

Лекция 1

Сравнительная характеристика
классов Млекопитающие и
Птицы

Млекопитающие и птицы, которых мы видим сегодня, представляют собой продукт эволюции двух различных филетических линий амниот: синапсид, или зверообразных, и завропсид, или типичных рептилий. Вся история наземных позвоночных представляет собой, главным образом, историю соперничества этих групп, в котором одерживала верх то одна, то другая из них. Это связано с тем, что некоторые «эволюционные достижения» этих животных различны, и в обеих группах появлялись не одновременно. Млекопитающие – доминирующие в современной фауне наземные позвоночные животные. Сейчас они занимают множество адаптивных зон, ранее принадлежавших динозаврам, и освободившихся после вымирания последних, когда современные им млекопитающие были мелкими, незначительными животными, прячущимися в лесной подстилке. Ныне живущие млекопитающие освоили и такие экологические ниши, которые никогда не принадлежали динозаврам: например, ниши крупных морских хищников и планктофагов (киты), или летающих охотников на насекомых (рукокрылые). В наземной среде современных млекопитающих превосходят по биомассе только беспозвоночные, то же можно сказать и о количестве особей (благодаря огромной численности людей).

Само название «млекопитающие» содержит надёжный диагностический признак этого класса: наличие молочных желёз. Молочные железы имеются у всех млекопитающих (обоих полов), а у других животных их нет. Но стоит помнить о том, что мы не можем отказать в наличии молочных желёз и многим вымершим животным, не относящимся к млекопитающим, хотя и являющимся их родственниками. Этот прогрессивный признак, позволяющий осуществлять своеобразную заботу о потомстве, развился у предков млекопитающих благодаря, напротив, примитивности строения их кожи – слабо ороговевшей, мягкой, богатой железамы, то есть похожей на кожу земноводных, но не типичных рептилий. К другим кожным железам млекопитающих относятся потовые (используются для терморегуляции), пахучие (модифицированные потовые, используются для коммуникации) и сальные (используются для смазки волос). Волосы в современном мире – также прерогатива млекопитающих. В отличие от чешуи рыб и перьев птиц, волосы являются производным эктодермы, а не мезодермы. Самый древний тип волос – чувствительные (вибриссы). Впоследствии волосы распространились по всему телу и начали выполнять теплоизоляционную функцию (пуховые и остевые). Впрочем, надо заметить, что существуют млекопитающие без волос, потовых и сальных желёз. Другие кератиновые производные кожи млекопитающих – когти (и их модификации – ногти, копыта), рога, чешуи (на хвосте у крыс и почти везде у панголинов).

Главный признак млекопитающих в строении скелета – наличие трёх пар слуховых косточек. Квадратная кость превратилась в наковальню, сочленовная – в молоточек (стремя так и осталось стремением). Поскольку часть челюстного аппарата вошла в состав среднего уха, зубная кость является единственной костью нижней челюсти, соединённой суставом непосредственно с чешуйчатой костью черепа (с чешуёй височной кости). Бывшая угловая кость нижней челюсти превратилась в барабанную кость, поддерживающую барабанную перепонку.

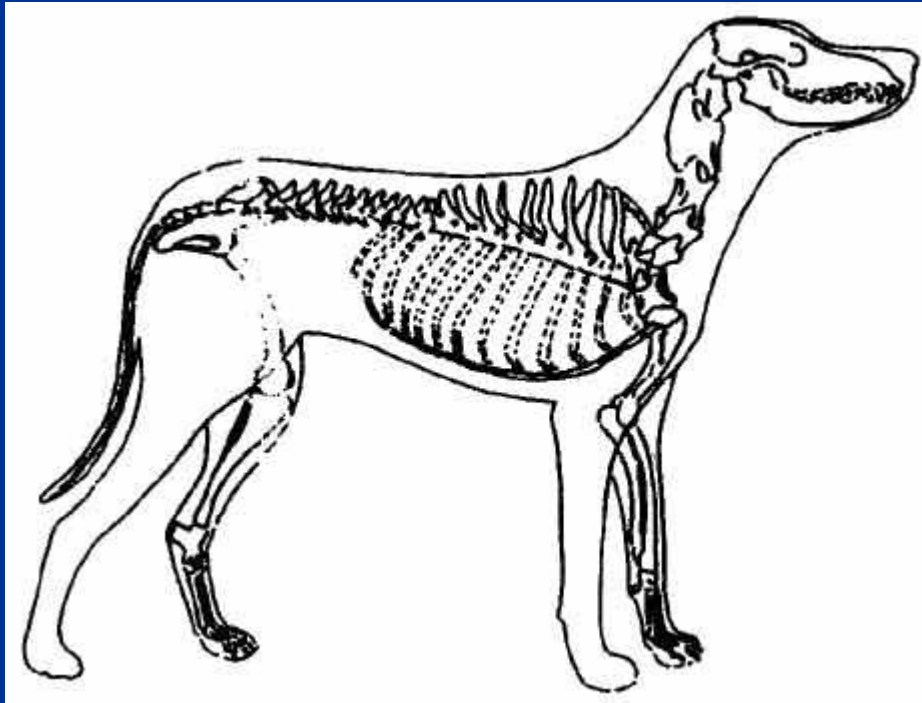
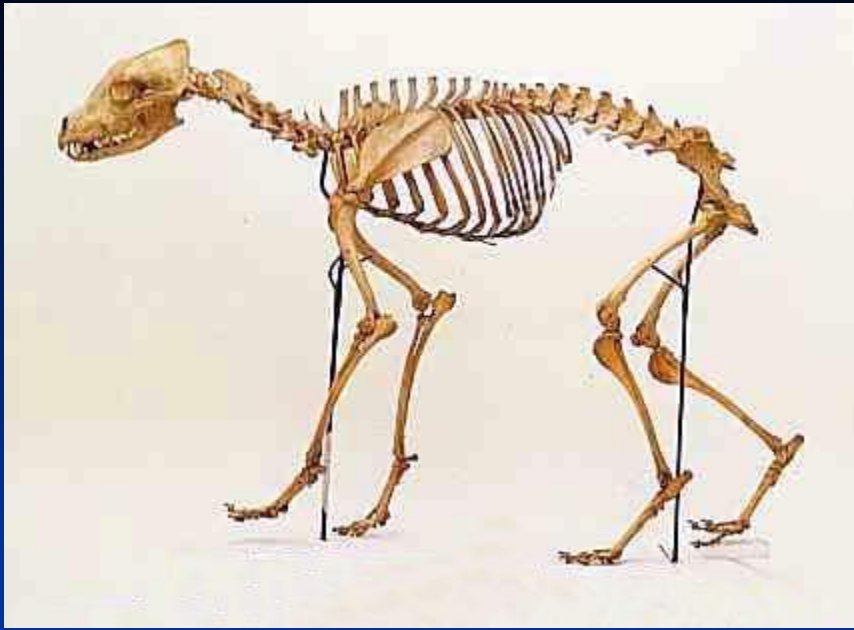
Череп млекопитающих некинетичен, то есть верхняя челюсть неподвижно соединяется с мозговой коробкой. Скуловая дуга справа и слева одна, синапсидная, образованная скуловой и чешуйчатой костями. Мыщелок затылочной кости парный, как у современных земноводных. Мозговая коробка крупная, и её внутреннюю поверхность составляют кости, не контактирующие с мозгом у других позвоночных (кроме птиц), и находящиеся у них лишь на наружной поверхности (лобная, теменная, чешуйчатая).

Шейных позвонков, как правило, семь. Сустав между черепом и первым позвонком (атлантом) осуществляет в основном кивание и немного – боковые повороты, скручивание невозможно из-за двух мышечков. Как у всех современных амниот, тело атланта срослось с телом второго позвонка (эпистрофея), образовав его зубовидный отросток. Сустав между первым и вторым позвонком обеспечивает вращение, между остальными позвонками – боковые повороты, поднятие и опускание шеи. Рёбра в шейном отделе редуцированы и срослись с телами позвонков, образовав поперечнорёберные отростки. Туловищный отдел подразделён на грудной с полноценно развитыми рёбрами, грудинная часть которых у большинства млекопитающих хрящевая, и поясничной, в которой рёбра укорочены и сращены с позвонками также с образованием поперечнорёберных отростков. Редукция рёбер в поясничном отделе связана с наличием у млекопитающих диафрагмального дыхания, требующего мягкой брюшной стенки. Грудина сегментирована. Крестцовых позвонков бывает от 2 до 5, но только 2 первых из них – настоящие крестцовые, связанные с тазовым поясом, а остальные – приросшие хвостовые. Хвостовых позвонков бывает от 3 редуцированных до 50 полноценных. Хвост у млекопитающих, даже если он и длинный, чаще представляет собой довольно тонкое образование, малосущественное в передвижении, по сравнению с хвостом рыб и некоторых рептилий. Исключение – китообразные, сирены, кенгуру и тушканчики.

Плечевой пояс в исходном варианте, который сейчас наблюдается только у однопроходных (утконос, ехидна), представлен лопатками, передними коракоидом, задними коракоидом, ключицами и межключицей (предгрудинником). У сумчатых и плацентарных остаются только лопатки и ключицы, причём у плацентарных, специализированных к бегу, ключицы утрачиваются, что позволяет лопатке перемещаться вперёд-назад, увеличивая ширину шага передней конечности.

Про скелет плеча сложно сказать что-либо особенное. Скелет предплечья представлен лучевой и локтевой костью, которые в исходном варианте подвижны друг относительно друга, и их «перехлест» позволяет вращаться кисти. Но у многих бегущих млекопитающих эти кости срастаются и даже сливаются, что позволяет уменьшить массу предплечья при той же прочности, пренебрегая ненужной в данном случае ротацией кисти.

Скелет кисти состоит из проксимального и дистального рядов костей запястья, костей пясти и фаланг пальцев. Исходное число пальцев – 5, при его уменьшении, что отражает специализацию к бегу, сначала утрачивается первый палец; минимально возможное количество при полноценно развитой конечности – 1.



Газовый пояс состоит из подвздошной, седалищной и лобковой костей. Подвздошная кость у млекопитающих длинная и направлена косо назад и вниз от крестца, являясь функциональным продолжением спины. Это связано с вертикальными изгибами спины при передвижении галопом (между прочим, кроме млекопитающих, из современных животных способны бегать галопом только крокодилы). Правая и левая лобковые кости в большинстве случаев срастаются по средней линии, формируя замкнутый таз.

