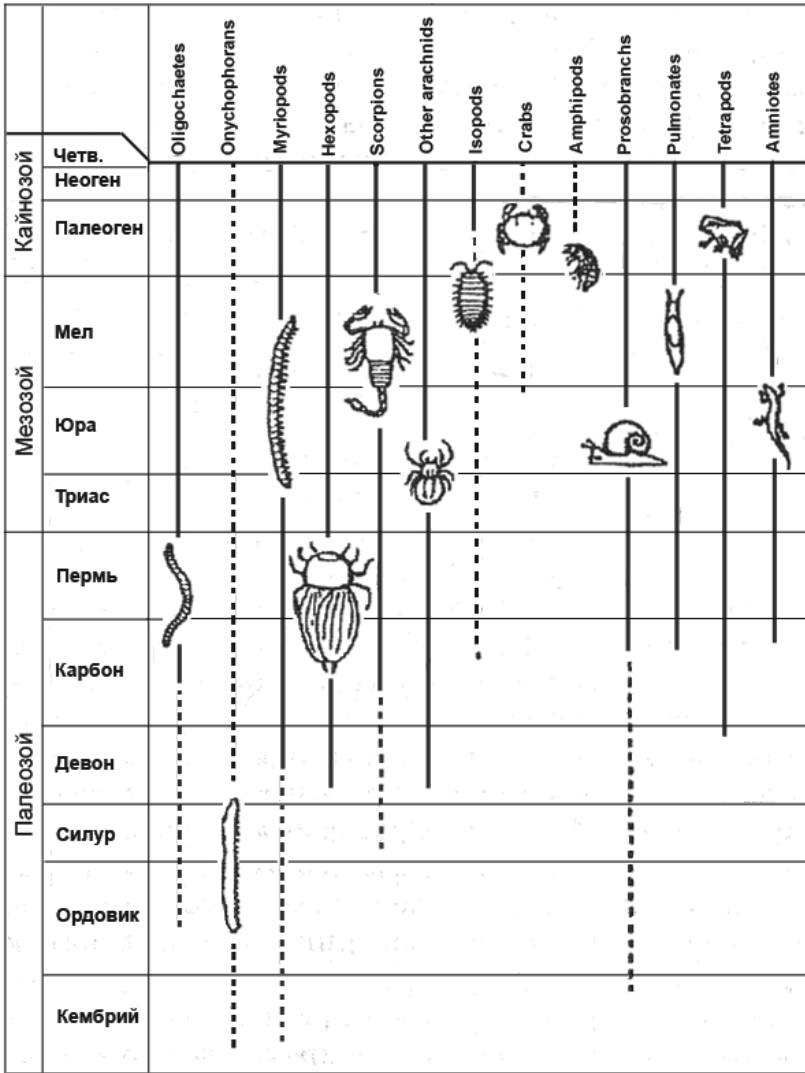


Рис. 1. Последовательность освоения суши животными; пунктирными линиями отмечены находки в морских, сплошными – в континентальных отложениях (по: М.С. Гордон и Э.С. Олсон, 1995)

Они имели широкое распространение – от арктических областей до антарктических, и характеризовались большим разнообразием по размерам (от 30-40 см до 30-35 м), способам передвижения (на 4-х или 2-х конечностях), образу жизни (водные, сухопутные) и организации поведения (малоподвижные и активно преследовавшие добычу).

По некоторым сведениям (по данным анализа аминокислотного состава коллагена из костей), среди динозавров могли быть теплокровные животные. Динозавры размножались, откладывая яйца. Вымирание динозавров связано с неблагоприятными для них изменениями среды обитания (смена климата, нарушение баланса в составе флоры и фауны). На этот период мезозойской эры приходятся значительные преобразования земной коры. Исчезновению динозавров в конце мелового периода сопутствовало широкое распространение млекопитающих и птиц. Их древние представители были современниками динозавров.

В конце триаса (160-170 млн. лет назад) появились млекопитающие, а в конце юры (130 млн. лет назад) – птицы. Вымирание многих групп морских беспозвоночных, морских и наземных пресмыкающихся произошло в конце мела.

В настоящее время известно около 1,5 млн. видов животных. По сведениям Р.М. Мау (1988), их более 3 млн. (табл. 1).

