

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

ФАУНЫ
РОССИИ

И

СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ



THE UNIVERSITY OF CHICAGO
PRESS

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS

CHICAGO, ILLINOIS

1960

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS

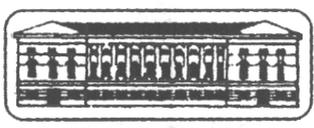
CHICAGO, ILLINOIS

1960

THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS

CHICAGO, ILLINOIS

1960



THE UNIVERSITY OF CHICAGO PRESS
CHICAGO, ILLINOIS

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

THE MAMMALS
OF RUSSIA
AND
ADJACENT TERRITORIES

G. F. BARYSHNIKOV, A. N. TIKHONOV.

UNGULATA. PART 1
PERISSODACTYLES
AND ARTIODACTYLES
(suids, moschids, cervids)



Saint Petersburg

«NAUKA»

2009

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

ФАУНЫ РОССИИ

И

СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Г. Ф. БАРЫШНИКОВ, А. Н. ТИХОНОВ

КОПЫТНЫЕ. ЧАСТЬ 1

**НЕПАРНОПАЛЫЕ
И ПАРНОПАЛЫЕ**

(свиные, кабарговые, оленевые)



Санкт-Петербург
«НАУКА»
2009

УДК 599.6
ББК 28693.36
Б24

ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ РОССИИ,
ИЗДАВАЕМЫЕ ЗООЛОГИЧЕСКИМ ИНСТИТУТОМ РАН
ВЫП. 173

Главный редактор чл.-кор. РАН *О. Н. Пугачев*

Редакционная коллегия:

И. М. Кержнер (отв. ред. серии), *С. В. Барышникова* (ученый секретарь),
Н. Б. Ананьева, С. В. Василенко, В. Ф. Зайцев, Г. С. Медведев, Э. П. Нарчук,
С. Ю. Синёв, Н. А. Филиппова, С. Я. Цалолыхин

Редакторы выпуска: *А. О. Аверьянов, Г. И. Баранова*

Рецензенты: *А. А. Данилкин, Р. Л. Потапов*

Барышников Г. Ф., Тихонов А. Н. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Копытные. Часть 1. Непарнопалые и парнопалые (свинные, кабарговые, оленевые). — СПб., 2009. 164 с. (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН. Вып. 173).

ISBN 978-5-02-026347-5 (ч.1)

ISBN 978-5-02-026337-6

Книга является очередным выпуском определителя «Млекопитающие России и сопредельных территорий» в серии «Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН». Она включает определительные таблицы и характеристики семейств, родов и видов копытных из отрядов непарнопалых и парнопалых (кроме полорогих), сведения по их систематике, морфологии, распространению и образу жизни.

Издание предназначено для зоологов-териологов, зооархеологов, эпидемиологов, работников заповедников, аспирантов и студентов.

*Книга подготовлена и выпущена при поддержке
программы ОБН РАН «Фундаментальные основы
управления биологическими ресурсами»*

ТП-2009-1-№ 73
ISBN 978-5-02-026347-5 (ч.1)
ISBN 978-5-02-026337-6

© Зоологический институт РАН, 2009
© Барышников Г. Ф., Тихонов А. Н.,
2009
© Российская академия наук и Изда-
тельство «Наука», 2009

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий выпуск продолжает публикацию нового определителя «Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий», издаваемого Зоологическим институтом РАН. Первый том, посвященный зайцеобразным и грызунам, вышел в свет в 1995 г., второй том, в который вошли хищные и ластоногие, был опубликован в 2001 г.

В определитель включены виды, обитающие на территории бывшего СССР. Кроме того, кратко охарактеризованы виды, которые могут заходить на эту территорию или встречались здесь в историческом прошлом. Данный выпуск объединяет представителей отрядов непарнопалых и парнопалых (семейства свиные, кабарговые, оленевые).

По сравнению с изданием «Млекопитающие фауны СССР» (1963) обновлены определительные таблицы, заново составлены очерки с характеристиками таксонов, включившие в себя последние сведения по систематике, истории, распространению, биологии и географической изменчивости копытных. Внесены сведения по костям посткраниального скелета, что важно при работе с палеонтологическим материалом. Для всех рассмотренных таксонов приведена основная литература, вышедшая за последние 25 лет.

Определитель предназначен для идентификации только взрослых особей, принадлежащих к дикой фауне. Ключи составлены отдельно для определения по внешним признакам и по строению черепа. В дополнение при характеристике таксонов указаны особенности зубной системы, а также наиболее важные признаки костей посткраниального скелета. Спорные моменты таксономии отражены в разделе «Замечания по систематике»; при перечислении подвидов указаны основные синонимы.

Объем таксонов и их латинские названия приведены в соответствии со списком млекопитающих мира (Wilson, Reader, 2005), за исключением случаев, отражающих точку зрения авторов. На

виды из дикой природы не распространялись названия, предложенные для домашних животных. Сокращения географических названий сделаны по общепринятым правилам (Словарь географических названий СССР, 1983). Анатомические термины даны согласно «Ветеринарной анатомической номенклатуре» (1992).

Большинство изображений копытных заимствовано из книги «Млекопитающие фауны СССР. Часть 2» (1963). Оригинальные рисунки черепов копытных изготовлены художницей С. Л. Шмуйлович, других костей — Г. И. Барановой и Г. Г. Сорокиной. Авторство фотографий и заимствованных рисунков указано в подписях к ним.

Ценные замечания по улучшению рукописи были сделаны А. А. Данилкиным. В подготовке рукописи к печати нам помогли С. В. Барышникова и Е. П. Тихонова. Авторы выражают им искреннюю благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке программы президиума РАН «Биологическое разнообразие» и программы ОБН РАН «Биологические ресурсы».

Предлагаемый выпуск определителя может быть использован преподавателями, аспирантами, студентами-биологами, специалистами, работающими в заповедниках и охотничье-промысловых хозяйствах, зооархеологами, изучающими субфоссильный материал, а также всеми, кто интересуется жизнью копытных млекопитающих.

Г. Ф. Барышников

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ
ВИДОВ НЕПАРНОПАЛЫХ И ПАРНОПАЛЫХ
ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

1. Отряд **НЕПАРНОПАЛЫЕ — PERISSODACTYLA**

1. Сем. **Лошадиные — Equidae**

1. Род Лошади — *Equus* L.

1. Кулан — *E. hemionus* Pall. 20

2. Отряд **ПАРНОПАЛЫЕ — ARTIODACTYLA**

1. Сем. **Свиные — Suidae**

1. Род Свиньи — *Sus* L.

1. Кабан — *S. scrofa* L. 45

2. Сем. **Кабарговые — Moschidae**

1. Род Кабарги — *Moschus* L.

1. Сибирская кабарга — *M. moschiferus* L. 69

3. Сем. **Оленевые — Cervidae**

1. Род Косули — *Capreolus* Gray

1. Европейская косуля — *C. capreolus* (L.) 94
2. Сибирская косуля — *C. pygargus* (Pall.) 101

2. Род Лоси — *Alces* Gray

1. Европейский лось — *A. alces* (L.) 108
2. Американский лось — *A. americanus* (Clinton) 114

3. Род Северные олени — *Rangifer* H. Smith

1. Северный олень — *R. tarandus* (L.) 123

4. Род Лани — *Dama* Frish

1. Лань — *D. dama* (L.) 134

5. Род Олени — *Cervus* L.

1. Пятнистый олень — *C. nippon* Temm. 141
2. Благородный олень — *C. elaphus* L. 147

Отряд НЕПАРНОПАЛЫЕ —
PERISSODACTYLA Owen, 1848

К отряду непарнопалых, или непарнокопытных, относятся крупные наземные млекопитающие, стройного или тяжелого телосложения, у которых на передних конечностях от одного до трех-четырех пальцев, причем ось конечностей, несущая основную тяжесть животного, проходит через третий палец, который развит сильнее других.

Размеры варьируют от средних (у тапиров, *Tapirus* Brünnich, длина тела 180—200 см, высота в плечах 75—120 см, масса 220—300 кг) до очень крупных (у белых носорогов, *Ceratotherium* Gray, длина достигает 500 см, высота в плечах — 200 см, масса — 3600 кг). Половой диморфизм слабо выражен в размерах; у самцов носорогов могут быть сильнее развиты рога.

Голова крупная, чаще всего с крупными глазами; на морде может находиться хоботок (тапировые, Tapiridae). Ушные раковины хорошо развиты. Шея длинная (лошадиные, Equidae) или короткая (носороговые, Rhinocerotidae). У носороговых в носовом отделе имеются 1 или 2 рога эпидермального происхождения. Конечности большей частью высокие, реже короткие и массивные. Они однопалые (лошадиные, Equidae) или трехпалые (носороговые); у тапировых на передних конечностях 4 пальца, на задних — 3. Концы пальцев защищены роговыми копытами. Хвост длинный или короткий (тапировые).

Волосистой покров низкий, иногда сильно изреженный; некоторые непарнопалые имеют хорошо развитую гриву. Вибриссы редуцированы. Преобладает однотонная окраска сероватых или буровато-коричневых тонов, реже присутствует чепрачный (чепрачный тапир, *Tapirus indicus* Desmarest) или поперечнополосатый (зебры) рисунок. Линяют 2 раза в год.

Желудок простой, состоит из одной камеры. Кишечник длинный, с большой слепой кишкой. Желчного пузыря нет. В коже имеются сальные и потовые железы. Матка двурукая. Плацента диффузная. Семенники расположены в мошонке (лошадиные) или

подкожно (тапировые, носороговые). В паховой области имеется 1 пара сосков.

Лицевой отдел черепа длиннее мозгового. Носовые кости обычно расширены в заднем отделе. Этмоидальных щелей нет. Сагиттальный гребень развит слабо (за исключением тапировых). Задний край глазниц открытый (тапировые, носороговые) или замкнутый (лошадиные). Алисфеноидный канал присутствует. Слуховой пузырь не вздутый, с хорошо развитой костной трубкой наружного слухового прохода. Наружная часть пузыря образована барабанной костью, внутренняя — энтотимпанальной. Нижнечелюстные кости массивные, без углового отростка; сращены между собою.

Зубная формула: $I3-0/i3-0$, $C1-0/c1-0$, $P4-3/p4-3$, $M3/m3 = 44-24$. * Щечные зубы складчатого (лофодонтного) или складчато-лунчатого (селенолофодонтного) типа (рис. 1). Резцы и клыки почти всегда присутствуют, небольшие. Между клыками и коренными зубами имеется диастема. Премоляры, кроме переднего, сходны по величине и форме с молярами (моляризованы).

В скелете нет ключицы. Плечевая кость без надмышцелкового отверстия. Локтевая кость тоньше лучевой кости, иногда значительно, может с ней срастаться. Бедренная кость с третьим вертелом (*trochanter tertius*). Малоберцовая кость цельная (у лошадиных прервана в средней части, нижний конец ее срастается с большеберцовой). Таранная кость (астргал) с одним скошенным блоком; фасетка для сочленения с ладьевидной костью значительно больше, чем с кубовидной. Ладьевидная (*os scaphoideum*) и полулунная (*os lunatum*) кости запястья не сращены, свободной центральной кости (*os centrale*) нет. В запястье ладьевидная (*os naviculare*) и кубовидная (*os cuboideum*) кости отдельные. Третья фаланга среднего пальца широкая, имеет форму копыта. Кость полового члена (бакулюм) отсутствует.

Распространены в Евразии, Африке (кроме Мадагаскара), Центральной и Южной Америке. В домашнем состоянии встречаются по всему земному шару.

Встречаются как на полупустынных или кустарниковых равнинах, так и в густых тропических лесах. Многие могут быстро и продолжительно бегать, другие подолгу находятся в воде, хоро-

* Для зубов верхней челюсти (резцы, клыки, премоляры, или предкоренные, и моляры, или коренные) приняты обозначения прописными буквами: $I1-3$, $C1$, $P1-4$, $M1-3$, для зубов нижней челюсти — строчными буквами: $i1-3$, $c1$, $p1-4$, $m1-3$.

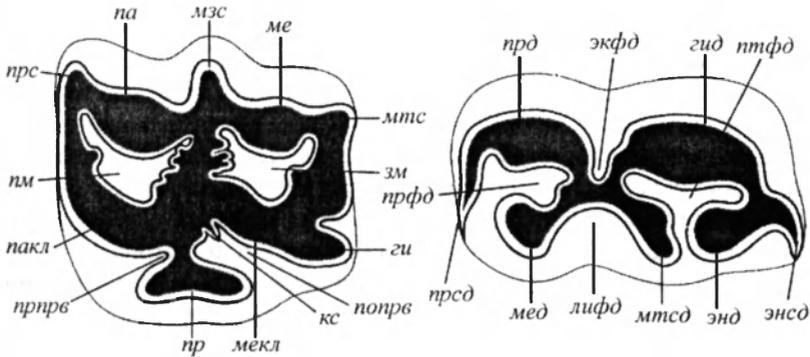


Рис. 1. Строение щечных зубов у лошадей (*Equus*); первый верхний моляр M1 (слева) и первый нижний моляр m1 (справа), жевательная поверхность (по: Thenius, 1989).

ги — гипокон, гид — гипоконид, зм — задняя марка (фасетка), кс — кабаллоидная складка, лифд — лингвальный флексид, ме — метакон, мед — метаконид, мекл — метаконуль, мзс — мезостиль, мтс — метастиль, мтсд — метастилид, па — паракон, пакл — параконуль, пм — передняя марка (фасетка), попрв — постпротоконная выемка, пр — протокон, прд — протоконид, прпрв — препротоконная выемка, прс — парастиль, прсд — парастилид, прфд — префлексид, птфд — постфлексид, экфд — эктофлексид, энд — энтоконид, энсд — энтостилид.

шо плавают и ныряют. Держатся в основном оседло, для некоторых свойственны сезонные миграции. Питаются разнообразными, преимущественно травянистыми растениями. Характерна полигамия. Рождается только 1 детеныш, который вскоре после рождения способен следовать за матерью.

Ценные промысловые звери, дающие качественное мясо и шкуры, однако численность большинства видов из-за неумеренного промысла и изменения окружающей среды резко сократилась, так что многие виды находятся на грани исчезновения. Охраняются в заповедниках и природных парках.

В геологической летописи появляются в раннем эоцене и происходят, скорее всего, от примитивных копытных из сем. Phenacodontidae отряда кондилартр (*Condylarthra*). У последних кисть и стопа оставались еще пятипалые, но первый и пятый пальцы были уже уменьшены. В палеогене непарнопалые освоили безлесные пространства и достигли гигантских размеров — крупнейших среди наземных млекопитающих (безрогие носороги р. *Indricotherium* Borissiak из олигоцена Азии). По морфологическим данным — монофилетический таксон в составе надотряда Ungulata. Результаты молекулярно-биологических исследований сближают

непарнопалых с группой Eparctocyona, в которую входят отряды китообразных и парнопалых (Cetacea/Artiodactyla); вместе они образуют группу Cetungulata.

3 современных и 11 вымерших семейств группируются в 2 подотряда: Hippomorpha (нижние резцы не увеличены, на нижних коренных развита передняя ветвь гиполофида, образованного слиянием гипо- и энтокониды, на m3 хорошо развит гипоконулид; 1 современное семейство — лошадиные) и Ceratomorpha (некоторые из нижних резцов могут быть сильно увеличены, гиполофид нижних моляров без передней ветви, гипоконулид m3 небольшой или отсутствует; 2 современных семейства — тапировые и носороговые). 230 вымерших и 6 современных родов, 15 современных видов. В фауне бывшего СССР — 1 вид из семейства лошадиных.

Основная литература. Громова В. Определитель млекопитающих СССР по костям скелета. Вып. 1. Определитель по крупным трубчатым костям. М.; Л., 1950. 240 с. + Атлас; Вып. 2. Определитель по крупным костям заплюсны. М., 1960. 118 с.; Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 3. М., 1993. 312 с.; Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М., 2006. 297 с.; Соколов И. И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). М.; Л., 1959. 640 с.; Grubb P. Order Perissodactyla // Mammals species of the world / Eds D. E. Wilson, D. A. M. Reeder. 3rd ed. Baltimor, 2005. P. 629—636; Mc Kenna M. C., Bell S. K. Classification of mammals above the species level. New York, 1997. 631 p.

1. Сем. ЛОШАДИНЫЕ — EQUIDAE

Крупные млекопитающие с длиной тела более 150 см, стройного телосложения. Конечности высокие, имеют по одному пальцу (кроме древних представителей).

Волосяной покров плотный, состоит из упругой ости и мягкого подшерстка. Более длинные и грубые волосы расположены на верхней стороне шеи, где они образуют гриву, и на части хвоста или по всему хвосту. На внутренней стороне передних, а иногда и задних конечностей имеются плоские вытянутые участки безволосой кожи (так называемые «каштаны»). Окраска однотонная или поперечнополосатая.

Головной мозг крупный; полушария головного мозга хорошо развиты, с многочисленными мозговыми извилинами, они не покрывают полностью мозжечок. Боковое впячивание стенки входа

в носовую полость образует так называемый барабан, или дивертикул. Ободочная кишка имеет вид двойной петли, оба колена которой плотно прилегают друг к другу. Продольные мускульные волокна слепой и ободочной кишок собраны в укороченные по сравнению с длиной кишки пучки (тении).

В черепе глазница замкнутая, ее задний край образован отростками лобной и чешуйчатой части височной кости. Межчелюстные кости соприкасаются с носовыми. Между каменистой костью и телом затылочной кости имеется одно большое разорванное отверстие (for. lacerum magnum).

Зубная формула: I3/i3, C1/c1, P3/p3, M3/m3 = 40. Клыки небольшие, могут отсутствовать. Коренные зубы складчатого (лофодонтного) типа, их высота в ходе эволюции семейства прогрессивно увеличивалась; характерны замкнутые фасетки (марки) и увеличение постфлексиды (рис. 1). Первые премоляры отсутствуют (есть у древнейших).

Позвоночный столб включает 7 шейных, 18—19 грудных, 5—6 поясничных, 5 крестцовых позвонков и до 20 хвостовых. Межпоперечное отверстие открывается на дорсальной стороне атланта (рис. 2, а). Зубовидный отросток эпистрофея цилиндрической формы, краниальные суставные фасетки под ним разделены вырезкой; гребень эпистрофея раздваивается кзади (рис. 2, б).

Лопатка треугольных очертаний, с хорошо выраженным бугром ости (рис. 3, а). На верхнем конце плечевой кости видна межбугорковая борозда (рис. 4, а). Локтевая кость сращена с лучевой костью. Таз с хорошо развитым крестцовым бугром (рис. 5, а). Шейка бедренной кости выражена слабо (рис. 4, д); медиальный гребень дистального блока сильно вздут по всей длине. Малоберцовая кость прервана в средней части, нижний конец ее срастается с большеберцовой костью. На пяточной кости внутренняя астрагальная фасетка отделена от коракоидной; боковой отросток, спускающийся от наружной стороны кости, несет на переднем крае не сложную маллеолярную фасетку, как у парнопалых, а плоскую коракоидную фасетку (рис. 6, а). Таранная кость (астргал) имеет блок только на верхнем конце, его гребни спускаются почти до уровня нижней ладьевидной фасетки; снаружи от последней расположена маленькая кубоидная фасетка (рис. 7). Сохранились цельными только третья пястные и плюсневые кости (кроме древних представителей). Первая и вторая фаланги массивные, дорсо-волярно сжатые. Третья (последняя) фаланга широкая, копытообразная.

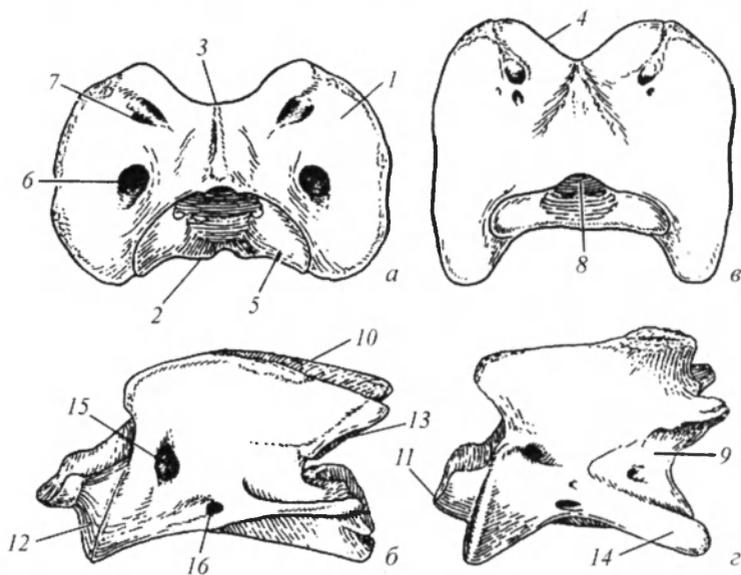


Рис. 2. Строение шейных позвонков кулана (*Equus hemionus*) (а, б) и благородного оленя (*Cervus elaphus*) (в, з): первого (атлант, atlas) (а, в) и второго (эпистрофей, axis) (б, з); вентральная (а, в) и латеральная (б, з) стороны.

1 — крыло (ala atlantis); 2 — дорсальная дуга (arcus dorsalis); 3 — вентральная дуга (arcus ventralis); 4 — краниальная суставная ямка (fovea articularis cranialis); 5, 13 — каудальные суставные фасетки (facies articularis caudalis); 6, 16 — межпоперечное отверстие (for. transversarium); 7, 15 — межпозвоночное отверстие (for. intervertebrale); 8 — позвоночное отверстие (for. vertebrale); 9 — тело позвонка (corpus vertebrae); 10 — гребень эпистрофея (crista epistrophei); 11 — зубовидный отросток (dens epistrophei); 12 — краниальные суставные фасетки (facies articularis cranialis); 13 — каудальный сочленовный отросток (proc. articularis caudalis); 14 — поперечный отросток (proc. transversus).

Ареал включает открытые пространства Африки (без Мадагаскара), Передней и Центральной Азии. В Европе в дикой природе обитали до конца XIX в. В домашнем состоянии распространены по всему земному шару.

Известны с раннего эоцена Европы и Северной Америки. Филогенетически близки к семейству палеотериев (Palaeotheriidae) из эоцена и олигоцена Евразии.

Для примитивных лошадиных (*Hyracotherium* Owen) характерно развитие на верхних коренных зубах косых поперечных гребней (протолофа и металофа), смещение назад гипоконулида на нижних коренных, а также разрастание углового отростка зуб-

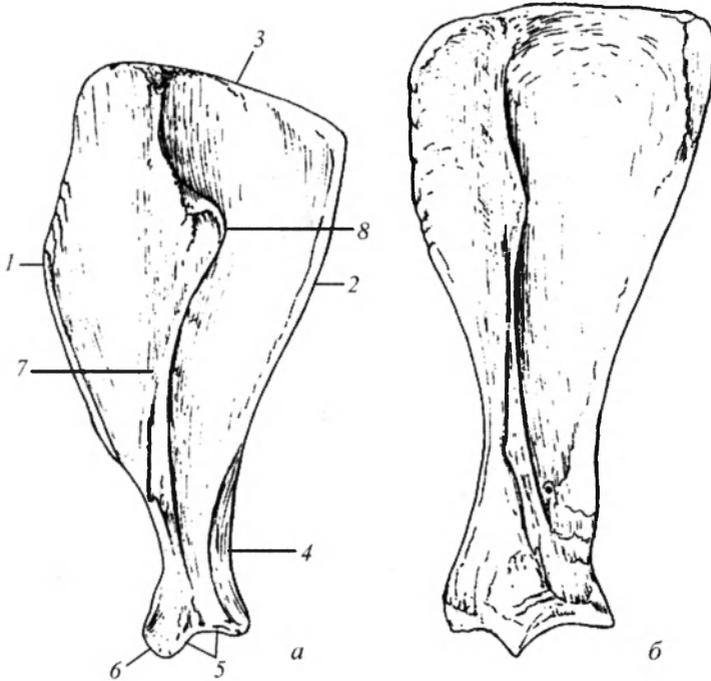


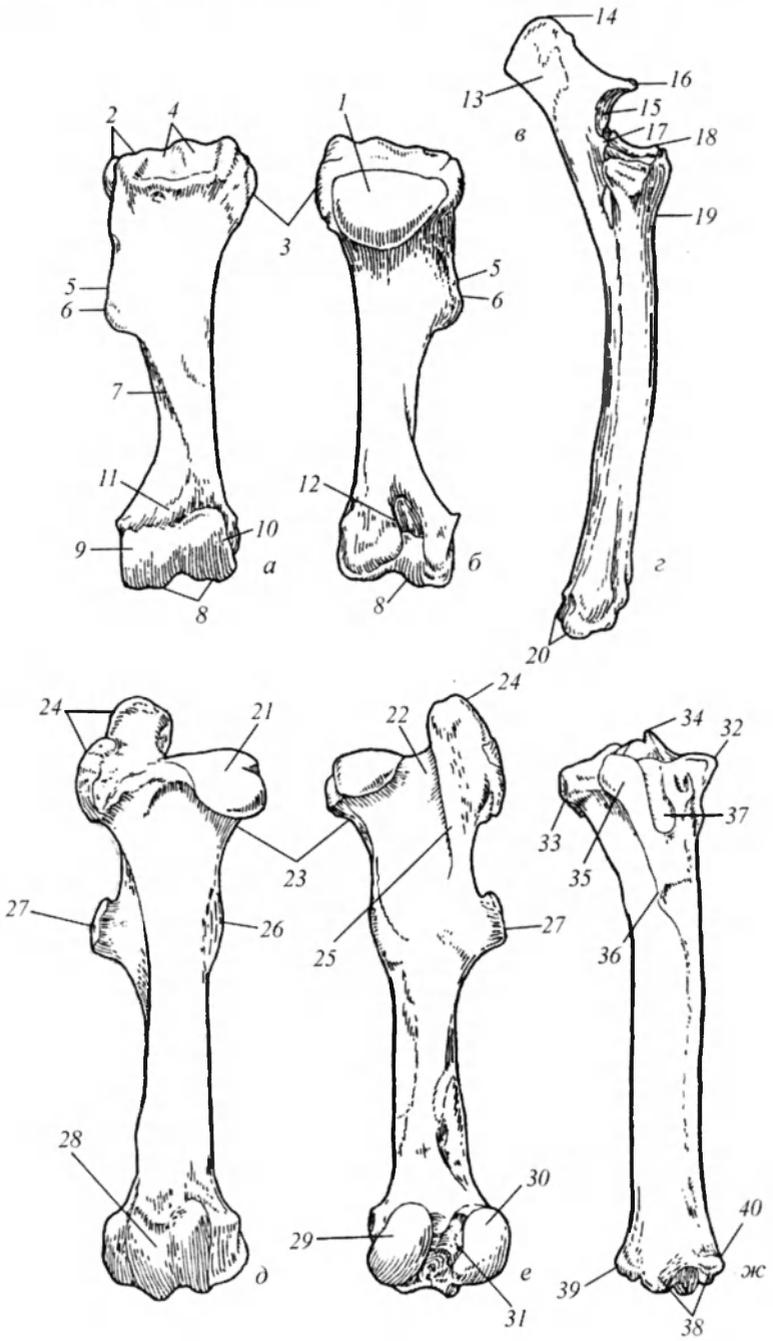
Рис. 3. Строение лопатки (scapula) кулана (*Equus hemionus*) (а) и кабана (*Sus scrofa*) (б): латеральная сторона.

1 — краниальный край (margo cranialis), 2 — каудальный край (margo caudalis), 3 — дорсальный край (margo dorsalis), 4 — шейка лопатки (collum scapulae), 5 — суставная впадина (cavitas glenoidalis), 6 — бугор вентрального конца краниального края (tuberculum supraglenoidale), 7 — ость (spina scapulae), 8 — бугор ости (tuberculum spinae scapulae).

ной кости. В кисти первый палец утрачен, пятый уменьшен, так что основная опорная нагрузка приходилась на третий палец. В стопе формируется характерное седловидное таранноладьевидное сочленение, первый и пятый пальцы полностью исчезли. Эти черты строения получили дальнейшее развитие в эволюции семейства, достигнув наивысшей специализации в роде лошадей (*Equus* L.).

Развивались преимущественно в Северной Америке, где широко радирировали и откуда время от времени расселялись в Старый Свет. В плейстоцене проникли в Южную Америку, но исчезли здесь, как и в Северной Америке, еще до появления там европейцев.

Эволюция шла по пути приспособления к быстрому передвижению на открытых пространствах с твердым грунтом и питанию



преимущественно жестким травянистым кормом. С этим связаны основные направления морфологической эволюции: моляризация премоляров, увеличение гипсодонтности коренных зубов, редукция боковых пальцев и т. д.

Все представители семейства являются предметом охоты для человека с древнейших времен, некоторые из них стали предками домашней лошади и домашнего осла.

Семейство включает около 20 родов, в современной фауне представлен только 1 род.

Основная литература. Кузьмина И. Е. Лошади Северной Евразии от плиоцена до современности. СПб., 1997. 224 с. (Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 273).

1. Род ЛОШАДИ — EQUUS Linnaeus, 1758

Основные признаки, распространение и направление эволюции те же, что и семейства.

Род лошадей ведет историю со среднего плиоцена Северной Америки (*E. simplicidens* Cope), где его прямым предком был ран-

Рис. 4. Трубчатые кости кулана (*Equus hemionus*): краниальная (а, д, ж), каудальная (б, е) и латеральная (в, з) стороны (по: Громова, 1950).

Плечевая (humerus) (а, б): 1 — головка (caput humeri); 2 — большой бугорок (tuberculum majus); 3 — малый бугорок (tuberculum minus); 4 — межбугорковая борозда (sulcus intertubercularis); 5 — гребень большого бугорка (crista tuberculi majoris); 6 — дельтовидная шероховатость (tuberositas deltoidea); 7 — гребень плеча (crista humeri); 8 — блок (trochlea humeri); 9, 10 — латеральный и медиальный мыщелки (condyli lateralis et medialis); 11 — надблоковая ямка (fossa supratrochlearis); 12 — ямка локтевого отростка (fossa olecrani). Локтевая (ulna) (в): 13 — локтевой отросток (olecranon), 14 — локтевой бугор (tuber olecrani); 15 — полулунная вырезка (incisura trochlearis), 16 — крючковидный отросток (proc. anconeus), 17 — венечный отросток (proc. coronoideus). Лучевая (radius) (з): 18 — головка (caput radii), 19 — шейка (callum radii), 20 — блок (trochlea radii). Бедренная (femur) (д, е): 21 — головка (caput ossis femoris); 22 — ямка головки бедра (fovea capitis); 23 — шейка (collum ossis femoris); 24 — большой вертел (trochanter major); 25 — вертлужная ямка (fossa trochanterica); 26 — малый вертел (trochanter minor); 27 — третий вертел (trochanter tertius); 28 — блок для коленной чашечки (trochlea patellaris); 29, 30 — латеральный и медиальный мыщелки (condylus lateralis et medialis); 31 — межмыщелковая ямка (fossa intercondylaris). Большеберцовая (tibia) (ж): 32 — медиальный мыщелок (condylus medialis), 33 — латеральный мыщелок (condylus lateralis), 34 — мыщелковое возвышение (eminentia intercondyloidea) и межмыщелковые бугорки (tuberculum intercondylare lateralis et medialis), 35 — краниальный отдел гребня большеберцовой кости (tuberositas tibiae), 36 — гребень большеберцовой кости (crista tibiae), 37 — краниолатеральная вырезка (sulcus extensorius), 38 — блок (trochlea tibiae), 39 — латеральная лодыжка (malleolus lateralis), 40 — медиальная лодыжка (malleolus medialis).

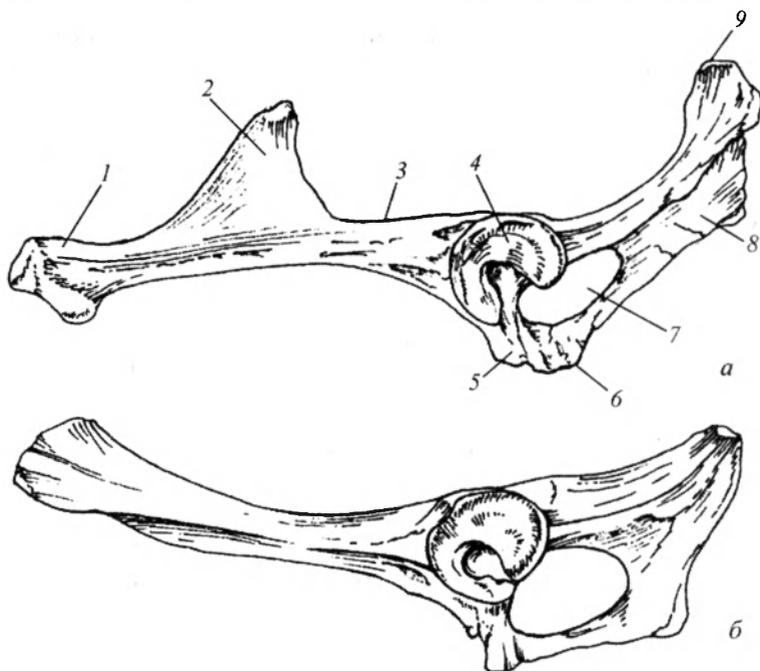


Рис. 5. Строение безымынной, или тазовой, кости (*os innominaus* = *os coxae*) кулана (*Equus hemionus*) (а) и кабана (*Sus scrofa*) (б): латеральная сторона.

1 — подвздошная кость (*os ilium*), 2 — крестцовый бугор (*tuber sacrale*), 3 — шейка подвздошной кости (*corpus ossis ilii*), 4 — вертлужная впадина (*acetabulum*), 5 — лобковая кость (*os pubis*), 6 — тазовый шов (*symphysis pelvis*), 7 — запирающее отверстие (*for. obturatum*), 8 — седалищная кость (*os ischii*), 9 — бугор седалищной кости (*tuber ischiadicum*).

неплиоценовый р. *Dinohippus* Quinn. В Евразию лошади расселились в позднем плиоцене (*E. livenzovensis* Bajgusheva).

Включает 8 современных видов, родственные отношения между которыми дискуссионны. В фауне бывшего СССР — 1 вид, кулан (*E. hemionus* Pall.). Его вместе с киангом (*E. kiang* Moorcroft, 1841) относят к группе *hemionus*. Иногда как самостоятельный вид из *E. hemionus* выделяют онагра (*E. onager* Boddaert, 1785), включая в него туркменского кулана.

В конце XIX столетия в степях юга Украины жил тарпан (*E. ferus* Boddaert, 1785). До середины XX в. в полупустынях Джунгарии и западной Монголии обитала лошадь Пржевальского

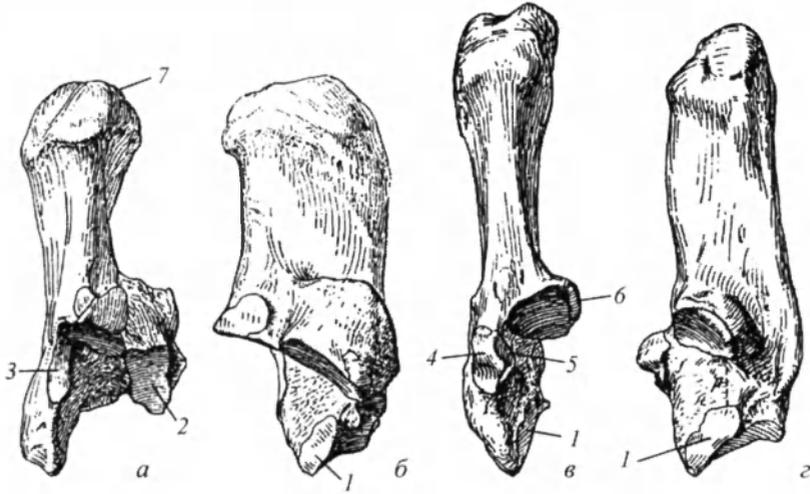


Рис. 6. Пяточная кость (calcaneus) кулана (*Equus hemionus*) (а, б) и кабана (*Sus scrofa*) (в, г): спереди (а, в) и изнутри (б, г) (по: Громова, 1960).

1 — нижняя астрагальная фасетка, 2 — внутренняя астрагальная фасетка (facies articularis talaris), 3 — коракоидная фасетка, 4 — маллеолярная фасетка (facies articularis malleolaris), 5 — внутренняя фасетка маллеолярного выступа, 6 — держатель астрагала (sustentaculum tali), 7 — бугор пяточной кости (tuber calcanei).

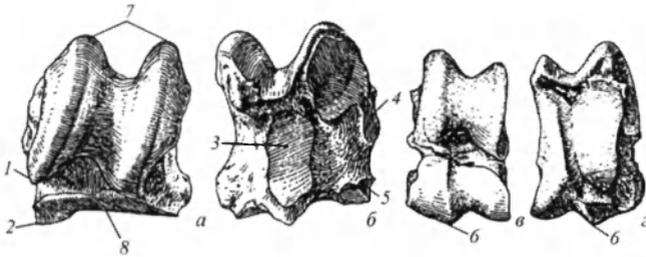


Рис. 7. Таранная кость (talus) кулана (*Equus hemionus*) (а, б) и кабана (*Sus scrofa*) (в, г): спереди (а, в) и сзади (б, г) (по: Громова, 1960).

1 — наружный гребень блока, 2 — кубоидная фасетка (facies articularis cuboidea), 3 — внутренняя пяточная фасетка (facies articularis calcaneae), 4 — наружная пяточная фасетка, 5 — нижняя пяточная фасетка, 6 — гребень нижнего блока, 7 — верхний блок (trochlea tali proximalis), 8 — ладьевидная фасетка (facies articularis navicularis).

(*E. przewalskii* Poljakov, 1881), сохранившаяся в зоопарках и вторично выпущенная в природу Монголии и Китая. Диких и домашних лошадей часто рассматривают как один вид *E. caballus* L., 1758.

Основная литература. George M., Jr., Ryder O. A. Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus* // *Mol. Biol. Evol.* 1986. Vol. 3. P. 535—546.

1. Кулан — *Equus hemionus* Pallas, 1775 (рис. 8).

Длина туловища 175—200 см, высота в холке около 125 см, масса 120—300 кг. Половой диморфизм в размерах выражен слабо. От домашней лошади (*E. caballus*) отличается более массивной головой с длинными ушными раковинами (от 17 до 25 см) и более тонкими ногами с узкими, вытянутыми копытами. «Каштаны» имеются только на передних конечностях (у *E. caballus* — на обеих конечностях). Волосяной покров летом короткий, плотно прилегающий к коже, зимой волосы длиннее и извилистее. На верхней стороне шеи развита короткая, стоячая грива, которая тянется от ушных раковин до холки; «челки», характерной для домашней лошади, нет. Хвост короткий, тонкий, с пучком длинных волос в нижней трети, образующей подобие кисти.

Общий тон окраски туловища, шеи и головы песчано-желтого цвета различных оттенков и насыщенности, иногда доходя до красно-коричневого с сероватым оттенком. Вдоль средней линии спины и хвоста идет узкая темная полоса. Грива и концы ушей темно-бурые. Длинные волосы на конце хвоста черные или черно-бурые. Низ туловища и шеи, конец головы, внутренние части конечностей и область около хвоста светлые, почти белые.

Череп (рис. 9) с наибольшей длиной 400—481 мм; отличается от черепа *E. caballus* более длинным сошником: расстояние от его заднего края до задненёбной вырезки обычно больше расстояния от заднего края сошника до затылочного отверстия. Межчелюстные кости в месте своего соединения, впереди от носового отверстия, имеют парный бугорок. Костные трубки наружного слухового прохода длинные, при взгляде на череп сверху выступают в стороны за контуры височных гребней. Глоточные бугорки не заходят вперед дальше уровня большого разорванного отверстия (рис. 10, б). Нижний край нижней челюсти волнистый.

Размеры щечных зубов меньше, чем у *E. caballus*. Верхние клыки имеются не только у самцов, но и довольно часто у самок. Иногда присутствует P1 (15 % случаев). Верхние коренные отличаются малой складчатостью эмали и относительно длинным протоконом (до половины длины зуба). Нижние коренные относительно крупные, метаконид округлый и имеет короткую и широкую «ножку».

В кариотипе: $2n = 56$, $Nfa = 100$.

В геологической летописи известен с раннего плейстоцена Центральной Азии (Забайкалье); в позднем плейстоцене входил в состав мамонтовой фауны и встречался на огромных территориях Северной Азии от Кавказа до Японии (о-в Хонсю) и Арктической Сибири (о-в Бегичева). Вероятным предком считается *E. sanmeniensis* Teilhard de Chardin et Riveteau из позднего плиоцена Китая.

Распространение. На территории бывшего СССР в историческое время жил в степях Украины, Северного Кавказа, юга Западной Сибири и Забайкалья; еще в XIX в. был широко распространен в Казахстане, Туркмении и Узбекистане.

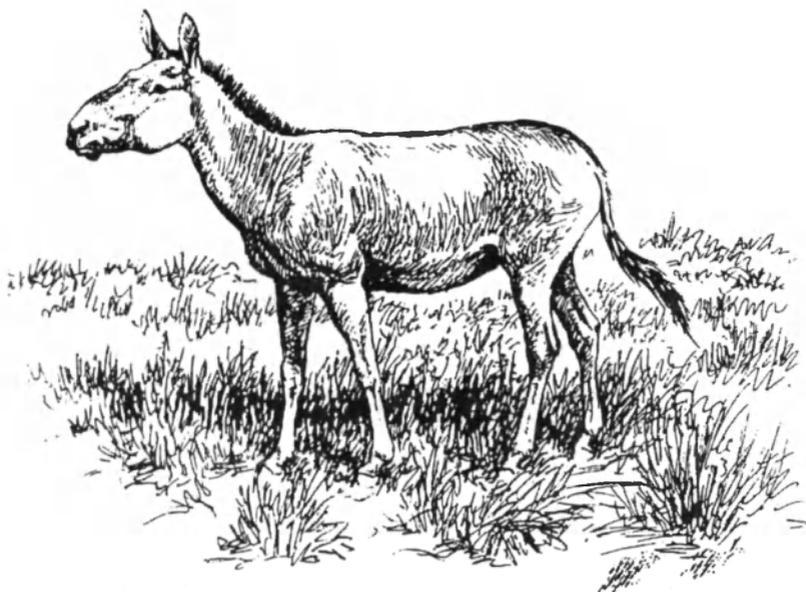


Рис. 8. Кулан (*Equus hemionus*).