Головка бедренной кости отогнута медиально, что сообщает бедру вертикальное положение. Скелет голени исходно состоит из самостоятельных большой и малой берцовых костей, которые, однако, неподвижны друг относительно друга (вращение стопы, если оно возможно, осуществляется в голеностопном суставе). У бегающих млекопитающих малая берцовая кость может быть сильно редуцирована и слита с большой берцовой.

Скелет стопы состоит из проксимального, среднего и дистального рядов костей заплюсны, костей плюсны и фаланг пальцев. Исходная фаланговая формула пальцев кисти и стопы у млекопитающих $2 - 3 - 3 - 3 - 3$, исключения редки.

Млекопитающим присущи некоторые специфические особенности строения мышц. Только у них имеются мимические мышцы, которые подразделяются на сфинктеры (замыкатели имеющихся на голове отверстий в кожном покрове) и дилататоры (расширители этих отверстий, одним концом вплетающиеся в сфинктеры). Мимические мышцы иногда достигают высокой степени специализации (у слонов, свиней). Функции мимических мышц – сбор корма (в частности, сосание молока), визуальная сигнализация, поворот ушей, закрывание ноздрей и т.д. Мимические мышцы являются гомологами мышцы – сжимателя шеи у рептилий.

Сильно дифференцированы мышцы, управляющие нижней челюстью. Её поднимают крыловидная мышца, жевательная и височная. Очень важно, что при наличии пищи между щёчными зубами жевательная мышца нагружает челюстной сустав на сжатие, а височная – на разжатие. Противодействуя в этом смысле друг другу, они прикладывают огромное усилие к пище, не угрожая при этом разрушить челюстной сустав. Координируя работу всех трёх мышц с двух сторон головы, млекопитающие осуществляют поперечные движения нижней челюсти, необходимые для жевания. Опускает нижнюю челюсть двубрюшная мышца и иногда – некоторые мышцы, связанные с плечевым поясом (грудинноключичнососцевидная или её производные).

У млекопитающих часто бывают сильно развиты подкожные мышцы, позволяющие, в частности, лошадям прогонять мух, а ежам – сворачиваться в клубок.

Ещё одна уникальная для млекопитающих мышца – диафрагма, разделяющая полость тела на грудную и брюшную. Диафрагма представляет собой купол, направленный вершиной вперёд. При сокращении мышечных волокон диафрагма уплощается, увеличивая объём грудной полости и надавливая на органы брюшной полости (вот почему в брюшной стенке млекопитающих нет рёбер).



Главные особенности пищеварительной системы млекопитающих связаны с приспособлением к тщательной обработке пищи в ротовой полости. Ротовая полость отделена от носовой вторичным нёбом, что позволяет одновременно дышать и жевать. Губы помогают в захвате корма, а щёки не дают ему вывалиться изо рта сбоку. Наличие вторичного нёба, губ и щёк позволяет детёнышам сосать молоко.

Зубы делятся на функциональные группы: резцы, клыки и щёчные. Из щёчных зубов, используемых для жевания, премоляры имеют две генерации, а моляры – одну. Количество тех или иных зубов выражается зубной формулой, в которой рассматривается только половина головы (правая или левая), зубы верхней челюсти пишутся в числителе, а нижней – в знаменателе дроби. Например, зубная формула человека (взрослого) – $2123 / 2123$.

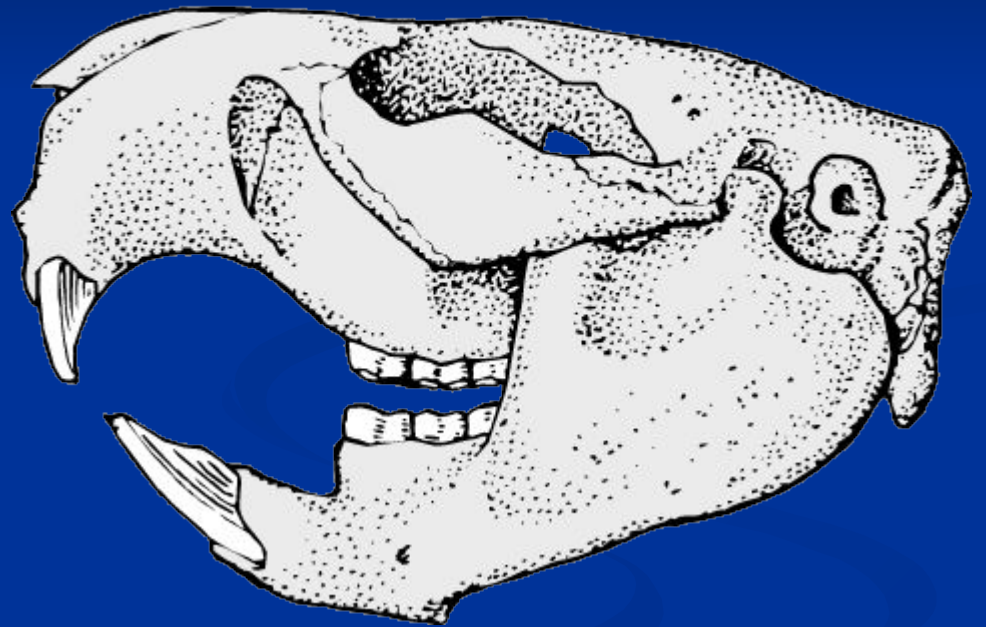
Сокращение числа генерации зубов связано с развитием окклюзии – прикуса, специфического точного смыкания щёчных зубов, являющегося необходимым условием жевания. Если бы зубы сменялись многократно, начиная с того времени, когда животное ещё совсем маленькое, окклюзия не смогла бы развиваться. В действительности же зубы появляются почти одновременно готовыми окклюзировать тогда, когда величина, по крайней мере, головы близка к окончательной. Это, в свою очередь, возможно благодаря молочному вскармливанию или внутриутробному питанию молодой особи, лишённой зубов и имеющей мелкие размеры.

Почему же зубы не продолжают сменяться у взрослых млекопитающих? Видимо, дело в том, что все современные млекопитающие являются потомками мелких, короткоживущих животных – современников динозавров. У современных млекопитающих зубы нередко успевают состариться раньше, чем всё остальное. Таковы издержки прошлого.

Выход из этой ситуации бывает другой – постоянный рост зубов по мере их износа. У таких зубов высокие коронки, открытые корни и они называются гипселодонтными. Высококоронковые зубы без постоянного роста с закрытыми корнями – гипсодонтные, короткокоронковые – брахиодонтные. Щёчные зубы в зависимости от формы жевательной поверхности подразделяются на трибосфенические (имеющие острые гребни для разрезания и тупые бугорки для перетирания – это исходный тип), секодонтные (с сильным развитием режущих граней для перестригания мышц, связок и т.п.), бунодонтные (тупобугорчатые, для компромиссного раздавливания разнообразной пищи), селенодонтные (лунчатые, для перетирания грубоволокнистой растительной пищи), лофодонтные (гребенчатые, для решения той же задачи).

Счастье от обладания такими высокоспециализированными зубами было бы неполным, если бы не мощно развитые слюнные железы. Они у млекопитающих имеются не только пристенные, как у остальных позвоночных, но и застенные – околоушные, подчелюстные и подъязычные. Их секрет может использоваться не только для обработки пищи в ротовой полости, но и для её поимки (муравьед) или терморегуляции (собака).

БОБР



При жевании пища должна перемещаться во рту точно и правильно. Это осуществляется с помощью щёчной мышцы (одна из мимических) и языка, который у млекопитающих во всех направлениях пронизан мышцами и может совершать сложные точные движения, не связанные с движениями подъязычной кости. Интересно то, что язык млекопитающих даже не гомологичен языку других позвоночных, а представляет собой новообразование.

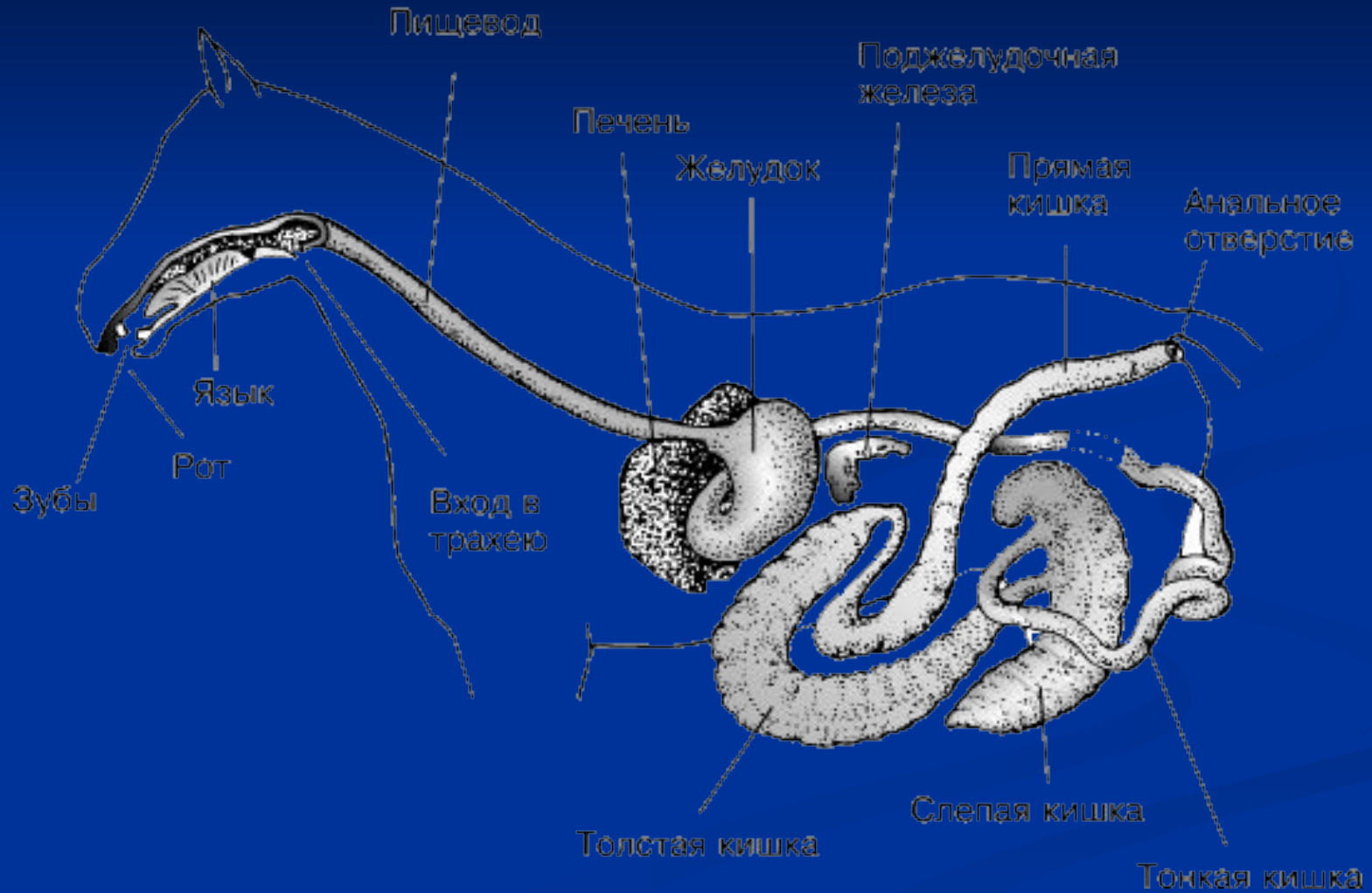
При такой обработке пищи в ротовой полости не удивительно, что желудок у большинства млекопитающих устроен очень просто. В одном случае (однопроходные) он выстлан безжелезистым эпителием пищеводного типа и используется только для хранения пищи, в другом (хищные) он выстлан эпителием кишечного типа и выполняет также функцию пищеварения, в третьем (свиньи, люди) он имеет выстилку обоих типов. Главное исключение из правила простоты желудка млекопитающих – жвачные и некоторые другие звери, похожие на них по характеру пищеварения (ленивцы). У этих животных имеется, помимо «настоящего» желудка с эпителием кишечного типа, несколько безжелезистых камер, в которых грубая растительная пища сбраживается симбиотическими бактериями. Бактерии перерабатывают целлюлозу корма на легкоусваиваемые вещества, служащие хозяину источником энергии, а также вырабатывают незаменимые аминокислоты и витамины.