Животные относятся к гетеротрофам. Для них характерен относительно активный метаболизм, с чем связан ограниченный рост тела и приобретение в процессе эволюции различных органов, обеспечивающих локомоторные, пищеварительные, дыхательные, выделительные, воспроизводительные, сенсорные и другие функции. Клетки животных, в отличие от клеток растений, не имеют твердой клеточной оболочки, хотя растения и животные во многом имеют лишь относительные различия. Так, простейшие не имеют мышечной и нервной систем, а губки, мшанки и коралловые полипы ведут неподвижный образ жизни. Ряд организмов (эвглена, вольвокс и др.) по типу питания и передвижения ближе к животным, а по способности к фотосинтезу – к растениям.

Соответственно уровням сложности животных делят на одно- и многоклеточных. У примитивных двухслойных многоклеточных (губок, радиальных) развитие частей тела обеспечивается производными двух зародышевых листков (см. эктодерма и энтодерма).

Производные третьего зародышевого листка (мезодермы) – мускулатура и соединительная ткань, получили развитие у более

высокоорганизованных животных, которых принято делить на первичноротых (кольчатые черви, моллюски, членистоногие) и вторичноротых (иглокожие и хордовые).

1. Численность видов в различных типах животного царства (по: R.M. May, 1988)

Типы и классы	Количество видов
Простейшие (Protozoa)	260 000
Губки (Porifera)	10 000
Кишечнополостные (Coelenterata)	10 000
Иглокожие (Echinodermata)	6 000
Нематоды (Nematoda)	1 000 000
Аннелиды (Annelida)	15 000
Плеченогие (Brachiopoda)	350
Мшанки (Bryozoa)	4000
Энтропектры (Entoprocta)	150
Моллюски (Mollusca)	1 000 000
Членистоногие (Arthropoda):	
Ракообразные (Crustacea)	39 000
Арахниды (Arachnida)	63 000
Насекомые (Insecta)	1 000 000
Хордовые (Chordata):	
Рыбы (Pisces)	19 000
Амфибии (Amphibia)	2 800
Рептилии (Reptilia)	6 000
Птицы (Aves)	9 000
Млекопитающие (Mammalia)	4 500

## 1.2. Нетаксономическая дифференциация

### 1.2.1. Пойкило- и гомойосмотические животные

К пойкилоосмотическим относятся водные, преимущественно морские организмы, не отличающиеся по концентрации осмотически активных веществ в жидкостях внутренней среды и клетках от окружающей воды. Различают стено- и эвригалинных пойкилоосмотических животных. Первые из них не выдерживают существенных изменений солёности в среде обитания (некоторые головоногие моллюски, иглокожие и др.), у вторых возможны значи-

тельные изменения осмотического давления. Оно может меняться в соответствии с изменениями солености воды (многощетинковые черви, мидии).

Наличие пойкилоосмотических адаптаций позволяет животным заселять литоральные зоны и эстуарии, подвергающиеся колебаниям солености. На этой основе получили развитие пресноводные формы, давшие начало наземным животным.

К гомойосмотическим относятся животные, способные сохранять относительное постоянство концентрации осмотически активных веществ в клетках и во внеклеточных жидкостях на уровнях, отличающихся от осмотического давления во внешней среде. Такой способностью обладают все пресноводные, земноводные и морские позвоночные животные за исключением миксин (*Mixini-formes*). У пресноводных беспозвоночных более высокое осмотическое давление по отношению к ее давлению во внешней среде поддерживается средствами, обеспечивающими удаление из организма избыточной воды. Морские костистые рыбы приспособились снижать осмотическое давление, ограничивая выделение воды и удаляя через жабры избыток ионов натрия и хлора. У пресноводных костистых рыб получили развитие физиологические механизмы, обеспечивающие выделение гипоосмотической мочи и поглощение специализированными жаберными клетками ионов натрия и хлора из окружающей среды. Этим достигается поддержание относительно высокого осмотического давления в тканевых жидкостях и крови пресноводных рыб.