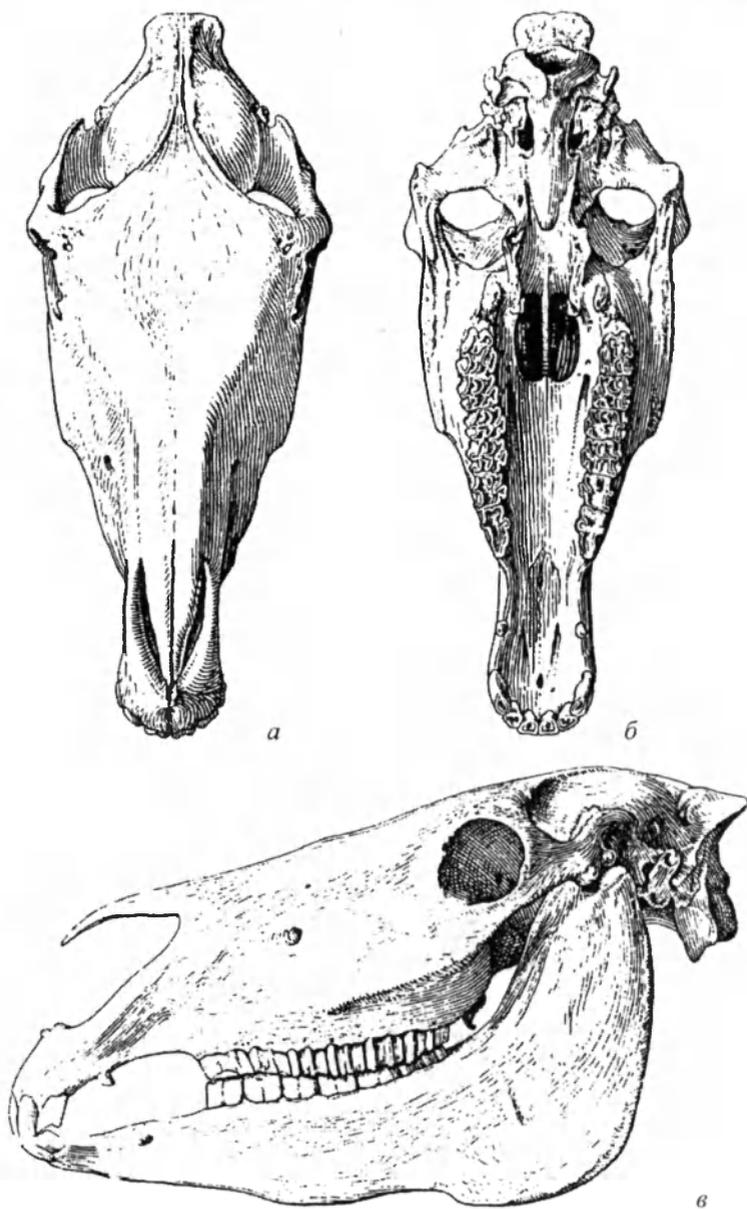


Рис. 9. Череп кулана (*Equus hemionus*) (по: Соколов, 1959).

а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

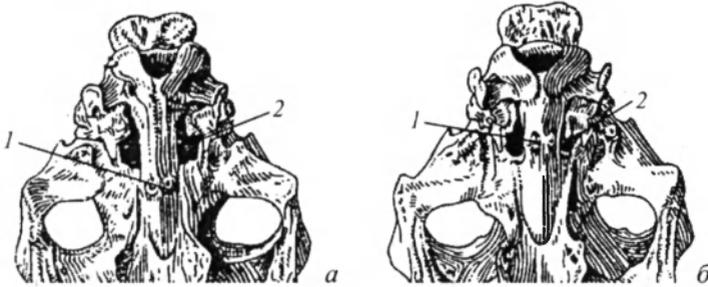


Рис. 10. Положение глоточных бугорков (1) относительно большого разорванного отверстия (2) на черепе тарпана (*Equus ferus*) (а) и кулана (*E. hemionus*) (б) (по: Соколов, 1963).

В начале XX в. встречался на юге Туркмении и в восточном Казахстане, изредка заходил с территории Монголии в юго-восточное Забайкалье. В настоящее время сохранился только в Бадхызском заповеднике (около 700 голов) на юго-востоке Туркмении (междуречье рек Теджен и Мургаб).

В 1953 г. был завезен на о-в Барсакельмес в Аральском море, где обитает до сих пор (120—140 зверей). В конце XX в. в связи с ухудшением экологической обстановки в бассейне Аральского моря часть поголовья была переселена на охраняемые территории Туркмении и Казахстана. Небольшие популяции обитают на плато Капланкыр и в районе поселков Меана и Чаача (Туркмения), на территории Капчагайского национального парка и Андасайского (Бетпак-Дала) заказника (Казахстан). Около 150 зверей имеются в заповеднике Аскания-Нова и на о-ве Бирючий на Украине.

За пределами бывшего СССР распространен в Иране, Афганистане, Монголии и Северо-Западном Китае. В голоцене доходил на западе до Румынии.

Образ жизни и значение для человека. Характерный обитатель сухих равнинных пустынь и полупустынь, предпочитает места с твердым грунтом. В Туркмении (Бадхыз) держится на полупустынных равнинах и пологих склонах холмов до высоты 300—600 м над ур. м. Обширных пространств незакрепленных или слабо закрепленных песков избегает. В Северном Китае отдает предпочтение сухим степям предгорий и каменистым пустыням. В Монголии кормится в небольших межгорных долинах или котловинах озер, а также на мелкосопочнике у подножия гор.

В настоящее время ареал и численность кулана сильно сократились, но в прошлом его северным популяциям были свойственны регулярные перемещения на сотни километров. В XVIII и XIX столетиях из степей Северного Казахстана животные в конце лета откочевывали на юг, в малоснежные пустынные области Бетпак-Дала. В северо-восточной части ареала направление сезонных миграций было противоположным. В связи с осенним оскудением пастбищ в полупустынях и выпадением снега куланы в Монголии мигрировали главным образом к северу, в степные районы, и доходили до Забайкалья. О кулане писали как о степном виде, который, вытесненный из степей человеком, нашел убежище в пустыне. Это заблуждение объясняется тем, что натуралисты прошлого наблюдали животных главным образом во время их летних кочевок в степи.

Питается травянистыми (преимущественно злаки, полыни и солянки) и кустарниковыми растениями, включая горькие травы и колючки. Значение в питании различных растений меняется в зависимости от места обитания, сезона и условий года. Весной может поедать эфемеры, предпочитая эфемерные злаки. Летом, во время засухи, отыскивает наиболее сочные растения, в том числе солянки. Осенью, когда пастбища зазеленеют после дождей, вновь кормится, как и весной, злаками или тщательно отыскивает лучше сохранившие влагу солянки и полыни. Зимой в бесснежных местах или при неглубоком и рыхлом снеговом покрове без труда находит те же излюбленные корма. Если снег достигает глубины 15—20 см, животные раскапывают его ударами копыт (тебнуюют). Глубокие снега, длительное время покрывающие землю, переносят тяжело, много сил тратит на тебеневку. Стремится уйти в овраги, впадины и ущелья, где нередко кормится ветвями саксаула и других кустарников; в особенно многоснежные зимы предпочитает массовые кочевки. Очень тяжело переносит гололед; в это время конечности, которыми куланы вынуждены добывать корм из-под корки льда, бывают стерты до крови; звери голодают и нередко гибнут.

В засушливый и жаркий период года, когда влажность кормов низкая, нуждается в регулярном водопое, что определяет его летнее территориальное размещение, суточный ритм и поведение. Весной, когда получает из сочных кормов достаточное количество влаги (до 10—15 л), может обходиться без водопоя, но охотно пьет, если источник воды есть поблизости. Как только растения высохнут, откочевывает на пастбища, лежащие не далее 10—15 км от водоема. Может пить морскую воду.

Животных можно видеть кормящимися или отдыхающими в любое время суток; строго определенных часов для пастьбы или отдыха у них нет, но ночью они пасутся все же меньше, чем днем. На водопой выходят в основном по ночам.

Отличается консервативностью в территориальном поведении. Большую часть года держится косяками от 3 до 50 голов (обычно 5—11), каждый из которых состоит из взрослого самца, самок и молодых. Осенью и зимой они объединяются в табуны, размеры которых зависят от общей численности животных и кормовой емкости пастбищ. Нередко такие стада бывают до 100 и больше голов, в прошлом они достигали в Казахстане и Центральной Азии нескольких тысяч.

Необычайно быстрое и очень выносливое животное. Взрослый зверь может развить скорость до 64 км/ч, а на коротких дистанциях до 68—72 км/ч и больше. 7—10-дневный жеребенок может бежать со скоростью до 40 км/ч и выдерживает такой темп на протяжении нескольких километров. Кулан легко передвигается по каменистым склонам гор, избегая лишь узких ущелий. Хорошо плавает, без труда переплывая широкие реки.

Хорошо развиты слух, зрение и обоняние, так что подойти незамеченным к животным ближе чем на 1—1.5 км очень сложно. Молчаливый зверь, редко издающий крики.

Самка достигает половой зрелости в 2—3-летнем возрасте, впервые приносит жеребенка в 3—4 года. Самец также становится половозрелым в 3 года, но принимает участие в размножении позднее, когда ему удастся отбить табун самок. Период гона и спаривания длится с мая до августа в зависимости от местности и условий года; на востоке ареала он начинается позднее, чем на западе. Покрытие самок чаще всего бывает в мае—июле. Половой цикл длится от 17 до 28 дней, в среднем 23 дня. Первая течка после родов наступает на 5—8-й день, новое покрытие — на 7—10-й день. Если самка остается холостой, она оплодотворяется в следующую течку. Самки жеребятся до 15 лет, чаще всего до 13—14 лет. Еще до начала гона, в апреле или раньше, самец-вожак изгоняет из табуна остальных самцов, достигших годовалого возраста. Выгнанные самцы ходят поодиночке или объединяются с другими самцами под предводительством старого самца, уступившего в косяке место вожака более молодому сопернику. В период гона самцы дерутся, у них бывают большие раны, но смертельные исходы драк неизвестны или случаются крайне редко.

Беременность длится от 331 до 374 дней, в среднем 345 дней. Ее продолжительность даже у одной самки в разные годы может отличаться на 2 нед, а у разных самок в табуне — до 1 мес. Жеребята появляются на свет с апреля до августа. На востоке ареала, где весна сухая и запаздывает, их рождение сдвинуто на более поздние сроки.

В первые дни новорожденные почти все время лежат и встают только для того, чтобы сосать мать. Лактация длится до 8—10-месячного возраста, в случае прохолостания самки — до 14—16 мес. Жеребята начинают есть траву на 3—5-й день своей жизни, по-настоящему пасутся с месячного возраста.

При благоприятных условиях самка приносит потомство ежегодно, особенно молодые особи, иногда подряд 5—6 лет. Старые самки (13—15-летние) часто остаются яловыми. В засушливые годы, особенно после суровых многоснежных зим, дают потомство меньше половины взрослых самок табуна. В среднем прирост стада составляет около 20 % в год.

Основной враг — волк, но при высокой численности других копытных он редко нападает на кулана. Конкурентами за пищу могут быть сайга, дзэрен, домашний скот.

В прошлом был промысловым зверем, которого добывали ради кожи и мяса. В настоящее время повсеместно охраняется. Включен в Красную книгу Российской Федерации.

Географическая изменчивость и подвиды. Характерен клинальный характер изменчивости: размеры тела, густота волосяного покрова, величина кисти на хвосте и потемнение окраски увеличиваются с запада и юга к северу и востоку. 7 подвидов, большинство из которых полностью вымерли. Для территории бывшего СССР принимают 2—3 подвида.

1. *E. h. hemionus* Pallas, 1775 — монгольский кулан, или джигетай.

Размеры крупные, граница между светло- и темноокрашенными участками тела выражена не резко. Распространение: Монголия, Северо-Восточный Китай, откуда возможны заходы на юг Забайкалья.

2. *E. h. finschi* Matschie, 1911 — казахстанский кулан.

Размеры крупные, окраска, вероятно, темная, лишь незначительно светлее, чем у монгольского кулана. Распространение: степи Казахстана и Западной Сибири и, может быть, Джунгарии; вымер в историческом прошлом. Возможно, является младшим синонимом номинативного подвида.

3. *E. h. kulan* Groves et Mazák, 1967 — туркменский кулан.

Размеры средние, окраска светлая с белыми полосами вдоль темного ремня на хребте. Распространение: Туркмения, Иран, Афганистан; акклиматизирован в Казахстане.

Основная литература. Банников А. Г. Кулан. М., 1981. 121 с.; Лобанов Н. В. Аскания-Нова — третий резерват в СССР по разведению туркменского кулана (*Equus hemionus kulan*) // Зоол. журн. 1982. Т. 61, № 12. С. 1856—1861; Млекопитающие Туркменистана. Т. 1: Хищные, ластоногие, копытные. Ашгабат, 1995. 318 с.; Groves C. P. The taxonomy, distribution and adaptations of recent equids // *Equids in the ancient world*. Wiesbaden, 1986. 421 p.; Schlawe L. Seltene Pfleglinge aus Dshungarei und Mongolei: Kulane, *Equus hemionus hemionus* Pallas, 1775 // *Zool. Garten, Neue Folge*. 1986. Bd 56. S. 229—323.

Отряд ПАРНОПАЛЫЕ —
ARTIODACTYLA Owen, 1848

Отряд парнопалых, или парнокопытных, включает млекопитающих, ведущих наземный образ жизни (за исключением полуводного бегемота, *Hippopotamus amphibius* L.) и способных к быстрому бегу. Характерны щечные зубы, приспособленные для измельчения растительной пищи, и хождение на двух пальцах, обычно покрытых копытом.

Размеры варьируют от мелких (у дикдиков, *Madoqua* Ogilby, длина тела до 50 см, высота в плечах 25 см, масса 2—3 кг) до очень крупных (у жирафа, *Giraffa camelopardalis* (L.), длина почти 500 см, общая высота до 600 см, у бегемота масса достигает 3200 кг). Половой диморфизм хорошо выражен в размерах. У самцов могут присутствовать парные рога (оленьевые, Cervidae, и полорогие, Bovidae) или же увеличены клыки (свиньи, Suidae, верблюдовые, Camelidae, кабарговые, Moschidae).

Парнопалые имеют большей частью стройное сложение, на высоких тонких конечностях, реже они приземистые, массивные, опирающиеся на короткие толстые ноги. Шея длинная (особенно у жирафа). Голова относительно крупная, чаще всего с крупными глазами; морда может иметь короткий хоботок. Ушные раковины хорошо развиты. Конечности с двумя или четырьмя пальцами, из которых сильнее развиты средние (третий и четвертый); между ними проходят оси конечностей. Боковые пальцы (второй и пятый) расположены выше и недоразвиты или же отсутствуют. Концы пальцев со всех сторон одеты роговым чехлом — копытом (за исключением верблюдовых). Хвост короткий и может быть незаметным, у некоторых длинный.

Волосной покров дифференцирован на грубую ость и тонкий извитой подшерсток. Грива не характерна. У свиных остистые волосы образуют щетину. Бегемотовые (Hippopotamidae) почти лишены волосного покрова. Вибриссы хорошо развиты. Окраска разнообразная, однотонная или пятнистая. Она редко бывает яркой; чаще всего песочно-серых или буровато-коричневых тонов. Некоторые элементы рисунка волосного покрова выполняют

сигнальные функции (например, хвостовое «зеркало» у оленей и антилоп). Линяют 1—2 раза в год.

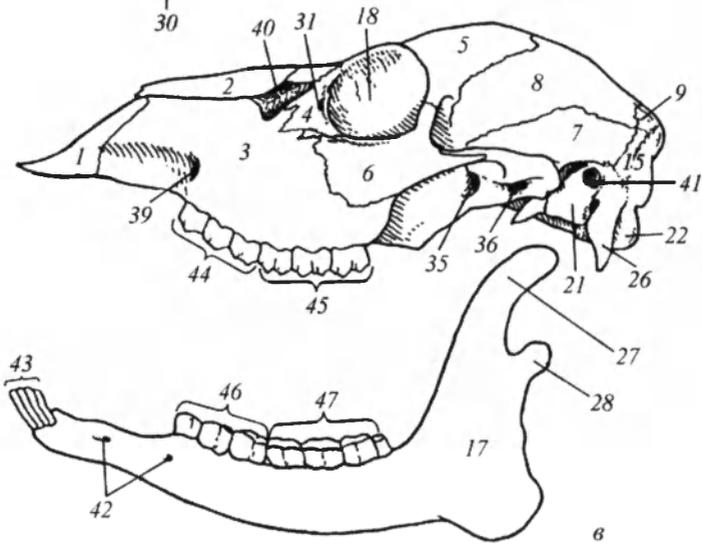
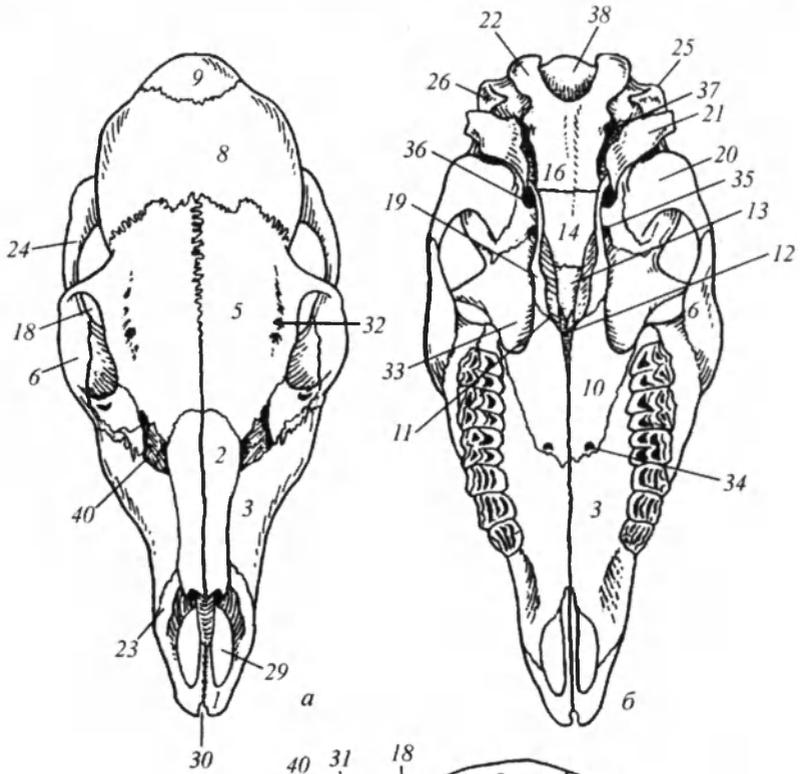
Головной мозг относительно крупный. Его полушария развиты хорошо, с многочисленными мозговыми извилинами, но мозжечка полностью не покрывают.

Желудок большей частью сложный (кроме свиных и бегемотовых); он состоит из нескольких в различной степени отделенных друг от друга камер. Во время пастбы жвачные слабо пережевывают пищу, которая поступает в первый отдел желудка, где она размягчается; затем пища отрывается в ротовую полость, тщательно пережевывается и опять проглатывается. Кишечник длинный, слепая кишка различного строения, иногда отсутствует. Ободочная кишка имеет вид спирали. Желчный пузырь имеется (за исключением оленевых). В коже присутствуют сальные и потовые железы.

Матка двурогая. Плацента диффузная или поликотиledonная. Семенники расположены в мошонке (у бегемотовых подкожно). Имеется от 1 до 6 пар сосков в брюшной или паховой области.

Лицевая часть черепа длиннее мозговой. Носовые кости обычно не расширены в заднем отделе. Сагиттальный гребень не развит (кроме верблюдовых и оленьковых, *Tragulidae*). Задний край глазниц замкнутый (за исключением свиных), он образован отростками лобной и скуловой костей, без участия чешуйчатой части височной кости (рис. 11). У некоторых имеется этмоидальная щель, сообщающаяся с обонятельным лабиринтом носовой полости. Глазничные крылья клиновидной кости увеличены и вклиниваются в орбиту, разделяя лобную и небную кости. Алисфеноидный канал отсутствует. Каменистая кость небольшая и не срастается с другими костями. Костная трубка наружного слухового прохода хорошо развита. Большое разорванное отверстие, характерное для лошадиных, разделено на небольшое заднее равное отверстие (*for. lacerum posterior*) и несколько других отверстий (овальное, круглоглазничное) (рис. 11). Нижняя челюсть грациальная, без углового отростка; обе зубные кости слабо сращены.

Зубная формула: $13-0/i3$, $C1-0/c1$, $P4-2/p4-2$, $M3/m3 = 44-28$. Коренные зубы лунчатого (селенодонтного) или бугорчатого (бунодонтного) типа (рис. 12). Между клыками и премолярами часто имеется беззубый промежуток (диастема). Переднекоренные зубы (премоляры) отличаются по форме от заднекоренных (моляров). Тригонид нижних моляров очень узкий, со сближенными между собой параконидом и метаконидом. Нижний



молочный коренной d4 и нижний постоянный моляр m3 состоят из трех долей; последняя доля образована сильно развитым гипоконулидом (кроме карликовых антилоп, *Neotragus* Smith).

Позвоночник включает 7 шейных, 13—14 грудных, 6—7 поясничных, 4—5 крестцовых позвонков; число хвостовых варьирует. На дорсальной стороне атланта нет межпоперечного отверстия (кроме верблюдовых) (рис. 2, в). Зубовидный отросток эпистрофея цилиндрической формы; гребень эпистрофея поднимается кзади и не раздваивается (рис. 2, з).

Ключица отсутствует. Лопатка с бугром ости (*Suidae*) или без него. Плечевая кость без надмыщелкового отверстия. Локтевая и малоберцовая кости недоразвиты и часто срastaются: первая с лучевой, вторая с большеберцовой. На бедренной кости нет третьего вертела, шейка четко отделяет головку от тела кости. Ладьевидная запястная и полулунная кости запястья отдельные, свободной центральной кости нет. Пяточная кость помимо астрала сочленяется с малой берцовой костью или с ее рудиментом (*os malleus*); внутренняя астральная фасетка слита с коракоид-

Рис. 11. Строение черепа европейской косули (*Capreolus capreolus*).

a — сверху, *б* — снизу, *в* — сбоку. Кости и их отделы: 1 — межчелюстная (резцовая) (*os praemaxillare*), 2 — носовая (*os nasale*), 3 — верхнечелюстная (*os maxillare*), 4 — слезная (*os lacrimale*), 5 — лобная (*os frontale*), 6 — скуловая (*os zygomaticum*), 7 — височная (*os temporale*), 8 — теменная (*os parietale*), 9 — межтеменная (*os interparietale*), 10 — небная (*os palatinum*), 11 — передний край заднебной вырезки, 12 — сошник (*vomer*), 13 — предклиновидная (*os praesphenoidale*), 14 — клиновидная (*os sphenoidale*), 15 — затылочная (*os occipitale*), 16 — основная часть затылочной кости (*os occipitale, pars basilaris*), 17 — нижнечелюстная (зубная) (*os mandibulare = os dentale*), 18 — глазница (*orbita*), 19 — межкрыловидная ямка (*fossa mesopterygoidea*), 20 — нижнечелюстная ямка (*fossa mandibularis*), 21 — слуховой пузырь (*bulla tympani*), 22 — мыщелок затылочной кости (*condylus occipitalis*). Отростки: 23 — носовой межчелюстной кости (*proc. nasalis*), 24 — скуловой (*proc. zygomaticus*), 25 — мастоидный (*proc. mastoideus*), 26 — парокципитальный (яремный) (*proc. paroccipitalis*), 27 — венечный (*proc. coronoides*), 28 — сочленовный (*proc. articularis*). Отверстия: 29 — небная щель (*fissure palatina*), 30 — резцовая вырезка (*fissure interincisiva*), 31 — слезное (*for. lacrimale*), 32 — надглазничное (*for. supraorbitale*), 33 — клинобная ямка (*fossa pterygopalatina*), 34 — большое отверстие небного канала (*for. palatinus major*), 35 — круглоглазничное (*for. orbitorotundum = fissure orbitalis + for. rotundum*), 36 — овальное (*for. ovale*), 37 — заднее рваное (*for. lacerum posterius*), 38 — большое затылочное (*for. magnum*), 39 — подглазничное (*for. infraorbitale*), 40 — этмоидальная щель (*ethmoidal fissure*), 41 — наружное слухового прохода (*meatus acusticus externus*), 42 — подбородочное (*for. mentale*). Зубы: 43 — нижние резцы (*incisivi*) и нижний клык (*canine*), 44 — верхние предкоренные, или премоляры (*dens praemolaris, P2—P4*), 45 — верхние коренные, или моляры (*dens molaris, M1—M3*), 46 — нижние предкоренные, или премоляры (*dens praemolaris, p2—p4*), 47 — нижние коренные, или моляры (*dens molaris, m1—m3*).

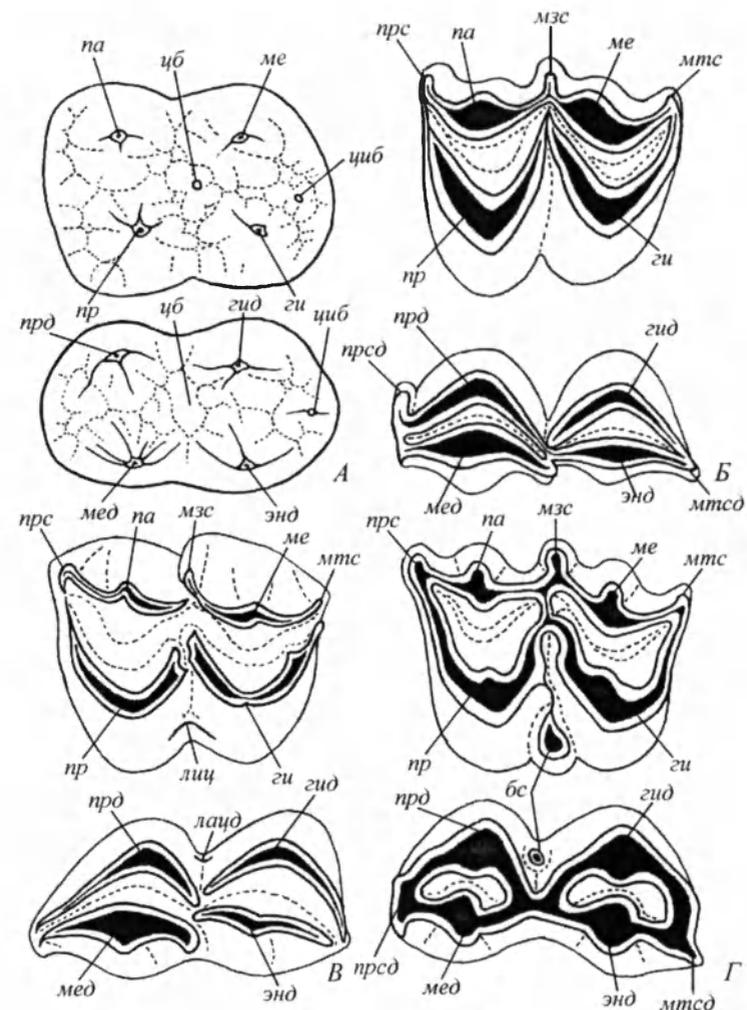


Рис. 12. Строение щечных зубов у свиней (*Sus*) (А), верблюдов (*Camelus*) (Б), оленей (*Cervus*) (В) и быков (*Bos*) (Г); первый верхний моляр M1 (сверху) и первый нижний моляр m1 (снизу), жевательная поверхность (по: Thenius, 1989).

бс — базальный столбик, ги — гипокон, гид — гипоконид, лацд — лабиальный цингулид, лиц — лингвальный цингулюм, ме — метакон, мед — метаконид, мзс — мезостиль, мтс — метастиль, мтсд — метастилид, па — паракон, пр — протокон, прд — протоконид, прс — парастиль, прсд — парастилид, цб — центральный бугорок, циб — цингулярный бугорок, энд — энтоконид.

ной фасеткой. Таранная кость (астрagal) не сужена в шейку и имеет два суставных блока: проксимальный, контактирующий с костями голени, и дистальный для сочленения с ладьевидной (*os scaphoideum*) и кубовидной (*os cuboideum*) костями. Характерна симметричная редукция вторых и четвертых метаподиальных костей вокруг увеличенных третьей и четвертой (древнейшие представители были пятипалыми, у позднейших элементы первого пальца передней и задней конечности остаются неокостеневшими). Третья (конечная) фаланга функционирующих пальцев сжата с боков и имеет несимметричную треугольную форму копыта. Бакулюм отсутствует.

Распространены в Евразии, Африке, Северной и Южной Америке и на прилегающих островах. Акклиматизированы в Австралии и Новой Зеландии. В домашнем состоянии встречаются по всему земному шару.

Обитатели разнообразных, преимущественно открытых ландшафтов. В основном быстро бегающие животные, но есть скалолазы и виды, ведущие земноводный образ жизни. Большинство оседлые, некоторые совершают значительные сезонные миграции. Питаются различными растениями, свиньи употребляют наравне с растительными и животные корма. При недостатке в пище минеральных веществ посещают «солонцы». Характерна полигамия. Детенышей 1—2, иногда до 14; вскоре после рождения они способны следовать за матерью.

Большинство парнопалых — важные промысловые звери, дающие ценные мясо и шкуры. Объект спортивной охоты. Численность многих видов в результате антропогенного пресса сильно уменьшилась, некоторые находятся на грани исчезновения или полностью истреблены. Объект охраны в заповедниках и природных парках. К отряду принадлежат многие важные домашние животные, некоторые содержатся в полудомашнем состоянии.

Ископаемые остатки парнопалых известны с раннего эоцена. Их предками считают копытных базальной радиации *Euroscoupa*, в частности травоядных представителей из архаичного сем. *Arctocyonidae* в отряде *Procreodi* (р. *Chriacus* Cope). Последние обладали верхними и нижними резцами, крупными клыками и коренными зубами, еще не специализированными для размельчения растительной массы и не отделенными от клыков диастемой. Эти признаки зубной морфологии сохраняли древнейшие парнопалые (р. *Diacodexis* Cope), хотя их скелет конечностей был уже значительно преобразован. Локтевой и голенистопопный суста-

вы позволяли конечностям двигаться только в вертикальной плоскости, малоберцовая кость сильно редуцирована, дистальные отделы конечностей (автоподии) удлинены (третья и четвертая пястная и плюсневая кости крупнее других метаподиальных костей), пальцы, вероятно, оканчивались копытами. Вместе с тем еще сохранялись ключица, самостоятельность локтевой кости и третий вертел на бедренной кости (как у кондилартр и непарнопалых); кисть и стопа были пятипалые. Магистральное направление эволюции отряда — приспособление к быстрому передвижению, часто прыжками, и питанию жесткой травянистой пищей.

Традиционно парнопалых сближали с трубкозубами (*Tubulidentata*), китообразными (*Cetacea*), непарнопалыми (*Perissodactyla*).

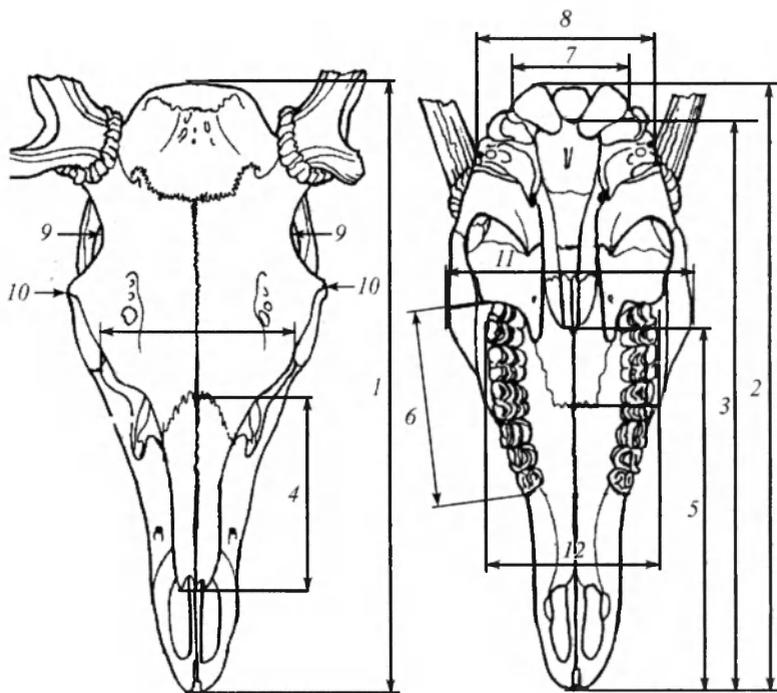


Рис. 13. Схема промеров осевого черепа благородного оленя (*Cervus elaphus*) (по: Von den Driesch, 1976).

Длина: 1 — наибольшая, 2 — кондильбазальная, 3 — основная, 4 — носовых костей, 5 — костного нёба, 6 — ряда верхних щечных зубов. Ширина: 7 — в затылочных мышечках, 8 — мастоидная, 9 — наименьшая лицевая, 10 — наибольшая (в орбитах), 11 — скуловая, 12 — наибольшая костного нёба.

la), даманами (Hyragoidea), сиренами (Sirenia) и хоботными (Proboscidea), вместе с которыми они образуют надотряд копытных (Ungulata), куда относятся также ряд вымерших отрядов (Dinocerata, Procreodi, Condylarthra, Arctostylopida, Desmostylia и примитивные эндемичные копытные Южной Америки). Однако данные молекулярной биологии показывают принадлежность трубкозубов, даманов, сирен и хоботных к группе Afrotheria, которая эволюционировала на Африканском континенте; парнопалые же, по этим данным, формируют общую с китообразными (отряд Cetacea) группу Eparctocoryna в составе Laurasiatheria.

Отряд Artiodactyla включает 17 вымерших и 10 современных семейств, которые составляют 3 подотряда: нежвачные (Suiformes), мозолоногие (Tylopoda) и жвачные (Ruminantia); иногда они рассматриваются как самостоятельные отряды. Оба последних подотряда образуют группу Selenodontia, которая противопоставляется группе Bunodontia (Suiformes). Около 80 современных видов.

Фауна бывшего СССР насчитывает 5 семейств (верблюдовые в настоящее время встречаются только в домашнем состоянии), 7 родов и 9 видов.

К методике определения. Определение большинства видов парнопалых фауны России не представляет сложности. Наиболее информативными являются череп, рога и кости дистальных отделов конечностей. Коренные зубы и резцы жвачных труднее поддаются диагностированию, но и они при надлежащей практике позволяют надежно судить о родовой принадлежности животных. Детали строения черепа приведены на рис. 11, щечных зубов — на рис. 12. Схема основных промеров черепа показана на рис. 13.

Основная литература. Бромлей Г. Ф., Кучеренко С. П. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М., 1983. 304 с.; Вислобокова И. А. Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозойе // Эволюция биосферы и биоразнообразия / Ред. Рожнов С. В. М., 2006. Р. 416—438; Собанский Г. Г. Копытные Горного Алтая. Новосибирск, 1992. 257 с.; Соколов В. Е., Темботов А. К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Копытные. М., 1993. 528 с.; Соколов И. И. Отряд Artiodactyla — Парнопалые // Млекопитающие фауны СССР / Ред. И. И. Соколов. М.; Л., 1963. С. 972—1068; Чернявский Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М., 1984. 389 с.; Gentry A. W., Hooker J. The phylogeny of the Artiodactyla // The phylogeny and classification of the Tetrapods / Ed. Benton M. J. Vol. 2, Mammals. Oxford, 1988. P. 235—272

(System. Assoc. Spec. Vol. N 35B); Grubb P. Order Artiodactyla // Mammals species of the world / Eds Wilson D. E., Reeder D. A. M. 3 ed. Baltimor, 2005. P. 637—722; Mc Clellan D. A., Palfreyman E. J., Smith M. J., Moss J. L., Christensen R. G., Sailsbery J. K. Physicochemical evolution and molecular adaptation of the cetacean and artiodactyl cytochrome *b* proteins // Mol. Biol. Evol. 2005. Vol. 22, N 3. P. 437—455; Scott K. M., Janis C. M. Relationships of the Ruminantia (Arctiodactyla) and an analysis of the characters used in ruminant taxonomy // Mammal phylogeny: Placentals / Eds Szalay F. S., Novacek M. J., McKenna M. C. New York, 1993. P. 282—302.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ ПАРНОПАЛЫХ
(ОТРЯД ARTIODACTYLA) ФАУНЫ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

А. По наружным признакам

- 1 (2). Удлиненная, конусовидная морда оканчивается обращенным вперед голым «пяточком», на котором открываются ноздри. Верхние клыки выступают из-под верхней губы и вершинами направлены вверх. Тело покрыто грубой, толстой щетиной Сем. **Свиные** — **Suidae** (с. 39).
На территории бывшего СССР 1 вид, кабан — *Sus scrofa* L. (с. 45, рис. 15).
- 2 (1). Морда не конусовидная и оканчивается губами или мягким хоботовидным образованием. Верхние клыки, если выступают из-под губы, то вершинами направлены вниз. Волосяной покров не щетинистый.
- 3 (4). Верхняя губа раздвоена. На спине имеются 1 или 2 жировых горба. Конечности имеют только по два пальца и заканчиваются ногтевидными копытами без подошвы
. Сем. **Верблюдовые** — **Camelidae** (с. 53).
На территории бывшего СССР сохранились только в домашнем состоянии.
- 4 (3). Верхняя губа не раздвоена. На спине нет жировых горбов. На конечностях помимо средних пальцев (третьего и четвертого) присутствуют в разной степени недоразвитые боковые (второй и пятый). Копыта с развитой подошвой.
- 5 (6). Длина тела меньше 100 см. Передние конечности значительно короче задних, так что у стоящего животного крестец заметно приподнят относительно области лопаток. На верхней стороне хвоста имеется железа, выделяющая пахучий секрет Сем. **Кабарговые** — **Moschidae** (с. 60).

На территории бывшего СССР 1 вид, сибирская кабарга — *Moschus moschiferus* (L.) (с. 69, рис. 31).

- 6 (5). Длина тела больше 100 см. Передние и задние конечности мало различаются по длине, крестец расположен приблизительно на уровне лопаток. На верхней стороне хвоста железы нет.
- 7 (8). Рога, если имеются, ветвистые, сплошные. Они ежегодно опадают и вырастают вновь; во время роста покрыты кожей с волосами. На наружной стороне плюсны расположены железы, обозначенные выступающими над ними подушечками или пучками волос, отличающимися от соседних волос длиной и окраской Сем. **Оленевые** — **Cervidae** (с. 75).
- 8 (7). Рога, если имеются, не ветвистые. Они образованы выростами лобных костей и в течение всей жизни покрыты несменяемыми роговыми чехлами. Плюсовые железы отсутствуют Сем. **Полорогие** — **Bovidae**.

Б. По черепу

- 1 (2). Лицевая часть черепа клинообразно вытянута. Костное кольцо глазницы не замкнуто: лобная и скуловая кости не соприкасаются. Верхние резцы имеются. Верхние клыки длинные, концами направлены вверх. Коренные зубы бугорчатые (рис. 12) Сем. **Свиные** — **Suidae** (с. 39).

На территории бывшего СССР 1 вид, кабан — *Sus scrofa* L. (с. 45, рис. 16).

- 2 (1). Лицевая часть черепа не имеет формы клина. Костное кольцо глазницы замкнуто, так как лобная и скуловая кости соприкасаются друг с другом. Верхних резцов нет. Верхние клыки, если длинные, то концами направлены вниз. Коренные зубы лунчатые (рис. 12).
- 3 (4). На черепе хорошо развит сагиттальный гребень. Слуховой пузырь сильно вытянут вентрально. Имеется пара верхних резцов. Нижние клыки отставлены от резцов и имеют заостренные вершины Сем. **Верблюдовые** — **Camelidae** (с. 53).

На территории бывшего СССР сохранились только в домашнем состоянии.

- 4 (3). Череп без сагиттального гребня. Слуховой пузырь не вытянут вентрально. Верхних резцов нет. Нижние клыки сближены с резцами и имеют форму последних.

- 5 (6). Верхние клыки у самцов длинные, саблевидные, направленные концами вниз. У самок они короче и прямее, меньше высоты коренных зубов. Верхние отростки межчелюстных костей достигают уровня середины носовых костей Сем. **Кабарговые** — **Moschidae** (с. 60).
 На территории бывшего СССР 1 вид, сибирская кабарга — *Moschus moschiferus* (L.) (с. 69, рис. 32).
- 6 (5). Верхние клыки у самцов и самок короткие (меньше высоты коренных зубов), в виде тупых штифтов или вообще отсутствуют. Верхние отростки межчелюстных костей не достигают уровня середины носовых.
- 7 (8). Отверстие, ведущее из глазницы в носослезный канал, двойное. Коренные зубы с низкими коронками (брахиодонтные). Сем. **Оленьи** — **Cervidae** (с. 75).
- 8 (7). Отверстие носослезного канала одиночное. Коренные зубы с высокими коронками (гипсодонтные). Сем. **Полорогие** — **Bovidae**.

Подотряд **НЕЖВАЧНЫЕ** — **SUIFORMES**

Jaeckel, 1911

Рога отсутствуют (у представителей миоценового подсем. *Kubanochocerinae* на черепе есть рогообразные выросты). Глазница открытая (кроме *Hipporotamidae*). Мастоидная часть каменистой кости прикрыта чешуйчатой частью височной кости и не выходит на наружную поверхность черепа. Угловой отросток на нижнечелюстной кости отсутствует (кроме *Hipporotamidae*). Клыки сильно развиты, иногда с постоянным ростом. Коренные зубы с низкими коронками, у древних (эоцен—олигоцен) бугорчато-лунчатые (палеобунодонты), у более современных (миоцен—современность) бугорчатые (необунодонты). Премоляры режущие (*Suidae*) или моляризованные, бунодонтные (*Tayassuidae*). Локтевая кость не сращена с лучевой. Трапециевидная (*os trapezoideum*) и большая (*os magnum*) кости кисти и ладьевидная заплюсневая (*os naviculare*) и кубовидная (*os cuboideum*) кости стопы свободные. Нижний блок астрагала смещен латерально относительно верхнего блока. Третья и четвертая метапоидальные кости не сливаются или сращивание их неполное (у *Tayassuidae*). Вторые и пятые пястные и плюсневые кости имеются (у *Tayassuidae* последние редуцированы).

В последнее время монофилия подотряда ставится под сомнение; из него исключают надсем. Hippopotamoidea, помещаемое молекулярно-генетическими данными в качестве сестринской группы для китообразных (Cetacea), с которыми оно образует надотряд Whippomorpha.

Подотряд включает 13 вымерших семейств и 3 современных (Suidae, Tayassuidae, Hippopotamidae). Насчитывает 186 вымерших и 8 современных родов, 22 современных вида.

1. Сем. СВИНЫЕ — SUIDAE Gray, 1821

Нежвачные копытные среднего размера. Длина тела от 70 до 190 см, хвоста до 32 см. Масса до 300 кг. Туловище коренастое, конечности короткие. Шея толстая, короткая. Передний конец головы вытянут в небольшое конусовидное рыло, оканчивающееся плоским и подвижным пяточком, на котором открываются ноздри. Глаза маленькие, ушные раковины сравнительно большие. Самцы и самки безрогие, с характерно выступающими изо рта загнутыми вверх клыками. На ногах по 4 пальца; боковые (2- и 5-й) развиты хорошо, но короче средних, они имеют более маленькие копыта и обычно не касаются земли. Хвост тонкий, часто с кисточкой на конце.

Кожа покрыта жесткими волосами или голая. У некоторых видов имеется грива или кисточки на ушах. Пяточок лишен волос. Взрослые обычно одноцветной окраски. Сосков от 3 до 6 пар (в р. *Babyrousa* Perry с о-ва Сулавеси — 1 пара). Желудок простой, двухкамерный, с небольшим дополнительным кардиальным отделом. Желчный пузырь и слепая кишка имеются. Матка двурогая, плацента диффузная.