Кишечник млекопитающих чётко разделяется на тонкий (двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишка) и толстый (слепая, ободочная и прямая кишка). У плотоядных, всеядных и жвачных животных кишечник не представляет собой ничего примечательного, но у нежвачных травоядных, таких как непарнокопытные, слоны и многие грызуны, слепая и ободочная кишки сильно увеличены и выполняют ту же функцию, что и преджелудки у жвачных.

Млекопитающие обладают метанефрическими (тазовыми по характеру развития в онтогенезе) почками, которые выделяют в качестве конечного продукта обмена азота мочевины. Поскольку мочевины растворима в воде, млекопитающие неизбежно теряют воду при мочеиспускании, как и земноводные. Однако концентрирующая способность их почек бывает очень велика. У кенгуровых крыс, способных существовать на воздушносухом корме, моча кристаллизуется моментально после выделения. Млекопитающие являются единственными позвоночными животными, способными создавать в моче более высокую концентрацию электролитов, чем в плазме крови. Мочеточники проводят мочу в мочевой пузырь.

Специфической особенностью половой системы млекопитающих является задержка в яйцеводах оплодотворённых яиц. Даже у однопроходных сносятся яйца с достаточно развитым эмбрионом внутри, который выходит наружу после весьма короткой инкубации. У сумчатых и плацентарных яйца с ещё более развитыми детёнышами (особенно у плацентарных) разрушаются в момент откладки. Этот процесс мы называем живорождением. Рождение плода – явление отторжения организма, генетически чужеродного материнскому. У плацентарных временный орган – плацента – задерживает отторжение, и плод может достигать очень высокой степени зрелости. У морских свинок детёныши отличаются от взрослых особей только тем, что они мельче и не способны размножаться.

Млекопитающие
Лошадь



Развитие эмбрионов и впоследствии – плодов происходит у живородящих млекопитающих в матке, которая является производным конечного отдела яйцевода (гомологична скорлуповой железе яйцекладущих позвоночных).

Оба яйцевода имеют тенденцию объединяться, начиная с задних концов. У сумчатых наблюдается примитивная ситуация, при которой яйцеводы, матки и влагалища парные (с последним моментом связана раздвоенная головка пениса самцов). У зайцеобразных и хоботных двойная матка, но непарное влагалище. У большинства млекопитающих двурогая матка, имеющая непарный конечный отдел – тело. У приматов и многих рукокрылых простая, непарная матка, в которую непосредственно открываются оба яйцевода.

У плацентарных млекопитающих, то есть не у однопроходных и не у сумчатых, обмен веществ между организмом матери и плода осуществляется через временный орган – плаценту, который, помимо вышеназванной функции, ещё и предотвращает отторжение (преждевременные роды) организма плода, который генетически чужероден организму матери.

Плацента имеет материнскую часть (гипертрофированный при беременности эпителий матки) и детскую часть (ворсинки наружной внезародышевой оболочки – хориона). Теснота контакта между обеими частями обуславливает эффективность обмена веществ.

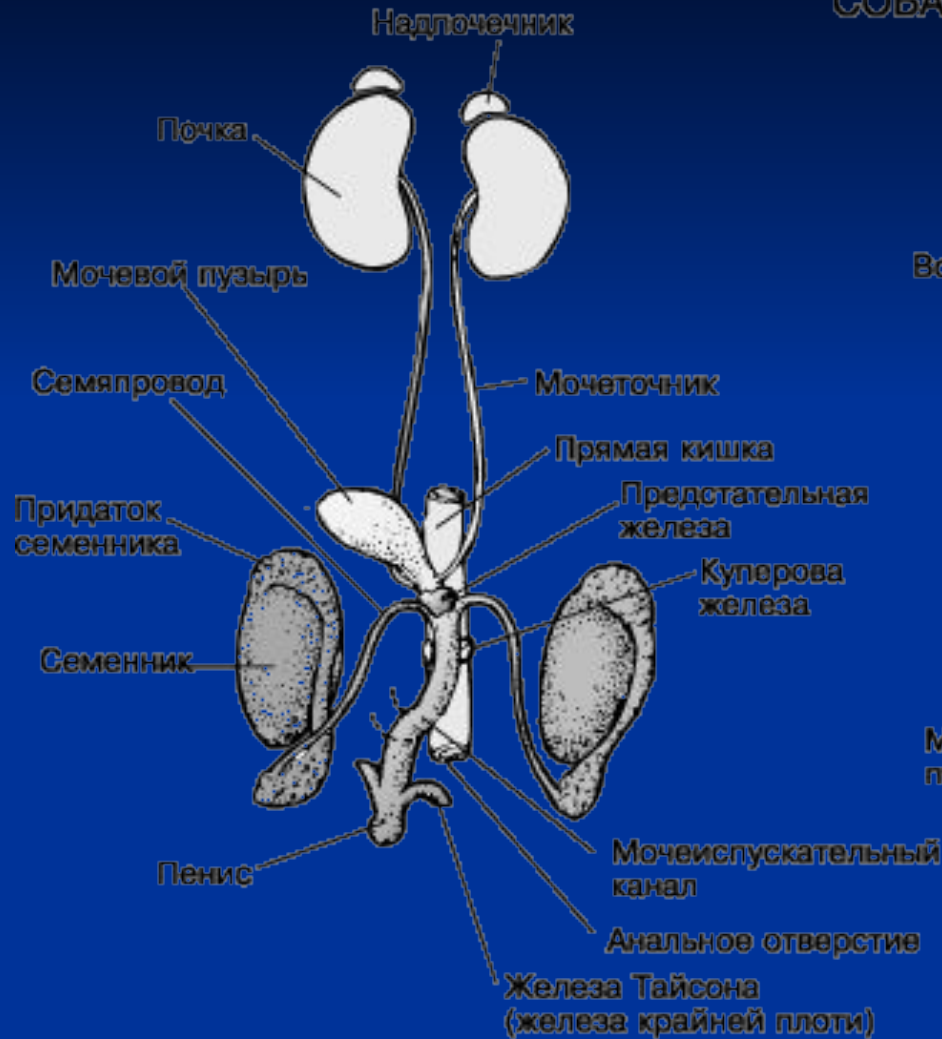
У эпителиохориальной плаценты ворсинки хориона входят в углубления эпителия матки, который остаётся совершенно целым. Ворсинки располагаются рассеянно по всей поверхности плодного яйца. Такая плацента свойственна полуобезьянам, непарнокопытным, свиньям и верблюдам. Она позволяет наименее интенсивный обмен веществ организмов матери и плода, при отделении последа (детской части плаценты) кровотечения не бывает.

У десмохориальной плаценты ворсинки хориона входят в находящуюся под эпителием матки соединительную ткань с сосудами через отверстия в эпителии. Ворсинки расположены на плодном яйце группами – котиленомами. Интенсивность обмена веществ несколько выше, кровотечения при отделении последа так же не бывает. Такая плацента свойственна жвачным парнокопытным.