### **1.2.2. Пойкилотермные (холоднокровные) животные**

К ним относятся животные с непостоянной температурой тела, изменяющейся в зависимости от внешней температуры. В группу холоднокровных входят все беспозвоночные, а из позвоночных – пресмыкающиеся, земноводные и рыбы. Температура их тела в покое обычно несущественно превышает окружающую температуру (от долей градуса до  $2-3^{\circ}\text{C}$ ). Но под влиянием мышечной активности и/или поглощения солнечного тепла животные могут разогреваться. У пчел, летающих при  $8-23^{\circ}\text{C}$ , температура грудного отдела составляет  $31-32^{\circ}\text{C}$ , при  $30^{\circ}\text{C}$  –  $42^{\circ}\text{C}$ , при  $35^{\circ}\text{C}$  –  $44^{\circ}\text{C}$  и при  $40^{\circ}\text{C}$  –  $46^{\circ}\text{C}$ .

Повышение или понижение температуры за некоторое пороговое значение у пойкилотермных животных стимулирует оцепенение. Этим достигается экономия энергии в экологической ситуации, неблагоприятной для активной жизни. Но оцепеневшие жи-

вотные становятся беззащитными (легкой добычей) для хищников. Обладание пойкилотермностью сопряжено со слабым развитием нервной системы (особенно ее центральных отделов), относительно низким уровнем метаболизма (у пойкилотермных он в 20-30 раз ниже, чем у гомойотермных), отсутствием замкнутой системы кровообращения или несовершенством ее регуляции.

### **1.2.3. Гомойотермные (теплокровные) животные**

Для теплокровных организмов характерно поддержание внутренней температуры тела на относительно постоянном уровне. У многих видов температура внутренних областей тела (мозга и внутренних органов) находится на уровне, близком к 38° С. При этом не существует теплокровных животных с температурой тела 10, 20 или 50° С. У многих млекопитающих (от мыши до кита) средняя температура внутренних областей тела составляет 37,8±0,4° С. У однопроходных (ехидны, утконоса) внутренняя температура составляет около 30°, у сумчатых – от 34 до 36° С. Высокой внутренней температурой тела (от 39 до 42° С) отличаются птицы.

Температура тела гомойотермных животных подвержена сезонной и суточной изменчивости, варьируя в пределах от сотых долей градуса до градуса и выше. При полном видимом покое и постоянной внешней температуре колебания температуры в мозге у кошек и собак достигают 0,5° С. У человека в подобных условиях колебания температуры барабанной перепонки составляет несколько сотых градуса. Период колебаний варьирует в пределах 15-40 мин. У животных небольшого размера, например мыши, колебания температуры мозга в период дневной активности достигают 1° С (К.П. Иванов, 1984).

Верхняя и нижняя границы летальных температур существенно отличаются от температуры внутренних органов. Как правило, температура наиболее термостабильных внутренних областей приближается к летальной для организма, лишь на несколько градусов отличаясь от нее (табл. 2). Понижение температуры тела менее опасно для гомойотермных животных.

Существенно понижается температура внутренних частей тела животных во время спячки. У хомячка ректальная температура превосходит внешнюю менее, чем на 0,5° С при 3-5° С. У суслика в период спячки при 5,5° С температура мозга превышает ее внешнее значение на 2,3-2,5° С, при 2° С – на 4° С. Предельная температура охлаждения животного стимулирует его пробуждение (если этого не происходит, то животное погибает). Хомяк, лесной сурок

и соня пробуждаются при охлаждении до 0° С. В отличие от этого, пойкилотермные животные не активизируются в процессе охлаждения. Насекомые обычно погибают в результате кристаллизации жидких фракций тела.

## 2. Связь между летальными значениями внешней температуры и максимальным разогревом тела (по: К.П. Иванов, 1984)

Вид животного	Температура (° С)	
	окружающая	ректальная
Мышь	37,2	43,3
Морская свинка	43,9	42,8
Кролик	41,7	43,4
Кошка	56,0	43,6
Собака	56,0	41,7
Медведь закавказский	40,0	42,8
Шакал	41,0	42,2
Гамадрил	40,0	44,0
Макака	42,0	43,8
Человек	59,4	43,0

Охлаждение гомойотермного животного переводит терморегуляцию на низкий уровень, обеспечивающий экономию энергоресурсов. Но, несмотря на низкую интенсивность метаболизма в период спячки, масса тела животного и запасы жира у него уменьшаются. Например, у самок бурого кожана за 180 дней спячки масса тела уменьшается в среднем с 20,5 до 13,7 г, а запасы жира – с 28 до 10% (Bartholomew et al., 1957).