Череп клиновидной формы, его лицевая часть значительно длиннее мозговой. Передние небные отверстия вытянутые. Глазница открыта сзади (у африканских бородавочников р. *Phacochoerus* G. Cuvier сдвинута далеко назад). Теменные гребни обычно не сходятся, между ними остается узкая площадка; лишь у *Babyrousa* сагиттальный гребень выражен хорошо. Межчелюстные кости выступают вперед не дальше или немногим дальше носовых. Впереди последних расположена характерная изолированная гетеротропная хоботковая кость (*os gostri*), поддерживающая пяточок. На альвеолярном отростке верхнечелюстной кости над клыком имеется бугристость с продольным желобком — клыковое возвы-

шение (*eminentia canina*). Слезная кость отделяет лобную кость от скуловой. Отверстие носослезного канала обычно двойное, расположено впереди от края глазницы. Костное нёбо простирается назад за границу зубного ряда. Задненёбная вырезка лежит ниже уровня затылочного отверстия. Задние края нёбной кости заметно расходятся в стороны. Слуховые пузыри сильно вздутые и вентрально вытянутые (у *Phacochoerus* уплощены в латеромедиальном направлении). Отверстие наружного слухового прохода открывается вверх. Засуставной отросток не выражен или выражен слабо и расположен значительно выше уровня нижнего края слуховых пузырей. Чешуйчатая кость соединяется с боковой затылочной. Яремные отростки очень длинные, опускаются ниже уровня зубного ряда. Крыловидная ямка выражена хорошо. Нижняя челюсть с длинным и массивным симфизом. Венечный отросток короткий, слабо отогнут назад; нижнечелюстное отверстие расположено впереди относительно его вершины.

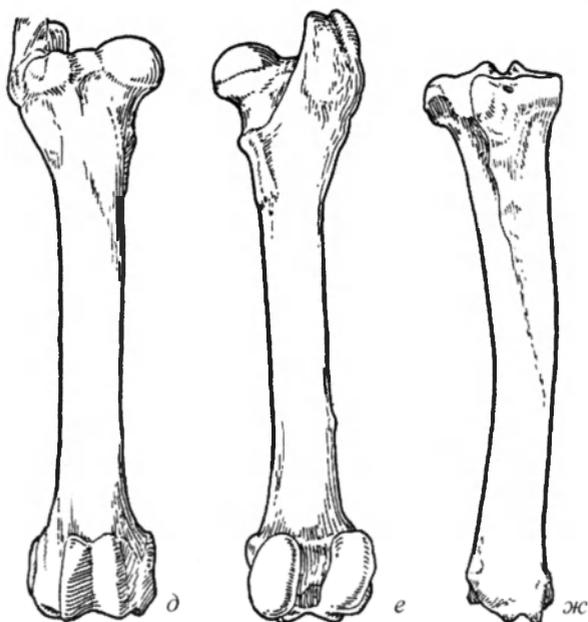
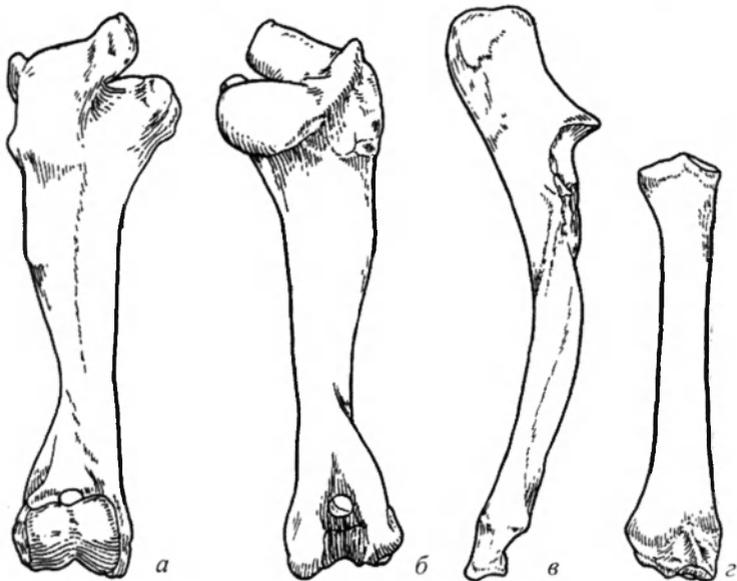
Зубная формула: $II-3/i2-3$, $C1/c1$, $P2-4/p2-4$, $M3/m3 = 30-44$. Резцы с корнями; верхние короткие, овальные в разрезе, уменьшаются от $I1$ к $I3$; нижние — вытянутые, расположены почти горизонтально, $i3$ короче (в р. *Babyrousa* длиннее) первых двух, не отличаясь от них по форме. Клыки крупные, с постоянным ростом; верхние и нижние соприкасаются друг с другом и взаимно стираются; верхние клыки обычно загнуты вверх, овальные в сечении (у бабирусы, *B. babyrussa* (L.), очень длинные, направлены вверх и назад, образуют дугу и прободают верхнюю губу), нижние — трехгранные, направлены вверх и в стороны. Между резцами и клыком, а иногда между клыком и первым предкоренным имеется диастема. Щечные зубы бунодонтные, брахиодонтные (у бородавочников — гипсодонтные, с горизонтальной сменой); размеры их увеличиваются спереди назад. Предкоренные простые, $P4/p4$ двух- или трехбугорчатые. Коренные удлиненные, с четырьмя основными и многочисленными дополнительными бугорками; на последних молярах хорошо развиты талон и талонид (рис. 12, А).

Атлант с широкими, слабо расставленными в стороны крыльями; ямка его сравнительно небольшая. Поперечные отверстия открываются на каудальной стороне в основании крыльев. Дорсальная и вентральная дуги короткие; позвоночное отверстие овальное, с выемкой для зубовидного отростка эпистрофея. Вентральный бугорок заострен и загнут каудально. Эпистрофей высокий, с очень коротким телом и коротким гребнем. Зубовид-

ный отросток конический (в разрезе округлый), сравнительно тонкий. Краниальные суставные фасетки не соединяются под зубовидным отростком; расстояние в фасетках значительно больше длины тела позвонка с зубовидным отростком. Поперечные отростки очень короткие. Грудных позвонков 14—15, поясничных — 6—7, крестцовых — 4.

Трубчатые кости конечностей весьма массивные, короткие. Лопатка с широким основанием и хорошо выраженной шейкой; краниальный край ее полого изогнут (рис. 3, б). Ость лопатки без акромиона, постепенно спускается вперед; бугор ости небольшой, треугольной формы, загнут каудально; каракоидный отросток не выражен; суставная впадина округлая. Плечевая кость относительно короткая с небольшой головкой и массивным большим бугром, его волярный и дорсальный выступы вверх широко расставлены (рис. 14, а, б). Локтевая и лучевая кости одинаково массивны, не срастаются; локтевой отросток сравнительно длинный и широкий. Подвздошные кости таза сравнительно короткие, с широкими, слабо отогнутыми латерально крыльями; большая седалищная вырезка глубокая (рис. 5, б). Седалищная кость длинная, с высоким гребнем; седалищный бугор хорошо развит. Лобковая кость короткая; запиральное отверстие небольшое. Бедренная кость с уплощенным широким блоком; большой вертел расположен на одном уровне с головкой, имеющей хорошо выраженную шейку, в его переднем отделе наружной поверхности имеется впадина (рис. 14, д, е). Большеберцовая кость обычно не срастается с малоберцовой, она имеет продольный связочный желоб на медиальной стороне. Малоберцовая кость относительно массивная, приблизительно равна по длине большеберцовой. Трапезиевидная, большая запястная, ладьевидная и кубовидная кости свободные. Пяточная кость относительно длинная; верхний отдел малеоларной фасетки отделен от внутренней фасетки малеоларного выступа тупым двугранным углом (у жвачных переходит закругленно) (рис. 6, в); по плантарной стороне пяточного бугра проходит сагиттальная борозда. Нижний блок таранной кости смещен наружу относительно верхнего, гребни его скошены; нижний блок несет высокий гребень (рис. 7, в). Средние пястные и плюсневые кости массивнее боковых и не срастаются между собой. Латеральный край переднего конца первой фаланги скошен, верхний край второй фаланги вогнут.

Распространены в умеренных и южных широтах Евразии, включая Малайский архипелаг, и в Африке с Мадагаскаром. На



Новую Гвинею попали в древности с человеком. Нового Света не достигали. Акклиматизированы в Северной и Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии, Тасмании. Домашние формы встречаются всесветно.

Населяют разнообразные лесные, лесостепные и степные ландшафты, саванны, тростниковые заросли речных пойм; в горы обычно высоко не поднимаются. Всеядны, в диете преобладают растительные корма. Детенышей от 2 до 14; они, как правило, имеют продольно полосатую окраску (за исключением бабирусы и домашней свиньи).

Промысловые животные, добываются ради мяса.

Известны с раннего олигоцена Европы (например, р. *Palaeochoerus* Pomel). Из современных нежвачных филогенетически стоят ближе к американским пекариевым (сем. Taussuidae). Направление эволюции — приспособление к всеядному питанию, в том числе подземными частями растений и почвенными животными. В ходе эволюции происходило увеличение размеров, удлинение лицевого отдела черепа и усложнение строения бугорчатых коренных, у некоторых развитие гипсодонтии. Половой диморфизм в размере клыков становился более выраженным; нижние клыки самцов постепенно теряли корни и эмаль сзади, в то время как верхние клыки поворачивались наружу и дополнительно вверх, сохраняя только лентовидное эмалевое покрытие.

Семейство включает 6 вымерших и 1 современное подсемейство Suinae, которое разделяют на 4 трибы: Babyrousinii (1 род, *Babyrousa*), Phacochoerini (1 род, *Phacochoerus*), Potamochoerini (2 рода, *Hylochoerus* Thomas, *Potamochoerus* Gray) и Suini (*Sus*). Выделяют до 13 ископаемых родов. В фауне России 1 род.

Основная литература. Д а н и л к и н А. А. Свиньи (Suidae). Млекопитающие России и сопредельных регионов. М., 2002. 309 с.

1. Род СВИНЬИ — SUS Linnaeus, 1758

Размеры для семейства от мелких до крупных. Туловище массивное, на коротких ногах. Голова клиновидная, без расширения в передней части морды. Ушные раковины длинные, широкие, без

Рис. 14. Плечевая (а, б), локтевая (в), лучевая (г), бедренная (д, е) и большеберцовая (ж) кости кабана (*Sus scrofa*): краниальная (а, д, ж), каудальная (б, е) и латеральная (в, г) стороны (по: Громова, 1950).

четко выраженной кисточки на вершине. Хвост тонкий, довольно короткий. Волосняной покров развит хорошо, у северных зверей с подшерстком. Окраска однотонная, от светло-бурой до черной, иногда ярко-рыжая. Соски брюшные и паховые, их 5 пар (подрод *Sus*) или 3 (подрод *Porcula*).

Лицевая часть черепа узкая и длинная. Предглазничные ямки развиты хорошо. Глазницы округлые, их передний край расположен обычно над МЗ. Межглазничная область выпуклая. Затылочная часть черепа узкая, сильно приподнятая. Скуловые дуги умеренно развитые, круто спускаются вниз почти до уровня МЗ. Межкрыловидная выемка умеренно глубокая, задние края крыловидных костей под крючковидными отростками не отогнуты наружу. Слуховые пузыри сильно вздуты и спускаются значительно ниже мастоидного отростка. Идущая латерально от засочленовного отверстия борозда отсутствует.

Зубная формула: I3/i3, C1/c1, P4/p4, M3/m3 = 44. Верхние средние резцы значительно больше крайних. Верхние и нижние клыки крупные, особенно у самцов. Если между клыком и P1 имеется диастема, то она короче МЗ. P1/p1 имеются. Моляры, особенно последние, удлинённые, брахиодонтные. Нижний премоляр p1 отделен диастемой как от клыка, так и от p2; последний незначительно меньше p3.

Атлант с относительно широкими крыльями; краниальные суставные фасетки без резкого перегиба у дорсального края; передняя вырезка дорсальной дуги сравнительно глубокая. Передний край гребня эпистрофея высокий; позвоночное отверстие сравнительно низкое. Межпозвоночное отверстие крупное, сближено с межпоперечным, которое имеет узкую костную перегородку.

Лопатка весьма широкая, со сравнительно узкой и короткой шейкой. Дорсальная часть большого бугра плечевой кости умеренно нависает над межбугровым желобом; малый бугор невелик. Локтевая кость со слабо выступающим передним концом олекранона. Подвздошные кости таза с очень широкими крыльями; малая седалищная вырезка неглубокая, пологая. Седалищная кость относительно длинная. Бедренная кость весьма массивная.

Распространены в Европе (на север до южной Швеции), включая Британские о-ва, в Северной Африке (на юг до Рио-де-Оро и Судана) и в Азии (от Урала и южной Сибири до Индии и Индокитая), включая острова Цейлон, Японские, Тайвань, Филиппинские и Малайский архипелаг. На Новую Гвинею и в Меланезию

завезены в древности человеком. Во многих областях Европы истреблены.

Обитатели лесов и тростниковых зарослей. Всеядны. Живут небольшими группами. В помете 3—12 детенышей.

Представители рода впервые появляются в раннем плиоцене Европы (*Sus minor*). Филогенетически близок к африканским кистеухим свиньям (р. *Potamochoerus*).

Принимают от 3 до 10 видов в зависимости от взглядов на систематику свиней островов Австрало-Азиатского региона; молекулярно-генетические данные показывают, что индийская карликовая свинья *S. salvanius* Hodgson, 1847, возможно, заслуживает выделения в особый р. *Porcula* Hodgson. В фауне России 1 вид.

Основная литература. Groves C. P. Ancestors for the pigs: taxonomy and phylogeny of the genus *Sus* // Depart. Prehist. Res. School Pacific Stud. Austral. Nat. Univ. Tech. Bull. 1981. Vol. 3. P. 1—96; Mona S., Randi E., Tommaso Ponzetta M. Evolutionary history of the genus *Sus* inferred from cytochrome b sequences // Mol. Phylogen. Evol. 2007. Vol. 45, N 2. P. 757—762.

1. Кабан — *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 (рис. 15).

Размеры для семейства крупные. Длина тела самцов 148—227, самок 127—173 см; высота в холке самцов 78—118, самок 63—92 см; длина хвоста самцов 20—29, самок 19—26 см; высота ушной раковины самцов 11—16, самок 11—14 см. Масса самцов 90—270, на Дальнем Востоке иногда до 300—320 кг; самок 60—130 кг. Сложение массивное, плотное; туловище несколько сжато с боков, его передняя часть развита сильнее, чем задняя. Голова большая, на нее приходится около трети длины всего тела, постепенно она переходит в короткую толстую шею. Ушные раковины довольно большие, глаза маленькие, глубоко посаженные. Хвост тонкий, прямой, не достигает скакательного сустава.

Волосной покров грубый (щетина), зимой состоит из удлиненных, особенно на холке, расщепляющихся на концах остевых волос и более короткой густой подпуши. Окраска меняется от светло-бурой или желтоватой до почти черной. Летом щетина становится редкой, подпуши нет; окраска темная, что обусловлено черным цветом кожи, просвечивающей сквозь редкие волосы. Пятачок и копыта черные.

Наибольшая длина черепа у самцов 282—510, у самок 241—397 мм; длина верхнего ряда коренных у самцов 131—142,

у самок 103—141 мм; длина нижнего клыка у самцов 59—123 (иногда до 250), у самок 26—38 мм. Лицевая часть черепа менее чем в 2 раза превышает длину мозговой части (рис. 16). Заглазничное сужение сравнительно широкое. Твердое небо простирается назад за задние края МЗ не более, чем на длину последнего. Диастема между клыком и Р1 не выражена или выражена слабо. Крайние резцы и первые премоляры у старых особей нередко выпадают. Задненаружная грань нижних клыков шире передненаружной и не имеет выемки. МЗ относительно длинный; m3 с длинным талонидом.

В кариотипе: $2n = 36—38$, $NFa = 60$.

Ископаемые остатки в Европе известны со среднего плейстоцена; вероятным предком считают *S. strozzi* F. Major из раннего плейстоцена Европы. Ареал расширялся в межледниковые эпохи и сокращался в ледниковые. В позднем плейстоцене был обычен в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии и на юге Приморского края, но на большей части Русской равнины был редок (Костенки в Воронежской обл.) и широко расселился здесь лишь в голоцене.

Распространение. Совпадает с таковым рода, за исключением большинства островов Юго-Восточной Азии, из которых населяет Суматру, Яву, Бали и Сумбаву.



Рис. 15. Кабан (*Sus scrofa*).

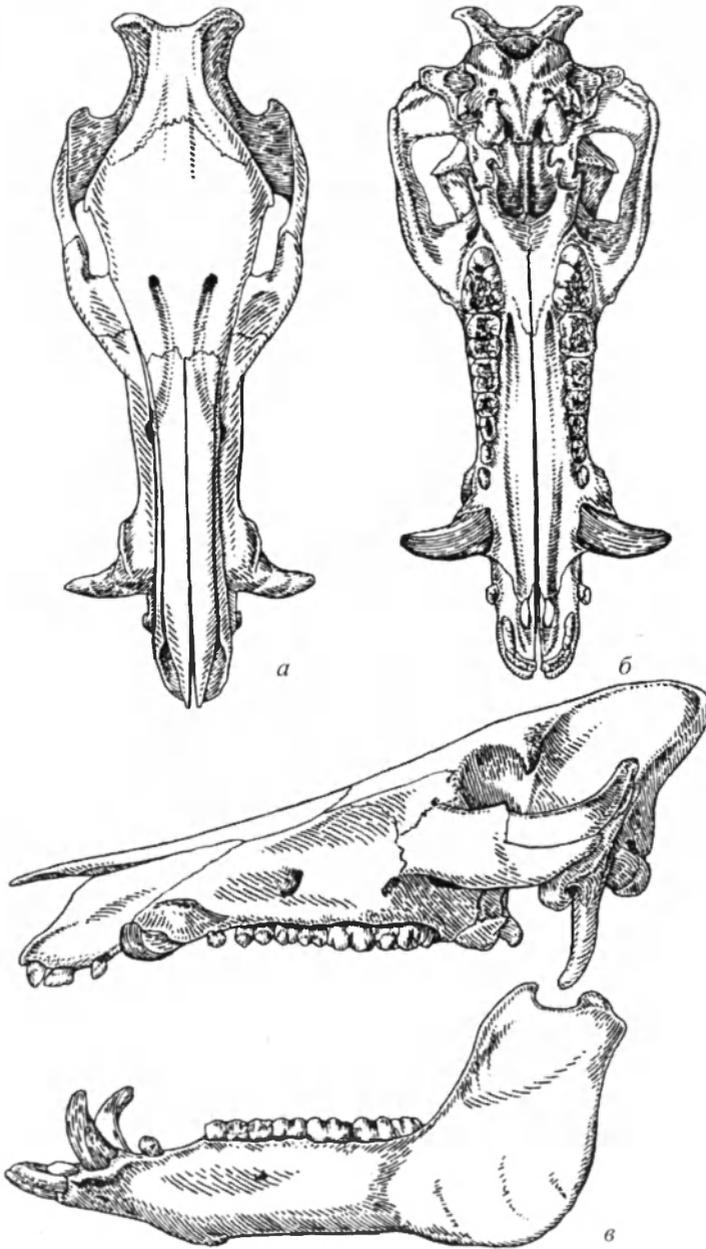


Рис. 16. Череп кабана (*Sus scrofa*).
а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

В европейской части бывшего СССР в течение XX в. наблюдалось последовательное расширение ареала на север и северо-восток: в 30-х годах граница распространения кабана проходила от Риги по Зап. Двине и Днепру, в середине 50-х годов — от Ленинграда через Новгородскую и Смоленскую области к верховьям Дона. Этому процессу способствовали климатические изменения, увеличение площадей сельскохозяйственных угодий и неоднократные выпуски кабанов в центральных областях Европейской России и Среднем Поволжье. К концу 90-х годов северная граница ареала проходила от севера Карелии по южному берегу Белого моря (Онежская губа), через южные районы Архангельской обл. (с заходами до устья Сев. Двины и р. Койде) и Республики Коми (в бассейне Верхней Печоры достигал Усть-Цильму и Печору). Далее на восток граница пересекает Урал на широте Ивделя и идет в Западной Сибири по р. Конде до Оби, где охватывает Ханты-Мансийский и Октябрьский районы. По долине Иртыша она достигает Омской обл., через оз. Чаны и Барнаул идет на восток, захватывая Алтай, и затем, пересекая бассейны рек Уба и Бухтарма, выходит к верховьям р. Катунь. В Средней Сибири кабан населяет Западный Саян, Туву, южное Прибайкалье (известны заходы до р. Курейка и истоков Лены). В Забайкалье северная граница ареала проходит через верховья р. Витим, идет по левобережью Амура, у Комсомольска поворачивает на юг и выходит к Тихому океану у Советской Гавани. На Сахалине отсутствует (встречался в доисторическое время). В пределах очерченной области обитания попадает повсеместно, за исключением густонаселенных мест, открытых степных и пустынных пространств, а также высокогорий (Памир).

Образ жизни и значение для человека. Населяет разнообразные биотопы лесной, степной и полупустынной зон, предпочитая широколиственные леса с заболоченными участками и густые тростниковые или кустарниковые заросли по берегам водоемов. На северо-западе России встречается на окраинах ельников и в смешанных лесах с примесью ели; зимой концентрируется здесь в ельниках и на непромерзающих участках болот. В степной зоне держится вблизи от источников воды, преимущественно в пойменных лесах. На Дальнем Востоке предпочитает хвойно-широколиственные леса по падам и долинам рек. В горах встречается во всех поясах, совершает вертикальные сезонные кочевки, поднимаясь летом до альпийских лугов (на Кавказе до 3000 м над ур. м., в Тянь-Шане до 3600—4000 м над ур. м.).

Активен в сумерки и ночью. Держится группами по 6—16 особей, за исключением взрослых самцов и самок с сеголетками. Во время гона и на жировке размеры стада увеличиваются. Обычно имеет постоянные участки обитания в течение круглого года, размеры их зависят от продуктивности угодий; в Приморье часто кочует в поисках корма. Размеры участка обитания у одиночных самцов достигают летом 10 км^2 , а зимой сокращаются до $0.5\text{—}2.5 \text{ км}^2$. В неурожайные годы мигрирует на расстояние $100\text{—}200 \text{ км}$. На участках обитания имеются «купальни» — лужи с грязью, где кабаны любят валяться, и «чесалки» — деревья, о стволы которых звери регулярно чешутся. Лежки устраивает под деревьями или в густых зарослях, летом ложится прямо на землю, зимой натаскивает лапник, ветошь и мох. Иногда встречаются групповые лежки. На севере ареала зимой кормится преимущественно днем, летом предпочитает ночные и утренние часы, отлеживаясь в дневное время в прохладных укрытиях.

Хорошо плавает, легко передвигается в лесной чащобе, тростниках, по мягким болотистым грунтам. Плохо переносит снеговой покров, значительная глубина (более 50 см) и продолжительность сохранения которого может ограничивать расселение вида. Зимой при регулярном передвижении набивает тропы (рис. 17). В то же время снег предохраняет почву от сильного замерзания, позволяя



Рис. 17. Кабан (*Sus scrofa*). Фото Н. А. Орлова.

кабану добывать подземный корм и воду. Численность подвержена резким перепадам; уменьшение ее вызывают зимняя бескормица, гололед, обильные снегопады.

Всеядный, преимущественно растительноядный зверь. Ест орехи, желуди, семена кедра, бука, опавшие плоды диких яблонь и груш, надземные и подземные части растений. Охотно поедает также дождевых червей и других почвенных беспозвоночных, моллюсков, насекомых и их личинок, мышевидных грызунов. В поисках пищи разрывает почву и лесную подстилку на больших участках. Состав кормов меняется регионально и по сезонам. В неблагоприятное зимнее время может потреблять малокалорийные корма: ветви и кору кустарников, растительную ветошь. В европейской части ареала и на Кавказе питается преимущественно корневищами, клубнями, желудями, орехами лещины и бука, плодами, дождевыми червями; часто посещает посевы зерновых и картофельные поля. В Средней Азии и в низовьях Волги ест корни ферул, луковицы тюльпанов, корневища тростника и рогоза, арбузы, дыни, а также саранчу, рыбу, моллюсков, лягушек. В Сибири и на Дальнем Востоке возрастает роль кедровых орешков, желудей, грызунов, падали. За сутки может потреблять до 12 кг корма.

Много и охотно пьет (до 7 л воды в сутки) и в аридных областях держится лишь поблизости от водоемов.

Полигам. Гон растянут с октября по февраль, наиболее активен он в ноябре—январе. Сопровождается турнирными схватками самцов, у которых в это время утолщается кожный покров в области лопаток (до 4 см). Бои нередко заканчиваются ранениями или гибелью одного из участников. Течка у самок длится 2—3 дня, следующая происходит через 21—23 дня. Продолжительность беременности 112—136 дней, обычно 120 дней. В марте—июне в специально устроенном гнезде самка приносит от 3 до 10, в среднем 4—6 поросят. Новорожденные весят 500—800 г, имеют молочные резцы и клыки; ювенильный наряд — продольно полосатый. Лактация длится от 1 до 3.5 мес. Полосатость окраски детенышей исчезает к концу 4-го мес жизни. В возрасте 2 мес появляются молочные коренные, к 6 мес прорезаются все молочные зубы; смена их на постоянные происходит в период от одного до двух лет, последние постоянные коренные появляются в 2—3 года. Молодые держатся при матери до достижения ими половой зрелости, которая наступает на втором году жизни, а у части самок даже на первом. Живут до 20 лет.

Линька одна; весной зимний волос постепенно выпадает, за лето и осень отрастает новый. Смена волос начинается с головы и конечностей, заканчивается на верхней части боков.

Главный враг — волк, в Приморье также тигр; в меньшей степени опасны леопард, бурый медведь, рысь.

Ценный промысловый зверь, дающий шкуру, щетину, вкусное мясо и сало. Объект спортивной охоты. Уничтожает вредных лесных насекомых. Местами наносит ущерб сельскому хозяйству, поедая и вытаптывая посевы зерновых и бахчевых культур. Предок домашней свиньи, с которой скрещивается и дает плодовитое потомство.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость значительная и имеет сложный характер. Наблюдается увеличение размеров на восточной границе ареала, потемнение окраски у лесных подвидов и ее осветление у степных, варибельность в пропорциях слёзной кости и т. д. По биохимическим параметрам на территории бывшего СССР различают 3 группы: западную (*scrofa*), восточную (*continentalis*, *ussuricus*) и центральную (*attila*, *nigripes*).

Выделяют от 26 до 4 подвидов. Для фауны бывшего СССР мы принимаем 4 подвида, однако в настоящее время на большей части Европейской России, Западной Сибири, Кавказа, Украины и Казахстана в результате искусственного расселения зверей из разных географических регионов образовались смешанные гибридные популяции.

Группа «*scrofa*». Светлая полоса на голове отсутствует. Вогнутость верхнего профиля черепа у самцов заметная. Расстояние от задненебной вырезки до места сочленения крыловидных костей с сошником большое (25—33 мм), крыловидные кости относительно узкие. Форма слёзной кости прямоугольная или квадратная. Задненёбная вырезка посередине со щелью или с коротким выступом. МЗ с хорошо развитым талоном. Диплоидное число хромосом 36 или 38, реже 37.

1. *S. s. scrofa* Linnaeus, 1758 — европейский кабан.

Размеры крупные; наибольшая длина черепа у самцов 396—485 мм. Слёзная кость вытянутая; длина ее по нижнему краю превосходит высоту кости почти в 2 раза. Окраска темная, черно-бурая. Распространение: европейская часть бывшего СССР, север Казахстана и Западная Сибирь; Западная Европа. Аборигенные популяции этого подвида на территории России, возможно, уже не сохранились.

2. *S. s. nigripes* Blanford, 1875 — среднеазиатский кабан.

Размеры меньше, чем у европейского кабана; наибольшая длина черепа у самцов 365—435 мм. Лицевая часть черепа и слёзная кость несколько короче, чем у номинативного подвида. Окраска светлая, песчано-бурая. Распространение: Средняя Азия и юг Казахстана; Иран, Афганистан. Возможно, что к этому подвиду принадлежит и кабан Закавказья, обычно относимый к *S. s. attila* Thomas, 1912.

Группа «ussuricus». На голове от ушной раковины к заднему краю рта идет светлая полоса. Вогнутость верхнего профиля черепа у самцов незначительная. Расстояние от задненёбной вырезки до места сочленения крыловидных костей с сошником небольшое (18—23 мм), крыловидные кости относительно широкие. Форма слёзной кости квадратная, трапециевидная или в виде пистолета. Задненёбная вырезка округлая или со срединным выступом. МЗ с коротким талоном. Диплоидное число хромосом 38, редко 37.

3. *S. s. sibiricus* Staffe, 1922 (= *raddeanus* Adlerberg, 1930) — забайкальский кабан.

Размеры мелкие и средние; наибольшая длина черепа у самцов 344—441 мм. Слёзная кость короткая и широкая; длина ее по нижнему краю равна высоте кости. Окраска темно-бурая. Распространение: Саяны, Тува, Забайкалье; Монголия.

4. *S. s. ussuricus* Heude, 1888 (= *continentalis* Nehring, 1889) — уссурийский кабан.

Размеры крупнее, чем у восточносибирского кабана; наибольшая длина черепа у самцов 424—451 мм. Слёзная кость как у забайкальского кабана. Окраска варьирует, обычно она темная, со светлыми участками в нижней части головы, на шее и вокруг глаз. Распространение: Приамурье и Приморье; северо-восток Китая.

Основная литература. Иванова Г. И., Овсякова Н. И. Кабан // Охота на копытных. М., 1976. С. 103—161; Князев С. П., Никитин С. В. Филогенез и таксономические взаимоотношения внутривидовых форм свиней *Sus scrofa* (Suidae) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 1. С. 105—118; Козло П. Г. Дикая кабан. Минск, 1975. 223 с.; Русаков О. С., Тимофеева Е. К. Кабан. Л., 1984. 206 с.; Тарасов С. А. Особенности дифференцировки скелета в онтогенезе диких (*Sus scrofa*) и домашних (*Sus scrofa domestica*) свиней // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 4. С. 579—584; Тихонов В. Н., Князев С. П. Краниологические особенности европейских и азиатских диких кабанов и их гибридов с домашними свиньями // Морфология и генетика кабана. М., 1985.

С. 33—49; Царев С. А. Кабан. Социальное и территориальное поведение. М., 2000. 113 с. (Охотничьи животные России. Вып. 3); Герпов Р. V. A review of the cranial characteristics of the wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), with systematic conclusions // *Mammal Review*. 1999. Vol. 29, N 4. P. 205—234; Ursing B. M., Arnason U. The complete mitochondrial DNA sequence of the pig (*Sus scrofa*) // *J. Mol. Evol.* 1998. Vol. 47, N 3. P. 302—306.

Подотряд МОЗОЛЕНОГИЕ — TYLOPODA Illiger, 1811

Рога отсутствуют (у представителей вымершего сем. Protoceratidae есть роговые выступы на носовых костях). Глазница открытая у древних и замкнутая у более поздних представителей. Мастоидная часть каменистой кости не прикрыта чешуйчатым отделом височной кости и выходит на наружную поверхность черепа. Угловой отросток на нижнечелюстной кости имеется и может быть сильно изогнут мезиально. Клыки хорошо развиты. Коренные зубы селенодонтные (от брахиодонтных до гипсодонтных). Локтевая кость сращена с лучевой (за исключением древнейших). Трапецевидная и большая кости запястья и ладьевидная заплюсневая и кубовидная кости заплюсны свободные. Нижний блок астрагала не смещен относительно верхнего блока. Метапоидальные кости (третья и четвертая) сливаются, образуя цевку (*os cannon*), за исключением их разошедшихся дистальных концов (у древних представителей кости не слиты). Вторые и пятые пястные и плюсневые кости отсутствуют (кроме самых древних мозолоногих).

Положение в системе отряда дискуссионно; мозолоногие рассматриваются как сестринский таксон к Ruminantia либо как самостоятельный отряд, который молекулярно-биологический анализ помещает как сестринскую группу для Epartocyna.

4 вымерших (семейства *Agriochoeridae* и *Oreodontidae* иногда относят к Suiformes) и 1 современное сем. *Camelidae* (верблюдовые). 112 ископаемых и 3 современных рода, 4 современных вида.

Сем. ВЕРБЛЮДОВЫЕ — CAMELIDAE Gray, 1821

Для верблюдовых характерны длинная шея (до жирафоподобной у *Aerycamelus* McDonald из миоцена Северной Америки) и высокие конечности, которые опираются на фаланги (третью

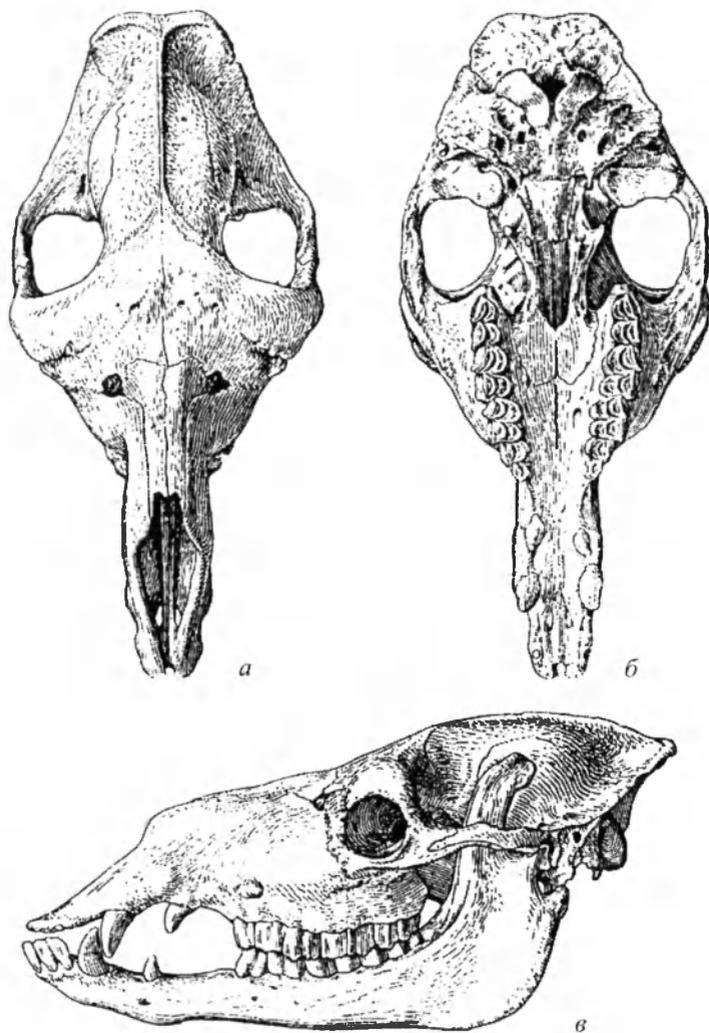


Рис. 18. Череп дикого двугорбого верблюда (*Camelus ferus*) (по: Соколов, 1959).

a — сверху, *б* — снизу, *в* — сбоку.

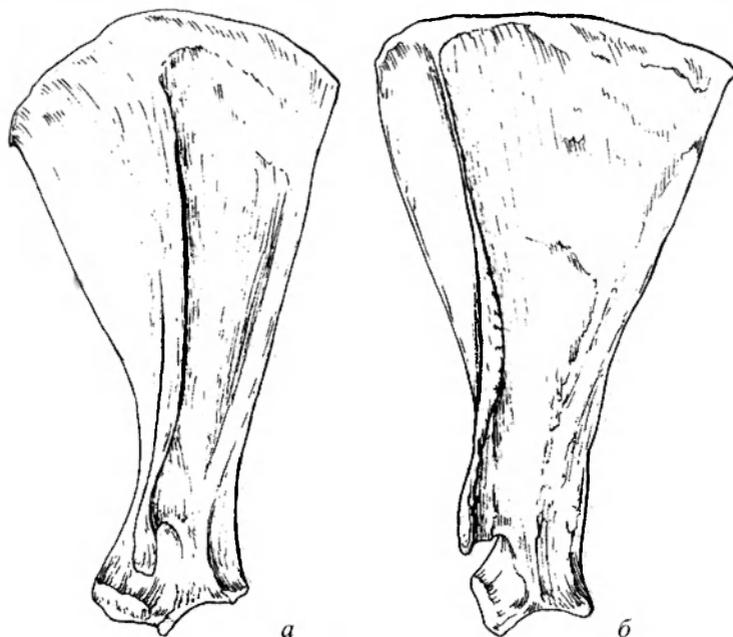


Рис. 19. Лопатка двугорбого верблюда (*Camelus ferus*) (а) и зубра (*Bison bonasus*) (б): латеральная сторона.

и вторую) с когтеобразными копытами; подошвы мозолистые (древнейшие представители были копытоходящими). Череп с сагиттальным гребнем (рис. 18). Есть слезное отверстие. Слуховой пузырь мешкообразный, сильно вытянут вентрально, так что опускается далеко за уровень основной затылочной кости; глубокий тимпаногиальный перерыв расположен впереди между соединением медиальной и латеральной пластинок пузыря. Постгленоидный отросток присутствует. Нижняя челюсть массивная, обе ее половины полностью слиты в симфизном отделе.

Зубная формула: $II/i3, C1/c1, P3-2/p2-1, M3/m3 = 34-30$. Резцы $II-2$ отсутствуют (имеются в молочной генерации), $I3$ клыкообразный; нижние резцы лопатковидные. Премоляры $P1/p1$ клыкообразные, $P2/p2$ отсутствуют. Премоляры $p3-4$ относительно узкие, обычно простого строения; на $p4$ и иногда на $p3$ постеролингвальный гребень и гипоконид замыкают задний бассейн. Верхние моляры поперечно сжатые, с сильными эктолофами; они четырехбугорчатые, без параконуля и гипокона (рис. 12, Б). Ниж-

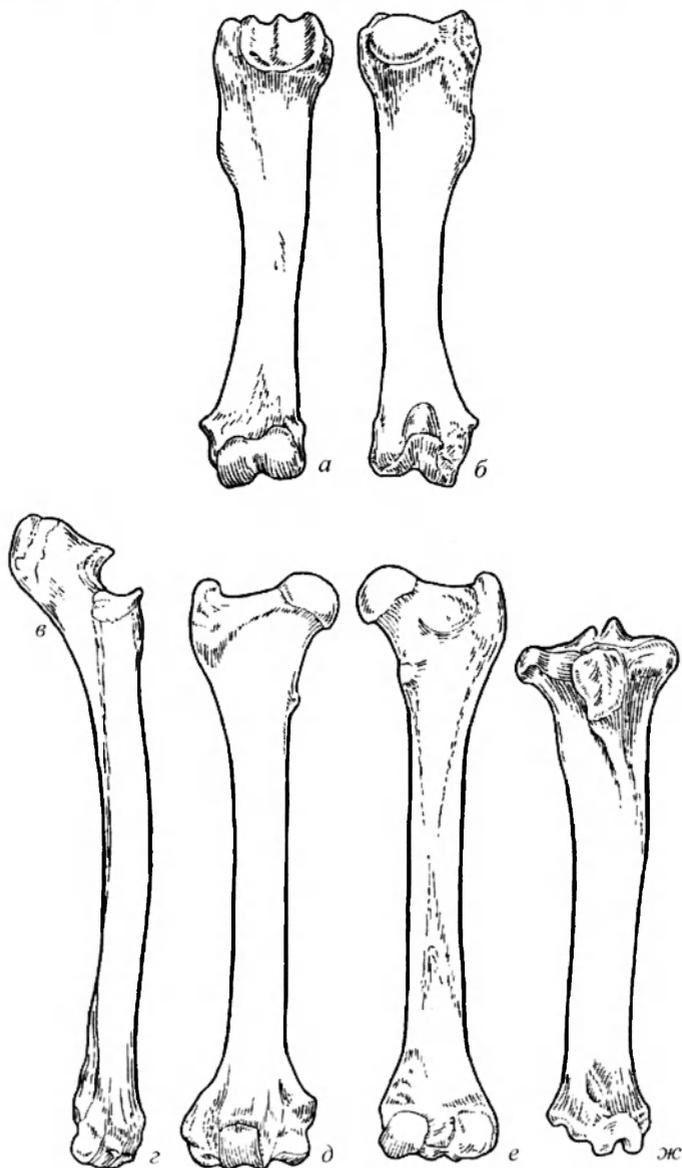


Рис. 20. Плечевая (а, б), локтевая (в), лучевая (г), бедренная (д, е) и большеберцовая (ж) кости двугорбого верблюда (*Camelus ferus*): краниальная (а, д, ж), каудальная (б, е) и латеральная (в, г) стороны (по: Громова, 1950).

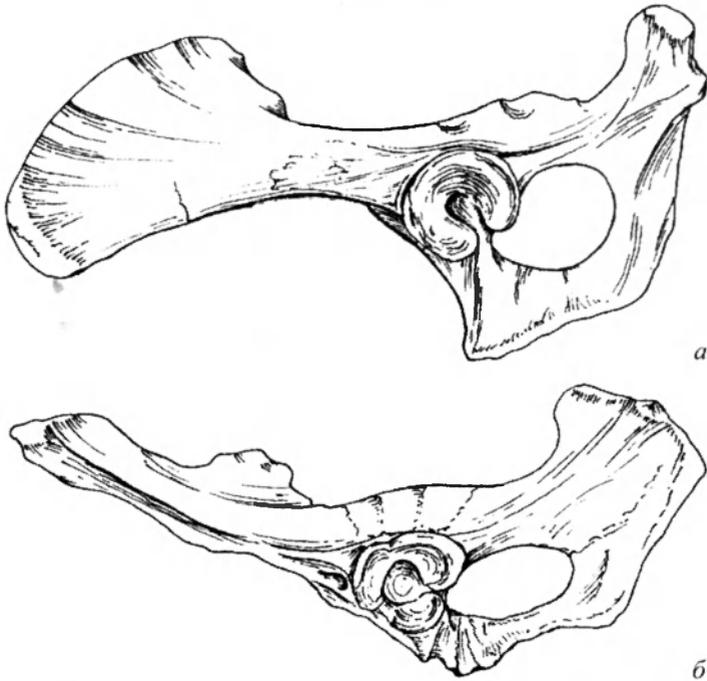


Рис. 21. Безымянная, или тазовая, кость двугорбого верблюда (*Camelus ferus*) (а) и зубра (*Bison bonasus*) (б): латеральная сторона.

ние моляры без лингвальной щели между метаконидом и энтоконидом. Развита заклыковая диастема.