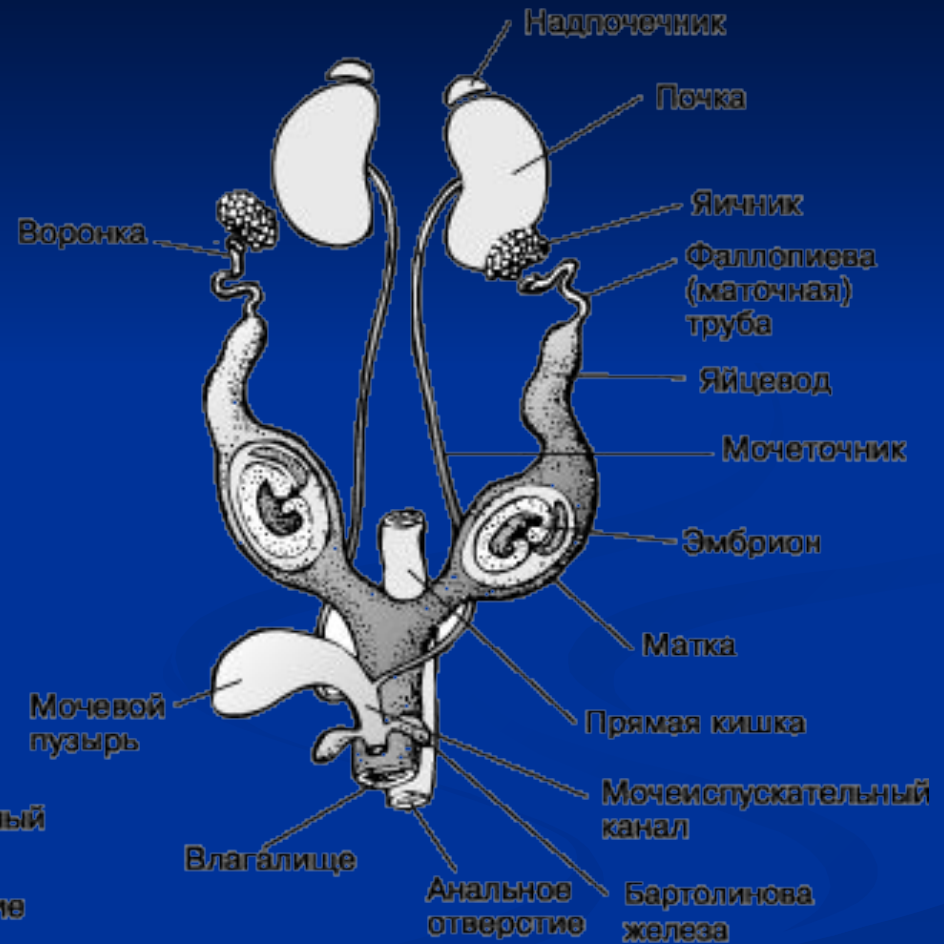
У эндотелиохориальной плаценты ворсинки хориона, проникнув сквозь отверстия в эпителии матки в соединительную ткань, соприкасаются со стенками её сосудов. Интенсивность обмена веществ ещё выше, при отделении последа происходит небольшое кровотечение. Ворсинки располагаются на плодном яйце по охватывающей его кольцом зоне. Такая плацента свойственна хищным.

У гемохориальной плаценты ворсинки хориона проникают в просвет сосудов через отверстия в последних. Интенсивность обмена веществ самая высокая, при отделении последа происходит сильное кровотечение. Эпителий матки после родов уже не подлежит восстановлению в том месте, где он контактировал с детской частью плаценты. Он выбрасывается и нарастает заново. Ворсинки образуют на плодном яйце зону в виде диска. Такая плацента свойственна насекомоядным, продвинутым приматам, зайцеобразным и грызунам.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ СОБАКА



Самец



Самка

У однопроходных правый яичник и правый яйцевод развиты гораздо слабее, чем левые.

У млекопитающих парные семенники, имеющие придатки, и парные семяпроводы. В примитивном случае семенники находятся в брюшной полости, как и яичники. Но у большинства млекопитающих семенники опускаются в мошонку, захватывая с собой, разумеется, и серозные оболочки. У таких животных сперматогенез может идти лишь при температуре, меньшей температуры тела, что доказывается бесплодием крипторхов и возможностью восстановления их плодовитости при хирургическом исправлении порока развития. Тем не менее, млекопитающие без мошонки также не имеют никаких проблем со сперматогенезом.

Имеются и промежуточные варианты: расположение семенников под кожей без формирования настоящего семенникового мешка, или опущение семенников в мошонку лишь на время половой активности.

Самцы млекопитающих обладают придаточными половыми железами (в полном варианте – пузырьковидными, предстательной и луковичными), которые вырабатывают большую часть объёма спермы – вещества, разбавляющие и питающие спермии, нейтрализующие кислую среду влагалища, образующие пробку и т.д.

Млекопитающим присущ непарный пенис. У однопроходных он используется лишь для выведения спермы (и кстати, имеет несколько отверстий), а у сумчатых и плацентарных – ещё и мочи. В женском варианте ему гомологичен клитор.

Среди млекопитающих очень велико число видов, у которых о потомстве заботятся только самки. Несомненно, это связано с редукцией у самцов молочных желёз. Однако, практически несомненно и то, что на ранней стадии эволюции оба пола заботились о потомстве одинаково и имели одинаково развитые молочные железы. В виде исключения они могут заработать без искусственной гормональной стимуляции и у современных сумчатых и плацентарных, а у утконоса лактация самцов – нормальное явление.

Почти всегда у млекопитающих самцы крупнее самок. Это связано, видимо, с особенностями спаривания, при котором самка должна быть подавлена и фиксирована (несмотря на это, в быту у многих видов самки доминируют).

Дыхательная система млекопитающих устроена по тому же плану, что и у земноводных. Лёгкие слепозамкнутые, но их функциональная поверхность сильно увеличена благодаря делению на мелкие альвеолы. Гортань имеется одна – верхняя; она не только препятствует попаданию в дыхательную систему воды и пищи, но и служит голосовым аппаратом, поскольку в ней имеются голосовые складки. Но голосовой аппарат может иметь и другое происхождение – у китообразных он находится в носовых ходах.

Механизм дыхания принципиально отличен от такового у земноводных (из-за наличия рёбер, движение которых изменяют объём грудной полости) и у рептилий и птиц (из-за наличия диафрагмы).

В кровеносной системе полностью разделены артериальный и венозный кровотоки. Сердце четырёхкамерное, дуга аорты одна – левая. И правый, и левый предсердножелудочковые клапаны створчатые. Воротная система почек отсутствует. Эритроциты, в отличие от остальных животных, безъядерные.



В строении и функции нервной системы млекопитающие наиболее «высокотехнологичны» среди позвоночных животных. Высшим ассоциативным центром является кора больших полушарий, в которой (только у млекопитающих) серое вещество находится снаружи, а белое – внутри. Поверхность коры может быть увеличена за счёт образования борозд и извилин. По крайней мере, имеется хотя бы одна борозда – обонятельная, которая отделяет новую кору (ассоциативную) от древней (обонятельной доли). Из-за доминирующего развития полушарий средний мозг уменьшен, его зрительные доли сокращены до передних (зрительных) холмов четверохолмия. Мозжечок хорошо развит, но на фоне больших полушарий не выглядит таким крупным, как у рыб и птиц. Черепномозговых нервов 12 пар.

Ведущими анализаторами у млекопитающих, в исходном варианте, являются обоняние, осязание и слух. Но в современном мире имеется множество исключений: главенствующая функция зрения у приматов, слуха у китообразных и летучих мышей.

Даже у самых хорошо видящих млекопитающих зрение существенно слабее, чем у птиц. Видимо, причина этого в плохом зрении у ранних млекопитающих. Аккомодация глаза достигается путём изменения кривизны хрусталика. Двигать глазами в разных направлениях, в отличие от остальных позвоночных, млекопитающие не способны. Третье веко иногда имеется. У роющих млекопитающих глаза могут быть редуцированы и даже скрыты под кожей.

Для слухового аппарата характерно наличие трёх пар слуховых косточек, о чём уже говорилось выше. У сумчатых и плацентарных улитка внутреннего уха спиральная, то есть только у них среди всех позвоночных она по полному праву именуется улиткой. Барабанная кость в примитивном случае представляет собой кольцо, обрамляющее барабанную перепонку (которая является бывшей частью нижней челюсти, в отличие от барабанной перепонки других животных), а у продвинутых форм образует слуховой барабан, в котором размещаются слуховые косточки. У большинства млекопитающих имеется хорошо развитая, а чаще и подвижная ушная раковина из хряща и кожи.

Обонятельный эпителий покрывает млекопитающих лабиринт решетчатой кости, но не носовые раковины. Он полностью отсутствует у китообразных.

У млекопитающих, покрытых мехом, главными органами осязания являются вибриссы – чувствительные волосы. При утрате волосяного покрова вся кожа становится обширным рецепторным полем.

Вкусовые рецепторы у млекопитающих, в отличие от других позвоночных, располагаются почти исключительно на языке. Они хорошо развиты в связи с тщательной обработкой пищи в ротовой полости.

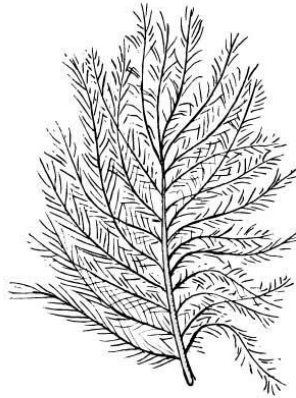
Общеэкологическое значение млекопитающих очень велико. Среди них имеются виды, образующие огромную биомассу, через которую проходят значительные потоки вещества и энергии. Таковы пастбищные травоядные, многие китообразные, а в последние тысячи лет – люди. Только среди млекопитающих из позвоночных животных имеются ландшафтообразующие формы: бобры, слоны и опять-таки люди. Почти исключительно с успехом эволюции млекопитающих связан успех самой молодой группы рептилий – змей. Среди млекопитающих имеются такие, что занимают очень специфические экологические ниши, на которые не претендуют другие животные – например, ниша крупного поедателя общественных насекомых или добытчика ископаемых энергоносителей.