Механизм терморегуляции основан на взаимодействии физических и биохимических процессов. Физическая терморегуляция включает изменения теплопроводности покровных тканей, что достигается, например, регуляцией кровотока кожи, позицией шерсти и перьев (пилоэрекция), а также испарением воды с поверхности тела или ротовой полости. У наземных животных высокая термоизоляция обеспечивается мехом. Благодаря меху, песец выдерживает понижение температуры до -80° С без изменения температуры тела и видимой дрожи. Поверхности тела со слабой термоизоляцией (ноги, брюшная полость, морда) арктические наземные животные защищают от переохлаждения в состоянии покоя, принимая своеобразную позу, сворачиваясь клубком. У водных млекопитающих

термоизоляционную функцию выполняет преимущественно подкожный жир. Защита от перегрева у них обеспечивается включением кожного кровотока, обеспечивающего перенос тепла, минуя слой подкожного жира.

Увеличение кровотока при угрозе перегрева может стимулировать потоотделение. Это увеличивает охлаждение за счет испарения, эффективность которого составляет 2400 кДж/л. Наземные хищники, не обладая средствами потоотделения, при перегреве пользуются тепловой одышкой (полипноэ). Она выражается в виде учащенного, но очень поверхностного дыхания. Этим достигается увеличение испарения воды с поверхности верхних дыхательных путей, полости рта и языка. Тепловая одышка известна также у некоторых пойкилотермных животных, например, у ящериц.

Реактивное повышение температуры тела в ответ на его охлаждение достигается с помощью резкого (в 3-5 раз) увеличения теплообразования. Этому способствует терморегуляторная активизация мышц (сократительный термогенез) и интенсификация специализированных источников теплоты (несократительный термогенез). Сократительный термогенез представлен терморегуляторным тонусом и дрожью. Терморегуляторный тонус протекает в форме сокращений мышц шеи, туловища и конечностей. У человека, кошки, кролика и голубя эти сокращения следуют с частотой от 4 до 16 Гц. У мелких животных она выше. Холодовая дрожь начинается, когда понижается внутренняя температура тела. Для этого процесса характерна залповая активность, происходящая на фоне терморегуляторного тонуса. В результате высвобождается большое количество теплоты.

Несократительный термогенез основан на использовании так называемой бурой жировой ткани. Ее окраска связана с наличием большого количества железосодержащих пигментов (цитохромов). В отличие от белого жира, в каждой клетке которого содержится одна большая жировая капля, в бурой жировой ткани она разбита на несколько капель и содержит больше митохондрий. Такой структурой жировой ткани обеспечивается высокая скорость окисления жирных кислот. Она выше, чем в белом жире примерно в 20 раз. Теплота образуется в результате свободного окисления (без синтеза и распада АТФ).

Гомойотермия относится к крупнейшему преобразованию позвоночных животных, получившему развитие на поздних этапах их эволюции. Гомойотермия отличается от пойкилотермии более

высоким уровнем энергетического обмена. Так, у кролика при температуре тела  $37^{\circ}\text{C}$  и полном видимом покое уровень теплопродукции в среднем равняется  $1,9 \text{ ккал}\cdot\text{ч}^{-1}\cdot\text{кг}^{-1}$ , а у гремучей змеи такой же массы при указанной температуре тела –  $0,3 \text{ ккал}\cdot\text{ч}^{-1}\cdot\text{кг}^{-1}$ . Характер этих различий сохраняется при равном понижении температуры тела у этих животных.

Эволюционная причина поддержания относительно высокой температуры тела и приближения ее к летальным значениям у гомойотермных животных, по-видимому, обусловлена компромиссом между разными направлениями естественных отборов. Одно из них, очевидно, благоприятствовало поддержанию температуры тела на уровне, обеспечивающем максимальную интенсивность метаболизма. Другое направление способствовало развитию средств, ограничивающих разогрев тела на уровне, который не приводит к деградации наиболее важных белков. Повышение варибельности температуры с уменьшением массы тела животного, вероятно, сопряжено с усложнением процесса терморегуляции. Доминирующей причиной этого могло служить увеличение тепловых потерь в связи с относительным (на единицу массы) увеличением поверхности. Соответственно этому требуется увеличение энергетических затрат.