На шейных позвонках (со второго по шестой) межпоперечные отверстия для шейной артерии имеют каудальный выход в позвоночный канал (отсутствует у других представителей отряда). Лопатка узкая относительно ширины суставной ямки, без бугра ости (рис. 19, а). На верхнем конце плечевой кости расположены три бугорка (рис. 20, а). Лучевая и локтевая кости слиты. На бедренной кости большой вертел не поднимается выше уровня головки, боковой поперечник последней лишь немногим больше переднезаднего; межвертельный гребень короткий (у жвачных эти признаки имеют противоположный характер). Малоберцовая кость редуцирована. Тазовая кость короткая (рис. 21, а); подвздошная кость с широким крылом, запирающее отверстие небольшое, вентральная ямка для *m. rectus femoris* не развита. Маллеолярная фасетка на пяточной кости скошена относительно длинной оси

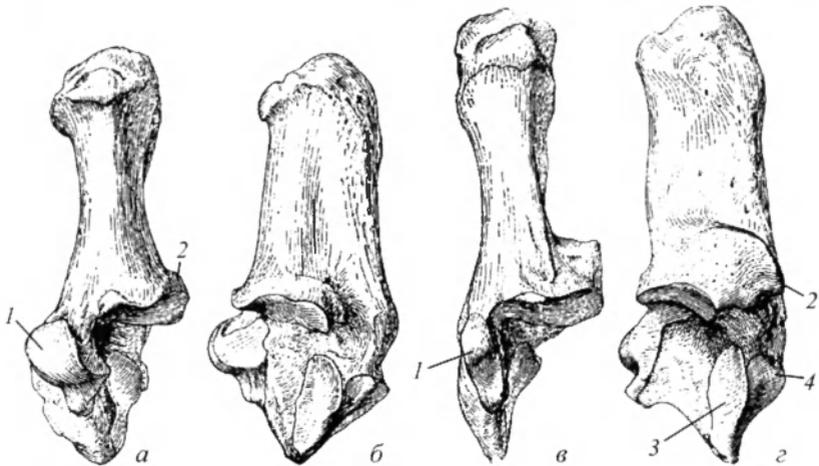


Рис. 22. Пяточная кость дикого двугорбого верблюда (*Camelus ferus*) (а, б) и европейского лося (*Alces alces*) (в, з); спереди (а, в) и изнутри (б, з) (по: Громова, 1960).

1 — маллеолярная фасетка, 2 — бугор держателя астрагала, 3 — нижняя астрагальная фасетка, 4 — кубоидная фасетка.

кости (имеет проксимальную выпуклость и дорсальную вогнутость) (рис. 22, а, б). На таранной кости (астралаге) присутствует дистальный киль (рис. 23, а), кость заметно расширяется книзу (у жвачных не расширяется). Кили метаподиальных костей ограничены задними поверхностями дистального блока.

Распространены в Евразии и Южной Америке, в историческое время жили в Северной Африке; завезены в Северную Америку и Австралию. Возникли и эволюционировали в Северной Америке, где известны со среднего эоцена до позднего плейстоцена; в позднем плиоцене расселились в Южную Америку. В Евразии зарегистрированы с конца миоцена или начала плиоцена (р. *Camelus* L., включая *Paracamelus* Schlosser). 3 современных рода, 4 вида.

В настоящее время в диком состоянии на территории бывшего СССР не встречаются. Имеются 2 домашних вида: бактриан, или двугорбый верблюд, *Camelus bactrianus* L., 1758, и дромадер, или одногорбый верблюд, *C. dromedarius* L., 1758 (они различаются телосложением, характером волосяного покрова, формой задне-небной вырезки и другими черепными признаками, но образуют гибриды). В историческом прошлом здесь обитал дикий двугорбый верблюд *C. ferus* Przewalski, 1875, предок домашнего бактри-

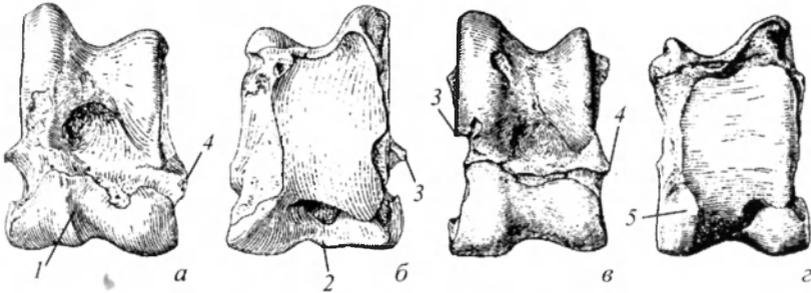


Рис. 23. Таранная кость (астрagal) дикого двугорбого верблюда (*Camelus ferus*) (а, б) и европейского лося (*Alces alces*) (в, з); спереди (а, в) и сзади (б, з) (по: Громова, 1960).

1 — нижний блок, 2 — кубоидная ямка, 3 — маллеолярный выступ, 4 — бугорок внутреннего гребня, 5 — ладьевидная ямка.

ана, с которым он свободно скрещивается. Его плейстоценовые останки найдены на юге Сибири (Кулундинская степь, Усть-Каракол, Узунжул). В XIX—XX вв. он обитал в Западной Китае (горы Алтынтаг, Куруктаг, Чолтаг и Бэйшань, проникал в пески Такла-Макан и Кумтаг и на западную окраину Цайдама) и в Монголии; в Заалтайской Гоби и в окрестностях оз. Лобнор сохранился до настоящего времени.

Основная литература. Хавесон Я. И. Подотряд Tyloroda — Мозолоногие // Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л., 1959. Т. 1, вып. 3. С. 98—115; Хавесон Я. И., Шмидт Г. А. Положение мозолоногих в системе плацентарных млекопитающих // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 1. С. 112—115; Honey J. G., Harrison J. A., Prothero D. R., Stevens M. S. Camelidae // Evolution of Tertiary mammals of North America / Eds Janis C. M., Scott K. M., Jacobs L. L. Cambridge, 1998. P. 439—462.

Подотряд ЖВАЧНЫЕ — RUMINANTIA Scopoli, 1777

Рога чаще всего имеются (кроме Tragulidae и Moschidae). Глазница замкнутая. Мастоидная часть каменистой кости выходит на наружную поверхность черепа позади чешуйчатой кости. Нижнечелюстная кость низкая, без углового отростка. Верхние резцы отсутствуют. Верхние клыки сильно развиты или утрачены; нижние клыки резцеобразные, вплотную прилегают к резцам. Коренные зубы селенодонтные (брахиодонтные или гипсодонтные).

P1/p1 обычно отсутствуют. Лопатка без бугра ости. Локтевая кость значительно тоньше, чем лучевая, свободная или сращена с нею. В запястье трапециевидная кость рудиментарная (Tragulidae) или же сливается с большой запястной; в предплюсне ладьевидная кость сращена с кубовидной, иногда также с третьей клиновидной. Нижний блок астрагала не смещен относительно верхнего, так что гребни обоих блоков параллельны между собой. Третья и четвертая метапоидальные кости, как правило, сливаются, образуя цевку (пясть на передней конечности и плюсну на задней), их нижние концы параллельны. Кости второго и пятого пальцев сильно редуцированы; часто сохраняются только их проксимальные или дистальные отделы, или же они полностью утрачены.

Включает 9 вымерших и 6 современных семейств, которые образуют 2 группы: Tragulina (Tragulidae) и Pecora (Moschidae, Antilocapridae, Cervidae, Giraffidae, Bovidae). Насчитывают почти 300 ископаемых и 70 современных родов. В фауне России встречаются представители 3 семейств.

2. Сем. КАБАРГОВЫЕ — MOSCHIDAE Gray, 1821

Жвачные мелких размеров. Длина тела от 76 до 100 см, хвоста 4—6 см. Масса 8—19 кг. Задние конечности заметно длиннее передних, поэтому туловище сильно приподнято в задней части. Голова относительно небольшая, с крупными глазами и длинными широкими ушными раковинами. На кончике носа имеется голый участок кожи, окружающий ноздри. Самцы и самки безрогие. У самцов из-под верхней губы выступают длинные верхние клыки, направленные вниз; у самок они не видны снаружи. На конечностях по 4 пальца: средние (3-й и 4-й) с узкими, плотно прилегающими друг к другу копытами (рис. 24, e); боковые (2-й и 5-й) хорошо развиты, но укорочены и у стоящего животного едва касаются почвы. Хвост короткий, скрыт в шерсти; он используется при маркировке территории и у взрослых самцов может быть голым из-за полной стертости волос.

Волосной покров состоит из извитых остевых волос и немногочисленных (даже зимой) пуховых. Основной тон окраски варьирует от светло-желтого до коричневатого-черного, иногда со светлыми пятнами на спине и боках тела. Имеются носовая, бедренные и надхвостовая железы. У самцов хорошо развита мускусная

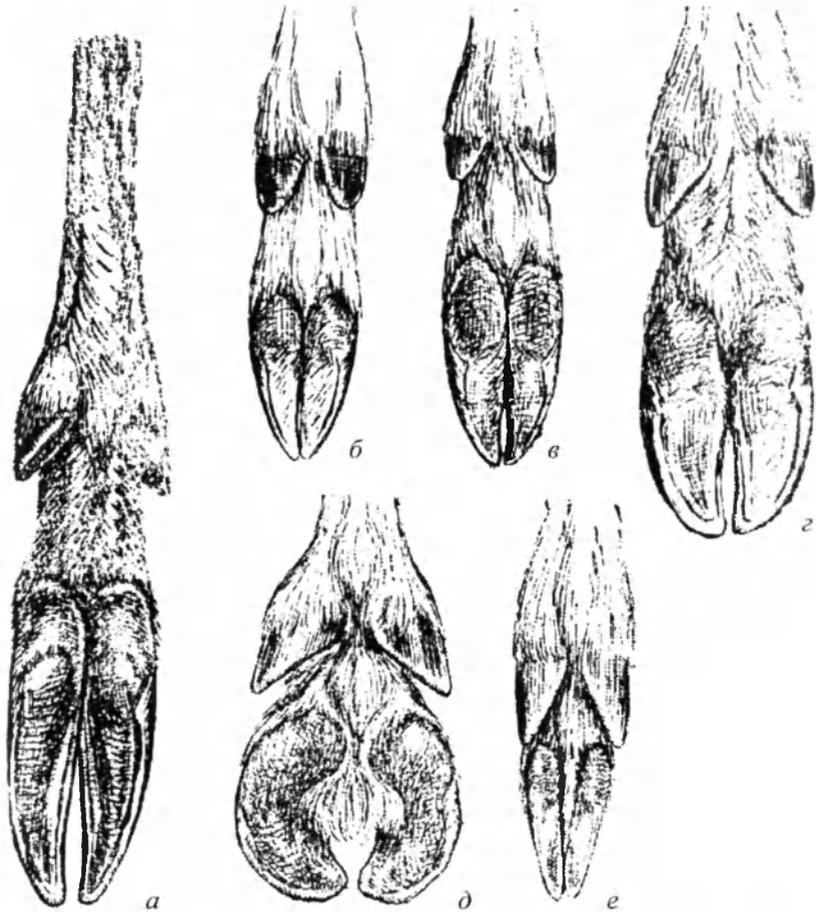


Рис. 24. Копыта европейского лося (*Alces alces*) (а), сибирской косули (*Capreolus pygargus*) (б), лани (*Dama dama*) (в), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (г), северного оленя (*Rangifer tarandus*) (д) и сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (е) (по: Флёров, 1952).

железа, расположенная в области препуция. Предглазничная и межпальцевые железы отсутствуют. Сосков одна пара, расположена она в паховой области. Молочная железа двухдольчатая. Желудок сложный, четырехкамерный. Желчный пузырь имеется. Пенис (рис. 25, а) с нитевидным выростом на конце (сходство с семейством оленьковых, *Tragulidae*). Матка без дольчатых отростков, плацента диффузная.

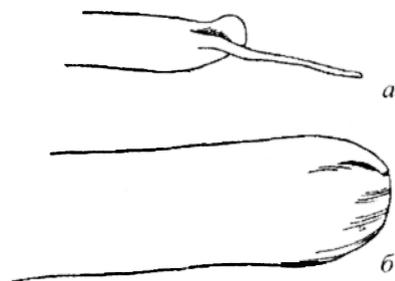


Рис. 25. Строение дистального отдела пениса сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а) и благородного оленя (*Cervus elaphus*) (б) (по: Флёров, 1952).

Наибольшая длина черепа 135—167 мм; лицевая часть черепа не длиннее или лишь немногим длиннее мозговой. Носовые кости узкие, они почти доходят до уровня переднего края глазницы. Межчелюстные кости выступают далеко впереди носовых, и между их передними концами нет округлого отверстия; глубоко заходя между носовыми и верхнечелюстными костями, они плотно прилегают к носовым костям на половину длины последних. Нёбные отростки межчелюстных костей вклиниваются между верхнечелюстными на расстояние, превышающее длину коронки МЗ. Слёзные кости без ямок для предглазничной железы. Слёзное отверстие одно, расположено на внутренней стенке орбиты (сходство с *Tragulidae*). Этмоидальная щель небольшая. Глазница сзади замкнутая; теменные гребни изредка образуют подобие сагитального гребня. Костное небо не простирается назад за задний край зубного ряда. Клиноглазничная щель в виде простого отверстия, без каналообразного входа. Засуставной отросток выражен хорошо. Слуховые пузыри уплощенные; барабанно-подъязычный отросток (*proc. tympanohyalis*) расположен в замкнутом канале. Отверстие наружного слухового прохода широкое, оно открывается вверх и назад. Яремные отростки короткие, не опускаются ниже уровня зубного ряда. Нижняя челюсть с коротким симфизом и слабовыпуклым нижним краем. Диастема длиннее, чем ряд моляров $m1—m3$. Венечный отросток высокий, сильно отогнут назад. Подбородочные отверстия сближены и располагаются на уровне диастемы.

Зубная формула: $I0/i3, C1/c1, P3/p3, M3/m3 = 34$. Верхние резцы отсутствуют, нижние долотообразные, налегают краями друг на друга. Верхние клыки саблевидные, сжатые с боков и заостре-

ны по заднему краю; у самцов они достигают длины 6.5 см, у самок — до 1.5 см (у старых самок иногда выпадают). Щечные зубы селенодонтные, брахиодонтные; коронка их шире, чем корень (рис. 26, а; 27, а). Верхние предкоренные удлиненные; P2 с двумя наружными вертикальными гранями. Нижние коренные зубы с дополнительными колонками с наружной стороны и дополнительными лопастями с внутренней (сходство с Tragulidae).

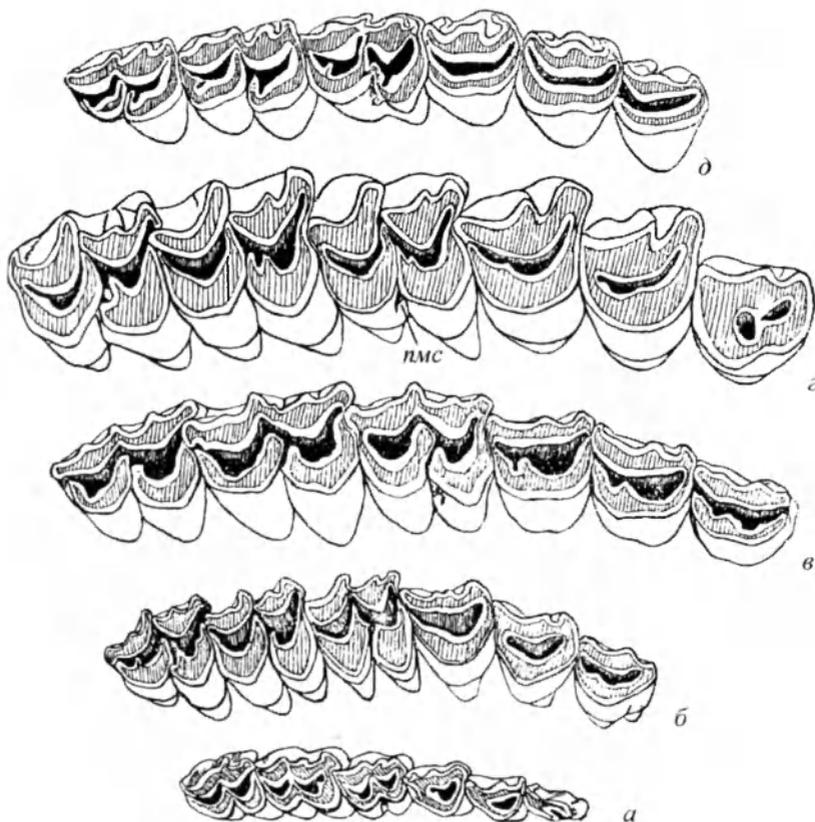


Рис. 26. Верхние щечные зубы сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а), европейской косули (*Capreolus capreolus*) (б), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (в), европейского лося (*Alces alces*) (г) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) (д) (по: Флёров, 1952).

пмс — палеомериксовая складка.

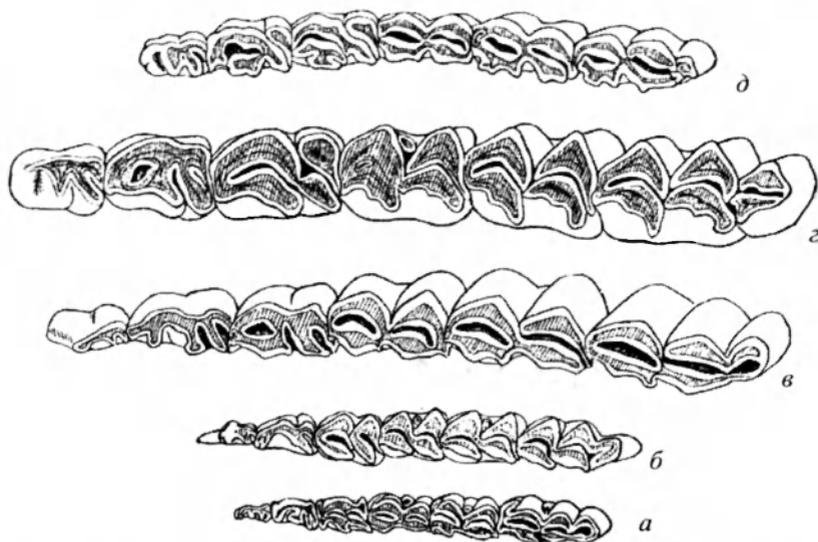


Рис. 27. Нижние щечные зубы сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а), европейской косули (*Capreolus capreolus*) (б), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (в), европейского лося (*Alces alces*) (г) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) (д) (по: Флёров, 1952).

Крылья атланта слабо расставлены в стороны и почти не выдаются назад. Вентральная дуга относительно короткая. Краниальные суставные фасетки расставлены широко и не смыкаются между собой. Вырезка каудального края дорсальной дуги слабая. Эпистрофей сильно вытянутый, низкий. Гребень эпистрофея длинный, задний конец его доходит до уровня задних краев каудальных отростков. Краниальные суставные фасетки разделены под зубовидным отростком; последний подковообразной формы, без выемки на нижнем крае. Грудных позвонков 13, поясничных 6, крестцовых 5. Поясничный отдел по длине почти равен грудному отделу. На поясничных позвонках поперечно-реберное отверстие замкнутое. Крестец сильно изогнут, крестцовые позвонки с короткими остистыми отростками.

Трубчатые кости конечностей стройные, очень удлиненные. От боковых (2-й и 5-й) метаподиальных костей сохраняются только дистальные отделы (телекарпальная конечность).

Лопатка треугольной формы, относительно широкая (рис. 28, а). Акромион довольно далеко выступает вперед и изогнут каудаль-

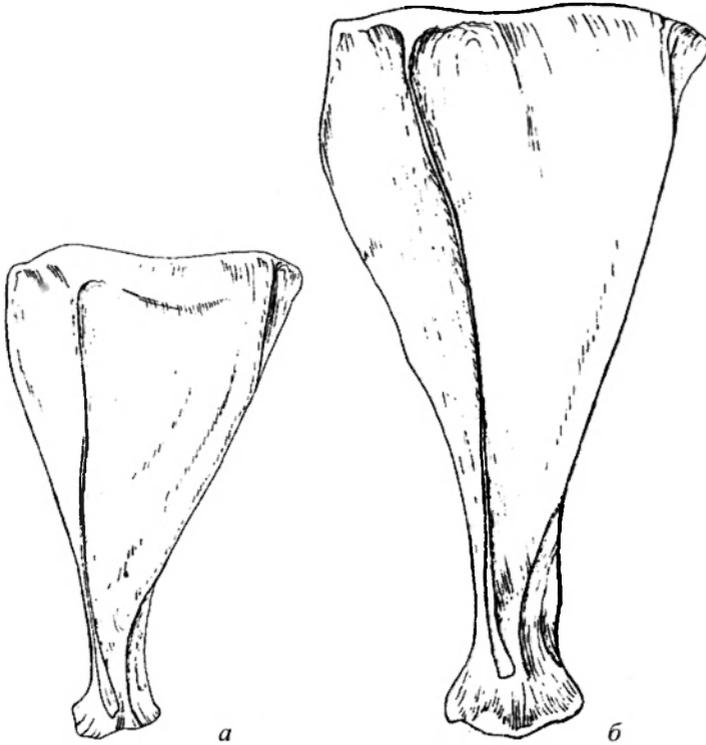


Рис. 28. Лопатка сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а) и сибирской козули (*Capreolus pygargus*) (б): латеральная сторона.

но. Лопаточный бугор расположен в плоскости лопатки, клювовидный отросток сравнительно крупный. Плечевая кость слабо-изогнутая; волярный участок большого бугра развит слабо (рис. 29, а, б). Лучевая кость значительно массивней локтевой. Латеральный бугор проксимального эпифиза лучевой кости почти не выступает за суставную поверхность (рис. 29, г). Пясть относительно удлиненная, с узким продольным желобком на переднем крае и с широким и неглубоким желобком на заднем; суставные валики ее широко расставлены, с высокими срединными гребнями. Тело подвздошной кости таза относительно укорочено (рис. 30, а). Седалищная кость расширена на уровне заднего края запирающего отверстия; у переднего края последнего имеется полузамкнутое отверстие. Бедренная кость тонкая, с хорошо вы-

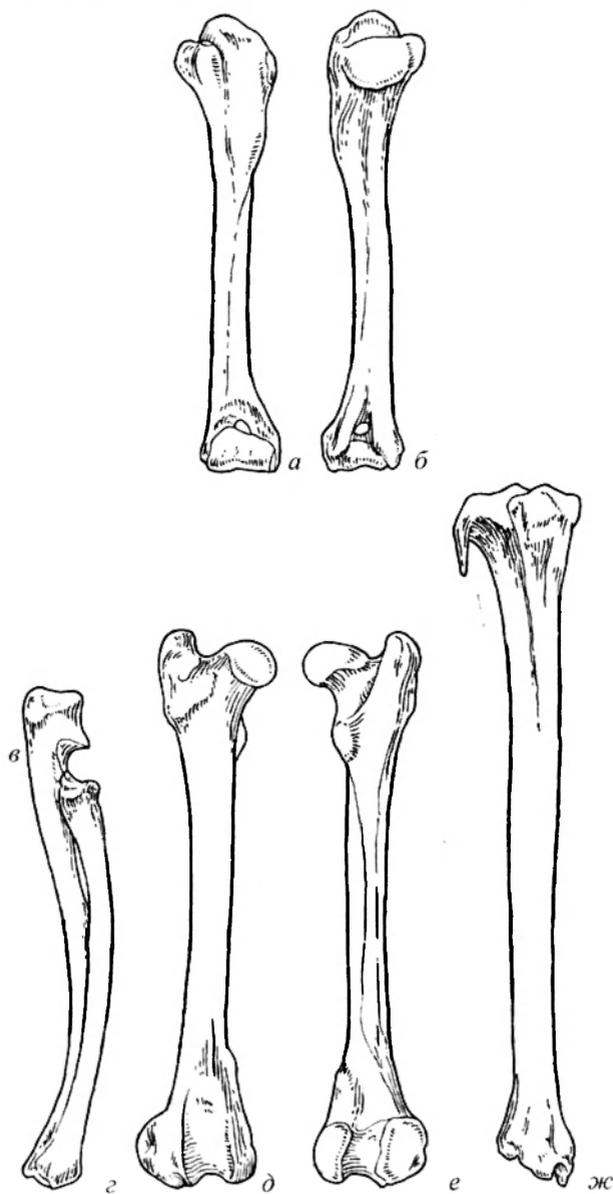


Рис. 29. Плечевая (а, б), локтевая (в), лучевая (г), бедренная (д, е) и большеберцовая (ж) кости сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*): краниальная (а, д, ж), каудальная (б, е) и латеральная (в, г) стороны (по: Громова, 1950).



Рис. 30. Безымянная, или тазовая, кость сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а) и сибирской козули (*Capreolus pygargus*) (б): латеральная сторона.

раженной шейкой и относительно короткой головкой; чашечный блок переходит в межмышцелковую яму без уступа. Большеберцовая кость с узкой, заостренной медиальной лодыжкой; средний выступ суставной улитки без бугра на переднем крае. Малоберцовая кость редуцирована (сохраняется лишь ее рудимент, так называемая лодыжковая кость в заплюсневом суставе). На пяточной кости маллеолярная фасетка сильно укорочена, пяточный бугор очень широкий. Плюсна сильно удлинненная, по ее передней (дорсальной) стороне от сосудистого канала идет вверх узкий продольный глубокий желоб; сосудистый канал широкий, сближен с межваликовой вырезкой; на задней (плантарной) стороне кости в ее проксимальном отделе имеется довольно глубокий и широкий желобок. Проксимальный эпифиз первой фаланги с коротким межваликовым углублением, расширен в передней части. Вторая фаланга длинная и относительно низкая.

Распространены в горах Центральной и Восточной Азии от Гималаев и Индокитая на юге до севера Сибири. Обитатели горных лесов и альпийских высокогорий до 3500 м над у. м. (Гималаи), реже встречаются на равнинах по долинам рек. Растительноядны, основной пищей служат лишайники, мхи, различные травы. Детенышей 1—3, они обычно имеют пятнистую окраску.

Промысловые животные, добываемые ради мяса и секрета мускусной железы.

Кариологические и молекулярно-генетические данные показывают родство кабарговых с полорогими (Bovidae) и в меньшей степени с оленевыми (Cervidae); признаки примитивной морфологии сближают их с оленьковыми (Tragulidae).

Известны с раннего олигоцена Европы (*Dremotherium* É. Geoffroy Saint-Hilaire). В раннем миоцене проникли в Северную Америку, где вымерли к концу плиоцена. Направление эволюции — приспособление к передвижению прыжками в условиях горнолесных ландшафтов и питанию лишайниками и мхами.

Семейство включает 2 вымерших подсемейства (*Dremotheriinae*, *Blastomerycinae*) и 1 современное (*Moschinae*). 6 вымерших родов и 1 современный, встречающийся в фауне России.

Основная литература. Guha S., Goyal S. P., Kashyap V. K. Molecular phylogeny of musk deer: A genomic view with mitochondrial 16S rRNA and cytochrome b gene // *Mol. Phylogen. Evol.* 2007. Vol. 42, N 3. P. 585—597; Hassanin A., Douzery E. J. P. Molecular and morphological phylogenies of Ruminantia and the alternative position of the Moschidae // *Systematic Biol.* 2003. Vol. 52, N 2. P. 206—228.

1. Род КАБАРГИ — *MOSCHUS* Linnaeus, 1758

Характеристика рода совпадает с таковой семейства.

Ископаемые остатки редки. Из плиоценовых отложений Китая описаны мелкие формы, сходные с кабаргой (*Moschus grandaevus* Schlosser), систематическое положение которых недостаточно ясно. Звери современного облика известны из среднего плейстоцена Китая (Чжоукоудянь) и Индии (Сивалики), из позднего плейстоцена Китая, Японии (о-в Хонсю) и Приморского края (пещера Географического общества).

Согласно молекулярным данным род включает 7 видов; другие систематики считают его монотипическим. В фауне России 1 вид.

Основная литература. Приходько В. И. Кабарга: Происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация. М., 2003. 443 с.; Соколов В. Е., Приходько В. И. Систематика кабарги (*Artiodactyla*, *Mammalia*) // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 1997. № 6. С. 677—687 (сообщение 1); 1998. № 1. С. 37—46 (сообщение 2); Сопин Л. В., Ревин Ю. В. О таксономическом статусе кабарги (*Artiodactyla*, *Mamma-*

lia) // История и экология млекопитающих Якутии. Якутск, 1990. С. 108—116; Со п и н а Н. К. Морфология скелета конечностей кабарги // Биологическое и хозяйственное использование промысловых зверей и птиц Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1983. С. 19—28; Ф л ё р о в К. К., Со п и н Л. В. Адаптивные особенности скелета кабарги // Копытные фауны СССР. М., 1980. С. 389—390; Su B., Wang Y., Lan H., Wang W., Zhang Y. Phylogenetic study of complete cytochrome b genes in musk deer (genus *Moschus*) using museum samples // Mol. Phylogen. Evol. 1999. Vol. 12, N 3. P. 241—249.

1. Сибирская кабарга — *Moschus moschiferus* (Linnaeus, 1758) (рис. 31).

Размеры средние для рода; конечности длиннее, чем у других видов. Длина тела самцов 76—98, самок 83—100 см; высота в холке самцов 53—71, самок 54—69 см; высота в крестце самцов 66—84, самок 68—80 см; длина хвоста у обоих полов 3—6 см, ушной раковины 9—12 см. Масса самцов от 9 до 19, самок от 8 до 17 кг.

Волосьяной покров весьма высокий и плотный. Волосы на туловище и шее толстые, волнистые и ломкие, на дистальных отделах конечностей более короткие. Вибриссы длиной до 5 см. Окраска темная, со светлыми пятнами на спине и боках. На нижней стороне шеи хорошо выражены продольные белые полосы. Холка

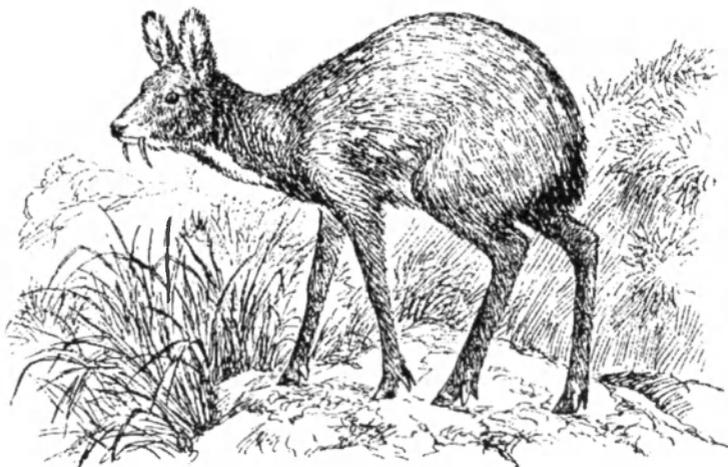
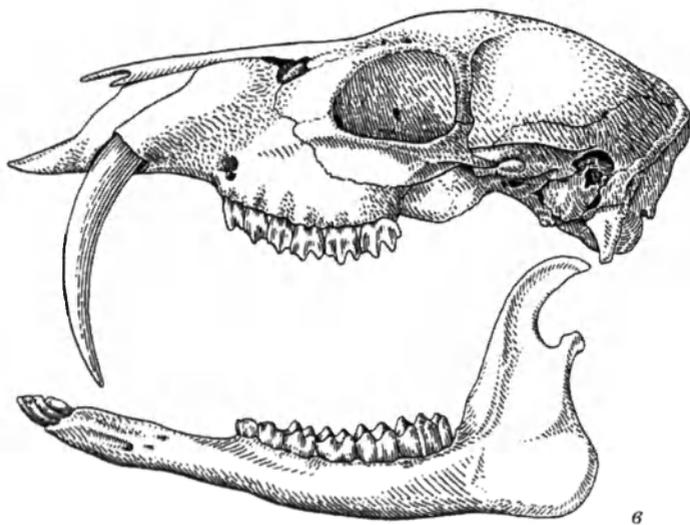
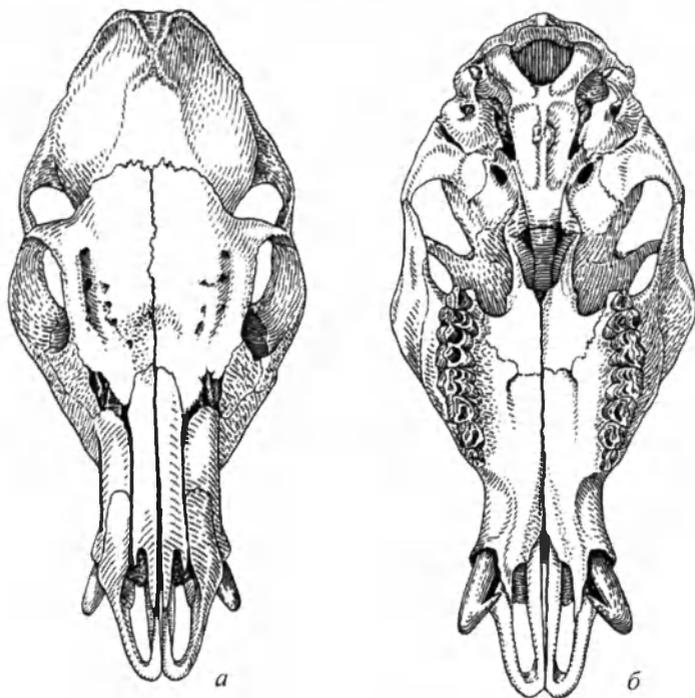


Рис. 31. Сибирская кабарга (*Moschus moschiferus*).



без темного ремня. Конечности окрашены однотонно. Кончик ушной раковины черный.

Наибольшая длина черепа у самцов 140—160, у самок 134—162 мм; длина носовых костей у самцов 51—59, у самок 48—56 мм; скуловая ширина у самцов 64—71, у самок 63—72 мм; длина верхнего клыка у самцов 30—90, у самок 6—10 мм. Лицевая часть черепа лишь немногим длиннее мозговой (рис. 32). Шов между носовыми и верхнечелюстными костями короткий. Передние нёбные отверстия не заходят назад за линию заднего края альвеолы клыка. Слёзные кости короткие и широкие, их длина меньше ширины. Надбровные дуги не приподняты над уровнем лба. Нёбные гребни между клыками и предкоренными зубами резкие. Нижняя челюсть несколько сужена в области симфиза, образуя небольшой перехват; симфиз сравнительно короткий. У верхних моляров длина почти равна их ширине. Цевки пясти и плюсны длинные, с относительно узкими суставными валиками; длина пясти 126—148 мм, плюсны 167—189 мм.

В кариотипе: $2n = 58$, $NFa = 60$.

Распространение. Сибирь к востоку от Енисея и на юг до Алтая и Саян, Дальний Восток России (кроме Камчатки), включая о-в Сахалин; север Монголии, северо-восток Китая и п-ов Корея (на Японских о-вах отсутствует). Расселение вида на Среднесибирское плоскогорье и в горные системы Северо-Восточной Сибири произошло, очевидно, лишь в конце голоцена.

На территории России граница ареала от южного Алтая (верховья р. Бухтарма) поднимается на север и проходит восточнее Томска и далее по р. Енисей (почти не захватывая его левобережья). От устья Нижней Тунгуски поворачивает на восток, пересекает верховья р. Котуй, спускается в бассейн Вилюя и затем выходит к Лене в районе р. Нюя. Отсюда граница по левому берегу Лены идет приблизительно до Якутска и далее направляется на восток к Алдану и по его правому берегу доходит до Лены. По правобережью последней достигает 68° с. ш., поворачивает на восток, пересекает нижнее течение Яны (на широте примерно 70° с. ш.), затем спускается к югу, переходит Индигирку у полярного круга и через верховья р. Мома и устье р. Детрин выходит к Охотскому морю у р. Яма. Восточная граница ареала тянется

Рис. 32. Череп сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*).

а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

вдоль Охотского побережья, захватывает Сахалин и далее к югу идет по берегу Японского моря. В пределах очерченного ареала кабарга распространена мозаично. Отсутствует в степных районах Тувы и Забайкалья, на низменных участках по Амуру, в долине Уссури, у оз. Ханка, на юге Приморского края и в северных частях о-ва Сахалин.

Образ жизни и значение для человека. Характерный обитатель горно-таежных ландшафтов. Предпочитает темнохвойные леса на крутых склонах среднего пояса гор (обычно не выше 1600 м над ур. м.) с выходами скал и каменистыми россыпями. Зимой тяготеет к склонам северной экспозиции, где не так часто образуется наст и больше лишайников. Реже встречается в равнинной тайге у подножия гор, в лиственных лесах (Якутия, Приморье) и в зарослях по речным долинам. Важное значение имеет наличие «отстоев» — скалистых уступов, недоступных для хищников, на которых кабарга укрывается от врагов и от которых не удаляется далее 2—3 км (иногда до 8 км).

Активен в любое время суток, летом чаще в сумерки и ночью, зимой нередко кормится и днем. Активность зависит от погодных условий, обилия гнуса, возраста животного. Обычно отдыхает 15—20 ч в сутки. Держится в одиночку, лишь в период гона образуются группы из 3—7 особей. В случае опасности издает шипящий свист. Ведет оседлый образ жизни, совершая в горах вертикальные кочевки. Участок обитания занимает площадь от 40—50 га зимой до 200—300 га летом. Метит его секретом носовой железы, а самцы, кроме того, секретом мускусной и хвостовой желез. Лежки устраивает поблизости от «отстоев» в местах с хорошим обзором. В ненастье укрывается под густыми деревьями, в зарослях кустарников. Передвигается большей частью прыжками (при опасности до 5—6 м длиной), летом нередко шагом. Хорошо лазает по скалам. При кормежке древесными лишайниками может вставать на задние конечности, опираясь передними о ствол дерева или лишь балансируя ими. Отлично ходит по насту, но плохо переносит глубокий (свыше 60 см) и рыхлый снег. Быстро плавает, но в воду идет неохотно. Численность колеблется слабо, уменьшение ее вызывают эпизоотии или интенсивный промысел.

Основная пища — лишайники (преимущественно древесные) и мхи. Зимой они составляют большую часть рациона; в это время года поедается также хвоя, побеги кустарников, пожухлая трава, которую может доставать из-под снега глубиной до 50 см. С уве-

личением глубины снегового покрова в лесу становятся доступными корма, находящиеся на все более высоком древесном ярусе, что обуславливает стабильность кормовой базы и оседлость зверя. В зимний период предпочитает держаться в еловых и пихтовых лесах, обильных древесными лишайниками; ближе к весне переходит в сосняки, где из-за большого ветровала много лишайников, сбитых с высоких деревьев на снег. В день съедает 150—265 г лишайников. Весной и летом кормится зеленой травой, листьями и молодыми побегами кустарников, ягодами, грибами, но доля лишайников и мхов, особенно на севере ареала, остается значительной. В Якутии часто ест хвощ. Осенью охотно поедает орешки кедрового стланика. Солонцы посещает редко, водопой нерегулярно; зимой ест снег. Экскременты оставляет всегда в одном и том же месте, где образуются своеобразные «уборные».

Полигам. Гон в Якутии с конца ноября до начала января, в Приморье — с конца ноября до середины декабря. Длится от двух недель до месяца, иногда сопровождается драками самцов. Продолжительность беременности 185—195 дней. Самки в мае или июне приносят 1—2, редко 3 детенышей, которые рождаются зрячими, способными самостоятельно передвигаться; весят новорожденные 470—490 г. В окраске меха у них выделяются яркие рыжие поперечные и беловатые продольные полосы; в августе-октябре происходит смена волос, окраска становится более светлой и однотонной. Молочные зубы меняются на постоянные на втором году жизни, клыки у самцов — к началу третьего. Самка кормит детенышей до октября и даже до декабря. Молодые становятся самостоятельными после окончания кормления их молоком или весной следующего года; в полуторагодовалом возрасте они уже не отличаются от взрослых ни окраской, ни размерами. Половая зрелость наступает у самок на 16—17-м мес жизни, у самцов — на 18-м; по другим данным только в возрасте трех лет. Соотношение полов приблизительно равное. Продолжительность жизни 9—12 лет, в неволе иногда до 20 лет.

Линька одна, сильно растянутая; в Приморье с начала марта-апреля до ноября. Наиболее интенсивно она протекает в мае, когда выпадают пуховые волосы. Первыми линяют голова и конечности, в последнюю очередь круп.

Врагами являются в первую очередь россомаха, рысь, в Уссурийском крае — харза. Реже добывается волком, лисицей и даже соболем. Конкурентов в питании практически не имеет.

Промысловый зверь. Большую ценность представляет мускус, добываемый из мускусной железы самцов («кабарожья струя»), который употребляется в парфюмерной промышленности. Используется также шкура. Мясо низкого качества. Целесообразно, вероятно, разводить кабаргу в питомниках, получая мускус от живых зверей. Сахалинская кабарга занесена в Красную книгу Российской Федерации; численность ее неуклонно сокращается и не превышает 300—400 особей.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость выражена слабо; с запада на восток ареала происходит уменьшение размеров тела и потемнение окраски. Описано до 5 подвидов, в России, вероятно, лишь 3.

1. *M. m. moschiferus* Linnaeus, 1758 — алтайская кабарга.

Наибольшая длина черепа до 164 мм. Носовые кости длинные, на заднем конце клинообразные. Окраска от рыжевато-бурой до темно-коричневой, основания волос белые. Распространение: южная часть Сибири от Алтая до Приамурья; север Монголии, северо-восток Китая (Большой Хинган).

2. *M. m. turowi* Zalkin, 1945 — уссурийская кабарга.

Наибольшая длина черепа до 157 мм. Носовые кости укороченные, сзади притупленные. Цевки пясти и плюсны несколько короче, чем у номинативного подвида. Окраска темнее, основания волос сероватые. Распространение: Приамурье и Приморье. Для уссурийской кабарги иногда неправоммерно используют название *parvipes* Hollister, 1911, данное зверям с юга п-ова Корея, которые отличаются сильно укороченными цевками и другими признаками, сближающими их с южноазиатскими видами.

3. *M. m. sachalinensis* Flerov, 1929 — сахалинская кабарга.

Наибольшая длина черепа до 151 мм. В отличие от других подвидов межглазничная ширина меньше заглазничной. Пясть и плюсна относительно короче, чем у уссурийской кабарги. Распространение: о-в Сахалин.

Основная литература. Зайцев В. К. Кабарга Сихотэ-Алиня: Экология и поведение. М., 1991. 216 с.; М а т ю ш к и н Е. Н. Охота харзы на кабаргу в Сихотэ-Алине // Бюл. Моск. о-ва испыт природы. Отд. биол. 1987. № 5. С. 28—42; Соколов В. Е., Приходько В. И., Собанский Г. Г. Распространение кабарги (*Moschus moschiferus*) на Алтае и структура ее пространственных группировок // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 1. С. 111—122.

3. Сем. ОЛЕНЕВЫЕ — CERVIDAE Goldfuss, 1820

Жвачные от мелкого до крупного размера. Длина тела от 80 до 310 см, высота в холке от 30 до 235 см. Масса от 7 до 825 кг. Туловище удлинненное, стройное, на высоких конечностях. Самцы (за исключением восточноазиатских водяных оленей р. *Hydropotes Swinhoe*) имеют рога (у северных оленей, *Rangifer* Smith, рога имеют самцы и самки). В развитом виде они обычно представляют собой ветвистые образования, сидящие на выростах лобных костей (у южноазиатского р. *Elaphodus* Milne-Edwards и американских оленей из родов *Mazama* Rafinesque и *Pudu* Gray рога не ветвятся). Состоят из основного ствола («штанги») и отходящих от него отростков: самого нижнего — первого надглазничного, расположенного выше второго надглазничного («ледового»), далее — среднего и еще выше — венечных или верхушечных. Рога ежегодно сбрасываются и вновь отрастают, у многих видов с каждым разом увеличиваясь в размерах. В их основании находится звездообразный поясок («розетка»), по которому происходит отпадение рогов. В период роста они мягкие, покрытые снаружи кожей с нежным коротким волосом; затем окостеневают, кожа на них отмирает и спадает. На конечностях по 4 пальца, но боковые (второй и пятый) короткие и на плотном грунте не касаются почвы (за исключением северного оленя). Хвост относительно короткий.