ПУХ

НИТЕВИДНОЕ ПЕРО

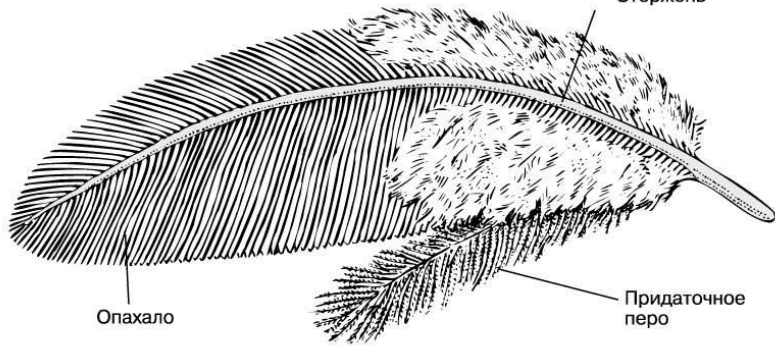


ЩЕТИНКА



КОНТУРНОЕ ПЕРО

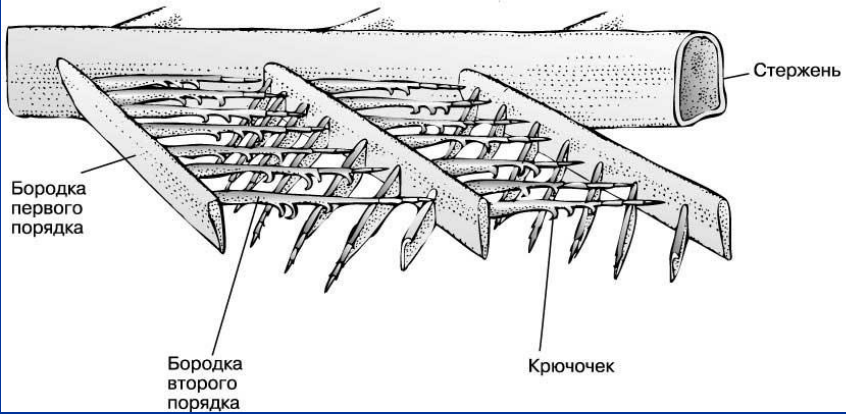
Стержень



Опахало

Придаточное перо

ДЕТАЛИ СТРОЕНИЯ КОНТУРНОГО ПЕРА



Стержень

Бородка первого порядка

Бородка второго порядка

Крючочек



В современной фауне птицы представляют собой один из трех наиболее значимых классов позвоночных животных, превосходящий по числу видов млекопитающих, но уступающий костным рыбам. По общему числу особей птицы, вероятно, также занимают промежуточное положение, а по суммарной биомассе уступают и рыбам, и млекопитающим, так как в среднем птицы - довольно мелкие животные.

В свете последних данных палеонтологии птиц можно охарактеризовать как динозавров, имеющих на груди киль или вторично его утративших (диагностических признаков динозавров касаться здесь не будем). Именно этот признак, а не какие либо другие, можно с полной уверенностью назвать уникально птичьим и легко определяемым. Таким образом, особенностью биологии птиц - это особенности биологии динозавров вообще плюс особенности птиц, связанные с характерной для них способностью к полету (или сохранившиеся после утраты такой способности). Можно сказать, что именно полет сделал птиц из динозавров, а потребность в полете и возможность его были связаны с уменьшением размеров тела. Этим и объясняется небольшой, в среднем, размер птиц, поскольку полет птицы массой более 15 кг сопряжен с противоречием между располагаемой и потребной для полета мощностью (самая крупная летающая птица - *Argentavis* - достигала массы 120 кг, но, вероятнее всего, была пассивным парителем). Нелетающих птиц немного, ибо они испытывают сильную конкуренцию со стороны современных млекопитающих, и лишь при их отсутствии, как было на Новой Зеландии, претерпевают мощное видообразование.

Большая часть поверхности тела птиц покрыта перьями, которые представляют собой усложненные и увеличенные чешуи их предков. В отличие от волос млекопитающих, перья и чешуи представляют собой почти исключительно мезодермальные образования. Перья можно подразделить на контурные, определяющие внешний облик птицы, и вспомогательные. Участки кожи, на которых располагаются контурные перья, называются птерилиями, а участки, на которых их нет - аптериями (они отсутствуют у бескилевых и пингвинов). Вспомогательные перья могут находиться и там, и там.

Контурное перо имеет ствол (часть ствола, погруженная в кожу, называется очинком), от которого отходят бородки первого порядка. На бородках первого порядка расположены бородки второго порядка, несущие крючочки для соединения соседних бородок первого порядка в плотное опахало.

Среди контурных перьев выделяют маховые перья, в том числе первостепенные - крепящиеся к кисти, и второстепенные, крепящиеся к предплечью; рулевые - крепящиеся к пигостилю (см. ниже), и кроющие перья, называемые по своему расположению кроющими головы, груди, поясницы, верхними кроющими второстепенных, нижними кроющими рулевых и т.д. Часть кроющих перьев может быть полупуховыми - лишёнными крючочков и потому не образующими опахала. У бескилевых птиц вообще все контурные перья устроены так.

Вспомогательных перьев существует несколько типов. Пух отличается от полупухового пера тем, что ствол его представлен лишь очинком, и бородки первого порядка расходятся радиально. Функция пуха - теплоизоляционная. Пух может отсутствовать вовсе (дятлы, голуби), быть приуроченным к аптериям (воробьинообразные), или присутствовать и на птерилиях, и на аптериях (гусеобразные, соколообразные).

Нитевидные перья связаны с осязательными рецепторами и, находясь рядом с контурными перьями, сигнализируют о положении последних. Нитевидные перья легко увидеть у голубей с удалёнными контурными перьями.

Пудретки - постоянно растущие и постоянно обкрашивающиеся в мелкую труху перья. Эта труха заменяет секрет недостаточно развитой копчиковой железы у голубей, попугаев, цапель.

Щетинковидные перья похожи на вибриссы млекопитающих и выполняют ту же функцию, располагаясь на голове у киви и сов. У стрижей и козодоев щетинковидные перья, загорая углы рта, улучшают ловчие качества их огромной пасти.

Кисточковидные перья располагаются у протока копчиковой железы. Они смазываются её секретом, а затем птица размазывает его по остальным перьям.



В течение жизни особи эмбриональный пуховой наряд (который изредка может и вовсе отсутствовать) сменяется вторым пуховым или сразу ювенильным, ювенильный – первым годовым и т. д., другими словами, у птиц происходит возрастная и сезонная линька. Сезонная, как минимум, бывает полной послегнездовой, а может быть ещё и частичная предбрачная, в ходе которой приобретает более яркий брачный наряд. При линьке в фолликулах формируются новые перья и выталкивают старые. Этот процесс требует повышения гормональной активности щитовидной железы. Если выдернуть перо не во время линьки, то наоборот, освобождение фолликула от старого пера стимулирует рост нового (не у всех птиц это возможно, у хищников новое перо вырастет не раньше очередной линьки). У некоторых птиц возможна ещё и стрессовая линька: испуганная птица расслабляет мышцы, в норме удерживающие в фолликуле очин пера, и перья вываливаются от ничтожного воздействия, позволяя в некоторых случаях вырваться из удерживающих лап хищника.

Кроющие перья связаны с попеременнополосатыми подкожными мышцами, и птицы могут менять положение этих перьев (оттопыривать или прижимать их) произвольно, в отличие от приводимых в движение гладкими мышцами волос млекопитающих.

"Птицу узнаешь по перу", - писал Б. Заходер, но теперь известны оперенные динозавры без признаков лётных адаптаций. По-видимому, возникновение перьев (или пуха, подобного эмбриональному у современных видов) было вызвано требованиями терморегуляции у эндотермных животных при уменьшении их размеров. Помимо участия в терморегуляции и полете, перья могут нести и сигнальную функцию, как визуальную, что хорошо известно на примере павлина или райских птиц, так и акустическую, как у бекаса или воротничкового рябчика. Лишенные перьев участки кожи также могут нести информацию о виде, поле и возрасте птицы благодаря специфической окраске и структуре.

Потовых желез птицы не имеют, сальная одна - копчиковая, да и та развита не у всех видов. Неоперенный покров ног, скорее всего, не претерпел изменений, по сравнению с динозаврами. Замещение зубов роговым клювом - рамфотекой - вероятнее всего, связано с облегчением конструкции для полета, хотя были летающие зубастые птицы, а динозавры с беззубым клювом - тоже не редкость. Окраска клюва также часто несет информацию о физиологическом статусе особи.

Череп птиц, как и пресмыкающихся, имеет непарный мышцелок, соединяющийся с первым шейным позвонком. Мозговая коробка находится позади глазниц, разделённых лишь тонкой костной перегородкой. Предчелюстная и зубная кости правой и левой сторон срастаются (то есть эти кости непарные). Между ноздрей и глазницей находится предглазничное окно. Скуловых дуг одна пара, это нижние дуги из имевшихся у предков птиц двух пар. Квадратная кость, к которой у большинства позвоночных крепится нижняя челюсть, у птиц подвижна. Отклоняясь вперёд, она толкает скуловую дугу, а та поднимает вверх верхнюю челюсть – или всю её, или её передний конец. При отклонении квадратной кости назад верхняя челюсть, наоборот, опускается. Это явление называется кинетизмом черепа. Оно позволяет птицам прицельнее хватать предметы и более ловко манипулировать ими во рту. Нижняя челюсть, как у большинства позвоночных, состоит не только из зубной кости, но и из некоторых других (сочленовная, угловая и прочие).

Первые два шейных позвонка, как и у зверей, представляют собой адаптированные к взаимному вращению атлант и эпистрофей. Рёбра в шейном отделе редуцированы и слиты с телами позвонков. Суставные поверхности тел шейных позвонков имеют седловидную форму. Туловищные позвонки у птиц малоподвижны. Грудные в некоторых случаях (курообразные, голубеобразные, соколиные) сращены в грудную кость. Поясничные позвонки срастаются с крестцовыми и первыми хвостовыми в сложный крестец, позволяющий выдерживать большие нагрузки при приземлении, но он начал формироваться ещё у динозавров в связи с бегом и прыжками на задних конечностях. За сложным крестцом следуют несколько подвижных хвостовых позвонков, суставная поверхность тел которых плоская. Последние хвостовые позвонки слиты в пигостиль, к которому крепятся рулевые перья. При редукции рулевых перьев отсутствует и пигостиль.

Несколько первых, а иногда и последних рёбер не достигают грудины, так что официально позвонки, к которым они крепятся, не следовало бы считать грудными. Позвоночная часть рёбер обычно несёт крючковидные отростки, улучшающие прикрепление межрёберных мышц. Грудинная часть всегда костная. Грудина у птиц большая, не сегментированная, и у взрослых особей всегда окостеневаает. В типичном случае она несёт киль, к которому крепятся мощные грудные мышцы. У многих нелетающих птиц киль отсутствует.