### **1.3. Основные таксоны**

#### **1.3.1. Первично- и вторичноротые**

Первичноротые (Protostomia) представлены группой беспозвоночных двусторонне-симметричных животных, включающей плоских (Plathelminthes), первичнополостных (Nemathelminthes) и кольчатых (Annelides) червей, немертин (Nemertini), моллюсков (Mollusca) и членистоногих (Arthropoda). Они характеризуются тем, что ротовое отверстие образуется на месте первичного рта (бластомера) или его передней части, а анальное отверстие прорывается заново на дистальной части тела, передняя и задняя кишки развиваются путем выпячивания эктодермы (рис. 2).

Вторичноротые (Deuterostomia) представлены совокупностью животных трех типов – полухордовых, иглокожих и хордовых. Особенность их в том, что в период зародышевого развития ротовое отверстие образуется заново, независимо от первичного рта (бластопора). Он обычно преобразуется в анальное отверстие. Общий предок вторичноротых, по-видимому, вёл донный образ жизни, ползая на брюшной стороне тела с помощью ресничной полос-



ти. В последствии могло происходить обособление заднего отдела тела, пользуясь которым предки вторичноротых могли зарываться в верхние слои грунта.

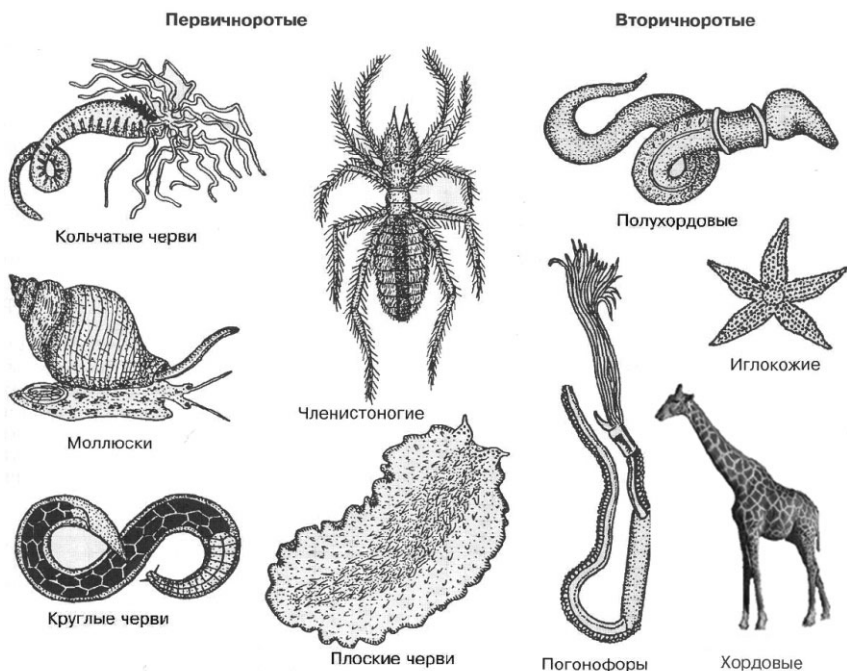


Рис. 2. Представители основных групп первичноротых и вторичноротых (по: В.В. Малахов, 1999).

В отношении происхождения вторичноротых высказываются разные предположения. В частности, по одним гипотезам первично- и вторичноротые произошли независимо от настоящих многоклеточных (лучистых и радиально-симметричных), по другим – обе эти группы имели общих предков среди сколецид – низших червей.

### 1.3.2. Беспозвоночные

К ним относится многочисленная группа животных (Invertebrata), не имеющих позвоночника. Деление животных на беспозвоночных и позвоночных было введено Ж. Б. Ламарком (1801). Объём и таксономический ранг многих групп беспозвоночных не установлены. Выделяют от 16-ти до 23-х и более типов беспозвоночных. К ним

относят типы простейших, губок, кишечнополостных, иглокожих, моллюсков, членистоногих, кольчатых и несколько типов низших червей (сколелид). В состав беспозвоночных входит более 1 млн. видов животных (по некоторым сведениям, более 2 млн.), что существенно превышает видовое представительство хордовых (около 45 тыс., в их числе 38 тыс. позвоночных). Среди беспозвоночных наиболее многочисленны насекомые (известно около 1 млн. их видов; предполагается, что истинное их число находится в пределах 1,5-2 млн.). Представительство видов других групп оценивается следующими числами (в тысячах): моллюски - около 107, членистоногие (исключая насекомых) - 79, простейшие - 25, низшие черви - 20, кишечнополостные - 9, губки - 5. Очевидно в природе их намного больше, на что указывает ежегодное выявление нескольких тысяч ранее неизвестных видов беспозвоночных.