Волосной покров состоит из остевых волос и нежного извитого подшерстка, густого в зимнее время. Для волос, особенно у северных видов, характерно развитие срединного воздухоносного слоя, увеличивающего их теплоизолирующие свойства. Окраска туловища однотонная или пятнистая, у многих оленевых на ягодицах вокруг хвоста расположено светлое пятно («зеркало»). В кожном покрове имеются специфические железы (предглазничные, межпальцевые, плюсовые, хвостовые), но мускусная (характерная для кабарговых, *Moschidae*) и паховые железы (имеющиеся у многих полорогих, *Bovidae*) отсутствуют. Сосков обычно 2 пары. Молочная железа четырехдольчатая. Желудок сложный, четырехкамерный. Желчный пузырь отсутствует. Пенис не имеет на конце длинного нитевидного отростка. Матка с многочисленными выростами на продольных складках слизистой оболочки; плацента котиледонная.

Череп с наибольшей длиной от 140 до 670 мм, его лицевой отдел значительно длиннее мозгового. Носовые кости почти дохо-

дят до уровня переднего края глазницы. Межчелюстные кости выступают далеко впереди носовых и образуют выемку, почти замкнутую в кольцо (в отличие от других жвачных). Их верхние отростки если и достигают носовых костей, то прилегают к последним значительно меньше, чем на половину их длины. Нёбные отростки межчелюстных костей вклиниваются между верхнечелюстными костями на расстояние, не превышающее длину коронки МЗ. Лобные кости и рога не пневматизированы (в отличие от полорогих, Bovidae). Слёзная кость с ямкой разной величины для предглазничной железы; слёзных отверстий два (редко одно), они расположены на самом крае глазницы или на наружной поверхности слёзной кости. Этмоидальная щель крупная. Глазница сзади замкнутая в результате смыкания лобной и скуловой костей. Теменные гребни широко расставлены (кроме древних представителей). Костное нёбо простирается назад, за задний край зубного ряда. Клиноглазничная щель в виде отверстия с каналобразным входом. Засустановной отросток выражен слабо. Слуховые пузыри уплощенные или вздутые (особенно вздуты они у *Hydropotes*); барабанно-подъязычный отросток расположен открыто, не замкнут в канале. Отверстие наружного слухового прохода широкое. Яремные отростки короткие, не опускаются ниже уровня зубного ряда. Нижняя челюсть с умеренно длинным симфизом; диастема ее значительно длиннее ряда моляров m1—m3. Подбородочные отверстия расставлены широко, расположены на уровне диастемы.

Зубная формула: I0/i3, C1—0/c1, P3/p3, M3/m3 = 34—32. Нижние резцы с низкими коронками, имеющими нередко асимметричную треугольную форму; они не налегают краями друг на друга (рис. 33). Коронка первого резца большей частью шире, чем у остальных. Верхние клыки имеются или отсутствуют, обычно они не превышают высоту коренных, но иногда (у самцов родов *Hydropotes*, *Elaphodus*) длинные, саблевидные. Щечные зубы селенодонтные. Верхние премоляры относительно укороченные, P2 с тремя наружными вертикальными гранями (рис. 26). Моляры брахиодонтные, с заметной снаружи шейкой; коронка их шире, чем корень. У некоторых видов присутствует палеомериксовая складка: выступ на протоконе и протокониде в выемку, разделяющую переднюю и заднюю части зубной коронки. Нижние моляры без дополнительных лопастей с внутренней стороны (рис. 27).

Атлант со слабо расставленными в стороны и умеренно сильно выдающимися назад крыльями; вырезка на каудальном крае

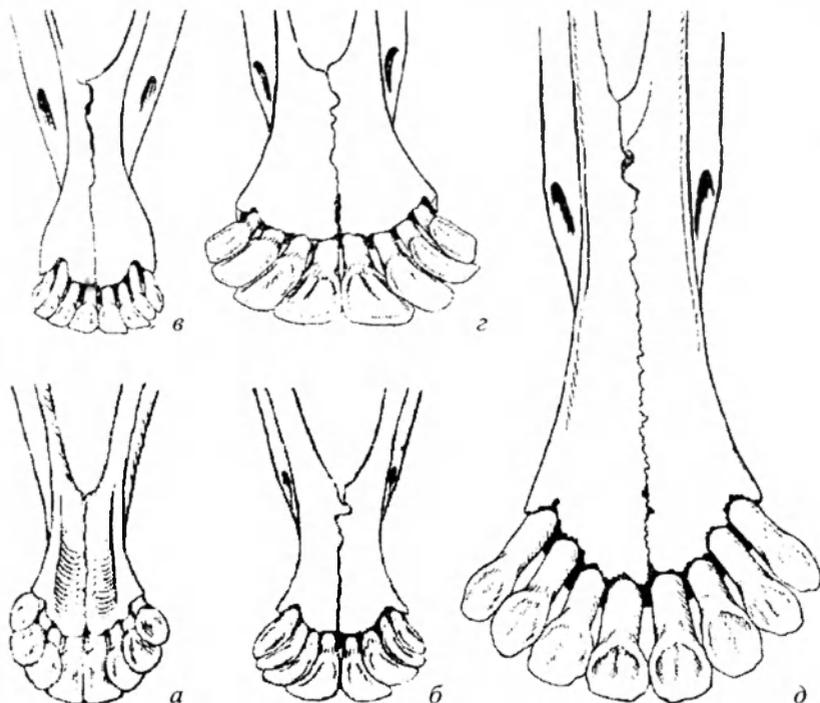


Рис. 33. Строение нижних резцов и симфизного отдела нижней челюсти сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а), европейской козули (*Capreolus capreolus*) (б), северного оленя (*Rangifer tarandus*) (в), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (г) и европейского лося (*Alces alces*) (д) (по: Флёров, 1952).

дорсальной дуги развита умеренно. Эпистрофией относительно короткий и высокий, с коротким гребнем, задний конец которого не доходит до уровня задних краев каудальных отростков и не имеет у основания поперечной площадки (кроме *Hydropotes*). Краниальные суставные фасетки соединяются под зубовидным отростком; последний имеет в разрезе подковообразную форму, без выемки на нижней стороне. Грудных позвонков 13, поясничных 6, крестцовых 4. Крестец слабо изогнут, крестцовые позвонки с относительно высокими остистыми отростками.

Трубчатые кости конечностей от сравнительно коротких до длинных. Характерно срастание средних пястных и плюсневых костей, которые образуют цевку; боковые пястные и плюсне-

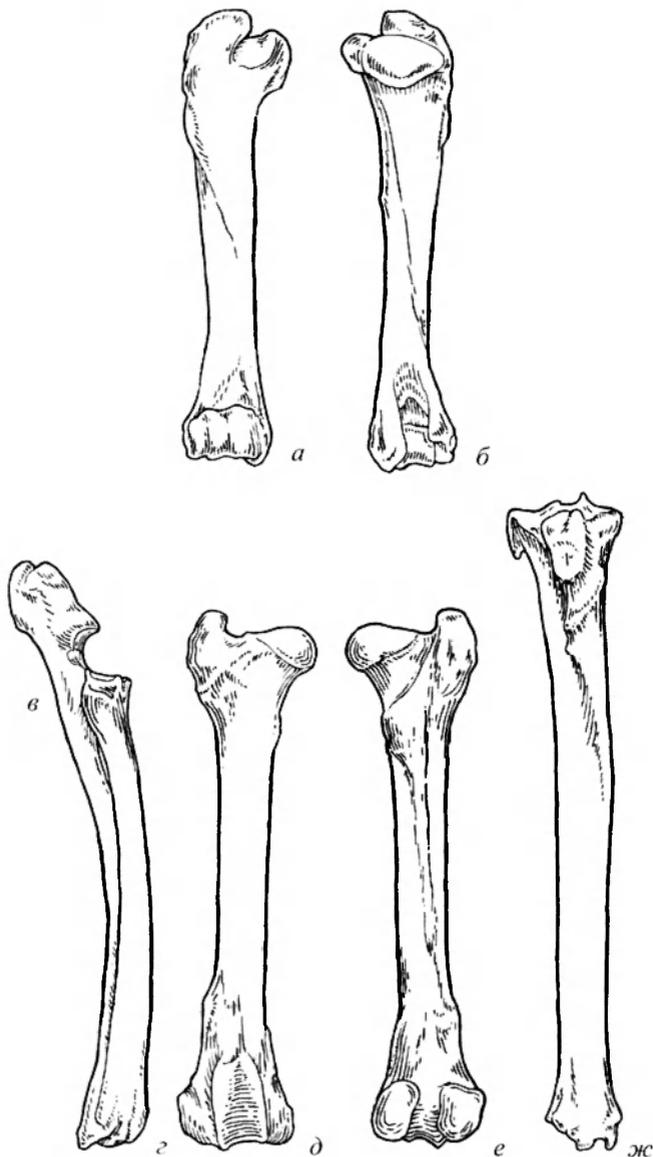


Рис. 34. Плечевая (а, б), локтевая (в), лучевая (г), бедренная (д, е) и большеберцовая (ж) кости сибирской косули (*Capreolus pygargus*): краниальная (а, д, ж), каудальная (б, е) и латеральная (в, г) стороны (по: Громова, 1950).

вые кости более тонкие и короткие, от них сохраняются только проксимальные или дистальные концы (у примитивных представителей они цельные).

Лопатка широкая, треугольных очертаний (рис. 28, б). Акромион слабо выступает вперед и либо несколько изогнут каудально, либо прямой; вершина его не заходит за уровень краниального края лопатки. Лопаточный бугор расположен ниже плоскости лопатки; клювовидный отросток развит умеренно или слабо. Плечевая кость весьма удлиненная, с хорошо развитым волярным участком большого бугра (рис. 34). Срединный гребень ее нижнего блока четко выражен, заостренный. Лучевая кость значительно массивнее локтевой, нередко срастается с нею. Латеральный бугор верхнего эпифиза лучевой кости выступает за суставную поверхность. Цевка пясти умеренно или сильно удлиненная, с узким продольным желобом на передней (дорсальной) стороне и широким и глубоким на задней (волярной); последний простирается до дистального сосудистого канала; суставные валики сближены и сужаются к переднему краю. Таз изогнутый, тело подвздошной кости относительно укороченное (рис. 30, б). Седалищная кость сужена на уровне заднего края запирающего отверстия; у переднего края последнего имеется полузамкнутое слабо выраженное отверстие или же оно отсутствует (у *Hydropotes* замкнутое). На задней стороне малой седалищной вырезки имеется бугор. Бедренная кость с относительно удлиненной головкой, которая сближена с большим вертелом; шейка не выражена. Большеберцовая кость с широкой медиальной лодыжкой; передняя латеральная суставная фасетка небольшая, округлая; средний выступ суставной улитки с бугром на переднем крае. Малоберцовая кость редуцирована (сохранился лишь ее дистальный отдел). На пяточной кости маллеолярная фасетка не укорочена и относительно узкая (у половогих, Bovidae, более широкая). На таранной кости наружный отдел нижнего блока отделен гребешком, круто спадающим к срединной борозде. Цевка плюсны умеренно длинная, по ее передней (дорсальной) стороне проходит узкий и глубокий продольный желоб, дистально замкнутый; сосудистый канал широкий и не сближен с межваликовой вырезкой; продольный желоб на задней (плантарной) стороне плюсны широкий, глубина его варьирует. Первая фаланга высокая, уплощенная, с длинным желобком на проксимальном эпифизе, передний (дорсальный) конец которого сужен; суставная поверхность дистального эпифиза имеет резко очерченный задний край. Вторая фаланга длинная, уплощенная;

обычно с заостренным передним гребнем дистального эпифиза (рис. 35). Третья фаланга высокая, сжатая с боков, спереди заостренная (кроме северного оленя) (рис. 36).

Распространены по всей Евразии (от арктических островов на севере до Цейлона и Малайского архипелага на юге), в Северо-Западной Африке, Северной и Южной Америке (от Гренландии до юга Аргентины). Завезены на юг Австралии и на многие острова (Новая Зеландия, Тасмания, Новая Гвинея, Мадагаскар, Южная Георгия).

Обитатели разнообразных, преимущественно лесных ландшафтов, от экваториальных лесов до тундры и альпийского высокогорья. Держатся обычно группами, некоторые виды совершают миграции. Питаются листьями деревьев и кустарников, травой; северный олень — лишайниками и мхами. Длительность беременности от 5 до 10 мес. В помете 1—7 детенышей, которые часто имеют пятнистую окраску.

Важные промысловые звери, дающие мясо, шкуру и рога. Многие виды охраняются в заповедниках, другие — служат объектом спортивной охоты, некоторые одомашнены или же разводятся в условиях полувольного содержания.

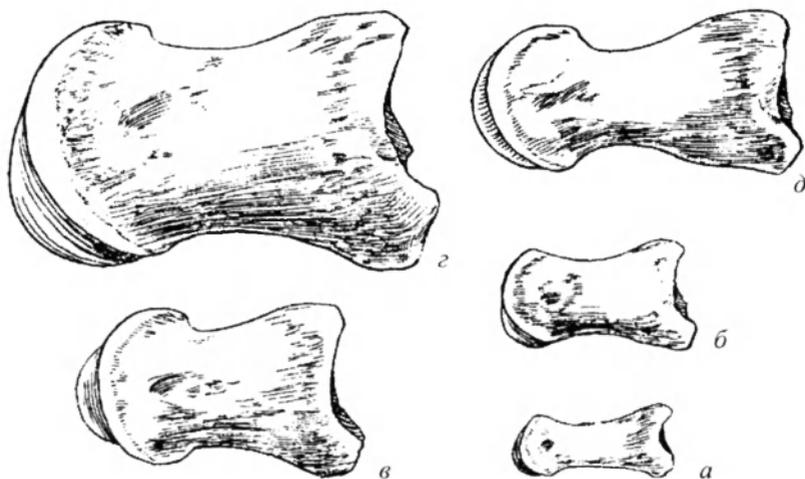


Рис. 35. Вторые фаланги сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а), европейской козули (*Capreolus capreolus*) (б), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (в), европейского лося (*Alces alces*) (г) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) (д): латеральная сторона (по: Флёров, 1952).

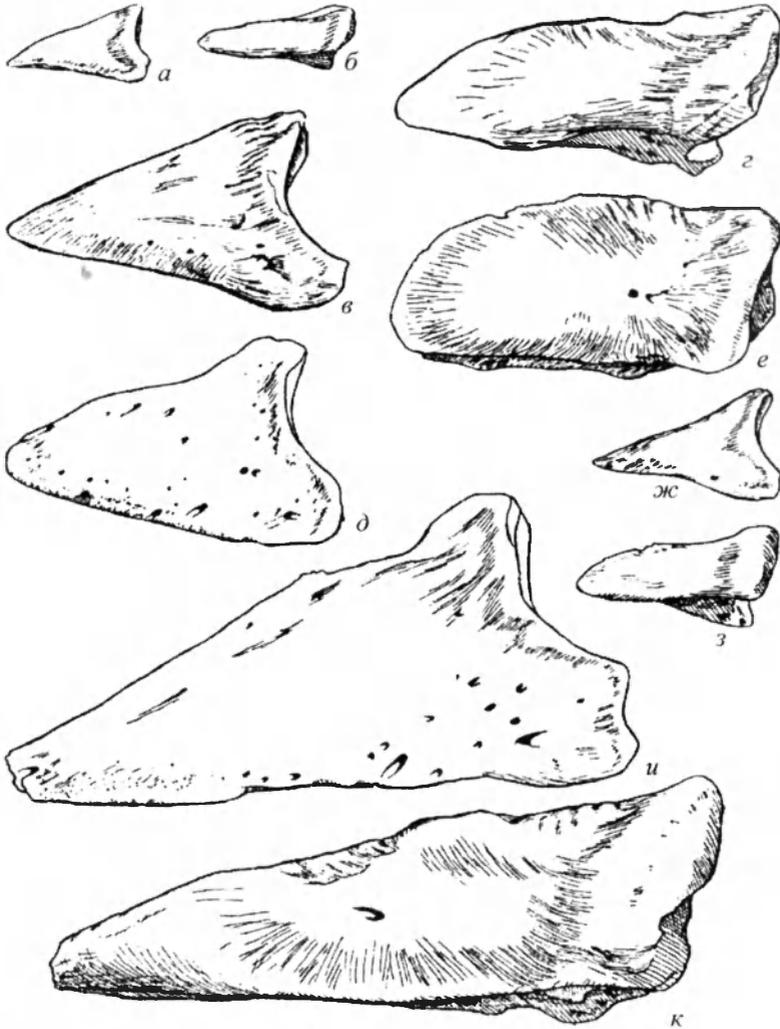


Рис. 36. Третьи (копытные) фаланги сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) (а, б), благородного оленя (*Cervus elaphus*) (в, з), северного оленя (*Rangifer tarandus*) (д, е), европейской косули (*Capreolus capreolus*) (ж, з) и европейского лося (*Alces alces*) (и, к): латеральная (а, в, д, ж, и) и плантарная (б, з, е, з, к) стороны (по: Флёров, 1952).

Ископаемые остатки известны с раннего миоцена Евразии (*Lagomeryx Roger*), а близкого сем. Palaeomerycidae, иногда включаемого в оленевых, — с позднего олигоцена (*Amphitragulus Pomel*). Геологическая история семейства достаточно хорошо прослежена и насчитывает много вымерших видов. Древние оленевые были безрогими, с саблевидными длинными верхними клыками, сагиттальным гребнем на черепе, часто с палеомериковской складкой на коренных зубах. Традиционно объединяется в надсемействе Cervioidea с Moschidae, Giraffidae и вымершими семействами Palaeomerycidae и Hoplitomerycidae.

Для эволюции семейства характерно приобретение сбрасываемых рогов, переход от полувсеядности к питанию растительными кормами, в первую очередь листьями, и к быстрому передвижению бегом прыжково-скоростного типа в условиях лесных ландшафтов за счет удлинения конечностей и редукции боковых метаподий.

47 вымерших и 19 современных родов, около 50 современных видов. Они объединяются в 3 подсемейства: Hydropotinae (1 род *Hydropotes* — наиболее архаичная группа), Capreolinae (9 родов, большинство которых распространено в Новом Свете) и Cervinae (9 родов, из которых только у одного ареал выходит за пределы Старого Света). В фауне России 5 родов из двух подсемейств: Capreolinae с 3 трибами Capreolini (*Capreolus*), Alceini (*Alces*), Odocoileini (*Rangifer*) и Cervinae с 1 трибой Cervini (*Dama* и *Cervus*).

На северо-запад России может заходить с территории Финляндии акклиматизированный там и активно расселяющийся американский белохвостый олень (*Odocoileus virginianus* Zimmermann, 1780). В 1999 г. один экземпляр этого вида был добыт на крайнем западе Ленинградской обл. (о-в Бол. Пограничный). От видов фауны России белохвостый олень отличается более длинным хвостом (светлым снизу), дугообразно изогнутыми рогами с направленными вперед вершинами, но без лопатовидного расширения надглазничных отростков. Череп с разделенной у задненебной вырезки костной перегородкой полостью хоан, как у северного оленя, но передние края глазниц расположены впереди заднего края верхнего зубного ряда.

Основная литература. Вислобокова И. А. Об основных направлениях эволюции оленей // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 88—98; Вислобокова И. А. Ископаемые олени Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1990. № 240. С. 1—206; Графодатский А. С., Шаршов А. А., Шутов В. В. Кариотипические взаимоотношения Cervidae // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 4. С. 101—113; Данилкин А. А. Олени (Cervidae).

Млекопитающие России и сопредельных регионов. М., 1999. 552 с.; Филонов К. П. Оценка состояния популяций оленьих. М., 1993. 272 с.; Bouvrain G., Geraads D., Jehenne Y. Nouvelle données relatives à la classification des Cervidae // Zool. Anz. 1989. N 1—2. P. 82—90; Douzery E., Randi E. The mitochondrial control region of Cervidae: evolutionary patterns and phylogenetic content // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14. P. 1154—1166; Gilbert C., Ropiquet A., Hassanin A. Mitochondrial and nuclear phylogenies of Cervidae (Mammalia, Ruminantia): Systematics, morphology, and biogeography // Mol. Phylogen. Evol. 2006. Vol. 40, N 1. P. 101—117; Groves C. P., Grubb P. Relationships of living deer // Biology and management of the Cervidae. Washington, 1987. P. 21—59; Harington R. Evolution and distribution of the Cervidae // Bull. Roy. Soc. N. Z. 1985. Vol. 22. P. 3—11; Kuznetsova M., Kholodova M., Danilkin A. Molecular phylogeny of deer (Cervidae: Artiodactyla) // Russian J. Genet. 2005. Vol. 41, N 7. P. 742—749; Miyamoto M. M., Kraus F., Ryder O. A. Phylogeny and evolution of antlered deer determined from mitochondrial DNA sequences // Proc. Nat. Acad. Sci. 1990. Vol. 87. P. 6127—6131; Pitra Ch., Fickel J., Meijaard E., Groves C. Evolution and phylogeny of old world deer // Mol. Phylogen. Evol. 2004. Vol. 33, N 3. P. 880—895.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ ОЛЕНЕВЫХ
(СЕМ. CERVIDAE) ФАУНЫ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

А. По наружным признакам

- 1 (2). Рога, как правило, имеют и самцы, и самки. Надглазничный отросток рогов расширен на конце и может разделяться на два и более выростов. Конец носа полностью покрыт волосами **Северные олени** — *Rangifer* H. Smith (с. 118).
Род включает 1 вид, северный олень — *R. tarandus* (L.) (с. 123, рис. 51).
- 2 (1). Рогатые только самцы. Надглазничный отросток, если присутствует, то не расширен и не разделен. Конец носа имеет голый участок кожи.
- 3 (4). Размеры очень крупные (высота в холке более 170 см). Голова горбоносая, верхняя губа нависает над нижней. Голый участок кожи на конце носа очень маленький (рис. 37). Под горлом находится кожный вырост («серьга»), покрытый шерстью. Рога уплощенные, часто лопатовидные. Загривок сильно приподнят и образует горб. Копыта длинные и почти прямые. Окраска тела однотонная, конечности светлее туло-



Рис. 37. Голое пятно на носу уссурийского лося (*Alces americanus pfitzenmayeri*) (по: Флёров, 1952).

- вища. «Зеркала» около хвоста нет. Новорожденные не имеют пятнистой окраски **Лоси** — *Alces* Gray (с. 104).
- 4 (3). Размеры от небольших до крупных (высота в холке менее 170 см). Голова не горбоносая, верхняя губа не нависает над нижней. Весь конец носа голый. Кожного выроста под горлом нет. Рога не уплощенные, не лопатовидные (лопата может образовываться только в верхней трети рога). На загривке горба нет. Копыта умеренно длинные, несколько изогнутые дугообразно. Окраска тела однотонная или пятнистая, конечности не светлее туловища. Околохвостовое «зеркало» хорошо выражено. Новорожденные имеют пятнистую окраску.
- 5 (6). Размеры небольшие (высота в холке 66—101 см). По бокам морды около носа обычно расположены темные пятна. Предглазничная железа рудиментарная. Рога короткие, без надглазничного отростка, они отклоняются назад в области среднего отростка, их ствол сильно бугорчатый. Хвост очень короткий, снаружи не виден
- **Косули** — *Capreolus* Gray (с. 88).
- 6 (5). Размеры крупнее (высота в холке у самцов 85—168 см). Темных пятен около носа нет. Предглазничная железа развита хорошо. Рога большие, имеют один-два надглазнич-

ных отростка, их ствол не бугорчатый и не отклоняется назад в районе среднего отростка. Хвост короткий, но виден снаружи.

- 7 (8). Ушная раковина, отогнутая вперед, не заходит своей вершиной дальше предглазничной железы. Гривы на шее нет, волосы на верхней стороне шеи направлены к голове. Вершины рогов расширены в виде лопаты. Наружное отверстие препуция у самцов окружено пучком длинных волос. Хвост длиннее ушной раковины

. **Лани** — **Dama** Frisch (с. 129).

Род включает 1 вид, лань — *D. dama* (L.) (с. 134, рис. 54).

- 8 (7). Ушная раковина, отогнутая вперед, заходит вершиной за предглазничную железу. Грива на шее развита хорошо, волосы на верхней стороне шеи направлены к спине. Вершины рогов без лопатовидного расширения. Наружное отверстие препуция у самцов не окружено пучком длинных волос. Хвост короче ушной раковины или равен ей

. **Олени** — **Cervus** L. (с. 137).

Б. По черепу

- 1 (2). Зароговая часть укороченная: расстояние от заднего края затылочного бугра до переднего края теменных костей в 1.7—2 раза уступает наибольшей ширине затылочной части черепа (меньше ширины в мышелках). Передние края глазниц расположены позади или на уровне заднего края верхнего ряда зубов. Сошник сростается с нёбными костями и делит хоаны надвое вертикальной перегородкой (рис. 38, а)

. **Северные олени** — **Rangifer** H. Smith (с. 118)

Род включает 1 вид, северный олень — *R. tarandus* (L.) (с. 123, рис. 50).

- 2 (1). Зароговая часть длиннее: расстояние от заднего края затылочного бугра до переднего края теменных костей равно или не более чем в 1.5 раза меньше наибольшей ширины затылочной части (больше ширины в мышелках). Передние края глазниц лежат впереди уровня заднего края верхнего зубного ряда. Сошник не сростается с нёбными костями и не разделяет хоаны на две половины (рис. 38, б).

- 3 (4). Длина черепа обычно превышает 460 мм. Носовые кости короткие, в 2—3 раза короче расстояния от их переднего края до переднего края межчелюстных костей. Последние

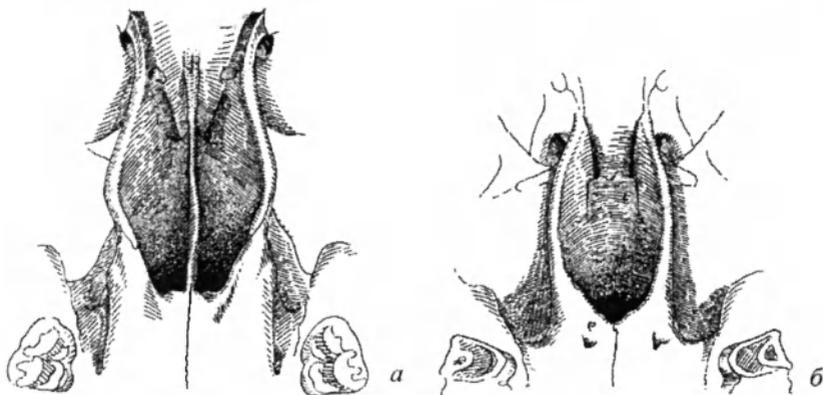


Рис. 38. Хоаны северного оленя (*Rangifer tarandus*) (а) и благородного оленя (*Cervus elaphus*) (б): снизу.

длиннее верхнего зубного ряда. Нёбные кили хорошо выражены и сближены на расстояние не более длины P4. В нижней челюсти диастема превышает длину ряда коренных зубов; симфиз длинный, значительно длиннее m2 (рис. 33, д). P1 иногда имеет на задне-наружном крае дополнительную колонку; р4 с 2—3 простыми лопастями

Лоси — *Alces* Gray (с. 104).

4 (3). Длина черепа чаще всего не достигает 460 мм. Носовые кости удлинённые: равны или длиннее расстояния от их переднего края до конца морды. Длина межчелюстных костей меньше или равна длине верхнего зубного ряда. Нёбные кили слабо выражены и расставлены на расстояние, заметно превышающее длину P4. Диастема нижней челюсти короче ряда

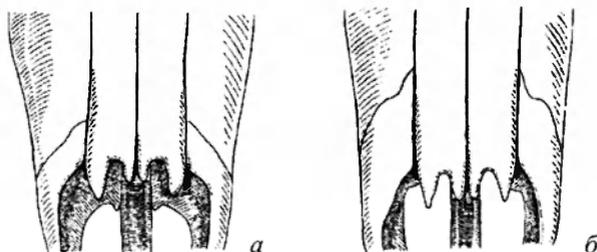


Рис. 39. Передний край носовых костей у лани (*Dama dama*) (а) и пятнистого оленя (*Cervus nippon*) (б).

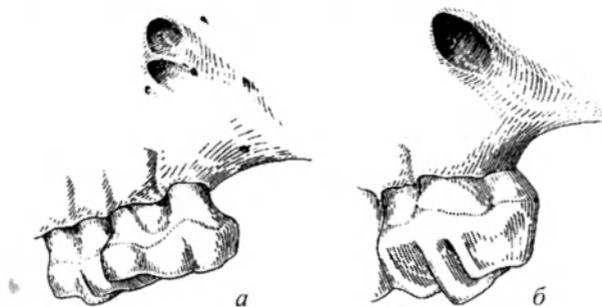


Рис. 40. Подглазничное отверстие у лани (*Dama dama*) (а) и благородного оленя (*Cervus elaphus*) (б); сбоку.

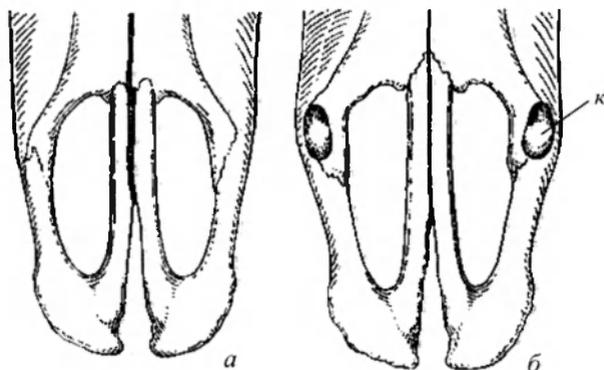


Рис. 41. Строение переднего отдела черепа у лани (*Dama dama*) (а) и благородного оленя (*Cervus elaphus*) (б); снизу.

к — верхний клык.

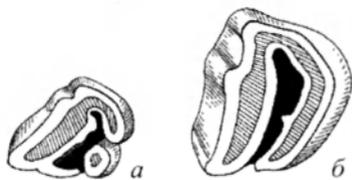


Рис. 42. Строение второго верхнего предкоренного P2 у лани (*Dama dama*) (а) и благородного оленя (*Cervus elaphus*) (б); жевательная поверхность.

- коренных; симфиз короткий, его длина меньше или равна длине m_2 . P1 без дополнительных колонок снаружи; р4 имеет разделенные на несколько частей лопасти.
- 5 (6). Впадина на лицевой поверхности слёзной кости не глубокая, слабо очерченная. Длина слёзной кости от ее переднего края до слёзного отверстия меньше переднезаднего диаметра глазницы. Передний край нёбных костей заходит впереди за уровень середины M1. Затылочный бугор развит сильно, затылочные гребни слабые. Рога без надглазничного отростка. **Косули** — *Capreolus* Gray (с. 88).
- 6 (5). Впадина на лицевой поверхности слезной кости глубокая, четко очерченная. Длина слёзной кости больше или равна переднезаднему диаметру глазницы. Передний край нёбных костей не заходит вперед за уровень середины M1. Затылочный бугор развит слабо, затылочные гребни сильные. Рога с одним или двумя надглазничными отростками.
- 7 (8). Вырезка переднего края носовых костей заходит за уровень верхних выростов межчелюстных костей (рис. 39, а). Подглазничное отверстие разделено костной перегородкой (рис. 40, а). Слуховые пузыри вздутые, гладкие, их слуховые трубки без гребней. Верхние клыки отсутствуют (рис. 41, а). P2 с глубокой бороздой на внутренней (лингвальной) стенке коронки, разделяющей последнюю на две части (рис. 42, а). Вершины рогов уплощены в виде лопаты.
. **Лани** — *Dama* Frisch (с. 129).
Род включает 1 вид, лань — *D. dama* (L.) (с. 134, рис. 53).
- 8 (7). Вырезка переднего края носовых костей не заходит назад за уровень верхних выростов межчелюстных костей (рис. 39, б). Подглазничное отверстие одиночное (рис. 40, б). Слуховые пузыри вздутые или слабо уплощенные, с гребнями на поверхности и на нижней стороне слуховых трубок. Верхние клыки имеются (рис. 41, б). P2 с неглубокой вертикальной бороздой на внутренней стенке (рис. 42, б). Вершины рогов не уплощенные. . . . **Олени** — *Cervus* L. (с. 137).

1. Род **КОСУЛИ** — **CAPREOLUS** Gray, 1821

Небольшие олени стройного сложения. Длина тела от 93 до 162 см, высота в холке от 54 до 101 см. Длина уха 12—17 см, хвоста 2—3 см. Масса от 18 до 70 кг. Самки значительно мельче и лег-

че самцов. Туловище приподнято в крестце, так как задние ноги несколько длиннее передних. Голова небольшая, шея относительно длинная и подвижная. Морда клинообразно сужающаяся, с голым участком темной кожи на конце, охватывающим ноздри снаружи. Ушные раковины длинные, обычно поднятые вверх; отогнутые вперед, они заходят вершинами за предглазничные железы. Глаза большие, зрачок темно-коричневый. Конечности тонкие, довольно высокие, телеметакарпальные. Средние копыта узкие и острые, боковые высоко приподняты и не касаются земли даже на мягком грунте. Хвост короткий, скрыт в волосах и снаружи не виден.

Рога небольшие, обычно трехконечные, направленные вертикально вверх, без надглазничного отростка. Главный ствол в сечении округлый, с хорошо развитой розеткой; поверхность его усажена множеством острых бугорков («жемчужин»).

Волосистой покров довольно короткий. Окраска однотонная, без пятен. Зимой она тусклая, от буровато-коричневой до серой и темно-серой, иногда с голубоватым отливом. Околохвостовое «зеркало» выражено очень четко, белого цвета. Подбородок белый. Заметны светлые пятна на горле и на верхней губе по бокам от темного носа. Летом окраска более яркая, обычно рыжая или красноватая, но в некоторых регионах бывает тусклая, с примесью желтоватых и желтовато-серых тонов. «Зеркало» становится светло-рыжим, слабо контрастирующим с соседними участками. На голове сохраняются сероватые тона. Молодые в первые месяцы своей жизни имеют пятнистую окраску. Сосков 2 пары. Предглазничные железы рудиментарные (в отличие от других родов семейства). Предплюсневые железы крупные, межпальцевые железы сильнее развиты на задних конечностях.

Череп относительно широкий, его лицевая часть несколько длиннее мозговой. Наибольшая длина черепа 185—270 мм. Носовые кости умеренно длинные, они равны или немногим больше расстояния от их переднего края до конца морды. Межчелюстные кости короткие, короче верхнего ряда коренных, не образуют на наружном крае лопастеобразных выступов. Глазницы слабо выступают в стороны, их передний край заходит вперед за уровень МЗ. Этмоидальная щель чаще всего небольшая. Слезные кости широкие, длина их меньше переднезаднего диаметра глазницы и немногим больше или равна расстоянию от их переднего края до верхнечелюстного отверстия. Предглазничная ямка мелкая. Слезных отверстий два, открываются они на краю глазницы или

несколько впереди от нее. Костное нёбо относительно узкое, его ширина заметно меньше длины ряда коренных зубов; нёбные кили выражены отчетливо, пространство между ними умеренно вдавлено. Задненёбная вырезка довольно часто заходит вперед за задний край зубного ряда; полость хоан не разделена костной перегородкой. Передний край нёбных костей заходит за середину коронки М1. Слуховые пузыри небольшие, иногда умеренно вздутые, с короткой костной трубкой наружного слухового прохода. Линия затылочного профиля при взгляде сверху выпуклая. Нижняя челюсть с диастемой более короткой, чем ряд нижних коренных; симфиз короче ряда моляров m_2 — m_3 , гребни его высокие и образуют желоб.

Зубы небольшие; резцы с умеренно расширенными коронками, средние резцы значительно шире боковых (рис. 33, б). Верхние клыки отсутствуют, нижние равны по размерам i_3 . Коренные с умеренно высокой коронкой, слабо сужающейся от основания к жевательной поверхности. Наружные стенки верхних коренных почти отвесные. Нижние премоляры уступают по ширине молярам; p_4 с двураздельной средней лопастью и простой передней. Последний моляр m_3 с простой, не загнутой вперед складкой метастилиа. Воротничок и палеомериксовая складка на молярах не выражены.

Атлант небольших размеров, сравнительно узкий, с умеренно расставленными крыловидными отверстиями (расстояние между ними с вентральной стороны приблизительно в 1.1–1.4 раза больше длины вентральной дуги). Ямка для зубовидного отростка выражена слабо; вентральный бугорок не сдвинут назад. Эпистрофей умеренно длинный, его ширина в краниальных фасетках значительно меньше тела позвонка; выемка зубовидного отростка умеренно глубокая. Межпоперечные отверстия очень маленькие, с каудальной стороны не сближены с позвоночным отверстием; поперечные отверстия отсутствуют.

Лопатка довольно широкая, с относительно узкой и длинной шейкой, слабо развитым бугром и хорошо выраженным клювовидным отростком; суставная впадина округлая. Плечевая кость сильно удлинённая, ее длина более чем в 5.5 раза превышает ширину дистального блока; большой бугор относительно крупный и сильно отклонен внутрь, задний край медиального надмыщелка скошен умеренно или слабо. Пясть относительно удлинённая, со слабо сжатым диафизом и слабо расширенным дистальным эпифизом; наружно-задний край последнего отогнут назад. Задняя

(волярная) сторона кости без желобообразного углубления в области дистального канала и без межваликовой выемки. Тело подвздошной кости таза относительно укорочено; задний край лунной суставной поверхности заходит далеко назад. Гребень малой седалищной вырезки в средней части не отгибается наружу, лонный бугор развит слабо. Бедренная кость с удлинненной головкой, которая сближена с невысоким большим и с малым вертелами. На большеберцовой кости гребень медиальной лодыжки развит хорошо, передний гребень латеральной лодыжки меньше заднего; задняя выемка дистального блока заостренная. На пяточной кости верхний отдел маллеолярной фасетки выпуклый и резко сужен по сравнению со срединным расширением. Плюсна удлинненная, со слабо сжатым диафизом и умеренно расширенным дистальным эпифизом; продольный желоб на задней (плантарной) стороне умеренно глубокий; отверстие дистального плюсневого канала с задней стороны крупное.

Распространены в лесной зоне умеренного пояса Евразии — по всей Европе, кроме севера Скандинавии, включая Англию и Сицилию, и от Северного Урала и южной Якутии на севере к югу до Турции и севера Ирана (Эльбурс), Казахстана, гор Средней Азии, Монголии, Восточного Китая (до Сычуани) и п-ова Корея; акклиматизированы в США (Техас).

Обитатели равнинных и горных лиственных и смешанных лесов, лесостепи, по речным долинам проникают в открытые степи; имеются полевые популяции в Европе и степные в Монголии. Питаются травянистой растительностью, листьями, побегами и ветвями кустарников. Преимущественно оседлы, совершают сезонные миграции. Детенышей 1—3, они имеют пятнистую окраску.

Промысловые животные.

Древнейшие представители рода известны из позднего плиоцена Забайкалья (Удунга) и Павлодарского Прииртышья. В среднем плейстоцене Европы был распространен *C. suessenbornensis* Kahlke. Водные и ледниковые барьеры в плейстоцене, по-видимому, способствовали обособлению европейской и сибирской косуль.

Предковым обычно рассматривают р. *Procapreolus* Schlosser, представители которого жили в Евразии с позднего миоцена до позднего плиоцена. Считается, что сибирская косуля (*C. pygargus*) больше сохранила предковых морфологических признаков, чем европейская (*C. capreolus*). Направление эволюции — приспособление к жизни в полуоткрытых пространствах и питанию мягкими травянистыми кормами.

Род включает 2 вида.

З а м е ч а н и я п о с и с т е м а т и к е. В последние годы получила распространение концепция 2 видов косуль: европейской *C. capreolus* L. и сибирской *C. pygargus* Pall. Установлены следующие различия между ними: 1) имеется частичная репродуктивная изоляция — наблюдается гибель самок европейской косули во время родов при скрещивании их с самцами сибирской косули в результате гетерозиса детенышей, при реципрокном скрещивании родившиеся гибридные самцы стерильны (по другим данным плодовиты); 2) в кариотипе сибирской косули имеется от 1 до 12 добавочных хромосом (микрохромосом), их число увеличивается с запада на восток; 3) наблюдается ряд статистически достоверных различий в размерных параметрах черепа, которые прослеживаются только на больших выборках; 4) у европейской косули найдены 2 антигена, отсутствующие у сибирской; генетическое расстояние Нея ($D = 0.72$) говорит об определенной тканевой несовместимости; 5) имеются различия в митохондриальной ДНК. Вместе с тем сравнительный краниологический анализ показывает значительную вариабельность черепа косуль, изменчивы также окраска животных и строение рогов, что затрудняет надежное определение видов по морфологическим признакам.

Основная литература. Громов В. С. О различиях в окраске тела у европейской (*Capreolus capreolus*) и сибирской (*C. pygargus*) косуль // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 11. С. 1693—1704; Громов В. С., Скулкин В. С. Географическая изменчивость признаков черепа косули (*Capreolus capreolus*) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 6. С. 911—923; Громов В. С. Некоторые закономерности аллометрического роста европейских и сибирских косуль // ДАН СССР. 1989. Т. 304, № 3. С. 753—756; Европейская и сибирская косули. М., 1992. 399 с.; Тимофеева Е. К. Косуля. Л., 1985. 224 с.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ КОСУЛЬ
(РОД *CAPREOLUS*) ФАУНЫ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

А. По наружным признакам

- 1 (2). Размеры в среднем меньше, чем у сибирской косули. Стволы рогов почти параллельные друг другу или слабо лировидные (рис. 43, а). Летом верхняя часть головы буровато-серая, волосы на метатарсальных железах темно-бурые или тем-

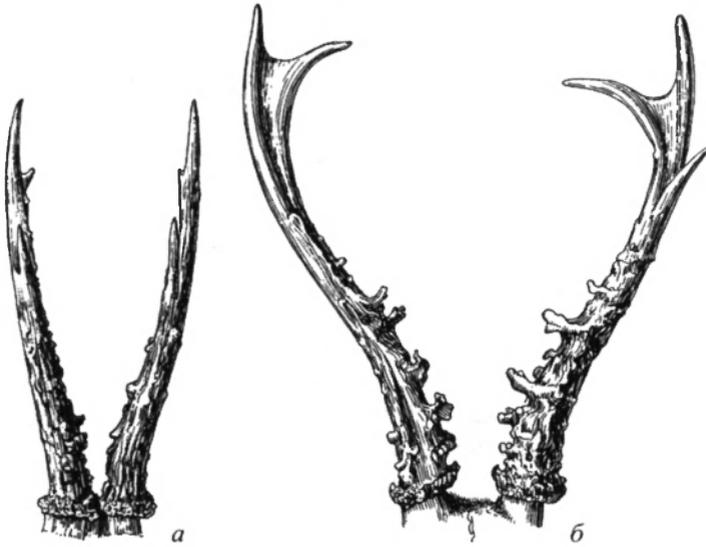


Рис. 43. Рога европейской козули (*Capreolus capreolus*) (а) и сибирской козули (*C. pygargus*) (б).