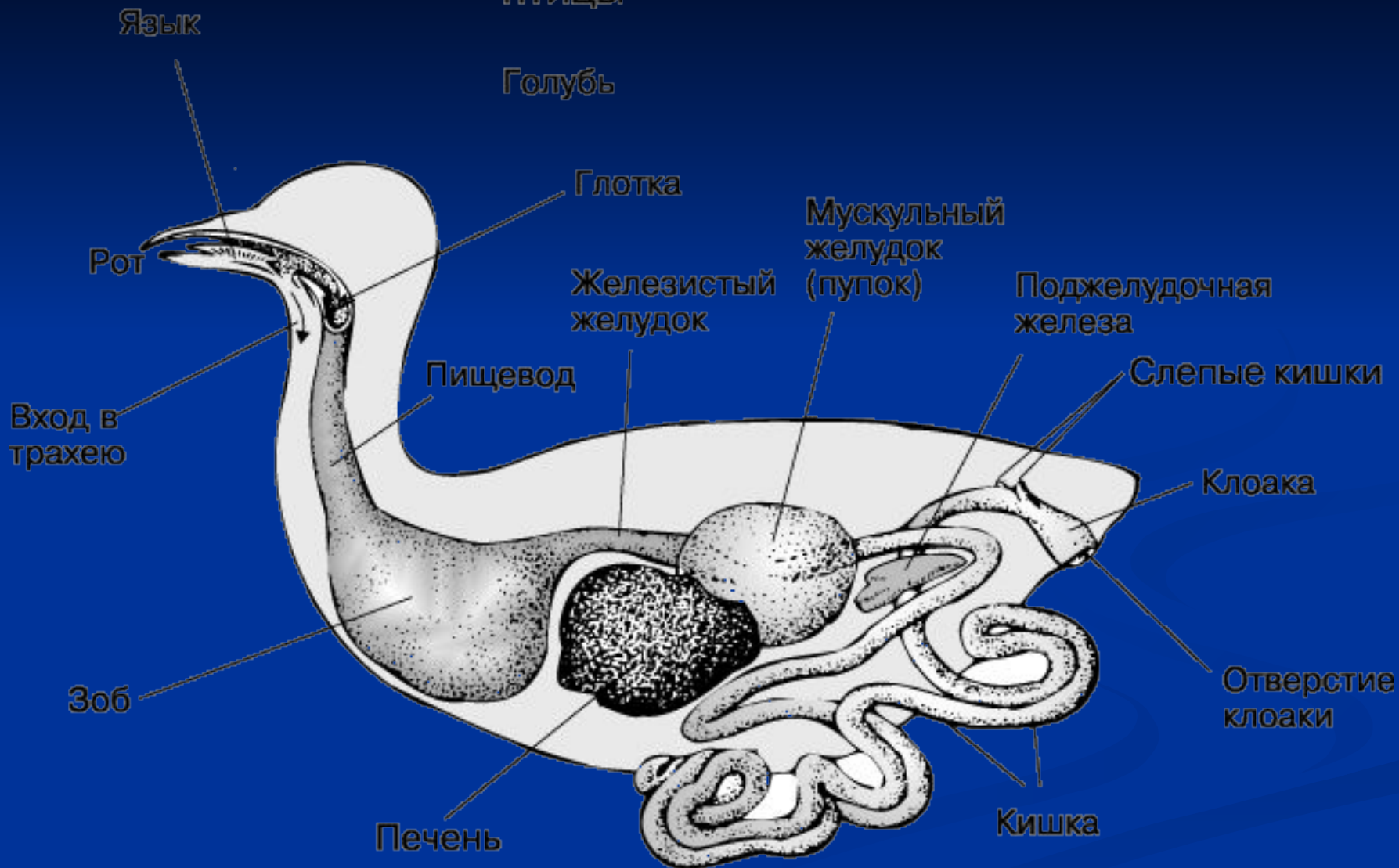
Плечевой пояс представлен коракоидом, лопаткой и ключицей, причём правая и левая ключицы обычно сращены в вилочку. Коракоид соединяется с грудиной суставом, а в области плечевого сустава он соединён с лопаткой хрящом, а с ключицей — связкой. Элементы плечевого пояса могут срастаться как у нелетающих птиц, так и наоборот, у хорошо летающих. Скелет свободной передней конечности претерпел мало изменений по сравнению с динозаврами. Но пястные кости срослись друг с другом и с дистальным (вторым) рядом запястных костей, образовав пряжку. У птиц три пальца крыла. В первом и третьем одна фаланга, во втором — две.

Тазовый пояс состоит из обычных для наземных позвоночных подвздошной, седалищной и лобковой костей. Подвздошные кости очень велики и простираются как вперёд, так и назад от суставной впадины (как у динозавров). Обычно они приращены к сложному крестцу. Лобковые кости обычно не срастаются по средней линии, так что таз у птиц открытый, что позволяет им откладывать крупные яйца (исключение — страус, чьи полуторакилограммовые яйца по сравнению с ним самим очень мелкие). Суставная впадина таза продырявлена, так как бёдра птиц расположены в вертикальной плоскости, и нет необходимости противостоять направленной внутрь силе. В связи с вертикальным положением бедра оно имеет, как у зверей, отогнутую внутрь головку, но таз опирается не только на головку, но и на шейку бедра. В малой берцовой кости птиц остаётся хорошо развитым только проксимальный эпифиз, нужный для крепления двуглавой мышцы бедра. Далее эта кость сходит на нет тонким стерженьком. Проксимальный (первый) ряд костей заплюсны срастается с большой берцовой костью, образуя беговую кость. Дистальный (второй) ряд костей заплюсны срастается со второй, третьей и четвёртой плюсневыми костями, образуя цевку. Сустав между беговой костью и цевкой проходит, разумеется, между двумя рядами заплюсневых костей (внутризаплюсневый сустав). Первая плюсневая кость в состав цевки не входит. Она присоединяется к цевке через хрящ как самостоятельный элемент. Пятый палец задней конечности у птиц отсутствует. При адаптации к быстрому наземному передвижению может редуцироваться и первый, а в единственном случае (страус) — и второй. Первый палец у птиц состоит из двух фаланг, второй — из трёх, третий — из четырёх, и четвёртый — из пяти. В примитивном случае птичьи ноги адаптированы к быстрой наземной локомоции и имеют 4 пальца, из которых 1-й направлен назад. Он может сильно уменьшаться (гусеобразные, ржанкообразные), или исчезать (казуары, нанду, трехперстки). У страуса специализация к бегу привела к утрате не только 1-го, но и 2-го пальца. В случае древесных адаптаций назад могут быть направлены 1-й и 4-й пальцы (кукушки, попугаи, совы, дятлы) или 1-й и 2-й (трогоны). Лапки стрижей, адаптированные к цеплянию за неровности, а не к охватыванию веток, имеют 4 коротких пальца, направленных вперед.

Мышцы птиц прекрасно развиты на конечностях, в шейном и хвостовом отделах тела. Осевая мускулатура грудного и поясничного отделов редуцирована за ненадобностью. Грудная мышца, опускающая плечевую кость, является самой мощной мышцей у летающих птиц. Уникальна для птиц функция надкоракоидной мышцы - в отличие от этой мышцы у динозавров, она тянет плечевую кость вверх, а не вниз.

ПТИЦЫ

Голубь



Пищеварительная система птиц имеет мало общего с пищеварительной системой зверей. Птицы, за редкими исключениями вроде способных сильно измельчать твёрдую пищу попугаев, не обрабатывают или почти не обрабатывают пищу в ротовой полости. Зубы утрачены всеми современными птицами, и их заменяет рамфотека – роговой покров челюстей. Вторичного нёба нет, так как птицы не стоят перед необходимостью сочетать дыхание с жеванием или сосанием. Собственные мышцы языка не развиты, и подвижность языка определяется подвижностью подъязычной кости. Чаще всего язык соответствует по величине и форме ротовой полости, но может быть сильно редуцирован. Слюнные железы у птиц только пристенные, выделяют мало слюны или отсутствуют вообще. Только стрижи способны выделять много слюны с большим содержанием белка, так как используют её при постройке гнезда.

Некоторые птицы имеют зоб – расширение пищевода для запасаания корма. Зобом обладают птицы, способные использовать обильные, но малопредсказуемые источники корма (хищники или зерноядные, из наших птиц это соколообразные, курообразные и голубеобразные). У зерноядных птиц зоб служит ещё и для размачивания сухого корма.

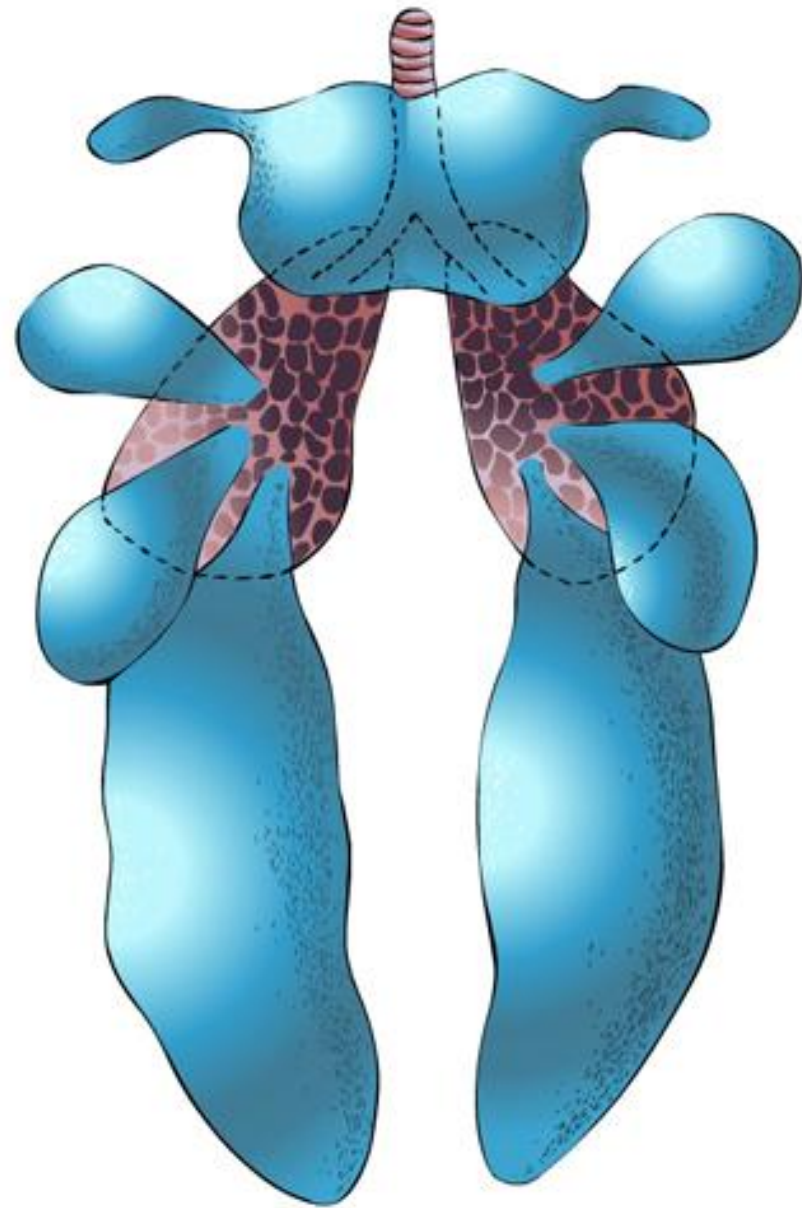
Желудок у птиц состоит из железистого и мышечного отделов. Мышечный отдел выстлан изнутри кератиноподобной кутикулой. Птицы, потребляющие грубую пищу, обладают мощными мышцами и толстой кутикулой мышечного желудка. Они заглатывают камешки – гастролиты, заменяющие им зубы. Для летающих, или вообще быстро меняющих направление движения животных весьма выгодно иметь тяжёлый жующий орган близко расположенным к центру тяжести тела. У плотоядных птиц стенки мышечного желудка тонкие, а при отсутствии зоба к тому же и сильно растяжимые (бакланы, чайки, совы).