Беспозвоночные имеют повсеместное распространение (в соленых и пресных водах, на суше, в почве, многие виды паразитируют на растениях и животных). Точное время появления беспозвоночных не установлено. Но известно, что простейшие существовали в докембрии (1,5-2 млрд. лет назад). Примерно 1 млрд. лет назад, вероятно от колониальных простейших, произошли многоклеточные, давшие позднее беспозвоночных. Уже в отложениях кембрия обнаруживаются представители многих типов беспозвоночных. В их развитии существенную роль сыграл переход от радиальной (кишечнополостные) к двусторонней (билатеральной) симметрии, которая характерна для эволюционно более продвинутых форм. Среди них высшие беспозвоночные приобрели вторичную полость тела (целом). Предполагается, что от целомических беспозвоночных получили развитие первые хордовые.

Благодаря высокой численности и многообразию жизненных форм, беспозвоночные освоили все биотопы Земли. Им принадлежит важная роль в круговороте веществ и энергии в биосфере. Они входят в состав множества трофических цепей и связей, с ними связана геологическая история Земли. Твердые останки беспозвоночных, живших в прежние геологические эпохи, вошли в состав различных осадочных пород. Например, известняки почти целиком состоят из скелетов фораминифер, кораллов, мшанок, моллюсков и др.

### 1.3.3. Позвоночные

По числу видов (от 40 до 45 тыс.) они значительно уступают беспозвоночным (табл. 3).

#### 3. Численность описанных видов в разных таксономических подразделениях позвоночных (по: R.M. May, 1988)

Таксон	Численность, тыс.	Таксон	Численность, тыс.
Pisces	19	Pholidota	0,007
Amphibia	2,8	Lagomorpha	0,058
Reptilia	6	Rodentia	1,702
Aves	9	Cetacea	0,076
Mammalia	4,5	Carnivore	0,231
Monotremata	0,003	Tubulidentata	0,001
Marsupialia	0,266	Proboacidea	0,002
Insectivore	0,345	Hyracoidean	0,011
Dermoptera	0,002	Sirenia	0,004
Chiroptera	0,951	Perissodactyla	0,016
Primates	0,181	Artiodactyla	0,187
Edentata	0,029	Pinnipedia	0,033

Позвоночные берут начало от низших хордовых, подобных современным оболочникам и бесчерепным. Первые этапы эволюции позвоночных проходили в пресных водах. Эволюционные преобразования выражались в замене хорды (первичного осевого скелета) позвончиком, состоявшим из подвижно сочлененных хрящевых (как у бесчелюстных и ряда рыб) или костных позвонков. Так образовалась прочная опора для мускулатуры, прогрессивное развитие которой продолжалось с выходом на сушу. Параллельно развивались пищеварительная система, мощное мускульное сердце, изменялись органы дыхания и выделения, совершенствовалась нервная система и органы чувств, усложнялось поведение. Позвоночные различаются по способам размножения. Низшие, как правило, яйцекладущие; у многих рыб отмечается гермафродитизм; высшие – раздельнополые. Живорождение встречается во всех группах, кроме круглоротых и птиц. У млекопитающих это основная форма размножения. Основные группы позвоночных приведены в таблице 4.

Позвоночные появились в ордовике (около 450 млн. лет назад).

Их останки обнаружены в пресных водоемах этого периода.