но-коричневые, контрастирующие с рыжеватой окраской туловища

. **Европейская козуля — *Capreolus capreolus* (L.)**
(с. 94, рис. 45).

2 (1). Размеры в среднем крупнее. Рога обычно широко расходятся кверху (рис. 43, б). Летняя окраска верхней части головы и волос на метатарсальных железах рыжеватая, не отличается существенно от рыжей окраски туловища

. . . **Сибирская козуля — *Capreolus pygargus* (Pallas)** (с. 101).

Б. По черепу

1 (2). Лицевая часть черепа относительно короткая; носовые кости, как правило, сужены. Слуховые пузыри маленькие, приплюснутые, почти не выступают из барабанной ямки (рис. 44, а); выросты их чаще всего тонкие и длинные. Длина верхнего ряда щечных зубов меньше 67 мм, нижнего — меньше 72 мм

. **Европейская козуля — *Capreolus capreolus* (L.)**
(с. 94, рис. 46).

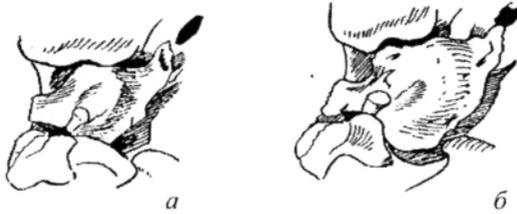


Рис. 44. Слуховые пузыри европейской косули (*Capreolus capreolus*) (а) и сибирской косули (*C. pygargus*) (б) (по: Флёров, 1952).

2 (1). Лицевая часть черепа относительно длинная; носовые кости чаще всего слабо суженные или прямые. Слуховые пузыри, как правило, большие и вздутые (рис. 44, б), с короткими выростами. Длина верхнего ряда щечных зубов не меньше 67 мм, нижнего — не меньше 72 мм
 **Сибирская косуля — *Capreolus pygargus* (Pallas)**
 (с. 101).

1. Европейская косуля — *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758)
 (рис. 45—46).

Средние значения размеров меньше, чем у сибирской косули: длина тела 107—126 см, высота в холке 66—83 см, масса 18—32 кг. Окраска головы в летнем меху контрастирует с окраской туловища. У молодых на боках обычно 3 продольных ряда пятен, реже 4. Волосы на метатарсальных железах темные, бурые или коричневые. Рога короткие, слабые, поставлены почти параллельно (развал их обычно маленький), они сближены у основания, так что розетки рогов в большинстве случаев соприкасаются; отростков не более 3, которые располагаются в одной плоскости.

Череп небольшой, широкий; его наибольшая длина 185—216 мм, кондиллобазальная — 172—199.7 мм. Лицевая часть черепа относительно короткая, носовые кости, как правило, сужены (рис. 46). Слуховые пузыри маленькие, приплюснутые, их выросты чаще всего тонкие и длинные. Боковые подбородочные отверстия расположены под р2.

В кариотипе: $2n = 70$, $NFa = 68$ (микрочромосомы, за редким исключением, отсутствуют).

Ископаемые находки позднеплейстоценового возраста известны из Приазовья, Северного Кавказа и Закавказья. На Русской равнине они редки. В Крыму косуля отсутствовала или была край-

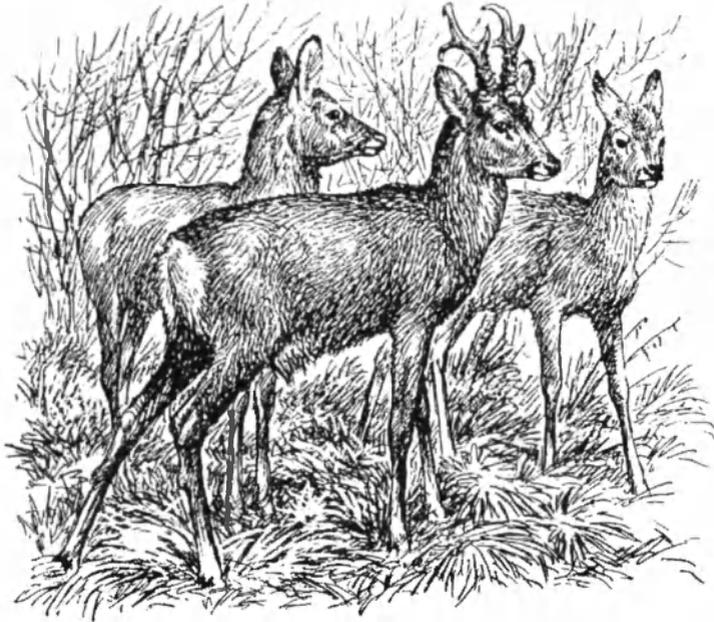


Рис. 45. Европейская косуля (*Capreolus capreolus*).

не редка. В голоцене широко расселилась по всей территории европейской части бывшего СССР.

Распространение. В начале XX в. ареал сильно сократился и оказался раздробленным на несколько изолированных участков (карпатский, крымский, кавказский). К середине прошлого века благодаря охранным и биотехническим мероприятиям произошло повсеместное увеличение численности вида и его активное расселение. К концу столетия на северо-западе России северная граница постоянного обитания проходила по южному берегу Финского залива и далее шла на Кириши и Бокситогорск. Отмечалось появление вида в Карелии (Кондопожский и Прионежский районы) и неоднократные заходы животных с территории Финляндии в Мурманскую обл. (Кандалакшский р-н). В это же время расширяется область распространения на юге, где косуля не только освоила лесные районы Украины, но и распространилась по Причерноморским степям и расселилась с низовьев Дона в Предкавказье, заняв Ставропольскую возвышенность.

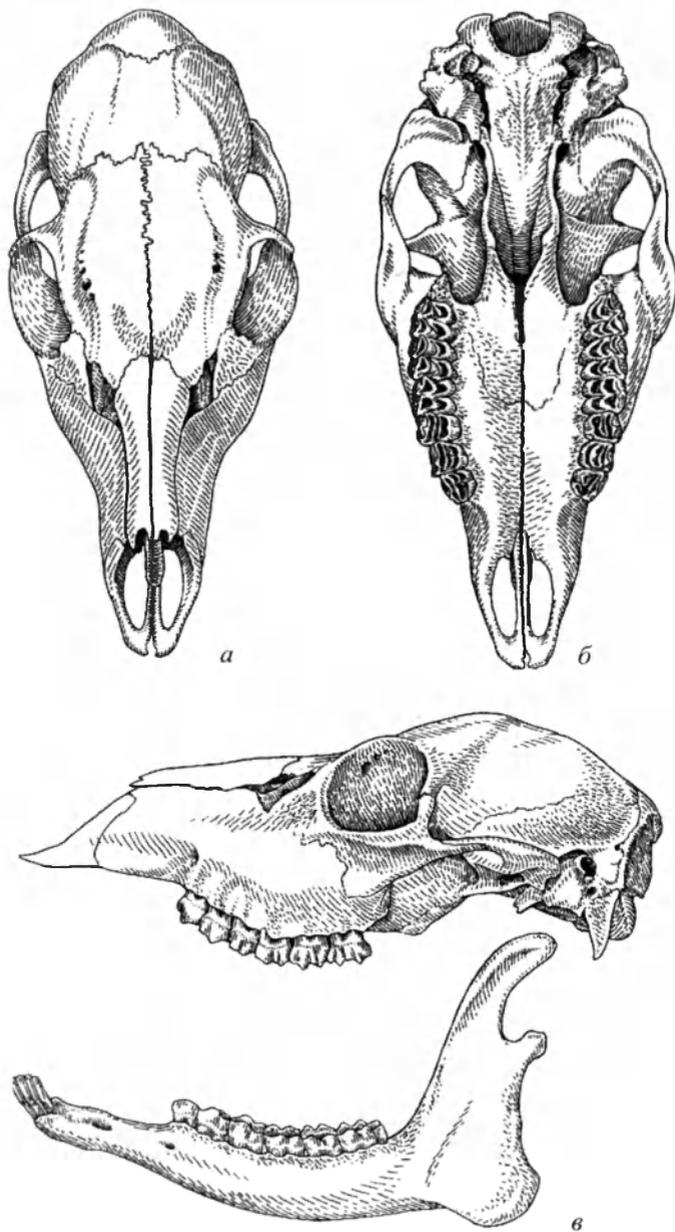


Рис. 46. Череп европейской косули (*Capreolus capreolus*).
а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

Современная граница ареала идет от Кандалакши на Петрозаводск, Тихвин, Бологое, Тверь, проходит восточнее Рязани и через северные и западные части Пензенской и Саратовской областей достигает междуречья Дона и Волги. В Заволжье вид отмечен в пойме р. Б. Иргиз. Населяет Молдавию, Украину (включая Крым), Ростовскую и Волгоградскую области (к югу до Сальска), проникая в зону степей, где держится в пойменных лесах, полесазитных лесных полосах, на полях, в садах, на участках целинной степи и даже в азовских плавнях. Распространен на Северном Кавказе и по всему Закавказью (кроме полупустынных территорий), к югу от линии, проходящей от Краснодара через Черкесск, Минеральные Воды, Грозный на Махачкалу. Населяет большую часть Западной Европы (кроме Ирландии и островов Средиземного моря) и Переднюю Азию, включая северо-запад Ирана.

Образ жизни и значение для человека. Обитатель смешанных и широколиственных лесов и лесостепья, встречается также в хвойных лесах и зарослях по берегам рек и озер. Наиболее типичные биотопы — разреженные леса с большими полянами и густым подлеском. В южных областях сформировалась полевая раса, населяющая безлесные пространства сельскохозяйственных угодий. Встречается от предгорных равнин до пояса субальпийских и альпийских лугов.

Летом активен в сумерки и ночью, зимой при хорошей погоде кормится в любое время суток. Обычно живет поодиночке или парами, в зимнее время — небольшими группами по 10—30 особей. Держится преимущественно оседло, на Кавказе совершает сезонные миграции. Участок обитания четко выражен с весны до осени и составляет у взрослых самцов около 25—230 га, у лактирующих самок 24—75 га. Молодые самцы, изгоняемые взрослыми самцами с их участков, кочуют шире. Зимой звери держатся на более обширных территориях (в среднем около 500 га), с одной или несколькими кормовыми зонами; небольшие группы могут по нескольку дней жить на площади 0.3—2 га. Самцы метят свою территорию и активно ее охраняют от других самцов, но терпят присутствие самок с детенышами. Лежку устраивает на опушке леса, разгребая лесную подстилку или снег.

Передвигается прыжками, высота которых достигает 2.5 м, длина до 8—10 м. Для облегчения передвижения по снегу использует человеческие тропы или дороги. Снежный покров глубиной более 40—50 см часто ведет к массовой гибели зверей. Хорошо плавает. Колебания численности связаны с преследованием чело-

веком, обилием хищников, погодными условиями, в зимний период — с наличием крупных копытных (кабанов, оленей, лосей), прокладывающих в снегу тропы и облегчающих доступ к подснежным кормам.

В питании преобладают сочные травы, листва и молодые побеги кустарников и деревьев. В летнее время поедаются в основном травы, особенно зонтичные, бобовые и злаковые, ягоды и листья черники, голубики, а также желуди, орехи, плоды бука и фруктовых деревьев, реже грибы. На Кавказе диету дополняет листва клена, дуба, бука, ясеня, шиповника, кизила, жасмина, граба, ежевики. Зимой в рационе увеличивается доля древесно-кустарниковых растений. Ест почки, тонкие ветки, кустарнички, засохшую траву, при недостатке пищи — древесные лишайники, хвою можжевельника и сосны, крайне редко кору. Успешно отыскивает корм из-под снега глубиной до 30—40 см. В южных малоснежных районах может круглый год пастись на травянистых лугах, не используя древесно-веточного корма. У полевых популяций в питании преобладают сельскохозяйственные культуры (зерновые, кукуруза, капуста). Охотно кормится у стогов сена. Посещает естественные и искусственные солонцы. Суточная потребность взрослых зверей в пище составляет около 3.6 кг зеленого корма, при переходе в снежный период на питание исключительно древесными побегами — 1.5—2.7 кг.

Косуле свойственна ограниченная полигамия. Гон начинается с середины июля—начала августа и продолжается до сентября—начала октября. Самцы держатся агрессивно и жестоко дерутся между собой. В это время в области головы и шеи у них образуется кожный щит за счет утолщения сосочковых и сетчатых слоев дермы. Течка у самок длится не более 4—5 дней. Самец активно преследует самку, при приближении к ней издает характерное шипение. Если в пределах его территориального участка нет других взрослых самок, то остается с оплодотворенной самкой до конца гона; в других случаях может покрывать до 5—6 самок. В некоторых районах наблюдались случаи спаривания в ноябре—декабре, что, очевидно, связано с холостанием самок во время летнего гона. Для беременности обычно характерна латентная пауза и продолжительность беременности составляет в этом случае 9—10 мес. У самок, покрытых в декабре, задержки в развитии плода нет, и беременность длится около 5—6 мес. Молодые появляются во второй половине мая—июне, их чаще всего 2, реже 1—4. Самцов рождается несколько больше, чем самок. Новорож-

денные весят 1—1.3 кг. Уже спустя несколько часов после родов мать уводит детенышей в разные стороны, где те прячутся. Через неделю они начинают следовать за матерью, но после кормления ложатся и затаиваются. Лактация продолжается 2—3 мес, до следующего гона, а иногда и после него. На пятый день жизни детеныши начинают скусывать отдельные травинки и жевать их. Они рождаются пятнистыми, со всеми молочными зубами. Постоянные коренные начинают прорезаться с 3-месячного возраста. Первые молочные резцы меняются на постоянные через 8 мес. Полная смена предкоренных зубов заканчивается к 11 мес жизни, коренных — к 15. В августе ювенильный наряд в основном заменяется взрослым, однотонным. Рожки у молодых самцов состоят чаще всего из одного стержня; их формирование заканчивается лишь к апрелю следующего года. Половой зрелости достигают к 6—14 мес. Продолжительность жизни до 10—16 лет, но в природе редко бывает более 5—6 лет.

Сбрасывание рогов самцами происходит в октябре—декабре; у молодых животных — на несколько недель позднее. Новые рога начинают расти через 3—4 нед после сбрасывания старых. Полностью формируются они к марту—апрелю, в апреле—мае очищаются от кожи. В очень редких случаях небольшие рожки бывают и у самок.

Линька 2 раза в год. Весенняя идет с начала (Закавказье) или со второй половины апреля до конца мая. С августа происходит отрастание более ломких и пустотелых зимних остевых волос и появляется пуховая подпушь; завершается формирование зимнего меха к концу октября. Весной линька начинается с боков туловища, конечностей, головы и шеи и заканчивается на брюхе и задней части спины; осенью она идет в обратном порядке.

Повсеместный враг косули волк, в лесных районах также рысь. Взрослые волки справляются с косулей в одиночку, но зимой охотятся также группами. В последние годы опасными врагами стали одичавшие собаки и волко-собачьи гибриды. Для молодняка и мелких особей опасна также лисица.

Важный промысловый зверь, один из основных объектов охоты в европейских странах. Используют мясо и шкуру. Ценность в качестве трофеев имеют рога. Местами наносит вред посадкам леса и лесному подросту, фруктовым садам, посевам кукурузы.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость морфологических признаков выражена слабо, за исключением зверей с юга Испании, отличающих-

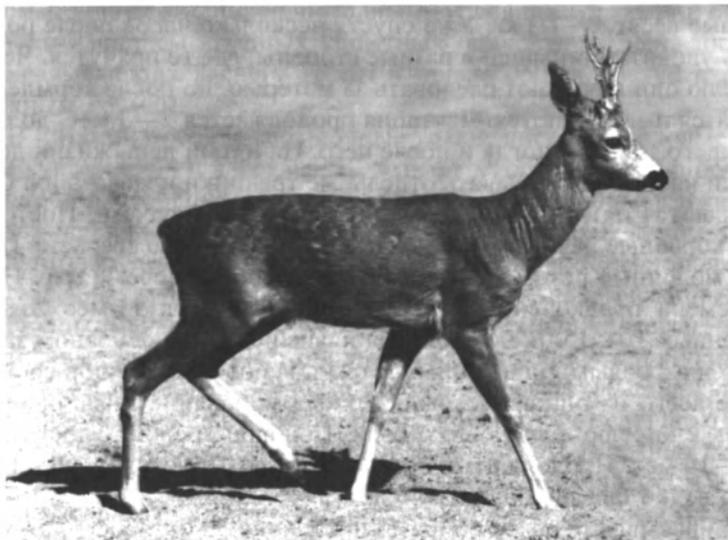


Рис. 47. Европейская косуля (*Capreolus capreolus*). Фото Н. А. Орлова.

ся окраской и пропорциями тела. По данным молекулярно-генетических исследований в Европе различают 3 группы: западная (Пиренейский п-ов), восточная (Греция и Балканы) и центральная, встречающаяся на большей части Европы.

3—4 подвида; в России распространен номинативный подвид *C. s. capreolus* (Linnaeus, 1758) (рис. 47). Иногда как отдельный подвид рассматривают закавказскую косулю (*C. s. armenius* Blackler, 1916), которая немного мельче и окрашена светлее: летом с примесью буро-песчаных тонов на боках, зимой рыжевато-серая.

Основная литература. Громов В. С. Внутривидовая изменчивость и подвидовая классификация европейских косуль (*Capreolus capreolus* L.) // ДАН СССР. 1990. Т. 313, № 3. С. 764—767; Гулай В. И. Экологические типы европейской косули на Украине // Вестн. зоол. 1992. № 1. С. 45—50; Марков Г. Г., Данилкин А. А., Герасимов С., Николов Х. М. Сравнительный краниометрический анализ европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) // ДАН СССР. 1985. Т. 282, № 2. С. 489—493; Lehmann E. Bemerkungen zu zwei Rehschadeln aus dem Elburs-Gebirge, Iran // Bonn. zool. Beitr. 1988. Bd 39, N 2—3. S. 229—235; Randi E., Alves P. C., Carranza J., Milošević-Zlatanović S., Sfougaris A., Mucci N. Phylogeography of roe deer (*Capreolus capreolus*) populations: the effects of historical genetic subdivisions and recent nonequilibrium dynamics // Mol. Ecol. 2004. Vol. 13, N 10. P. 3071—3083.

2. Сибирская косуля — *Capreolus pygargus* (Pallas, 1771).

Размеры крупнее, чем у европейской косули. Средние значения длины тела составляют 127—144 см, высоты в холке 82—94 см, массы тела 32—49 кг. В летнем наряде голова и волосы на метатарсальных железах одного цвета с туловищем. У молодых на боках, как правило, 4 продольных ряда пятен. Рога длинные, относительно массивные, поставлены широко (развал их обычно большой), розетки соприкасаются крайне редко; отростков от 3 до 5—6.

Череп крупный (наибольшая длина 206—270, кондилобазальная — 193—232 мм), с относительно длинной лицевой частью; носовые кости чаще всего слабо сужены или прямые. Слуховые пузыри, как правило, большие и вздутые, выросты их короткие. Боковые подбородочные отверстия расположены иногда впереди уровня р2.

В кариотипе имеется от 1 до 14 добавочных микрохромосом.

В позднем плейстоцене вид известен из Средней Азии, Алтая, с юга Якутии и Приморского края. От европейской косули был изолирован трансгрессией на север вод Каспийского моря и перигляциальными ландшафтами Русской равнины. В голоцене он расселился на запад вплоть до Днепра и, возможно, доходил до Северного Кавказа.

Распространение. В начале XX в. сибирская косуля исчезла на большей части своего западного ареала, но во второй половине столетия начала здесь активно расселяться, достигла Волги и заселила ее правобережье. Современная граница области распространения идет от Дона и восточных районов Пензенской обл. к Чебоксарам, далее по правобережью Камы выходит к Уральским горам и пересекает их южнее Нижнего Тагила (известны заходы к истокам Печоры и р. Сев. Сосьва). В Сибири северная граница ареала проходит южнее Тюмени, севернее Омска и Томска до слияния Ангары и Енисея, далее по Ангаре к Братску, затем направляется к северной оконечности Байкала. Восточнее Байкала граница имеет очаговый характер: идет вдоль Лены, затем проходит между Пеледуем и Ленском и достигает Вилюя несколько выше устья р. Вилюйчан, откуда тянется вдоль левого побережья Вилюя до устья р. Мархи. Направляясь на восток, пересекает Лену севернее Якутска (известны отдельные заходы по долине Лены на север до 65° с. ш.) и резко отклоняется к югу по правому берегу Лены. Очаги обитания имеются по рекам Чара, Олекма

(до Усть-Нюкжи) и Угур. По левобережью Алдана граница вновь поворачивает на север до рек Амга и Татта (приблизительно до 62° с. ш.), а затем направляется вверх по долине Учура до Алгамы, далее выходит к верховьям рек Зея и Уда, захватывает бассейн Селемджи, Буреи и Амгуни. У с. Богородское она переходит на правый берег Амура и идет к югу, огибая с запада высокогорную часть Сихотэ-Алиня, пересекает хребет у р. Великая Кема и, отклоняясь к северу, достигает тихоокеанского побережья у устья р. Нельма. На Сахалине косули нет.

Южная граница ареала протягивается от Волгограда через Камышин к Уральску (по долине р. Урал проникает на юг до Калмыкова) и далее к востоку в виде отдельных очагов распространения идет по линии Актюбинск, Кустанай, Целиноград, Караганда, затем охватывает с востока и юга Балхаш и достигает Джамбула и Ташкента. В горах Киргизии встречается на юг до бассейна р. Нарын и хребта Ат-Баши. Был завезен в Ставропольский край.

Образ жизни и значение для человека. Населяет леса различного типа, в Западной Сибири и Казахстане обычен в лесостепных и степных районах, где держится по пойменным зарослям, ленточным борам или березовым колкам. На Среднем Урале предпочитает разнотравные березняки и сосняки, перемежающиеся с вырубками. В Забайкалье держится в светлохвойных лесах, лесостепи и на заболоченных участках. Встречается от предгорных равнин до пояса субальпийских и альпийских лугов. В горах Средней Азии живет в ельниках, орехово-плодовых лесах и субальпике, поднимаясь до высоты 3000—3500 м над ур. м.

Распределение по биотопам определяется наличием легко усвояемой растительной пищи, которая наиболее доступна в условиях мозаичного ландшафта. В летний период держится одиночно, кроме семей, в зимний — небольшими группами из 2—3 особей. Зимой тяготеет к менее снежным районам, и осенние кочевки на Урале и Алтае иногда имеют характер массовых миграций, когда образуются стада в сотни голов.

В питании преобладают травянистые растения, а также листва и побеги кустарников и деревьев. Летом охотно ест иван-чай, клевер луговой, некоторые виды зонтичных, молодые побеги сосны. Нередко пасется на окраине болот, отыскивая вахту. В Приморье диету дополняет амурский виноград и актинидия. Зимой в рационе увеличивается доля древесно-кустарниковых растений. Обкусывает тонкие побеги, постоянно передвигаясь по кормовому

участку. В зимнее время раскапывает снег в поисках пищи. Обычно довольствуется влагой, получаемой при питании, но при наличии водоема охотно посещает его для питья. Регулярно приходит на солонцы.

Гон начинается в конце июля или в августе и продолжается до сентября—начала октября. Молодые появляются на свет в апреле (на Дальнем Востоке) или второй половине мая—июне. Отел происходит чаще в светлое время суток, но может быть и ночью. Рождается обычно 2 детеныша, в исключительных случаях до 5. У самок возможность оплодотворения достигается на первом году жизни, самцы становятся половозрелыми на втором, но участвуют в размножении позднее.

Сбрасывание рогов самцами происходит в октябре—декабре. Новые рога формируются к марту—апрелю, к маю—июню очищаются от кожи. Весенняя линька идет со второй половины мая до июня.

Важный промысловый зверь.

Географическая изменчивость и подвиды. Судя по размерам черепа, наблюдается уменьшение животных с запада на восток; наибольшую величину имеют уральские и западносибирские козули. 2 подвида.

1. *C. p. pygargus* (Pallas, 1771) — сибирская козуля.

Размеры крупные; длина тела у самцов 123—162 см, высота в холке у самцов 85—101 см. Окраска летом рыжевато-красная или рыжая, зимой — серая с голубоватым или буроватым оттенком. Околохвостовое зеркало белое. Рога длинные, с большим развалом; может быть до 5 отростков, розетки не соприкасаются. Череп удлинённый, его наибольшая длина у самцов 224—270 мм (в среднем 240), у самок 225—255 мм (в среднем 237). Ряд коренных несколько укорочен, отверстие хоан высокое. Хромосомный набор: $2n = 70 + (1-4)$. Распространение: Поволжье, Урал, Северный Казахстан и Сибирь на восток до Забайкалья.

2. *C. p. tianschanicus* Satunin, 1906 (= *bedfordi* Thomas, 1908) — Тяньшаньская козуля.

Размеры меньше, чем у номинативного подвида; длина тела у самцов 120—147 см, высота в холке у самцов 77—97 см. Окраска летом от желтовато-бурой до красновато-рыжей, в зимнем наряде — серая, серовато-бурая и желтовато-серая, иногда с голубоватым или буроватым налетом. Околохвостовое зеркало белое, но нередко рыжее. Рога различной формы: на Тянь-Шане длинные, массивные, с большим развалом, имеют до 5 отростков, у зверей

из тугайных зарослей на берегах Балхаша и р. Или относительно короткие, слабые, с небольшим развалом, имеют обычно не более 3 отростков; в Приморье с большим, как правило, развалом, отростков обычно 3 (может быть 4—5), розетки изредка соприкасаются. Череп относительно широкий; его наибольшая длина в Средней Азии у самцов 212—245 мм (в среднем 224), у самок 206—238 мм (в среднем 215), в Приморье у самцов 210—254 мм (в среднем 231), у самок 209—246 мм (в среднем 227). Ряд коренных зубов длинный, отверстие хоан, как правило, высокое, иногда низкое. Хромосомный набор: $2n = 70 + (5-14)$. Распространение: Тянь-Шань, Тарбагатай, Саур, тугаи Прибалхашья и р. Или, Приамурье и Приморье; Китай.

Основная литература. Данилкин А. А. Кариотипы косуль Евразии. Гипотеза о видообразовании // ДАН СССР. 1985. Т. 285, № 6. С. 1513—1516; Данилкин А. А., Марков Г. Г. К таксономии косуль (*Capreolus pygargus* Pall.) Дальнего Востока, Восточной Сибири и Тянь-Шаня // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. Вып. 2. С. 315—318; Смирнов М. Н. Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск, 1978. 189 с.; Соколов В. Е., Громов В. С. Новая таксономия современных косуль // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 4. С. 485—493; Соколов В. Е., Данилкин А. А. Сибирская косуля. М., 1981. 144 с.

2. Род ЛОСИ — *ALCES* Gray, 1821

Самые крупные представители семейства. Длина тела 220—310 см, высота в холке 160—235 см. Длина ушной раковины 21—28 см, хвоста 10—15 см. Масса от 200 до 700 кг (у американских зверей до 835 кг). Туловище короткое, на длинных, не очень тонких конечностях. На загривке имеется горб. Голова крупная, с длинной горбоносой мордой; шея короткая, массивная. Верхняя губа сильно увеличена и нависает над нижней, ее наружная поверхность вся покрыта волосами, лишь на ее середине, между ноздрями, расположено небольшое голое пятно (рис. 37). Под горлом свисает складка кожи («серьга») длиной 15—40 см. Ушные раковины длинные, отогнутые вперед они достигают вершинами предглазничных желез. Конечности телеметакарпальные. Копыта узкие и длинные, почти прямые, способные широко раздвигаться (рис. 24, а); боковые копыта расположены низко и при ходьбе по мягкому грунту касаются земли. Хвост короткий, но хорошо различим снаружи.

Рога направлены в стороны, ближе к концу несколько загибаются кверху. Главный ствол у основания округлый, затем расширяется и уплощается, принимая нередко форму лопаты с отходящими от ее краев несколькими пальцевидными выростами. Иногда лопата не развивается, и рога ветвистые, оленьего типа. Поверхность рога, особенно главного ствола, неровная.

Волосной покров умеренно длинный, с толстой и ломкой остью. На шее и холке волосы удлинены. Окраска туловища однотонная, от светло-бурой до черной, и слабо различается по сезонам. Вдоль спинного хребта проходит черная полоса. Конечности морды, живот и конечности светлые. Околохвостового «зеркала» нет. Сосков 2 пары. Предглазничные и межпальцевые (на задних конечностях) железы маленькие, но развиты хорошо. Имеются небольшие плюсовые железы.

Череп крупный, с лицевой частью, удлинённой за счет очень длинных межчелюстных костей. Наибольшая длина черепа 450—670 мм. Носовые кости короткие, они почти в два раза короче расстояния от их переднего края до конца морды. Межчелюстные кости заметно длиннее верхнего ряда коренных зубов, не соприкасаются с носовыми костями и не имеют на наружном конце переднего края лопастевидных выступов. Глазницы крупные, не трубкообразные, их передний край расположен на уровне МЗ. Этмоидальная щель большая. Длина слёзной кости несколько превышает переднезадний диаметр глазницы. Предглазничные ямки маленькие, неглубокие. Слёзных отверстий, как правило, два, но изредка бывает и одно. Костное небо умеренно широкое, с желобовидной вдавленностью между небными киями. Передний край небных костей лежит на уровне передней половины коронки М1. Заднебная вырезка заходит вперед за задний край зубного ряда; полость хоан не разделена костной перегородкой. Слуховые пузыри маленькие, углубленные, с длинной костной трубкой наружного слухового прохода. На границе лобной и теменной костей расположено бугрообразное возвышение, не характерное для других оленевых. Линия затылочного профиля при взгляде сверху вогнутая. Нижняя челюсть с диастемой более длинной, чем длина ряда коренных зубов; симфиз длиннее ряда нижних моляров m2—m3.

Зубы крупные; резцы с симметричными овальными коронками, почти равными по величине. Верхние клыки отсутствуют, нижние — меньше i3. Коренные с низкой коронкой, существенно сужающейся от основания к жевательной поверхности; наружные стенки верхних коренных скошены внутрь. В отличие от других

видов оленевых на М1—М3 ребро парастилия резко выступает относительно плоскости паракона, а М3 с большой, загнутой вперед складкой метастилия. Задне-наружная складка (гипоконид) р4 обособлена в отдельную колонку; на m1—m3 ребро парастилида сильно выступает внутрь относительно плоскости эндоконида. На молярах хорошо выражена палеомериксовая складка.

Атлант крупных размеров, относительно широкий, с широко расставленными крыловидными отверстиями (расстояние между ними с вентральной стороны приблизительно в 1.5 раза больше длины вентральной дуги). Ямка для зубовидного отростка выражена четко; вентральный бугорок сдвинут назад. Эпистрофей относительно укорочен, его ширина в краниальных фасетках приблизительно равна длине тела; выемка зубовидного отростка неглубокая. Межпоперечные отверстия крупные, с короткой дугой, с каудальной стороны не сближены с позвоночным отверстием; поперечные отверстия имеются, иногда не замкнутые.

Лопатка довольно широкая, с относительно широкой шейкой, массивным бугром и со слабо выраженным клювовидным отростком; суставная впадина округлая. Плечевая кость относительно слабо удлинённая, с широким дистальным блоком; большой бугор слабо отклонен вовнутрь, задний край медиального надмыщелка скошен. Пясть умеренно длинная, со слабо сжатым диафизом и слабо расширенным дистальным эпифизом; наружно-задний край последнего заметно загибается назад. На задней стороне пясти от дистального канала к межваликовой выемке идет желобовидное углубление; продольный желобок на передней стороне кости хорошо заметен, на задней стороне он умеренно глубокий. Тело подвздошной кости таза довольно длинное; задний край лунной суставной поверхности не заходит далеко назад. Гребень малой седалищной вырезки в средней части отгибается наружу, лонный бугор большой. Бедренная кость с умеренно удлинённой головкой, далеко отстоящей от высокого большого вертела; малый вертел не сближен с головкой. На большеберцовой кости гребень медиальной лодыжки развит слабо; медиальный сухожильный желоб выражен слабее, чем у других оленевых фауны России; передний гребень латеральной лодыжки больше или равен заднему. Плюсна с умеренно сжатым диафизом и несколько расширенным дистальным эпифизом; продольный желоб на задней стороне умеренно глубокий; отверстие дистального плюсневого канала с задней стороны едва заметно, от него к межмышцелковой вырезке идет желобообразное углубление.

Распространены в лесной зоне северного полушария. В Евразии населяют страны Фенноскандии, Польшу, Германию, Чехию, Словакию; далее, к востоку, достигают на юге Украину, южные районы Европейской России, северные области Казахстана, Алтай, северные районы Монголии и Китая. В Северной Америке встречаются на большей части таежных, а в последние годы и тундровых пространств Канады и США к югу до штатов Вашингтон, Юта, Вайоминг, Миннесота и до области Великих Американских озер.

Обитатели равнинной и горной тайги, смешанных лесов, лесотундры и лесостепи, по долинам рек проникают в открытую тундру и степь. Питаются ветками, листьями, молодыми побегами деревьев и кустарников, корой. Оседлы. Детенышей 1—2. Молодые не пятнистые, рыжевато-бурой окраски.

Важные промысловые звери.

Происхождение не выяснено; часто в качестве предковой формы рассматривают р. *Cervalces* Scott (включая *Libralces* Azzaroli) из позднего плиоцена и позднего плейстоцена Евразии и Северной Америки. Положение рода внутри сем. Cervidae долгое время оставалось неопределенным; в настоящее время его сближают с оленями подсем. Carpeolinae (значительное сходство, в частности, наблюдается в строении посткраниального скелета). Направление эволюции — приспособление к обитанию в лесных таежных и подтаежных заболоченных ландшафтах, передвижению по глубокому снегу и топким грунтам, к питанию древесно-веточным кормом.

В роде 2 вида, оба представлены в фауне России.

Замечания по систематике. Данные кариологии и анализ митохондриальной ДНК показывают генетическую неоднородность европейского и азиатско-американского лосей. В последние годы их выделяют в разные виды; для дополнительного обоснования этой точки зрения требуется провести гибридологические исследования.

Основная литература. Боескоров Г. Г. Дифференциация и проблема систематики лосей (*Artiodactyla*, Cervidae, Alces) // Зоол. журн. 1998. Т. 77, № 6. С. 737—744; Боескоров Г. Г., Пузаченко А. Ю. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Artiodactyla*, Alces) Голарктики // Зоол. журн. 2001. Т. 80, № 1. С. 97—110; Боескоров Г. Г. Систематика и происхождение современных лосей. Новосибирск, 2001. 120 е.; Шер А. В. История и эволюция лосей // Биология и использование лося: обзор исследований. М., 1986. С. 6—35; Hundertmark K. J., Shields G. F., Udina I. G., Bowyer R. T., Danil-

kin A. A., Schwartz Ch. C. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): Late Pleistocene divergence and population expansion // Mol. Phylogen. Evol. 2002. Vol. 22, N 3. P. 375—387.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ЛОСЕЙ (РОД *ALCES*)
ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

А. По наружным признакам

- 1 (2). Окраска тела довольно ровная, коричневато-бурая. Верх морды почти с прямым профилем
. **Европейский лось** — *Alces alces* (L.) (с. 108, рис. 48).
- 2 (1). Окраска тела более пестрая, резко разнящаяся на отдельных участках. Верх морды горбообразный
. **Американский лось** — *Alces americanus* (Clinton) (с. 114).

Б. По черепу

- 1 (2). Нёбные отростки межчелюстных костей образуют углубление в своей передней части, а верхние отростки лопато-видно расширены и заканчиваются тупо, иногда почти достигая носовых костей. Передний край вырезки хоан закруглен
. **Европейский лось** — *Alces alces* (L.) (с. 108).
- 2 (1). Нёбные отростки межчелюстных костей в передней части плоские, без углубления, верхние же их отростки вверху сужены, заострены и далеко не доходят до носовых костей. Передний край вырезки хоан клинообразно заострен
. **Американский лось** — *Alces americanus* (Clinton) (с. 114, рис. 49).

1. Европейский лось — *Alces alces* (Linnaeus, 1758) (рис. 48).

Окраска волосяного покрова туловища и головы однообразная, коричневато-бурая. Нижняя часть конечностей светло-серая, беловатая. Носовое зеркало вытянуто в длину, эллипсовидное. Верх морды почти плоский, высота носа почти равна его ширине или немного больше.

Череп впереди глазниц сужается клинообразно. Нёбные отростки межчелюстных костей образуют углубление в своей передней части, верхние отростки — лопатообразно расширены и заканчиваются тупо, иногда почти достигая носовых костей. Верх-

нечелюстная кость полого спускается к зубам. Передний край вырезки хоан закруглен.

В кариотипе: $2n = 68$, $NFa = 70$.

Ископаемые остатки в Европе известны со среднего плейстоцена, но они редки, в том числе на археологических стоянках эпохи палеолита. В Европейской России позднеплейстоценовый *A. alces* определен из окрестностей Москвы и Костромы, найден на Урале. Многочисленными его зубы и кости становятся в памятниках голоцена. В Западной Европе на юге вид достигал Пиренеев и Альп, встречался в Англии и Ирландии. В Крыму отсутствовал. Обнаружен в позднем плейстоцене северо-западной части Кавказа (пещеры Ахштырская и Малая Воронцовская).

Распространение. К началу XX в. ареал в европейской части бывшего СССР сократился, к югу он доходил до Белоруссии, Оки, нижней Камы. Принятые меры по охране вида способствовали быстрому росту численности вида и расширению области



Рис. 48. Европейский лось (*Alces alces*).

его обитания. В конце 60-х гг. он достигал на юге широты Киева, Воронежа, Волгограда, в 80—90 гг. проник в низовья Волги, заселил бассейн Кубани (включая предгорные леса Адыгеи и Карачаево-Черкесии) и пойменные заросли рек Кума и Золка. Позднее численность сократилась, лось исчез на Северном Кавказе и в Астраханской обл.

На севере Европейской России граница постоянного пребывания проходит по зоне лесотундры (в Ненецком округе в конце прошлого века имелись устойчивые тундровые популяции). В Западной Сибири она идет от восточного побережья Обской губы по р. Нья, пересекает р. Пур у пос. Самбург, выходит к Енисею около устья р. Хантайка и затем спускается на юг по его левому берегу. Летом звери регулярно заходят в тундру, область летних выселений захватывает южные районы полуостровов Кольский, Ямал и Гыданский (до 71° с. ш.). На юге граница ареала от предгорий Карпат через северные области Украины тянется к устью р. Дон, захватывает Ростовскую и Волгоградскую области. В Казахстане населяет пойму р. Урал, проникает до верховьев рек Илек и Ховда, Терсекского и Наурумского боров в Кустанайской обл.; восточнее граница идет по пойме правого берега Ишима, затем на Барнаул, Семипалатинск, горы Каракультас (севернее пос. Асыгуз), проходит севернее оз. Зайсан на оз. Маркаколь и выходит в Китай. Известны отдельные заходы по ленточным борам и речным поймам в степную и даже полупустынную зоны — до р. Эмба, гор Улутау, Мугоджары и Каркаралинского бора в Карагандинской обл. Населяет Алтай (кроме горных степей и высокогорий) и Западный Саян.

Образ жизни и значение для человека. Типично лесной зверь, населяющий лесотундровую, лесную и лесостепную зоны. Предпочитает разреженные смешанные и широколиственные леса с обширными гарями, болотами и вырубками. По долинам рек далеко проникает на севере в тундру, на юге в степь, придерживаясь участков с древесной и кустарниковой растительностью, но иногда встречается и в открытой тундре или степи. В зимний период держится в лесах, преимущественно в сосняках, смешанных и мелколиственных лесах, на болотах. Летом повсеместно тяготеет к околородным угольям: болотам, поймам рек и озер, тростникам.

Зимой активен круглосуточно, предпочитая кормиться в сумерки. Летом деятелен днем, но при сильной жаре и обилии гнуса переходит на ночной образ жизни. В жаркую погоду скрывается

в зарослях кустарника, подлеска, в болоте, иногда заходит в воду и ложится на мелководье. Живет относительно оседло, кроме периода гона. За сутки проходит обычно не более 3—6 км. Во многих районах совершает регулярные перекочевки в поисках лучших пастбищ, при зимнем многоснежье уходит в менее снежные районы. Особенно широко перемещаются молодые животные. Большие расстояния могут проходить во время гона самцы в поисках самок.

Держатся лоси в одиночку или небольшими группами в 3—6 особей. Зимой собираются в наиболее благоприятных и кормных местах стадами до 15—20 голов (иногда до 50—60). Участок обитания невелик и редко превышает 5—10 км², в зимнее время может составлять всего 5—40 га. Территориальность выражена слабо, звери терпимы друг к другу, за исключением самок с детенышами; индивидуальные участки разных особей нередко перекрываются. Лежки располагаются, как правило, недалеко от пастбищ на возвышенных, с хорошим обзором местах: у лесных опушек, на полянах, речных берегах, болотах. Передвигается обычно шагом, но испуганный зверь может бежать галопом. В высоту прыгает плохо. Благодаря длинным ногам легко передвигается по глубокому снегу, широко раздвигающиеся копыта позволяют ему ходить по болотам, где наиболее топкие участки переползает на брюхе. Хорошо плавает, пересекая широкие реки и озера; в поисках подводной растительности может даже нырять. Численность подвержена колебаниям в связи с истощением пастбищ, интенсивным промыслом, эпизоотиями, увеличением вырубок лесов; сильнее меняется на периферии ареала.

Основу питания составляет древесно-веточный корм: листья, побеги и кора деревьев и кустарников, а также водно-болотные и луговые травы. Древесно-веточный корм, богатый терпентинами, содержащимися в хвое сосны и можжевельника, и дубильными веществами (в коре ивы, осины, рябины), служит необходимым компонентом питания в течение круглого года. В зимнее время поедает в основном ветви и кору ивы, осины, березы, побеги и хвою хвойных деревьев. На северо-западе России в рационе преобладают сосна, ива, осина, рябина, можжевельник. Летом в большом количестве поедает травянистые растения, особенно болотные, листья, молодые побеги, грибы, ягоды. В южных районах европейской части ареала нередко выходит кормиться на сельскохозяйственные посевы пшеницы, кукурузы, ячменя, гречихи, сахарной свеклы, на бахчи, поля с капустой и картофелем, заходит во

фруктовые сады. Суточная потребность в корме составляет в пещорской тайге в летнее время около 30—40 кг, в зимнее время уменьшается в среднем до 13 кг. Естественными солонцами пользуется реже, чем американский лось, но охотно посещает искусственные солонцы. Сено, в противоположность оленям, не ест.