Тонкий кишечник птиц, как и млекопитающих, состоит из двенадцатиперстной кишки, в которую открываются протоки печени и поджелудочной железы, тощей и подвздошной кишки. Толстая кишка, как и у млекопитающих, самая длинная. Толстый кишечник представлен слепыми и ободочной кишкой. Гомолог прямой кишки входит у птиц в состав клоаки и называется копродеум. Слепые кишки, которых две, хорошо развиты у птиц, поедающих грубую растительную пищу. В них обитают симбиотические бактерии, разлагающие целлюлозу корма. У плотоядных птиц слепые кишки могут вообще отсутствовать.

Как и млекопитающие, птицы обладают тазовыми (метанефрическими), по происхождению в эмбриогенезе, почками. Однако у птиц они тазовые и по местоположению – находятся в углублениях подвздошной кости и сложного крестца. Конечный продукт обмена азота у птиц – мочевая кислота, которая почти не растворима в воде и не требует больших количеств воды для своего выведения. Таким образом, при мочеиспускании птицы почти не теряют воду. Мочевой пузырь утрачен, по-видимому, в связи с облегчением тела для полёта. Мочеточники открываются в уродеум – средний отдел клоаки. Для экскреции солей используется орбитальная железа (находящаяся в глазнице и имеющая проток в носовую полость), она хорошо развита у морских птиц, которым приходится пить солёную воду.

Для половой системы самки характерно наличие лишь одного левого яичника (чаще всего) и яйцевода (всегда). Яйцевод имеет воронку, длинный белковый отдел, перешеек, матку и влагалище, и открывается в уродеум клоаки. В воронке происходит оплодотворение огромной, богатой желтком яйцеклетки, которую мы обычно и называем желтком. В белковом отделе она покрывается слоями белка, в перешейке – подскорлупными плёнками, в матке (где проводит большую часть времени пребывания в яйцеводе) – скорлупой, и во влагалище – воскоподобной кутикулой.

Спаривание как таковое не является обязательным для овуляции, а у многих видов и присутствие самца не обязательно для яйцекладки. Видимо, из-за относительно большой величины яиц, птицы не откладывают сразу целую кладку яиц, как это делают пресмыкающиеся. Птицы сносят по одному яйцу каждый день или через день, пока не наберётся нужное количество яиц. Наверное, именно с необходимостью контролировать это нужное количество, свойственное данному виду, птицам присуща способность считать. Большинство птиц могут отложить гораздо большее количество яиц, чем содержится в нормальной кладке, если забирать у них яйца по мере снесения. На этом основан принцип использования яичных кур.



Самцы имеют парные семенники, практически лишённые придатков, и семяпроводы, впадающие в урдеум клоаки. Пенис у большинства птиц сильно редуцирован. В исходном состоянии он сохранился у бескилевых и тинаму, а из наших птиц — у утиных. В этом случае он представляет собой непарное, сложно перекрученное образование с наружным желобком, находящееся на нижней стенке заднего отдела клоаки — проктодеума. При эрекции пенис высовывается из клоаки и желобок на нём замыкается для проведения спермы. При спаривании самка переворачивает хвост в одну сторону, а самец — противоположную. Отсутствие пениса не является препятствием для птиц, у которых оно представляет видовую норму. Клоаки партнёров выворачиваются таким образом, что влагалище самки и рудимент пениса самца оказываются непосредственно в наружной отверстии. Балансируя на спине самки, самец улучшает момент соприкосновения отверстий для мгновенной эякуляции. Спермии могут оставаться жизнеспособными в яйцеводе 1 — 4 недели, в зависимости от вида птиц. Некоторым птицам достаточно одного осеменения для снесения полной кладки оплодотворённых яиц.

Все репродуктивные органы сильно увеличиваются лишь к сезону размножения, не отягощая птицу своей массой тогда, когда они не нужны. У большинства птиц наступление фаз годового репродуктивного цикла зависит от сезонных изменений фотопериодизма, но у видов, обитающих вблизи экватора, имеют значение и другие факторы — такие, как изменение состава корма или доступности воды. Фотозависимы и другие сезонные явления в жизни птиц — линька и миграции. В большинстве случаев линька, не совместимая с яйцекладкой, начинается после окончания заботы о потомстве, но у дневных хищников — после снесения последнего яйца. Фотопериодизм корректирует и сроки полового созревания молодняка, колеблющиеся от 2 мес. у домашнего перепела до 9 лет у странствующего альбатроса.

Спаривание птиц происходит синхронно со строительством гнезда. Гнезда служат вместилищем и укрытием яиц и птенцов и иногда способствуют их теплоизоляции. Существуют птицы, гнездящиеся на земле, в норах, в скалах, в дуплах, открыто на деревьях и кустах. Некоторым достаточно лишь найти небольшое углубление в субстрате и отложить в него яйца. Другие возводят огромные и долговечные сооружения.

Яйца птиц инкубируются при средней температуре, несколько меньшей температуры тела. Вообще не насиживают яйца строящие «инкубаторь» сорные куры и гнездовые паразиты. Под жарким солнцем наседки не обогревают, а наоборот, охлаждают яйца своим телом.

Яйца птиц (кроме сорных кур) нуждаются не только в поддержании оптимальной температуры, но и в систематическом переворачивании (вначале это препятствует прилипанию к скорлупе зародышевого диска, находящегося сверху желтка, а в дальнейшем способствует правильному развитию внезародышевых оболочек), что и осуществляется наседкой. Продолжительность инкубации колеблется от 10 дней до 2 мес. и зависит, по-видимому, от величины яйца; стадии развития, на которой выводится птенец; и от степени недоступности яиц для хищников, то есть от того, насколько отбор благоприятствует сокращению срока насиживания.

Наседка периодически переворачивает яйца и для равномерного теплообмена с ними. Этому теплообмену способствует развитие наседных пятен — гиперемированных, оголённых участков кожи. Олуши, не имеющие наседных пятен, обогревают яйца перепончатыми лапами.

У полигамных видов не насиживают яйца представители того пола, который находится в избытке (например, самцы у тетеревов или самки у плавунчиков). У моногамных видов насиживать могут как оба пола, так и какой-то один, в данном случае чаще женский.

Есть птицы, начинающие интенсивный обогрев яиц лишь после снесения полной кладки, и у них птенцы выводятся одновременно. Есть птицы, начинающие насиживать после снесения первого же яйца, и в их гнезде оказываются разновозрастные птенцы.

За несколько дней до вывода птенец прокалывает клювом подскорлупную плёнку в области воздушной камеры, начинает дышать лёгкими и вступает в акустический контакт с наседкой и другими птенцами.

Птенцы, способные вскоре после вывода следовать за родителями, называются выводковыми. Разумеется, они выводятся опушёнными и зрячими. Они могут обладать способностью к самостоятельному кормлению, а могут и не обладать. Птенцы, остающиеся длительное время после рождения в гнезде, называются гнездовыми. Они всё время пребывания в гнезде, а часто и какое-то время после его оставления, выкармливаются родителями. Из яйца они могут выводиться и голыми, и опушёнными, и слепыми, и зрячими.



У большинства птиц способность к полету достигается тогда, когда размеры тела близки к окончательным. Исключение составляют курообразные, у которых уже способны перепархивать совсем маленькие птенцы. Сроки прекращения контактов птенцов с родителями различны. О птенцах сорных кур никто не заботится с момента вывода; у большинства видов связь молодняка и взрослых исчезает в данный гнездовой сезон, но у гусей и журавлей сохраняется до следующего сезона. Крупные птицы гнездятся раз в год и даже не каждый год; Многие мелкие воробьинообразные делают 2 и 3 кладки за сезон, а голуби, у которых в кладке лишь 2 яйца, - до 5 кладок.

Все птицы, в отличие от всех остальных позвоночных животных, достигают половой зрелости существенно позже, чем окончательных размеров тела. Растут же птицы очень быстро. Мелкие виды полностью вырастают за месяц, страус - за год. На этом фоне продолжительность жизни птиц кажется очень большой. Даже мелкие птицы способны жить по 10 - 15 лет. Продолжительность жизни крупных хищных птиц, крупных попугаев и воронов приближается к 100 годам.

Дыхательная система птиц весьма оригинальна и имеет легкие из сквозных парабронхов, в отличие от легких млекопитающих из слепо оканчивающихся альвеол. Аналогом, но не гомологом альвеол у птиц можно считать воздушные мешки, в которые попадает воздух, прошедший через легкие. Покидая воздушные мешки, воздух проходит через легкие еще раз. В самих мешках газообмена не происходит, в легких же он осуществляется два раза - на вдохе и выдохе.

Эффективный газообмен позволяет иметь птицам наивысшую среди животных интенсивность метаболизма. Полнота извлечения кислорода из воздуха при этом способе дыхания такова, что гуси способны достигать высоты 9 км, где дыхание млекопитающих вообще невозможно, а гагара была обнаружена живой через 30 мин. после того, как попала в сеть под водой (последнее, впрочем, было бы невозможно без значительных запасов кислорода в крови и мышцах).