#### 4. Основные группы позвоночных животных

Группа животных	Характерные признаки
Бесчелюстные	Не имеют настоящих челюстей и парных плавников. Имеют непарные спинные и хвостовые плавники (миксины и миноги).
Хрящевые рыбы	Имеют хрящевой скелет, разделённые жаберные отверстия и обычно асимметричный хвостовой плавник (акулы, скаты и др.).
Костные рыбы	Морские и пресноводные формы с костным скелетом, жаберные щели покрыты одной общей жаберной крышкой. Хвостовой плавник обычно симметричный, многие имеют плавательный пузырь (сельдь, форель, осётр, морской конёк, угорь и др.).
Амфибии	Четырёхногие животные без чешуи с лёгочным и кожным дыханием, откладывают яйца, не имеющие скорлупы (тритоны, саламандры, лягушки, жабы и др.).
Рептилии	Кожа покрыта чешуёй, откладывают яйца, защищённые скорлупой (змеи, ящерицы, черепахи, крокодилы и др.).
Птицы	Гомойотермные животные с относительно высокой температурой тела, покрыты перьями, передние конечности обычно представлены крыльями (воробьи, страусы, чайки и др.).
Млекопитающие	Гомойотермные животные, выкармливающие детёнышей молоком, которое продуцируется молочными железами, многие имеют волосяной покров. Головной мозг крупный, его полушария имеют "новую кору" (неокортекс), чем обеспечиваются сложные формы поведения.

Обладая высокой активностью, позвоночные расселились в разных водоемах (в т.ч. в соленых) и успешно конкурировали с их обитателями - ракообразными, головоногими моллюсками и др. Вероятно, обитание в водоемах с дефицитом кислорода, наряду со многими другими факторами, способствовало развитию приспо-

соблений, необходимых для выхода на сушу. Это произошло, по-видимому, в верхнем девоне. Первыми из позвоночных, освоивших сушу, были, вероятно, ихтиостеги, произошедшие от кистеперых рыб.

#### **1.3.4. Млекопитающие (звери)**

Класс млекопитающих (Mammalia) выделяется среди позвоночных наиболее высокой организацией. Их происхождение связывают с мезозойскими звероподобными пресмыкающимися – цинодонтами. От них получили развитие многобугорчатые, вымершие в конце мела, и однопроходные, дожившие до настоящего времени. Млекопитающие появились в триасе (160-170 млн. лет назад). От верхнего триаса к юре количество их отрядов возросло с трех до пяти, объединяющих 11 семейств. Эти группы, за исключением многобугорчатых, доживших до эоцена, вымерли в среднем мелу. В раннем мелу уже существовали сумчатые и появились первые плацентарные. В палеоцене плацентарные, представленные древними копытными, хищными, зайцеобразными, грызунами и летучими мышами, достигли превосходства над сумчатыми (рис. 3).

Настоящие звери (Theria), давшие начало сумчатым и плацентарным, вероятно, произошли от пантотерий (трехбугорчатых), известных с нижней юры. Звери бурно развивались в палеоцене и достигли максимального расцвета в олигоцене. От юры к олигоцену количество их семейств возросло с 64 до 140, но к плейстоцену сократилось до 119. В современной фауне известно 95 семейств, по разным сведениям, объединяющих от 3700 до 4237 видов.

В филогенезе млекопитающих выделялись и приобрели самостоятельность две большие группы. Одна из них, берущая начало от однобугорчатых, никогда не отличалась бурным развитием, представлена только однопроходными (утконос, ехидна и проехидна). Другая ветвь, уходящая корнями к трехбугорчатым, включает в себя всех остальных млекопитающих, среди которых и сумчатые, и плацентарные.

По современной систематике, класс млекопитающих разделяется на два подкласса:

1) подкласс первозвери (Prototheria), включающий отряд однопроходных (Monothemata);

2) подкласс настоящие звери (Theria) распадается на два инфракласса – низших (Metatheria) и высших зверей (Eutheria). В первый инфракласс входит всего один отряд – сумчатые (Marsupialia), во второй – 17 современных и 14 вымерших отрядов.



### 1.3.5. Парнокопытные (парнопалые)

#### 1.3.5.1. Происхождение

В классе млекопитающих отряд парнокопытных (*Artiodactyla*) представляет одно из динамично развивающихся направлений эволюции плацентарных (*Eutheria*). Эволюция парнокопытных сопряжена с эволюцией растительного покрова Земли, изменением очертаний материков, климата и ландшафтов, происходивших в конце мезозоя и последующие эпохи кайнозоя. Отряд парнокопытных традиционно признавался монофилетическим. Однако это не получило подтверждения по результатам молекулярно-генетических исследований. По мнению большинства систематиков, отряд парнокопытных включает 2-3 подотряда, 8-9 современных и примерно 30 ископаемых семейств (Павлинов, 2003). Современные парнокопытные объединяют около 85 родов и от 150 до 200 видов.