Ограниченный полигам: самец обычно в течение нескольких дней остается с одной и той же лосихой, но может покрывать во время гона и других самок. Гаремы не образует, но в отдельных случаях бык охраняет от соперников нескольких самок. Гон приходится на начало осени; в южных частях ареала длится с середины августа по октябрь, в более северных — до конца октября и даже до ноября. Он сопровождается ревом и турнирными боями быков, чаще наблюдающимися в европейских областях. Самка на протяжении срока гона находится в стадии течки 2—3 раза, продолжительностью по 3—7 дней. Беременность длится от 226 до 243 дней. Молодые рождаются в конце апреля—начале июня, обычно 1—2, очень редко 3. Лактация продолжается до октября, как исключение до декабря. Новорожденные весят от 6 до 10 кг и уже через 10—15 мин. способны сосать мать, а через неделю и следовать за нею. Лосята покрыты густой и пушистой однотонной рыжей шерстью, сохраняющейся в течение первых двух месяцев жизни; к концу сентября она полностью сменяется на взрослый наряд. У новорожденных имеются молочные резцы, клыки и премоляры, а иногда и прорезающийся первый моляр; у 6-месячного лосенка первый моляр уже развит и начинает прорезаться второй. В возрасте 8—9 мес заменяются молочные первые резцы, а к 16 мес смена молочных резцов на постоянные заканчивается. К 18—20 мес жизни имеются все постоянные зубы. Лосенок начинает поедать зеленый корм с 7-дневного возраста, в возрасте 2 мес он становится основным. Рожки в виде пеньков появляются в октябре—ноябре. Самостоятельную жизнь молодые могут начать уже в первую зиму, но чаще держатся с матерью до следующей осени. Половой зрелости самцы достигают к 1.5 годам, но в размножении начинают принимать участие обычно лишь на третьем году жизни. Половое созревание самок наступает в 2.5 года, в редких случаях в 1.5. Продолжительность жизни до 22 лет.

Взрослые звери очищают рога от кожи с середины августа до середины сентября. Сбрасывают их в ноябре—январе; в северных районах — приблизительно на месяц позднее, чем в южных. Молодые животные сбрасывают рога после взрослых, в январе—феврале, иногда сохраняют их до весны. Новые рога начина-

ют отрастать в марте, окончательно же формируются в конце июля—августе.

Линька в году одна, она сильно растянута с апреля по июль. Начинается сразу в нескольких местах: на верхней части головы, середине спины, на плечах, бедрах и, постепенно охватывая все тело, заканчивается по низу шеи, на передней и задней частях спины, брюхе.

Врагами являются волк и бурый медведь, причем гибнут от них в основном молодые, старые или больные животные. Волки добывают лосей в течение круглого года, но чаще зимой, загоня стаей по глубокому снегу или льду.

Важный промысловый зверь, дающий большое количество мяса, шкуру и рога. Объект спортивной охоты. Неоднократно предпринимались попытки одомашнивания лося, использования его как транспортного средства и на мясомолочных фермах. В последние годы обнаружено, что лосиные панты по своим целебным свойствам не уступают оленьим. Местами, в условиях культурного лесного хозяйства, может вредить лесным посадкам, особенно сосны и дуба, у которых объедает верхушки молодых деревьев.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость выражена слабо; некоторое своеобразие показывает вымерший кавказский лось. 2 подвида.

1. *A. a. alces* Linnaeus, 1758 — европейский лось.

Размеры средние: длина тела самцов до 270 см, косая длина 167—187 см, высота в холке до 216 см, вес до 560 кг. Окраска туловища коричневато-бурая, без черных тонов; конечности светлые, почти белые. Конец морды беловатый, между ноздрями голое пятно ромбической формы. Рога с довольно хорошо развитой лопатой или полулопатовидные, иногда оленьего типа; количество отростков обычно от 3 до 7, редко превышает 10 (изредка до 22). Наибольшая длина черепа самцов 536—612 мм, в среднем 572. Верхние отростки межчелюстных костей лопатообразно расширены, но не соприкасаются с носовыми костями. Распространение: Европа, Западная Сибирь на восток до Енисея, Алтай.

2. *A. a. caucasicus* Verestchagin, 1955 — кавказский лось.

Размеры средние. Рога оленевидные. Наибольшая длина черепа самца 538 мм. Верхние отростки межчелюстных костей имеют очень широкое и длинное расширение, которое почти соприкасается с носовыми костями. Распространение: Северный Кавказ, где в бассейне Кубани и Терека дожил до начала XX в. Близок к номинативному подвиду.

Основная литература. Коротин Н. С. Демографический анализ популяции лося на Среднем Урале // Зоол. журн. 2002. Т. 82, № 11. С. 1382—1388; Русаков О. С. К сравнительной оценке некоторых методов определения возраста лося (*Alces alces* L.) // Вестн. зоол. 1976. № 4. С. 78—81; Язан Ю. П. Краниометрическая характеристика лосей // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1971. Т. 76, № 2. С. 60—75.

2. Американский лось — *Alces americanus* (Clinton, 1822).

Общий тон окраски туловища и головы коричневато-бурый, но он варьирует на отдельных участках от светло-коричневого до почти черного. Нижняя часть конечностей от светло- до темно-коричневого цвета или серая. Носовое зеркало расширено в верхней части, грушевидное. Верх морды горбообразно вздут, высота носа почти в 1.5 раза превышает его ширину.

Череп впереди от глазниц образует резкое сужение (рис. 49). Нёбные отростки межчелюстных костей в передней части плоские, без углубления, верхние же отростки вверху сужены, заострены и далеко не доходят до носовых костей. Верхнечелюстная кость круто спускается к зубам, образуя на уровне нижнего края глазницы заметный бугор. Задненёбная вырезка клинообразно заостренная.

В кариотипе: $2n = 70$, $NFa = 70$.

Ископаемые остатки известны из Московской обл. (р. Рута) и Западной Сибири (р. Обь), что предполагает более далекое распространение вида на запад, чем в настоящее время. Они обнаружены во многих позднплейстоценовых местонахождениях Якутии (Дуванный Яр, реки Сартанг, Мал. Анюй, Бол. Чукочьа, Мамонтова Гора). В Северную Америку вид проник из Евразии в конце позднего плейстоцена.

Распространение. Северная граница ареала идет от низовьев Енисея (устье р. Хантайка) несколько севернее пос. Волочанка, проходит по кромке редколесья через пос. Корчю, до берегу р. Хета до слияния ее с р. Котуй, через пос. Попигай, по р. Бурдо р. Оленек и по его правому притоку р. Келимяр опускается к югу, выходя на Лену севернее пос. Косюр, от которого идет к пос. Казачье на р. Яна. Затем пересекает р. Хрома, достигает Индигирки немного южнее Чокурдаха, приблизительно на 70° с. ш. пересекает Алазею и выходит на Колыму у пос. Черский. Севернее указанного рубежа по долинам рек летом заходит далеко в тундру вплоть до морского побережья. Восточнее р. Колыма населяет всю таежную зону и область редколесья: бассейны рек

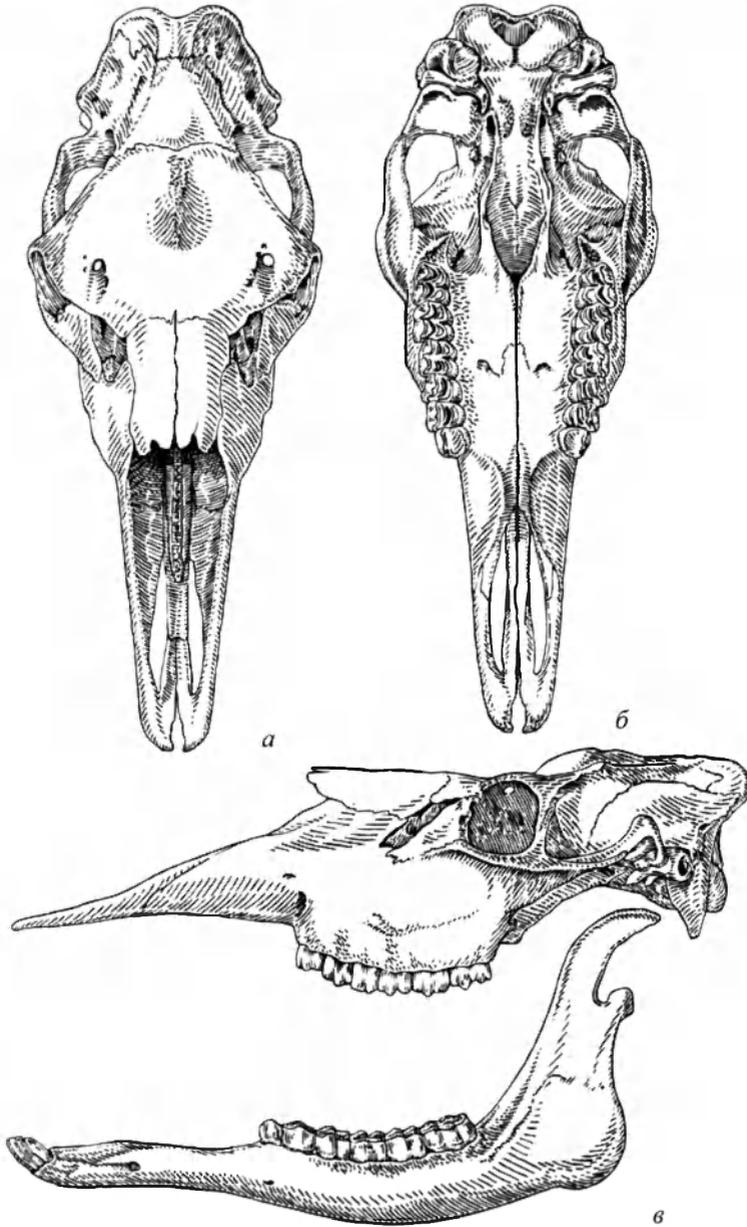


Рис. 49. Череп американского лося (*Alces americanus*).
а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

Мал. и Бол. Анюй, Омолон, Анадырь, Пенжина, проникает на Чанунскую низменность, в долины рек Танюер, Кангалан, Хатырка и Пахача. На Камчатке лося не было, но в 1977—1980 гг. он был выпущен в долине р. Камчатка, откуда начал расселяться по полуострову.

Встречается по всем горным и равнинным областям Южной Сибири восточнее Зап. Саяна, на севере Монголии и северо-востоке Китая. Отсутствует в степях Забайкалья, на безлесных Зейско-Буреинской и Средне-Амурской равнинах, по долине Уссури, на юге Приморского края (южнее истоков р. Большая Уссурка) и на Сахалине.

Образ жизни и значение для человека. Обитатель таежных равнинных и низкогорных угодий, откуда по долинам рек проникает в лесотундру и тундру. В зимнее время держится в Якутии в поймах небольших ручьев, лиственничниках, гарях, на Чукотке — в тополево-чозениевых зарослях, в Приамурье и Приморье — в лиственничниках, мелколиственных лесах и на болотах. Летом сосредотачивается на заболоченных низменностях, по берегам озер, богатых травянистой и кустарниковой растительностью, на болотах, в долинах тихих рек. Живет в горной тайге Саян и Сихотэ-Алиня, где поднимается в летнее время до гольцового пояса.

Зимой активен круглосуточно, предпочитая вечерние и утренние часы; летом деятелен и днем. При обилии гнуса выходит на морское побережье, в горах поднимается выше по склону. Хорошо приспособлен к передвижению по заболоченной местности; прекрасно плавает. Чаще всего передвигается широким шагом. Длина суточного хода редко превышает 4—5 км, зимой она значительно меньше. Молчалив. Имеет острое обоняние и слух.

Живет относительно оседло, одиночно или небольшими группами в 3—4 особи. Зимний участок обитания на юге Дальнего Востока России составляет 8—12 га, в летнее время он увеличивается до 200—300 га. Во многих районах совершает сезонные кочевки; на Сихотэ-Алине в октябре покидает морское побережье и поднимается в горы, избегая резко пересеченной местности.

Основу зимнего питания составляет древесно-веточный корм: ива, осина, береза, лиственница, в меньшей степени сосна, а также хвощи. В Уссурийском крае его дополняют древесные лишайники, брусника, рябина, черемуха азиатская. Летом в большом количестве поедаются различные травы, особенно водно-болотные, листья, молодые побеги, грибы, ягоды. В питании неприхотлив,

может довольствоваться несколькими видами и даже одним видом кормового растения. Весной и летом охотно посещает соленые источники и естественные солонцы.

Гон в Якутии длится с начала сентября до середины октября, в Приморье — с конца августа до середины октября. В Якутии около одной самки держится один самец, при высокой численности зверей — два самца. В период гона самцы дерутся, иногда ревут; крик их более продолжительный, чем у европейского лося. Отел происходит в мае—первой половине июня. Новорожденные хорошо развитые, массой 10—14 кг. Через полчаса после рождения детеныш уже стоит на ногах и впервые пробует материнское молоко. Растет быстро; в возрасте нескольких дней начинает поедать траву и листья.

Рога начинают расти в середине мая, полного развития достигают в середине июля. Сбрасывают их в январе—феврале.

Врагами являются волк и бурый медведь, особенно для молодняка. На подростков может нападать россомаха. В Приморье изредка становится жертвой тигра. Конкурентом в питании может быть благородный олень, использующий сходные зимние корма в местах их совместного обитания.

Один из основных объектов зверового промысла.

Географическая изменчивость и подвиды. Наблюдается увеличение размеров тела и развитие лопатовидных рогов по направлению к северо-востоку Сибири. 6—7 подвидов, в России — 3.

1. *A. a. pfizenmayeri* Zukowsky, 1910 — якутский лось.

Размеры средние: косая длина тела самцов 168—182 см, высота в холке до 205 см, масса до 450 кг. Окраска туловища темно-бурая, с примесью серых и черных тонов; живот и верхние части ног черные. Конец морды ржаво-бурый, голое пятно между ноздрями Т-образное, часто с маленькими дополнительными пятнами по бокам. Рога с хорошо развитой лопатой, реже полулопатовидные; число отростков обычно от 5 до 8 (в редких случаях 12—16). Наибольшая длина черепа самцов 551—615 мм, в среднем 587 мм. Распространение: Восточная Сибирь от Енисея до побережья Охотского моря и хребта Черского.

2. *A. a. buturlini* Chernyavsky et Zhelesnov, 1982 — колымский лось.

Размеры крупные: длина тела самцов до 300 см, косая длина 170—219 см, высота в холке до 221 см, вес до 650 кг. По окраске туловища сходен с предыдущим подвидом, но имеет большее

развитие черно-бурого цвета на конце морды, более темные бока и брюхо. Рога очень большие, лопатообразные, число отростков превышает 10 (до 21). Наибольшая длина черепа самцов 592—651 мм, в среднем 615 мм. Череп в орбитах уже, чем у якутского подвида, с относительно более узкой мордой и удлинненными носовыми костями. Распространение: Северо-Восточная Сибирь к востоку от хребта Черского и устья р. Гижига. Близок к аляскинскому лосю *A. a. gigas* Miller, 1899, с которым его иногда объединяют.

3. *A. a. cameloides* Milne-Edwards, 1867 (= *bedfordiae* Lydekker, 1902) — уссурийский лось.

Размеры средние, длина тела самцов до 286 см, косая длина 166—198 см, высота в холке до 206 см, масса до 420 кг. От других подвидов отличается более темной, иногда почти черной окраской и укороченной носовой областью черепа. Рога небольшие, часто оленьего типа; число отростков не более 10 (обычно 3—6). Наибольшая длина черепа самцов 531—576 мм, в среднем 556 мм. Распространение: Приморье и Приамурье на север до Станового хребта; северо-восток Китая.

Основная литература. Ж е л е з н о в Н. К. Распространение и биотопическое размещение лося на Чукотке // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1982. Т. 87, № 2. С. 14—19; Чернявский Ф. Б., Домнич В. И. Лось на Северо-Востоке Сибири. М., 1984. 387 с.

3. Род СЕВЕРНЫЕ ОЛЕНИ — RANGIFER

H. Smith, 1827

Размеры средние. Длина тела 145—220 см, высота в холке 70—140 см. Длина ушной раковины 12—17 см, хвоста 12—20 см. Масса от 80 до 230 кг. Туловище удлиненное, на сравнительно коротких конечностях. Шея довольно длинная, голова обычно опущена. Конец морды полностью покрыт волосами (носовое зеркало отсутствует). Ушные раковины короткие; отогнутые вперед, они не достигают вершинами предглазничных желез. Конечности телеметакарпальные. Средние пальцы с широкими, изогнутыми копытами, которые способны широко раздвигаться (рис. 24, д). Копыта боковых пальцев касаются грунта; вокруг копыт имеется жесткая щетина, увеличивающая опорную площадь при движении животного по снегу или топкой почве. Хвост короткий, но хорошо виден снаружи.

Рога имеют и самцы, и самки. В некоторых районах Сибири (Саяны, Эвенкия) часть самок комолая. Главный ствол рога дугообразно изогнутый, и его уплощенная вершина направлена вперед. Надглазничных отростков один или два, они обычно расширены на концах и разделяются на несколько пальцевидных выростов. Поверхность рогов гладкая, поперечное сечение в их основании округлое. Рога сильно изменчивы, часто асимметричные; у самок они меньших размеров, чем у самцов.

Волосистой покров умеренно длинный, на нижней стороне шеи присутствует подвес из более длинных волос. Остевые волосы толстые и ломкие, с характерным развитием в сердцевине крупных воздушных полостей, что увеличивает их термоизоляционные свойства. Окраска летом однотонная, серовато-бурая или коричневая, более светлая на брюхе; цвет конечностей не контрастирует с окраской туловища. Зимой мех становится светлосерым или почти белым; более темные участки сохраняются на лбу, морде, спине и на передней стороне конечностей. Вдоль боков, от локтей к паху, обычно тянутся темные полосы. Светлое заднее «зеркало» небольшое, но четкое, охватывает ягодицы. Сосков две пары. Предглазничная железа и межпальцевые железы на задних конечностях развиты хорошо.

Череп с относительно сильно развитым лицевым отделом и укороченным мозговым (рис. 50). Наибольшая длина черепа 295—440 мм. Носовые кости умеренно длинные: равны или немногим больше расстояния от их переднего края до конца морды. Межчелюстные кости длиннее верхнего ряда коренных. Глазницы трубкообразные, они приподняты надо лбом и сильно выступают в стороны; их передний край расположен позади или на уровне заднего края зубного ряда. Этмоидальная щель сравнительно небольшая, ее длина примерно равна переднезаднему поперечнику глазницы. Длина слезной кости превышает переднезадний диаметр глазницы и более чем вдвое ширину самой кости. Предглазничная ямка на ней хорошо развита, но чаще всего неглубокая. Костное небо широкое, слабо вдавлено между невысокими небными килями. Передний край небных костей не заходит вперед дальше уровня задней половины коронки М1. Задненёбная вырезка обычно не достигает уровня зубного ряда. Сошник срастается с небом и делит полость хоан пополам костной перегородкой (рис. 38, а). Слуховые пузыри маленькие, уплощенные, с длинной костной трубкой наружного слухового прохода. Линия затылочного профиля при взгляде сверху выпуклая. Затылочные мышечки

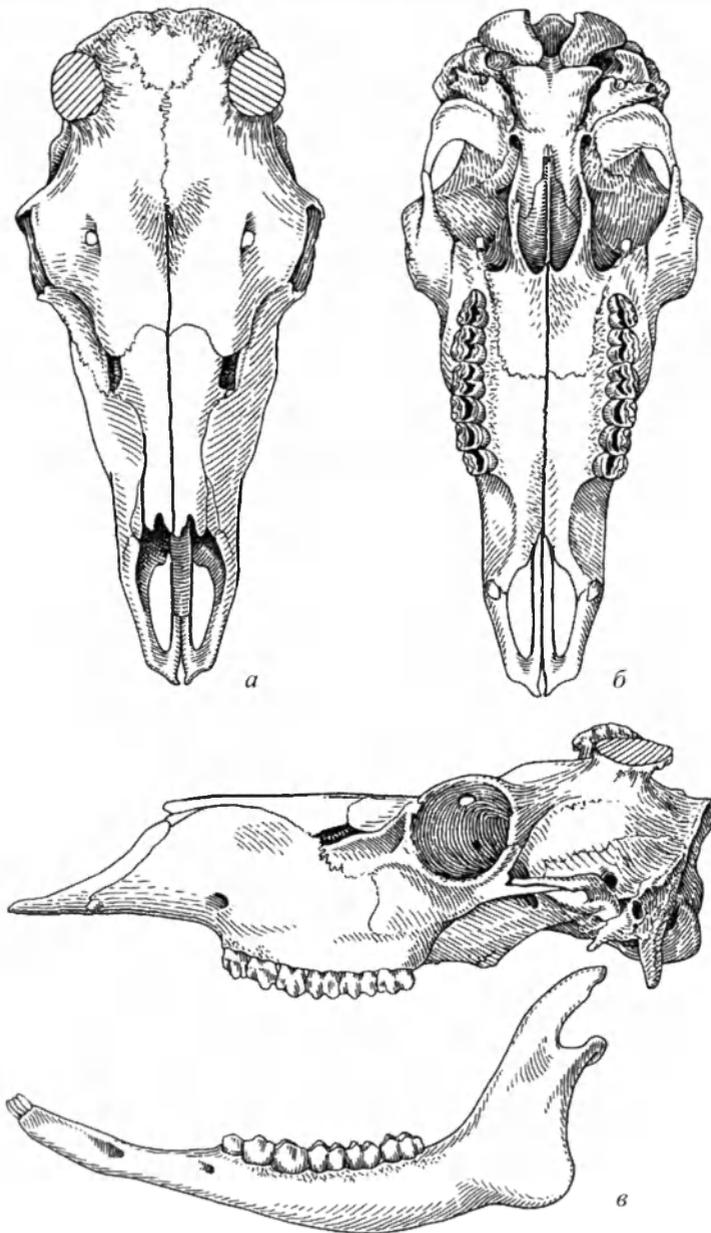


Рис. 50. Череп северного оленя (*Rangifer tarandus*).
а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

крупные, широко расставленные. Нижняя челюсть с диастемой, длина которой равна или даже превышает длину ряда нижних коренных $m1—m3$; симфиз длиннее ряда нижних моляров $m2—m3$.

Зубы относительно небольшие. Резцы мелкие, средние лишь немного шире боковых (рис. 33, в). Верхние клыки имеются у обоих полов, но они развиты слабо и при жизни животного покрыты слизистой оболочкой. Коренные с низкими коронками, без воротничка, их наружные и внутренние стенки почти отвесные (рис. 26, д; 27, д). Верхние премоляры несколько мельче моляров; длина последних лишь немногим превышает их ширину. Нижние моляры очень узкие, они уже, чем премоляры. P4 длиннее, чем M1, с простыми задней и средней лопастями и двураздельной передней. Палеомериксовая складка на коренных зубах отсутствует.

Атлант средних размеров, широкий, с широко расставленными крыловидными отверстиями (расстояние между ними с вентральной стороны примерно в 1.5 раза больше длины вентральной дуги). Ямка для зубовидного отростка выражена слабо; вентральный бугорок не сдвинут назад. Эпистрофей относительно укорочен, его ширина в краниальных фасетках приблизительно равна длине тела; выемка зубовидного отростка неглубокая. Межпоперечные отверстия маленькие, с каудальной стороны сближены с позвоночным отверстием; поперечные отверстия имеются.

Лопатка относительно узкая, с широкой шейкой, массивным бугром и со слабо выраженным клювовидным отростком. Суставная впадина овальная, ее ширина больше высоты. Плечевая кость умеренно удлиненная (длина ее менее чем в 5.5 раза превышает ширину дистального блока); большой бугор слабо отклонен внутрь, задняя сторона медиального надмышечка скошена. Лучевая и локтевая кости срастаются сильнее, чем у других видов оленевых фауны России, образуя по наружному краю сращения желобок. Пясть относительно укорочена, со сжатым диафизом и сильно расширенным дистальным эпифизом; продольный желобок на передней стороне выражен слабо, на задней стороне глубокий. Тело подвздошной кости таза относительно удлиненное; задний край лунной суставной поверхности не заходит далеко назад. Гребень малой седалищной вырезки в средней части отгибается наружу, лонный бугор сравнительно небольшой. Бедренная кость с округлой головкой, далеко отстоящей от относительно высокого большого вертела; малый вертел сближен с головкой. На большеберцовой кости гребень медиальной лодыжки хорошо развит; передний гребень латеральной лодыжки больше или равен заднему.

Плюсна с сильно сжатым диафизом и расширенным дистальным эпифизом; продольный желоб на задней стороне очень глубокий, с резко асимметричными по высоте краями; отверстие дистального плюсневого канала с задней стороны не выражено. Кости конечностей у лесных северных оленей удлинены сильнее, чем у тундровых оленей. Вторая фаланга вытянута (рис. 35, *д*). Копытная фаланга широкая, с закругленным передним концом (рис. 36, *д*, *е*).

Распространены в тундровой и таежной зоне северного полушария. Встречаются в Евразии от Шпицбергена и Северной Земли на севере до Фенноскандии, Северного Урала, Алтая, Монголии (Прихубсугулье), Нижнего Амура и Сахалина на юге; в Северной Америке от островов Канадского архипелага и Северной Гренландии на юг до Аляски, средней полосы материковой Канады и Ньюфаундленда (в историческом прошлом до штата Массачусетс, Великих озер, р. Саскачеван и по Скалистым горам до Орегона и Айдахо в США).

Обитатели равнинных и горных тундр, лесотундр и тайги; в горы проникают до 2500 м над ур. м. Питаются наземными и древесными лишайниками, травами, кустарничками. Тундровые олени совершают дальние миграции, лесные — полуоседлы. Детенышей 1, реже 2. Молодые не пятнистые, рыжевато-бурой окраски.

Ископаемые остатки известны в Евразии с раннего плейстоцена, в Северной Америке — со среднего плейстоцена (иллинойс). В позднем плейстоцене в Европе встречался к югу до Пиренеев, Хорватии, Румынии, Крыма, нижней Волги, в США — до штатов Небраска, Виргиния и Теннесси. Одна находка известна с Северного Кавказа (Мезмайская пещера).

Филогенетически близки к американским оленям из трибы *Odocoileini*, распространенным в настоящее время в западном полушарии, но в позднем миоцене обитавшим и в Азии (*Pavlodaria* Vislobokova). Направление эволюции — приспособление к обитанию в открытых арктических и субарктических пространствах и в закрытых таежных болотистых ландшафтах, к передвижению по глубокому снегу и болотистым грунтам, к питанию лишайниками, добываемыми зимой из-под снега.

Важные промысловые животные, содержатся в домашнем состоянии.

В роде 1 вид.

Замечания по систематике. Иногда как самостоятельный вид рассматривали мелкого шпицбергенского северного

оленя (*R. platyrhynchus* Vrolik, 1829), однако данные молекулярно-биологического анализа не показали его видовой обособленности.

Основная литература. Клевезаль Г. А., Соколов А. А. Возрастные и межпопуляционные особенности скорости стачивания щечных зубов северных оленей, *Rangifer tarandus* // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 6. С. 745—756; Gravlund P., Meldgaard M., Pääbo S., Arctander P. Polyphyletic origin of the small-bodied, high-Arctic subspecies of tundra reindeer (*Rangifer tarandus*) // Mol. Phylogen. Evol. 1998. Vol. 10, N 2. P. 151—159.

1. Северный олень — *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758)
(рис. 51).

Характеристика совпадает с таковой рода.

В кариотипе: $2n = 70$, $NFa = 70$.

Распространение. Южная граница области распространения на территории бывшего СССР за последние сто лет значительно отступила на север. Еще в конце XIX в. на европейской части ареала она проходила по линии р. Нева—верховья Волги—устья Оки и Камы—Южный Урал, спускаясь по Уральскому

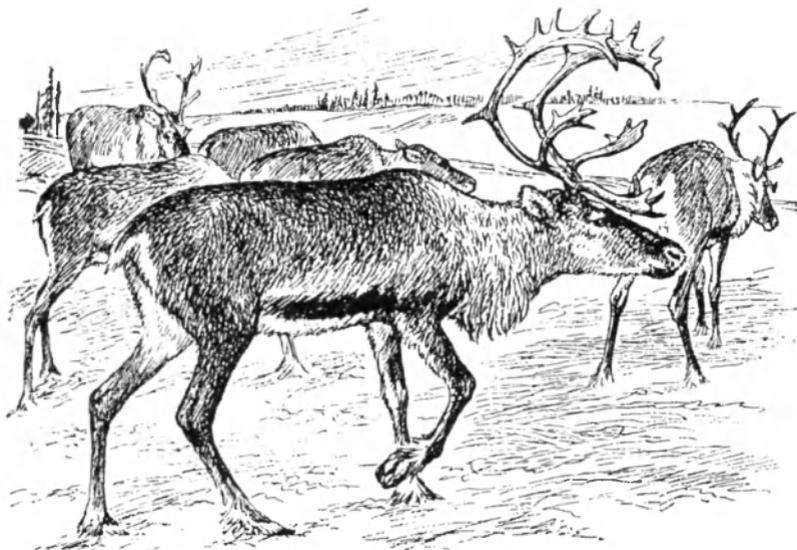


Рис. 51. Северный олень (*Rangifer tarandus*).

хребту до 51° с. ш. В начале XX в. животные отмечались в Хвойнинском р-не Новгородской обл., в 30-х гг. в Ефимовском р-не Ленинградской обл. Наблюдается также существенное сокращение области обитания диких оленей, которые во многих районах вытесняются домашним оленеводством.

К настоящему времени в европейской части России дикие олени сохранились на Кольском п-ове (в его юго-восточной части и на территории Лапландского заповедника), на большей части Карелии к югу до Лубосалмы, Поросозера, Медвежегорска и Пудожя. Населяют таежную зону восточной части Архангельской обл. и Республику Коми на юг до Лекшмозера, Онежской губы (редки); восточнее Сев. Двины проникают до поселка Верхняя Тайма, Яренска и Сыктывкара. Далее на восток южная граница ареала идет к верховьям р. Весляны, спускается по ней до Камы, пересекает бассейн р. Колвы и через верховья последней переходит в Зауралье. Здесь граница проходит через север Свердловской обл. по рекам Лозьва, Тавда и Черная, затем пересекает Иртыш, идет по междуречью Туртаса и Демьянки, захватывает северные части Омской и Новосибирской областей и по р. Икса выходит к устью Чулыма. Далее на восток достигает Енисейска, тянется по водоразделу рек Карабула и Чуны и через верховья р. Кови к Братску, затем пересекает междуречье Ангары и Оки и через истоки Илина, среднее течение р. Илги и верховья Бол. Анги выходит к Байкалу. Южнее, в горах Южной Сибири, имеется обособленный участок ареала. Он занимает Кузнецкий Алатау и юг Салаирского кряжа (олени редки), Восточный Алтай (на запад до бассейна р. Лебедь, Телецкого оз., верховий р. Чулышман), Западный и Восточный Саяны (почти не выходя за пределы горных тундр), хребет Хамар-Дабан. В степных районах Тувы отсутствует, в недалеком прошлом встречался на хребте Танну-Ола. В Забайкалье граница протягивается от Байкала (п-ов Святой Нос) через южные отроги Баргузинского хребта к верховьям Витима, захватывая хребты Улан-Бургасы и Икатский. Далее к востоку пересекает верховья р. Олекмы, идет по южным отрогам Станового хребта, через верхнее течение Зеи и Селемджи выходит к Комсомольску, переходит Амур и по Сихотэ-Алиню спускается на юг (до 49° с. ш.), затем отклоняется на северо-восток к побережью Татарского пролива (севернее Советской Гавани). Дикие олени населяют также северную и центральную части Сахалина. В пределах очерченного ареала встречаются на большей части таежной зоны Сибири; в центральных остепненных районах Якутии отсутствуют.

Европейские материковые тундры почти полностью заняты домашними оленями; небольшие дикие популяции сохранились лишь к югу от Чешской губы (между реками Несь и Сойма) и в бассейне р. Койда. Дикие олени обитают на о-ве Южный архипелага Новая Земля (преимущественно на п-ове Гусиная Земля) и о-ве Междушарский; на островах Соловецких, Колгуев и Вайгач их сейчас нет. В прошлом встречались, вероятно, на Земле Франца-Иосифа. В тундровой зоне азиатской части России сохранились на Полярном Урале (редки), на севере Ямала и Гыданского п-ова, на островах Белый, Шокальского и Большевик. Далее на восток крупные стада имеются на Таймыре, в низовьях Лены, в междуречье Яны, Индигирки и Алазеи, на Новосибирских о-вах. На северо-востоке Сибири очаги обитания диких оленей сохранились в междуречье рек Мал. и Бол. Анжуй, по долине Омолона, на хребтах Раучуанском и Илирнейском, в Эльгыгытгинской впадине, в бассейнах Анадыря и Пенжины и на Камчатке. На о-ве Врангеля обитает популяция одичавшего домашнего оленя.

Образ жизни и значение для человека. Обитатель равнинных и горных тундр и таежных лесов, предпочитает открытые места, участки разреженных лесов, болота. Различают тундровых, лесных и горных северных оленей. Тундровые лето проводят в открытой тундре, постепенно передвигаясь в поисках лучшего корма и спасаясь от кровососущих насекомых, на зиму откочевывают в лесотундру и тайгу, преодолевая многие сотни километров. Сезонные миграции проходят, как правило, по одним и тем же миграционным путям. Лесные олени и лето, и зимнее время проводят в тайге, совершая лишь небольшие кормовые кочевки или переходя в места с менее глубоким снежным покровом. Держатся на участках с разреженным древостоем, в светлых сосновых ягельных борах или лиственничниках, на моховых болотах, гарях, избегая густой темнохвойной тайги (рис. 52). Горные олени лето проводят высоко в горах, поднимаясь до высоты 1500—2500 м над ур. м., зимой спускаются ниже, в лесной пояс, но при глубоких снегах остаются зимовать в горной тундре.

В летнее время суточная активность определяется погодными условиями и количеством кровососущих насекомых. В жаркие часы, как правило, не пасется, в горах укрывается на теневых склонах, у снежников. Спасаясь от гнуса, выходит на обдуваемые ветром места: гольцы, берега водоемов, ложится на снег. Кормится обычно на ходу, летом утром и ночью, зимой днем; в условиях полярного дня круглосуточно, чередуя часы кормежки и отдыха. Ти-



Рис. 52. Северный олень (*Rangifer tarandus*). Фото Н. А. Орлова.

пично стадное животное. Летом держится группами по 5—20 особей, зимой — стадами в несколько десятков и сотен голов; при миграциях тундровые олени образуют многотысячные скопления. Стада тундровых оленей значительно крупнее, чем лесных.

Постоянных индивидуальных участков, как правило, не имеет, хотя отдельные группировки придерживаются определенной территории. Хорошо переносит зимние холода и бураны, отставаясь в защищенных от ветра местах. Лежек не делает. Передвигается обычно шагом; в беге очень вынослив, но прыгает плохо и скальных круч избегает. При беге высоко поднимает ноги, что позволяет быстро передвигаться по кустарниковой тундре. Прекрасно плавает. Благодаря широким средним и сильно раздвигающимся боковым копытам, может ходить по мягким болотистым грунтам и по снегу. Численность довольно стабильна, ее колебания обусловлены преимущественно эпизоотиями, сильным гололедом, иногда истощением зимних пастбищ.

Питается мягкими растительными кормами: лишайниками, травой, листьями; веточный корм употребляет редко. Основу зимнего питания составляют наземные лишайники (ягель, цетрарии), которые не имеют, однако, такого большого значения, как у домашних оленей. Ест также зимне-зеленые корма, ветошь, в лесу — древесные лишайники. Весной и летом поедает тра-

вы (особенно охотно цветочные колоски пушицы), кустарнички, листья кустарников и деревьев. Предпочитает поедать молодую зелень, а по мере ее огрубления переходит на потребление лишайников, мхов, грибов. В начале осени часто кормится по берегам водоемов (осокой, пушицей), ест опавшие листья. Из-за недостатка минеральных солей употребляет животную пищу: леммингов, птичьи яйца, сбрасываемую с рогов кожу; иногда грызет кости, пьет соленую воду, в Приамурье посещает солонцы. Состав кормов в разных регионах меняется незначительно; таежные олени более привержены к ягелю, чем тундровые.

Полигам. Гон с сентября по ноябрь. В Западной Сибири — с сентября по октябрь, на северо-востоке Сибири — с октября до середины ноября. Рева, характерного для благородного и пятнистого оленей, нет; самцы издают глухие негромкие звуки, обычно предшествующие турнирным боям. Дерутся активно, но не агрессивно. Во время гона у самцов в гареме до 5—10 самок, иногда до 30. Течка у самок непродолжительная, может повторяться в течение 2—3 нед, если оплодотворение не произошло. Беременность длится от 192 до 246 дней, обычно 220—230. Самки приносят по 1 теленку, редко двойню (у домашних оленей до 4). Молодые появляются в конце апреля—начале июня. Новорожденные весят 5—6 кг, покрыты однотонной коричневой шерстью, брюхо белое. Спустя 2—3 нед происходит первая линька, и волосяной покров становится более светлым. Развиваются телята очень быстро: через полчаса после рождения начинают вставать и ходить, через 2—4 ч уже сосут мать, в первую же неделю жизни способны переплыть реки. Рога появляются в конце второй—начале четвертой недели. У новорожденных имеются все молочные резцы и клыки. Через несколько дней прорезаются предкоренные; смена молочных зубов на постоянные заканчивается в возрасте 3 лет. Лактация длится до периода гона, но иногда продолжается и дольше. Молодые держатся с матерью до ее отела, впоследствии нередко вновь соединяются с ней и ходят вместе 2—3 года. Половой зрелости достигают на втором году жизни, но самцы принимают участие в размножении лишь с возраста 3—4 лет. Продолжительность жизни 12—25 лет, домашние олени живут до 25—28 лет.

Взрослые самцы сбрасывают рога в ноябре—декабре по окончании периода спаривания, молодые животные — в апреле—мае, самки — в мае—июне после отела. Таким образом, зимой самки и молодняк имеют рога, а взрослые самцы безрогие. Отрастать

рога у самцов начинают в апреле, у самок — вскоре после сбрасывания старых. Очищаются рога от кожи в конце августа—сентябре (у молодых до октября).

Линька один раз в год, длится очень долго: с апреля по июль—начало августа. Сначала выпадает старый подшерсток, потом ость. Линька начинается с головы, затем переходит на шею, спину, конечности, позднее — на бока и брюхо.

Главный враг волк, особенно в лесотундровых и горнолесных районах. Реже становится добычей бурого медведя, россомахи, на молодых изредка нападает рысь. Сильно страдает от кровососущих насекомых и оводов — кожного и носового. Конкурентов в питании мало: в тундре это домашний северный олень, в тайге — отчасти кабарга и лось, в горах, возможно, конкурирует со снежным бараном.

Важный промысловый зверь, используют мясо, шкуру, рога. Родоначалник домашнего северного оленя, играющего важную роль в хозяйственной деятельности народов Крайнего Севера. Новоземельский подвид занесен в Красную книгу Российской Федерации, однако аборигенная популяция была поглощена завезенным в начале XX в. домашним оленем.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость значительна. Самые мелкие звери в Старом Свете встречаются на островах европейского Севера (Шпицберген, Новая Земля); по направлению к югу размеры увеличиваются: лесные олени крупнее тундровых, а наиболее крупные встречаются в горах Южной Сибири, на охотском побережье и на о-ве Сахалин. Лесные олени, кроме того, более высоконогие, чем тундровые. В окраске наблюдается тенденция к ее потемнению с севера на юг и юго-восток — от светлоокрашенных, почти белых тундровых к темноокрашенным лесным, особенно темным в Приамурье, на побережье Охотского моря и на Сахалине. Описано более 20 подвидов; требуется их ревизия, проведение которой осложняется трудностью различения в имеющихся коллекциях диких, одичавших и домашних животных и их гибридов. В России, видимо, 4 подвида.

1. *R. t. pearsoni* Lydekker, 1903 — новоземельский северный олень.

Размеры мелкие; наибольшая длина черепа самцов 319—379 мм. Зимний мех длинный, его окраска очень светлая, почти белая, без темных полос на боках. Пропорции черепа как у европейского оленя. Распространение: Новая Земля; по-видимому, полностью исчез.

2. *R. t. tarandus* Linnaeus, 1758 (= *fennicus* Linnberg, 1908) — европейский северный олень.

Размеры более крупные, наибольшая длина черепа самцов 348—413 мм. Окраска более темная (особенно у лесной расы), с хорошо разграниченными темными и светлыми участками. Бурая продольная полоса на боках выражена резко. Череп с умеренно развитой лицевой частью, широкими слезными костями и коротким зубным рядом. Распространение: тундра и тайга европейской части России.

3. *R. t. sibiricus* Murray, 1866 (= *valentinae* Flerow, 1933; *angustirostris* Flerow, 1933; *taimyrensis* Michurin, 1965) — сибирский северный олень.

Размеры средние; наибольшая длина черепа самцов 366—403 мм (у лесных популяций до 435 мм). Зимняя окраска от светлой до темной, со слабо разграниченными темными и светлыми полями; продольные полосы на боках туловища хорошо заметны. Череп с умеренно развитой лицевой частью, узкими и слабо изогнутыми носовыми костями, узкими слезными костями и длинным зубным рядом. Распространение: тундровая и таежная зоны Западной и Восточной Сибири до оз. Байкал и р. Лена.

4. *R. t. phylarchus* Hollister, 1912 — охотский северный олень.

Размеры крупные; наибольшая длина черепа самцов 380—438 мм. Окраска зимнего меха темная, светлые поля небольшие, но четко отграничены от темных; темные продольные боковые полосы четкие. Череп с вытянутой лицевой частью, широкими и аркообразно изогнутыми носовыми костями, сильно удлинненными слезными костями и сильно удлинненным зубным рядом. Распространение: Сибирь к востоку от р. Лена, включая Забайкалье, Приамурье, Сахалин и Камчатку.

Основная литература. Баскин Л. М. Северный олень: Экология и поведение. М., 1970. 149 с.; Дикий северный олень в СССР: Сб. статей. М., 1975. 317 с.; Семенов Тянь-Шанский О. И. Северный олень. М., 1977. 96 с.; Сыроечковский Е. Е. Северный олень. М., 1986. 256 с.

4. Род ЛАНИ — DAMA Frisch, 1775

Размеры средние. Длина тела у самцов 140—173, у самок 120—135 см; высота в холке у самцов 85—110, у самок 70—90 см. Масса самцов 85—95, самок 50—60 кг.

Туловище удлиненное, массивное, на умеренно длинных конечностях. Крестец расположен несколько выше холки. Голова относительно короткая, сильно сужающаяся кпереди. Конец морды голый, но голое пространство небольшое и лишь незначительно заходит выше уровня нижних краев ноздрей. Глаза темно-коричневые. Ушные раковины заостренные; отогнутые вперед, они достигают вершиной предглазничной железы. Конечности плезиметакарпальные. Копыта средних пальцев большие, удлиненные, боковые — очень маленькие, высоко поднятые и даже на мягкой почве не касаются земли. Хвост длинный, длиннее ушной раковины.

Рога развиты только у самцов. Главный ствол в сечении цилиндрический, поверхность его гладкая, в нижней трети он лирообразно изогнут и несколько отклонен назад. Надглазничный отросток один (ледовый отсутствует). Верхняя часть рогов имеет вид уплощенной лопаты (у иранской лани не развита), от вершины и заднего края которой отходят плоские пальцевидные отростки.