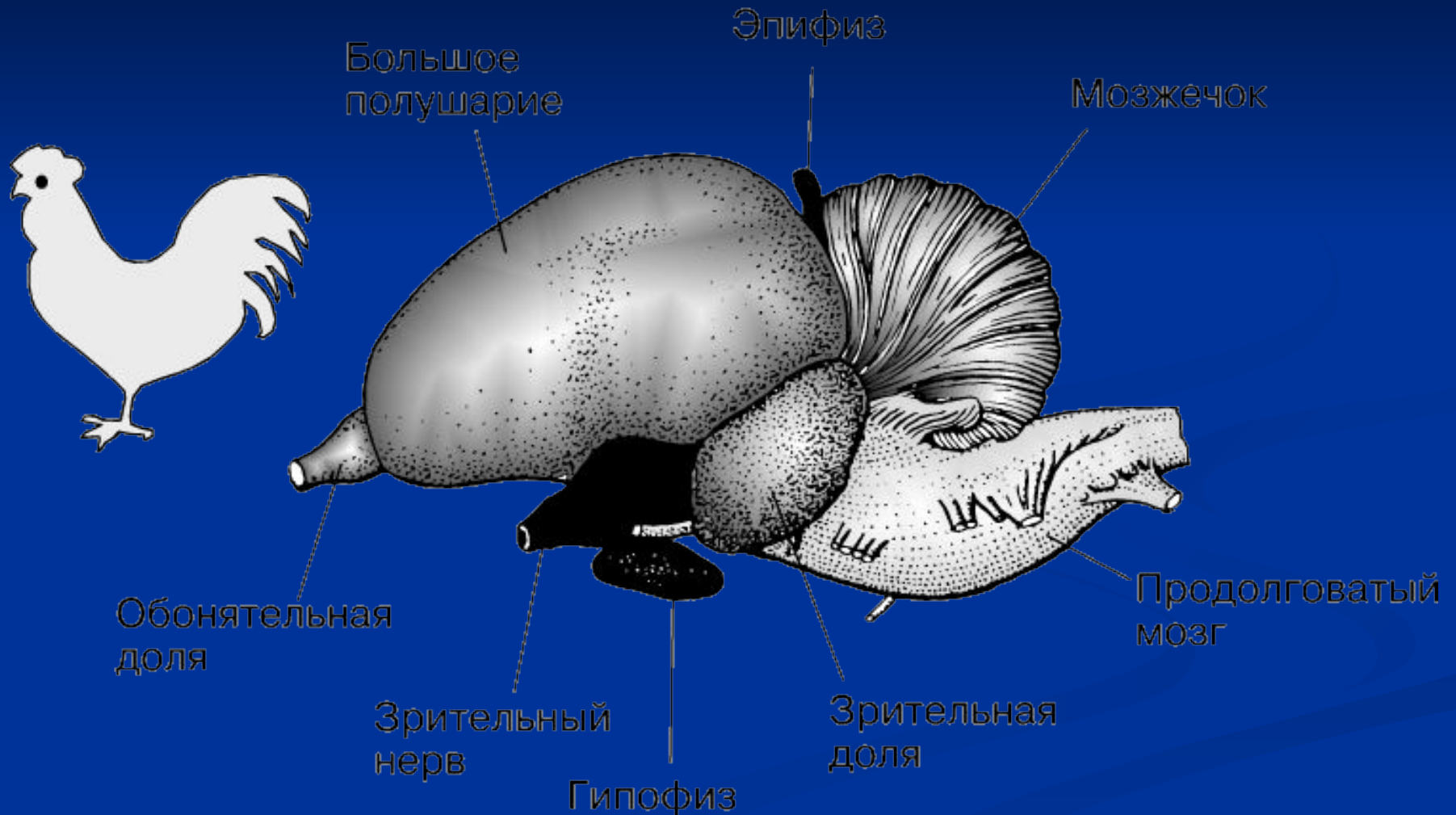
Воздушные мешки, кроме дыхания, выполняют еще несколько функций. Проникая между внутренними органами, они способствуют охлаждению тела, что весьма актуально при высокой интенсивности метаболизма птиц и многократном возрастании теплопродукции в полете (а объем вдыхаемого и выдыхаемого воздуха, разумеется, возрастает так же, как и теплопродукция, поскольку оба показателя связаны с уровнем потребления кислорода). При температуре воздуха выше температуры тела охлаждение осуществляется за счет испарения воды с поверхности дыхательной системы. Путем изменения объема воздушных мешков ныряющие птицы регулируют свою плавучесть. Давая ответвления в полость костей, воздушные мешки снижают вес тела. Наконец, регулирование объема воздушных мешков способствует опорожнению клоаки, а некоторые из них служат резонаторами, увеличивающими громкость вокализации.

Голосовой аппарат птиц представлен нижней гортанью, расположенной в месте бифуркации главных бронхов (в отличие от верхней гортани млекопитающих). Говоря об этих особенностях дыхательной системы птиц, не стоит забывать, что это лишь наивысшее воплощение тенденции, присущей рептилиям. Сквозные легкие формируются в той или иной мере у многих из них, в противоположность слепо заканчивающимся легким млекопитающих. Воздухоносные кости известны у динозавров и птерозавров, так же обладавших, по-видимому, весьма интенсивным обменом веществ.

Кровеносная система птиц характеризуется ядерными, как у большинства позвоночных, эритроцитами и 4-камерным сердцем с полностью разделенными артериальным и венозным кровотоками. Дуга аорты одна - правая. Разделение артериальной и венозной крови необходимо для интенсификации метаболизма. По данным новейших находок, динозавры, вероятнее всего, также обладали 4-камерным сердцем и одной дугой аорты.

Нервная система - пожалуй, единственная система, в которой птицы менее "высокотехнологичны", чем млекопитающие. Для птиц характерно огромное количество врожденных поведенческих актов на все случаи жизни, но способность к обучению играет в жизни большинства птиц меньшую роль, чем у млекопитающих. (Исключением являются, пожалуй, попугаи и воробьинообразные). Центр рассудочной деятельности локализуется у птиц в полосатых телах, а не в коре больших полушарий. В отличие от млекопитающих, зрительные доли очень большие, и обработка зрительной информации происходит в них, а не в коре полушарий. Большой мозжечок соответствует высокой подвижности и сложности движений птиц.

ПТИЦЫ ПЕТУХ



Ведущим анализатором у большинства птиц является зрение, значение которого ослаблено лишь у киви. Слух хорошо развит у всех птиц, но наиболее важен для сов. Обоняние существенно развито у киви, американских грифов и буревестникообразных. Осязание, по сравнению с млекопитающими, имеет ничтожное значение (исключение - киви). Роль вкуса также невелика, особенно у видов, проглатывающих пищевые объекты целиком.

Глаза у птиц очень крупные, аккомодация происходит путем изменения кривизны хрусталика, изменения расстояния между хрусталиком и роговицей и изменения кривизны роговицы. "Желтых пятен", как правило, несколько. Поле зрения велико; поле бинокулярного зрения значительно лишь у сов, дневных хищников, цапель и ласточек. Оба глаза способны двигаться у птиц независимо, но на небольшие углы, а у сов глаза вообще неподвижны. Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что светочувствительность глаз большинства птиц сдвинута в ультрафиолетовую часть спектра, по сравнению с человеком. Дневные хищники имеют разрешающую способность зрения в 8 раз выше, чем человек, а совы видят при освещенности в сотни раз меньшей, чем человек (а это одно из самых зорких млекопитающих).

Органы слуха птиц характеризуются наличием одной, как у рептилий, ушной косточки - стремени, и слабым развитием наружного уха. Кожная ушная раковина лишь у сов получает степень развития, сравнимую с таковой у млекопитающих, к тому же у них она функционально дополнена особой структурой из перьев - лицевым диском. Ошибка пассивной локации источника звука у сов не превышает 2° , чему способствует, вероятно, и присущая некоторым их видам асимметрия ушных отверстий.

Специализированными органами осязания у птиц являются вибриссоподобные перья, располагающиеся, как правило, возле рта и особенно хорошо развитые у киви и сов. Осязательными нервными окончаниями богаты клюв (особенно у куликов и ибисовых) и опорная поверхность ног.

Коммуникация птиц также построена, главным образом, на использовании зрения и слуха. Этой цели служат специфические позы и маневры, особая окраска, пение, тревожные крики и т.п. Все эти особенности птиц издавна привлекали внимание людей, поскольку, в отличие от первичной для млекопитающих концепции преваляирования обонятельных средств связи, в жизни высших приматов зрение и слух выполняют те же функции, что и у птиц. С определяющей ролью зрения связано и то, что большинство птиц - животные с дневной активностью.

По степени развития социальных связей бывают птицы, объединяющиеся в пару лишь на время размножения, а в остальное время живущие поодиночке (ястреба); объединяющиеся для размножения в территориальные пары, но мигрирующие и зимующие стаями без сохранения связи между членами пары (дрозды); держащиеся парами постоянно (вороны, большинство сов); образующие стаи без личной идентификации и иерархической структуры (скворцы); образующие стаи, члены которых узнают друг друга и имеют стойкую иерархию; стаи же эти состоят из длительно время существующих пар, их потомков и пришлого молодняка (вороны, голуби).

По связям с территорией птиц можно разделить на оседлых, отдельно взятые особи которых и гнездятся, и зимуют в пределах одной территории; перелетных, у которых гнездовой и зимовочных ареалы вида в целом не перекрываются; и кочующих, отдельные особи которых могут быть встречены в конкретный момент времени в пределах частично перекрывающихся территорий гнездования и зимовки. В отношении кочующих птиц часто бывает так, что в месте X зимуют особи, родившиеся в месте Y, а в месте Y зимуют птицы, родившиеся в месте Z, так что каждая отдельная особь является перелетной. У кочующих видов наибольшую подвижность всегда имеет молодняк, тогда как взрослые особи, как правило, оседлы (вороны, пухляки, тетеревики). Способность к полету позволяет птицам мигрировать на тысячи километров. Способы ориентирования птиц в пространстве изучены недостаточно, но имеющиеся данные свидетельствуют о том, что на дальних расстояниях птицы используют врожденные реакции на направление силовых линий магнитного поля Земли и на положение небесных светил, а на ближних - заученные визуальные и запаховые признаки знакомой местности. Среди мигрирующих птиц есть такие, что перемещаются постепенно, и такие, что совершают дальние беспосадочные перелеты. Последние перед миграцией накапливают большие запасы жира.