По современным палеонтологическим и цитогенетическим сведениям, адаптивная радиация древнейших плацентарных произошла около 100 млн. лет назад (Shimamura et al., 1997). Парнопалым, вероятно, предшествовало появление трех гипотетических (их костные останки не обнаружены) базальных подотрядов *Tylopoda*, *Suiformes* и *Ruminantia*. В ископаемой летописи парнопалые известны с эоцена (рис. 4). Они были представлены небольшими (не крупнее кроликов) животными. Естественный отбор благоприятствовал развитию у них приспособлений к питанию растительной пищей, совершенствованию локомоций, обеспечивающих снижение энергозатрат на бег. Сопряженные с этим морфо-физиологические преобразования достигли наибольшего совершенства у высших жвачных – *Resora*.

Развитие *Resora* происходило в направлении приспособления к усилению континентальности и аридности климата, что в начале олигоцена привело к дифференциации базальной группы и появлению древнейших представителей современных семейств оленей (*Cervidae*) и полорогих (*Bovidae*). В процессе своего развития они замещали более древних представителей группы *Suiformes*. Этому сопутствовало увеличение сходства европейских и азиатских фаун в средних широтах.

Предполагается, что отряд парнокопытных имеет азиатское происхождение. В позднем мелу Азия и Северная Америка образовывали единый континент. В его внутренних районах с относительно сухим климатом были подходящие условия для развития





палась на триаду семейств – Archaeomerycidae, Lophiomerycidae и Tragulidae. Многие архаичные группы подотряда Suiformes, давшего начало всеядности у Suoidea, прекратили свое существование на границе среднего и позднего эоцена под влиянием резкого похолодания. Но связанное с этим понижение уровня Мирового океана и расширение «мостов» между континентами способствовало фаунистическим обменам. На рубеже эоцена и олигоцена произошло вселение азиатских мигрантов в Европу (Вислобокова, 2006; Blondel, 1996). Примерно 20 млн. лет назад из Евразии в Северную Америку мигрировали дремотериины и дромомерицины, а жирафы, палеомерицины, лагомерицины, трагулиды и гелоциды – в Африку (Вислобокова, 2006; Gentry, 1990).

В миоцене происходит увеличение разнообразия жвачных на уровне семейств и подсемейств. К окончанию эпохи появились характерные для современной фауны настоящие (Cervinae) и американские олени (Odocoileinae) – рис. 5. В позднем миоцене появились разные таксономические группировки свиней, большая часть которых вымерла (Трофимов, 1954; Thenius, 1972) – рис. 6. К настоящему времени парнокопытные, не без участия человека, расселились на все материки, за исключением Антарктиды.

### **1.3.5.2. Систематика**

В настоящее время, в связи с применением новых методов определения геологического возраста разных организмов и их таксономического родства, происходит уточнение систематики. Ранее (А.Г. Банников, В.Е. Флинт, 1971) в отряде выделяли два подотряда – нежвачных (Nonruminantia) и жвачных (Ruminantia). К первому из этих подотрядов относили следующие три семейства: свиньи (Suidae), пекари (Tajassuidae) и бегемоты (Hippopotamidae), ко второму – шесть семейств: оленьки (Tragulidae), кабарги (Moschidae), олени (Cervidae), жирафы (Giraffidae), полорогие (Bovidae), вилорогие (Antilocapridae). В свою очередь, в семействе оленей выделялось семь подсемейств: мунтжаки (Muntiasinae), водяные олени (Hydropotinae), настоящие олени (Cervinae), косули (Capreolinae), американские олени (Odocoileinae), лоси (Alcinae), северные олени (Rangiferinae). У семейства полорогих выделялось десять подсемейств: дукеры (Cephalophinae), карликовые антилопы (Neotradinae), винторогие антилопы (Tragelaphinae), коровьи антилопы (Alcelaphinae), саблерогие антилопы (Hippotraginae), водяные козлы (Reduncinae), газели (Antilopinae), сайгаки (Saiginae), быки (Bovinae), козлы и бараны (Caprinae).