Волосы на шее не образуют заметного подвеса или гривы и направлены на верхней стороне к голове. Наружное отверстие препуция окружено пучком длинных волос. Окраска верхней половины тела и головы летом серовато-рыжая или рыжая с яркими белыми пятнами на боках и лопатках. На спине вдоль хребта проходит темная полоса, иногда заходящая на хвост. Внутренняя сторона конечностей, низ туловища и хвоста светлые. Вокруг глаза имеется светлое кольцо. Околохвостовое «зеркало» небольшое и узкое, не поднимается выше корня хвоста; с боков и сверху оно ограничено темной полосой. Зимний мех серо- или рыже-бурый, пятнистость его едва заметна или не выражена. Окраска у одомашненных и парковых животных сильно варьирует, часто встречаются альбиносы и меланисты. Сосков 2 пары.

Череп широкий, его наибольшая длина 260—290 мм (рис. 53). Носовые кости длинные, достигают сзади уровня переднего края глазниц и слабо расширены в области этмоидальной щели. Спереди каждая кость глубоко вырезана, и носовая вырезка заходит назад за уровень заднего края межчелюстных костей. Последние с лопастеобразными выступами на наружном конце переднего края. Этмоидальная щель большая. Предглазничная ямка неглубокая. Подглазничное отверстие разделено костной перегородкой (рис. 40, *a*). На костном нёбе отчетливо выражены нёбные кили; верхний ряд коренных укорочен. Хоаны без костной перегородки.

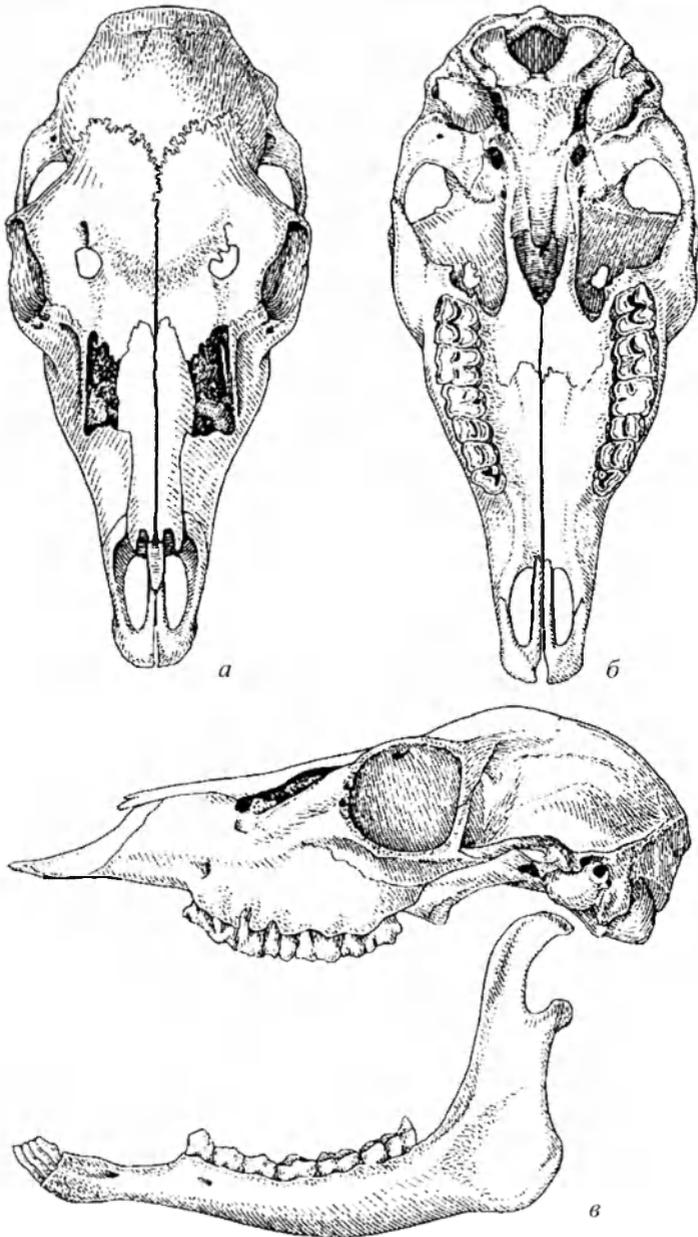


Рис. 53. Череп лани (*Dama dama*).
а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

Слуховые пузыри вздутые, гладкие, не соприкасаются с основной затылочной костью; костные трубки наружного слухового прохода короткие, без продольного гребня. Нижняя челюсть с диастемой, длина которой обычно не превышает длину ряда моляров $m1—m3$; симфиз короткий. Боковые подбородочные отверстия расположены под $p2$ или под $p3$.

Верхние клыки отсутствуют, альвеолы их закрыты. Нижние резцы с уплощенной коронкой, нижний клык меньше $i3$. Коренные зубы с умеренно высокой коронкой, сравнительно широкие. Дополнительные колонки выражены слабо и только на верхних коренных. Внутренняя стенка $P2$ разделена на две части вертикальной бороздой (рис. 42, *a*). На передней части протокона $M1—M3$ имеется небольшая внутренняя складка (на зубах *Cervus elaphus* она крайне редка). Воротничок на молярах едва заметен, палеомериковская складка отсутствует.

Атлант средних размеров, сравнительно узкий, со слабо расставленными крыловидными отверстиями (расстояние между ними с вентральной стороны незначительно превышает длину вентральной дуги). Ямка для зубовидного отростка не выражена, вентральный бугорок не сдвинут назад. Эпистрофей умеренно длинный и сравнительно низкий, его ширина в краниальных суставах фасетках значительно короче тела позвонка; выемка зубовидного отростка глубокая. Межпоперечные отверстия маленькие, не сближены с каудальной стороны с позвоночным отверстием; поперечные отверстия имеются.

Лопатка широкая, с узкой шейкой, довольно слабым бугром и умеренно развитым клювовидным отростком; суставная впадина округлая. Бугор заострен в противоположность *Cervus elaphus*, у которого он квадратных очертаний. Плечевая кость короткая, большой бугор ее относительно крупный и слабо отклонен внутрь; задняя сторона медиального надмыщелка не скошена. Внутренняя часть надблоковой ямки шире внешней части (у *C. elaphus* обратное соотношение). Пясть короткая, со слабо сжатым диафизом и умеренно расширенным дистальным эпифизом; продольный желобок на передней стороне выражен слабо, на задней он неглубокий. Наружно-задний край дистального эпифиза не отгибается назад; желобообразного углубления, идущего на задней стороне пясти от дистального канала, нет. Фасетка для сочленения с крючковидной (*facies articularis ossis hamati*) смыкается по заднему краю с фасеткой для сочленения с трапециевидной (*facies articularis ossis trapezoideocapitati*) (у *C. elaphus* они

обычно разделены ложбинкой). Тело подвздошной кости таза укорочено, задний край лунной суставной поверхности сравнительно далеко заходит назад. Гребень малой седалищной вырезки не отгибается наружу, лонный бугор слабый; ветвь седалищной кости относительно широкая. Бедренная кость с удлинненной головкой, сближенной с умеренно высоким большим вертелом; малый вертел также сближен с головкой. Большеберцовая кость с хорошо развитым гребнем медиальной лодыжки; передний гребень латеральной лодыжки меньше заднего; задняя выемка дистального блока пологая. Медиальный и латеральный мыщелки равны по высоте (у *C. elaphus* медиальный мыщелок выше). Плюсна со слабо сжатым диафизом; дистальный эпифиз слабо расширен и несколько сжат в переднезаднем направлении. На задней стороне плюсны продольный желоб неглубокий, отверстие дистального плюсневого канала небольшое.

Ископаемые остатки известны с раннего плейстоцена Европы и Передней Азии, с позднего плейстоцена Сев. Африки. *Dama clactonia* Falconer в межледниковые эпохи встречался в лесных областях Италии, Франции и южной Германии и достигал на западе Англии. Лань, не определенная до вида, отмечена в палеолите Закавказья (пещера Азых).

Родственен р. *Cervus*, в который нередко включается. Направление эволюции — адаптация к жизни в равнинных лесах с твердыми и сухими почвами и питанию травянистыми и веточными кормами.

Естественный ареал значительно изменен. В прошлом он занимал Пиренейский п-ов, юг Франции, Италию, Балканы, Северную Африку и Переднюю Азию. Позднее в пределах естественного ареала лани были почти полностью истреблены (сохранились на юге Турции) и вторично акклиматизированы. Область современного распространения занимает всю Западную Европу на север до Великобритании и юга Швеции и изолированные лесные участки на юге Малой Азии и юго-западе Ирана (бассейн рек Диз и Кархе). Завезены в Южную Африку, на Мадагаскар, в США, Южную Америку (Чили, Аргентина, Перу, Уругвай), Австралию, Новую Зеландию, острова Фиджи и Малые Антильские.

Населяют равнинные или слабо пересеченные лесистые местности с лугами и обширными полянами. Питаются травами, листво- и ветками кустарников, корой. Ведут стадный оседлый образ жизни. Детеныш 1, редко 2; они рождаются пятнистыми.

Используются как парковые, а при высокой численности как охотничьи животные. В роде 1 вид, который завезен на территорию бывшего СССР, где живет в полувольном содержании.

Основная литература. Di Stefano G. Identification of fallow deer remains on the basis of its skeletal features: taxonomical considerations // Boll. Soc. Paleont. Ital. 1995. Vol. 34, N 3. P. 323—331; Lister A. The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*) // Inter. J. Osteoarchaeol. 1996. Vol. 6. P. 119—143.

1. Лань — *Dama dama* (Linnaeus, 1758) (рис. 54).

Характеристика совпадает с таковой рода.

В кариотипе: $2n = 68$, $NFa = 68$.

Распространение. Европа и Передняя Азия. Акклиматизирован в ряде республик бывшего СССР. В Литву завезен еще в конце XIX в.; сейчас встречается преимущественно на севере и западе республики (Шауляйский р-н, Куршенское и Юрбакское охотхозяйства). В Белоруссии живет на западе Минской обл.



Рис. 54. Лань (*Dama dama*).

В Молдавии населяет Лозовское лесничество. Наиболее крупное поголовье в настоящее время существует на Украине. Небольшие группы по 10—50 животных имеются в Киевской, Винницкой, Днепропетровской (Калиновское охотхозяйство), Черновицкой, Полтавской, Запорожской (о-в Хортица), Херсонской (Аскания-Нова, о-в Бирючий в Азовском море) и Крымской областях. В небольшом количестве содержится под Москвой, в Мытищенском и Клязьминском лесопарковом хозяйствах. Был выпущен в Узбекистане (на о-ве Арал-Пайгамбар в Термезском р-не) и Киргизии (заповедник Сары-Челек), но к настоящему времени здесь полностью исчез. Завозился также в Латвию и Грузию, но здесь не прижился.

Образ жизни и значение для человека. Обитатель равнинных и слабо пересеченных местностей, поросших разреженным смешанным и лиственным лесом. Держится в зарослях кустарников, подроста, на лесных опушках, полянах, вырубках. В горы практически не поднимается.

В летнее время кормится в основном вечером или рано утром, зимой — все светлое время суток. Летом самки с телятами ходят отдельно, к осени животные объединяются в более крупные стада, до 50—80 голов. Самцы, как правило, большую часть года держатся одиночно или небольшими группами. Живет оседло; участок обитания невелик и постоянен. Лежки располагаются обычно вдоль водоемов, в густых зарослях. Спасаясь от врагов, бежит большими прыжками, но в беге и прыжках уступает благородному оленю. В воду идет неохотно. В глубоком снегу вязнет, передвигается с трудом.

Питается различными травянистыми и веточными кормами. В летнее время поедает разнообразные травы: зонтичные, бобовые, злаковые, осоковые, а также листву и тонкие побеги деревьев и кустарников. Зимой значение древесно-кустарниковых кормов возрастает; ест кору и ветки осины, ивы, ясеня и других лиственных пород, побеги и кору сосны. Употребляет в пищу сухую ветошь, желуди, древесные лишайники, заготовленное сено. Круглый год охотно посещает солонцы.

Полигам. В Белоруссии гон происходит с конца сентября по конец октября. Сопровождается хриплым ревом и турнирными драками самцов. Гарем состоит из 5—10 самок и активно охраняется хозяином гарема, отгоняющим соперников; при этом самцы сильно худеют и мясо их становится из-за резкого запаха непригодным для употребления в пищу. Беременность длится

7.5—8 мес. Молодые появляются на свет с конца мая по начало июня. Рождается обычно 1, очень редко 2 телят, которые весят около 3 кг. В первые дни детеныши после кормления ложатся и затаиваются, но через 1—2 нед они уже могут следовать за матерью. Лактация длится до периода гона, но иногда и дольше, почти до весны. В возрасте 4 нед детеныши начинают поедать травы. Новорожденные имеют все молочные зубы, которые в 1.5 года заменяются на постоянные. Первым прорезывается М1 (к 3 мес), затем *i1* (к 8), последним — М3 (к 21—24 мес). Через полгода после рождения у самцов появляются на выступах лобных костей бугорки, а к февралю—марту отрастают первые, еще прямые рожки; рост их заканчивается к апрелю, к октябрю они освобождаются от кожи, сбрасываются же только на 2-м году жизни, в мае—июне. Молодые ходят с матерью до гона или до ее следующего отела. Половозрелыми становятся в возрасте 15—16 месяцев, но самцы начинают участвовать в размножении лишь с 4—5 лет. Продолжительность жизни 20—25 лет, в зоопарках иногда до 33 лет.

Взрослые самцы сбрасывают рога с конца марта по май. Через 1—2 недели начинают отрастать новые рога, которые в августе—сентябре очищаются от кожи.

Линька 2 раза в году: весенняя — с апреля по май, осенняя — в августе—сентябре.

Врагами являются волк, одичавшие собаки, рысь. Для молодых опасна также лисица. Конкурентом в питании при совместной высокой численности может становиться благородный олень.

На территории бывшего СССР лань малочисленна (около 1000 особей), всюду охраняется и промыслового значения не имеет. Как охотничье животное дает вкусное мясо, шкуру и рога, используемые в качестве красивых охотничьих трофеев. Представляет ценность как украшение природных парков. Вероятно, целесообразна акклиматизация в сухих разреженных лесах Закавказья, где отсутствует благородный олень.

Географическая изменчивость и подвиды. 2 подвида, но аборигенные популяции сохранились лишь в Малой Азии и Иране. У иранской лани (*D. d. mesopotamica* Brooke, 1875) окраска ярче, чем у европейской лани (*D. d. dama* L., 1758). Черная полоса на спине не переходит на хвост, белые пятна не разбросаны беспорядочно по бокам туловища, а формируют полосы. Рога в верхней трети без выраженной лопаты; надглазничный от-

росток небольшой, основной ствол в области среднего отростка расширен.

В Европе звери неоднократно переселялись из одной страны в другую, так что выделение каких-либо естественных географических групп невозможно. Многочисленные расы, описанные как подвиды, относятся к акклиматизированным животным, имеющим различные отклонения в окраске тела или форме рогов, и таксономического статуса не имеют. На территорию СССР животные завозились из Германии, бывшей Чехословакии и других европейских стран.

Основная литература. Кравченко Р. С. Эколого-морфологические особенности европейской лани в зоопарке «Аскания-Нова» // Вестн. зоол. 1971. № 2. С. 38—42; Шостак С. Лань в Белоруссии // Охота и охотн. хоз-во. 1990. № 3. С. 10—11; Feldhamer G. A. Dama dama // Mammal. Spec. 1980. N 317. P. 1—8.

5. Род ОЛЕНИ — CERVUS Linnaeus, 1758

Размеры от средних до крупных. Длина тела 140—225 см, высота в холке 87—168 см. Масса 80—340 кг, в редких случаях до 500 кг (у зверей из Северной Америки). Туловище умеренно удлиненное, на сравнительно высоких конечностях. Крестец и холка расположены приблизительно на одном уровне. Голова с относительно широкой мордой, часто высоко поднята. На конце морды расположено большое голое пространство, находящееся между ноздрями и заходящее узкими мысами на их внешние края. Ушные раковины длинные; отогнутые вперед, они заходят своими вершинами за предглазничную железу. Конечности плезиметакарпальные; средние копыта крупные, боковые небольшие, на мягком грунте свободно касаются земли. Задние копыта соединены кожей складкой. Хвост короче ушной раковины или равной с нею длины.

Рога есть только у самцов. Главные стволы дугообразно изогнуты и расходятся в стороны. Несут большое число отростков (не менее 4), иногда образующих у вершины крону. Надглазничных отростков 1 или 2. Поверхность рогов слабо шероховатая, основной ствол в сечении округлый или овальный.

Волосной покров сравнительно короткий. На шее обычно имеется небольшая грива; волосы на верхней стороне шеи направ-

лены верхушками к спине. Наружное половое отверстие у самцов не окружено пучком волос. Окраска чаще всего одноцветная, иногда с рядами белых пятен на боках туловища и спине. Она более темная на голове, шее и конечностях. Летом цвет меха более пестрый, от ржаво-серого до ярко-рыжего, зимой — серовато-бурый. Вокруг глаз иногда имеется светлое кольцо. Околохвостовое «зеркало», как правило, большое, может заходить выше корня хвоста. Половой диморфизм в окраске хорошо заметен, особенно в зимнем меху: самцы окрашены темнее, имеют темную гриву и большое черно-бурое пятно в области наружного отверстия препуция. Сосков 2 пары. Предглазничные железы развиты хорошо; метатарсальные железы овальные, иногда покрыты щетинистыми волосами.

Череп удлинённый, его наибольшая длина 265—490 мм. Носовые кости умеренно длинные, обычно не достигают сзади уровня переднего края орбит и несколько расширены в области этмоидальных щелей. Спереди носовые кости слабо вырезаны, так что носовая вырезка редко заходит назад за задний край верхних отростков межчелюстных костей (рис. 39, б). Этмоидальная щель большая. Предглазничная ямка глубокая. Подглазничное отверстие без костной перемычки (рис. 40, б). Нёбные кили выражены отчетливо; ряд верхний коренных зубов относительно длинный. Хоаны не разделены костной перегородкой. Слуховые пузыри сильно или умеренно вздутые, иногда соприкасаются с основной затылочной костью; костные трубки наружного слухового прохода с продольным гребнем. На нижней челюсти длина диастемы превышает длину ряда моляров $m1—m3$; симфиз длинный. Подбородочные отверстия расположены, как правило, под $p2$ или спереди от него.

Верхние клыки имеются (обычно у самцов) (рис. 41, б). Резцы с умеренно расширенными, асимметричными коронками; нижний клык меньше $i3$. Коренные зубы крупные, с довольно высокими коронками, мало сужающимися от основания к жевательной поверхности; их наружная стенка почти отвесна. Дополнительные коронки выражены слабо. Внутренняя стенка $P2$ не разделена на две половинки (рис. 42, б). Премоляр $p4$ с трехраздельной средней лопастью и двураздельной передней. Моляр $M3$ с простой, не загнутой вперед складкой метастилия. Воротничок на молярах едва заметен, палеомериксовая складка отсутствует.

Атлант и эпистрофей сходны по строению с таковыми в р. *Dama*. Атлант средних и крупных размеров, со слабо расставленными

ми крыловидными отверстиями (расстояние между ними с вентральной стороны меньше или равно длине вентральной дуги). Эпистрофей высокий, наибольшая высота его превышает ширину в поперечных отростках.

Морфология костей конечностей как в р. *Dama*. Лопатка с более массивным бугром и слабее развитым клювовидным отростком. Плечевая кость длиннее, большой бугор сильнее отклонен внутрь. Пясть умеренно длинная, продольный желобок на ее передней стороне хорошо заметен. Ветвь седалищной кости таза относительно узкая. На бедренной кости головка несколько дальше отстоит от большого вертела; малый вертел не сближен с головкой. Дистальный эпифиз плюсны не сжат в переднезаднем направлении.

Распространены в лесной зоне Европы, Северной Африки (Атласские горы), Азии и Северной Америки. В Евразии встречаются от Британских о-вов, юга Скандинавии, Южного Урала и юга Якутии на севере до Месопотамии, Гималаев, Индокитая и Японских о-вов на юге. В Северной Америке населяют Южную Канаду (до 60° с. ш.) и большую часть США (до 35° с. ш.). Акклиматизированы на юге Африки, в Южной Америке, Австралии и Новой Зеландии.

Обитатели равнинных и горных субтропических и широколиственных лесов, южной тайги и лесостепья. Живут на заболоченных участках, в пойменных зарослях степной и пустынной зон. Питаются травами, листвой, ветками. Полуседлы, совершают сезонные кочевки. Беременность без латентной стадии. Детеныш чаще всего 1, рождается пятнистым.

Важные промысловые звери.

Известны с раннего плейстоцена Европы и Северной Америки (Небраска), хотя виды, близкие к современным архаичным оленям Южной Азии (*Axis* С. Н. Smith, *Rusa* С. Н. Smith), зарегистрированы в плиоцене Евразии. В позднем плейстоцене проникли в Северную Африку.

Род включает эволюционно наиболее прогрессивных представителей семейства. Направление эволюции — адаптация к жизни в лесных и лесолуговых ландшафтах и в пойменных зарослях умеренного пояса, к быстрому бегу и питанию травянистыми и древесно-веточными кормами.

Существуют разные взгляды на структуру рода. При широком понимании в него включают 10 видов, группируемых в 4 подрода (*Rusa* С. Н. Smith, *Rucervus* Hodgson, *Przewalskium* Flerow, *Cervus*

s. str.). В последнее время эти подродовые таксоны рассматриваются как самостоятельные роды.

2 вида, оба представлены в фауне России.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ОЛЕНЕЙ
(РОД *CERVUS*) ФАУНЫ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

А. По наружным признакам

- 1 (2). Размеры средние; высота в холке не превышает 120 см. Окраска пятнистая (в зимнем меху пятнистость выражена слабо), пятна распространяются на шею, лопатки и до хвоста. Околохвостовое «зеркало» не заходит выше корня хвоста.
 . . . **Пятнистый олень** — *C. nippon* Temm. (с. 141, рис. 55).
- 2 (1). Размеры крупные; высота в холке не меньше 120 см. Окраска, как правило, однотонная, а если имеется некоторая пятнистость у самок, то она не заходит на шею и лопатки и не достигает корня хвоста. Околохвостовое «зеркало» поднимается выше корня хвоста.
 **Благородный олень** — *C. elaphus* L. (с. 147, рис. 57).

Б. По черепу

- 1 (2). Наибольшая длина, за редким исключением, не больше 330 мм. Слуховые пузыри крупные, вздутые, выступают ниже уровня основной затылочной кости; поверхность их обычно гладкая. Мастоидная ширина в 2 раза или более чем в два раза превышает ширину черепа в клыках. Заднее подбородочное отверстие на нижней челюсти расположено обычно позади уровня переднего края ряда нижних щечных зубов. Рога обычно с 4 отростками; надглазничный отросток один, отходит от главного ствола несколько выше его основания.
 **Пятнистый олень** — *C. nippon* Temm. (с. 141).
- 2 (1). Наибольшая длина черепа не менее 330 мм. Слуховые пузыри небольшие, слабо вздутые, обычно не выступают ниже уровня основной затылочной кости; поверхность их покрыта гребнями. Мастоидная ширина менее чем в 2 раза превышает ширину черепа в клыках. Заднее подбородочное отвер-

стие расположено, как правило, впереди переднего края ряда нижних щечных зубов. Рога имеют обычно более 4 отростков; надглазничных отростков чаще всего два, которые отходят от основного ствола у его основания

. **Благородный олень** — *C. elaphus* L. (с. 147, рис. 58).

1. Пятнистый олень — *Cervus nippon* Temminck, 1838 (рис. 55).

Олень средней величины; длина тела у самцов 168—189, у самок 149—177 см; высота в холке у самцов 104—118, у самок 87—98 см. Длина ушной раковины 16—20, хвоста 14—19 см. Масса самцов 104—140, самок 60—84 кг. Крестец расположен несколько выше холки. Голое пространство на конце морды занимает большую часть площади между ноздрями, почти достигая в средней части уровня верхних краев ноздрей. Хвост длиннее, чем у благородного оленя; он равен или немного короче ушной раковины.



Рис. 55. Пятнистый олень (*Cervus nippon*).

Рога поставлены относительно вертикально и имеют, как правило, 4 отростка (у старых самцов иногда 5—6). Надглазничный отросток один; он длиннее остальных (за редким исключением) и отходит от ствола несколько отступя от основания рога.

Волосы на шее, особенно на нижней стороне, в зимний период немного удлинены, образуя у самцов подобие подвеса (рис. 56).

Окраска волосяного покрова летом ярко-рыжая с рядами белых пятен на верхней стороне тела, иногда сливающихся на боках в белые полосы. По хребту вдоль спины тянется темная полоса. Голова желтовато-рыжая, у взрослых самцов темно-серая. Горло,



Рис. 56. Пятнистый олень (*Cervus nippon*). Фото Н. А. Орлова.

подбородок, задняя часть живота белесые; передняя часть живота и низ груди темные. Зимой общий цвет меха серо-бурый, пятна на туловище проступают слабо или полностью исчезают. Темная полоса на спине сохраняется лишь у основания хвоста. Околохвостовое «зеркало» небольшое, белое или с рыжеватым оттенком; зимой оно заметно меньше, чем летом. Хвост сверху темный, снизу белый (летом обычно голый). Самки окрашены светлее, чем самцы.

Наибольшая длина черепа 265—335 мм. Передняя часть морды более узкая, чем у благородного оленя, нёбные кили сближены. Мозговой отдел расширен, и слуховая ширина в 2 и более чем в 2 раза превышает ширину черепа в клыках. Подъязычные отверстия, как правило, мелкие; ряд щечных зубов относительно укорочен. Слуховые пузыри крупные, вздутые, с гладкой поверхностью; при горизонтальном положении черепа они выступают ниже уровня основной затылочной кости. На нижней челюсти заднее подбородочное отверстие расположено обычно позади уровня переднего края ряда коренных зубов.

В кариотипе: $2n = 64—68$, $NFa = 68$. Обнаружен хромосомный полиморфизм, связанный с перестройками типа центрального соединения.

В ископаемом состоянии вид известен из позднего плейстоцена юга Приморского края (пещера Географического общества), Китая и Японии. Представляет собой более примитивного представителя рода по сравнению с благородным оленем. Об этом свидетельствуют характер окраски, простое строение рогов и восточноазиатский тип ареала, что служило основанием для выделения подрода *Sika Sclater*. Вместе с тем оба вида достаточно близки; они сходны по кариотипу, наблюдается их гибридизация как в неволе, так и в природе.

Распространение. Восстановленный ареал охватывает юг Дальнего Востока России, п-ов Корея, Восточный Китай (к востоку от провинций Жехэ и Шаньси), Северный Вьетнам (Тонкин, Аннам), Японские острова (включая Хоккайдо и Рюкю) и Тайвань. На значительной части указанной территории истреблен. Акклиматизирован во многих странах Европы, в США, Новой Зеландии и на Мадагаскаре.

В России еще в середине XIX в. был широко распространен в южной части Приморского края, на север до р. Бол. Уссурка и нижнего течения р. Бикин. Бесконтрольный отстрел привел к резкому сокращению численности и ареала вида. К концу XX в.

истинно дикие олени сохранились лишь в Лазовском заповеднике, на о-ве Аскольд и, возможно, также на южном склоне Партизанского хребта, в истоках р. Партизанская и южнее бухты Ольги. На остальной территории Приморья живут одичавшие парковые олени, которые расселились по юго-восточным склонам Сихотэ-Алиня на север до Тернея, встречаются в Ханкайском и Хасанском районах.

Пятнистый олень неоднократно завозился в европейскую часть СССР и на Кавказ, где был выпущен в ряде заповедников и охотничьих хозяйств. Его поголовье имеется в Литве, Молдавии (центральные Кодры), на Украине (наиболее многочислен в Волынской, Винницкой, Черкасской и Киевской областях), в средней и южной полосе России (от Ленинградской обл. на севере до Ростовской на юге; крупное стадо (до 150 голов) — в Хоперском заповеднике) и на Урале (Свердловская обл.). Встречается на Северном Кавказе (Карачаево-Черкессия, Кабардино-Балкария, Алмахское хозяйство в Дагестане) и в Закавказье — в Азербайджане (обычен в Гирканском заповеднике) и Армении (Дилижанский заповедник, малочислен). В Средней Азии попытки акклиматизации пятнистого оленя успеха не имели.

Образ жизни и значение для человека. В Уссурийском крае населяет широколиственные и кедрово-широколиственные леса с густым подлеском; в кедрово-темнохвойную тайгу почти не проникает. Излюбленные местообитания — участки пересеченного рельефа с разреженным лесом из монгольского дуба, клена, ясеня, с зарослями маньчжурского ореха, леспедеции, аралии. Держится на лесных гарях, по падам, берегам рек, на морском побережье и горных склонах с каменистыми россыпями, но высоко в горы (выше 500 м над ур. м.) обычно не поднимается. В местах акклиматизации живет в лиственных и смешанных лесах, в Ленинградской обл. — в сосняках. Предпочитает районы с малоснежной зимой: при глубине снега свыше 40—50 см испытывает затруднения в передвижении и добыче корма.

Летом активен в сумерки, зимой — круглые сутки. В летнюю жару, спасаясь от гнуса, выходит к морю. Кормится неторопливо, при переходе из одних кормовых угодий в другие пользуется натоптанными тропами. В Приморье живет небольшими группами в 7—9 голов (в XIX в. отмечались стада до 60 особей); в районах акклиматизации у мест кормления скапливается до 20—30 животных. Взрослые самцы держатся отдельно, по 2—3 особи. Оседлое

животное, не совершающее даже небольших переходов, но в некоторых районах наблюдались сезонные кочевки.

Участки обитания составляют у групп 4—6 км², у одиночных животных летом 1—2 км², зимой — 20—30 га, сокращаясь в снежные месяцы до 5—6 га. В зимний период встречается на крутых склонах, вдоль ключей на морском берегу, где снега меньше. По снегу передвигается с трудом, глубоко проваливаясь; при высоком и продолжительном снеговом покрове часто гибнет. В европейской части России при искусственной подкормке может, однако, успешно зимовать даже в условиях Ленинградской обл.

Подвижен, бежит галопом; совершает прыжки на 3—4 м, при сильном испуге — до 8 м в длину и до 2.5 м в высоту. Прекрасно плавает. Численность может значительно снижаться после многоснежных зим, при обилии волков или бродячих собак, при разрушении лучших мест обитания в результате хозяйственной деятельности человека.

Питается разнообразными травами, молодыми побегами и листвой деревьев и кустарников; состав кормов существенно меняется по сезонам. В Приморье весной и летом ест наиболее сочные части травянистых растений: осмунды, шпороцветника, лебеды, камнеломки, лабазника, крапивы, чертополоха, различных бубенчиков, астр, колокольчиков. Охотно поедает почки и молодые листья кленов, аралии, амурской липы, ореха, ясеня. В мае активно посещает морское побережье, где ест ламинарию, взморник, пьет морскую воду. К осени, по мере огрубления травы, возрастает роль древесно-кустарниковых кормов, лесной ветоши, желудей монгольского дуба, грибов. В начале зимы копытит снег, доставая желуди, сухую траву, и постепенно переходит на питание тонкими ветвями дуба, ясеня, липы, кленов. При глубоком снеговом покрове гложет кору аралии, лип, боярышника и других древесных пород, обкусывает хвою кедра, пихты, тиса. В европейской части ареала летом кормится разнотравьем, злаками, осоками, листьями ивы, осины, черемухи; в зимний сезон основу питания составляет заготовленное на подкормку сено.

Полигам. В Приморье гон у диких оленей проходит с конца сентября по конец октября, иногда до середины ноября; у парковых животных наступает позднее и более растянут по срокам. Самка находится в состоянии течки около недели. Самец во время гона расчищает и утаптывает до 7 площадок («точков») диаметром до 3—4 м, ревет, участвует в поединках с другими самцами и собирает гарем из 3—5 самок. Голос заметно слабее, чем у бла-

городного оленя, напоминает резкий свист и заканчивается хриплым ревом. Беременность длится 233—241 день. Самки приносят по одному теленку, двойни очень редки. Молодые рождаются в Уссурийском крае с конца апреля по июнь, чаще всего в середине мая (у парковых оленей отел иногда отмечается в сентябре и декабре). Новорожденные с 7—8 рядами пятен на боках, весят 4.7—6.9 кг. В первые дни после кормления они ложатся и затаиваются, на 8—9-й день начинают ходить за самкой. Период лактации продолжается до октября, изредка до зимы и даже до весны. Телята быстро растут, с месячного возраста употребляют в пищу зеленые корма. К 1—1.5 годам жизни молочные резцы меняются на постоянные, а в возрасте двух лет сменяются и молочные коренные. На 10-м месяце жизни у самцов на голове появляются небольшие бугорки; в апреле вырастают первые простые рожки, которые в августе очищаются от кожи и в мае—июне следующего года сбрасываются. Олененок ходит с матерью до ее очередного отела. Половозрелость наступает у самок к 1.5 годам, у самцов к 2. Продолжительность жизни до 20 лет, но в природе, как правило, не более 11—14 лет.

Взрослые самцы сбрасывают рога в апреле—мае; через 7—10 дней начинается рост новых рогов. Их формирование заканчивается к августу. В конце августа—сентябре рога освобождаются от покрывающей их кожи.

Линька происходит два раза в год. У уссурийских оленей весенняя длится с марта до конца апреля; начинается в области лопаток, на голове и передней части шеи. Осенняя линька проходит менее заметно; зимний остиевой волос отрастает к середине сентября, под ним формируется нежный пух.

Врагами являются леопард, волк, бродячие собаки, реже амурский тигр. На молодых иногда нападает рысь. Трофические конкуренты (благородный олень, косуля) могут иметь значение только в многоснежные зимы.

Дикий пятнистый олень когда-то был ценнейшим охотничье-промысловым животным, дающим лечебные панты, мясо, шкуру. В настоящее время включен в Красную книгу Российской Федерации. Численность дикой популяции в Приморском крае достигает более 8000 голов. Парковые олени — объект промысла, в том числе на Дальнем Востоке.

С прошлого века разводится в условиях полувольного содержания. Особую ценность имеют панты (не окостеневшие рога), из которых получают дорогой лечебный препарат «пантокрин».

Панты ежегодно срезаются, они отрастают на следующий год вновь. Убежавшие из оленеводческих хозяйств и одичавшие олени образовали парковую расу, которая отличается от дикой меньшими размерами, менее мощными рогами у самцов и малой пугливостью по отношению к человеку. Парковый олень разводится на фермах Алтая и других областей России.

Географическая изменчивость и подвиды. На материковой части ареала размеры увеличиваются с юга на север. Островные олени (Япония, Тайвань) заметно мельче, ярче окрашены, с хорошо выраженной в течение круглого года пятнистостью. На Японских островах существуют 2 генетические линии: северная и южная; последняя ближе к материковой.

16 подвидов. В России встречается наиболее крупный уссурийский пятнистый олень (*C. n. hortulorum* Swinhoe, 1864), отличающийся слабо выраженной темной полосой, идущей вдоль спины, и неясной в зимнем мехе пятнистостью окраски.

Основная литература. Присяжнюк В. Е. Морфометрические характеристики аборигенного пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum*) Приморья // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 12. С. 1817—1828; Хахин Г. В., Присяжнюк В. Е. Современное состояние и численность пятнистого оленя в СССР // Экол. особенности охраны живот. мира. М., 1985. С. 14—23; Шереметьев И. С., Салькина Г. П., Богачев А. С. Изменчивость краниометрических параметров уссурийского пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum*, Artiodactyla, Cervidae) Приморья // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 12. С. 1499—1507; Feldhamer G. A. *Cervus nippon* // Mammal. Spec. 1980. N 128. P. 1—7; Nabata D., Kaji K., Nagata J., Masuda R. Genetic structure changes of expanding sika deer (*Cervus nippon*) populations in central and western Hokkaido, revealed by mitochondrial DNA analysis // Mammal Study. 2007. Vol. 32. P. 17—22; Nagata J., Masuda R., Tamate H. et al. Two genetically distinct lineages of the sika deer, *Cervus nippon*, in Japanese Island: Comparison of mitochondrial D-loop region sequences // Mol. Phylogen. Evol. 1999. Vol. 13, N 3. P. 511—519.

2. Благородный олень — *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 (рис. 57).

Размеры крупные; длина тела у самцов 212—255, у самок 173—227 см; высота в холке у самцов 137—168, у самок 120—142 см. Длина ушной раковины 17—24 см, хвоста 10—18 см. Масса самцов 117—416, самок 100—182 кг. Олени с островов Средиземного моря (Корсика, Сардиния) значительно мельче: вы-



Рис. 57. Благородный олень (*Cervus elaphus*).

сота в холке около 87 см, вес около 80 кг. Телосложение стройное, крестец расположен приблизительно на одном уровне с холкой. Голое пространство между ноздрями большое. Хвост короче ушной раковины.

Рога поставлены под небольшим углом к верхней плоскости черепа и имеют у взрослых самцов, как правило, не менее 5 отростков. Надглазничных отростков 2, они не длиннее остальных и отходят от главного ствола обычно у его основания. Отростки в верхней трети могут образовывать крону, когда конечные отростки чашевидно расходятся в стороны.

Волосы на шее в зимний период удлинены и образуют сверху подобие небольшой гривы, снизу подвеса. У самцов в области наружного отверстия препуция растут длинные волосы, но они не имеют формы пучка, как у лани.

Окраска взрослых животных однотонная, изредка слабопятнистая, но пятна в этом случае не заходят на лопатки и шею. Летом преобладают более светлые и яркие тона, от рыжеватого и серовато-бурого до ярко-рыжего, зимой — сероватые или песчаносерые. Голова несколько светлее туловища. Края губ, подбородок и кольца вокруг глаз беловатые. По бокам нижней губы у углов

рта имеются темные пятна (в противоположность лани и пятнистому оленю). Нижняя сторона шеи, брюхо и конечности у одних рас темнее туловища, у других светлее. Темная полоса, идущая от шеи вдоль спины, узкая, иногда выражена слабо. Околохвостовое «зеркало» большое, заходит выше корня хвоста, цвет его варьирует от белого до буровато-рыжего. Зимой размеры «зеркала» несколько меньше, границы его размыты. Хвост окрашен в тон «зеркала» или несколько темнее.

Наибольшая длина черепа 330—490 мм. Передняя часть морды относительно широкая, нёбные кили обычно не сближены (рис. 58). Мозговой отдел более узкий, чем у пятнистого оленя, и слуховая ширина менее чем в 2 раза превышает ширину черепа в клыках. Подъязычные отверстия чаще всего крупные; ряд верхних щечных зубов несколько удлинён. Слуховые пузыри сравнительно небольшие, не вздутые, с гребнистой поверхностью; при горизонтальном положении черепа они не выступают ниже уровня основной затылочной кости. На нижней челюсти боковые подбородочные отверстия, если имеются, то расположены, как правило, перед передним краем ряда нижних коренных.

В кариотипе: $2n = 68$, $NFa = 68$.

Предковым видом считается *C. acoronatus* Beninde из среднего плейстоцена Европы (Мосбах, Мауер, Зюссенборн), от которого могут быть выведены как не обладающие кроной американские вапити (группа «canadensis»), так и европейские олени с рогами, образующими настоящую крону (группа «elaphus»). В позднем плейстоцене проник в Северную Африку. На территории европейской части бывшего СССР ископаемые остатки редки, более обычны на палеолитических стоянках Крыма, Кавказа, Средней Азии, Алтая и юга Приморского края. Найдены они на севере Якутии (дельта р. Лена, низовья р. Колыма), далеко за пределами современного ареала.

Распространение. Вся Западная Европа, включая южную часть Скандинавского п-ова, Британские острова, Корсику и Сардинию; Восточная Европа к югу от Петербурга и Москвы, Северная Африка (Марокко, Алжир, Тунис), Малая Азия, Кавказ, Средняя и Центральная Азия (кроме пустынных областей), Восточный Китай, Гималаи. Умеренная зона Северной Америки от Бол. Невольничьего и Верхнего озер на севере до штатов Калифорния, Техас и Джорджия на юге. В пределах очерченной территории во многих местах исчез; в Восточной Европе и Северной Америке от некогда сплошного ареала сохранились лишь отдель-

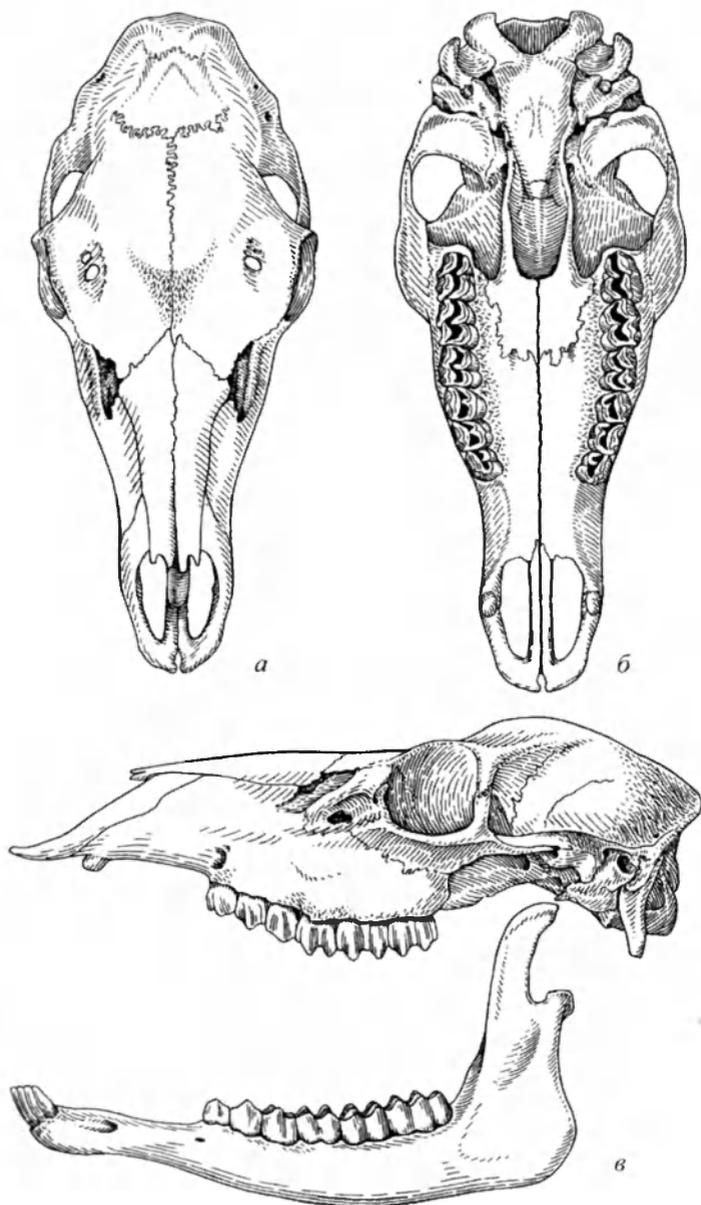


Рис. 58. Череп благородного оленя (*Cervus elaphus*).

а — сверху, б — снизу, в — сбоку.

ные очаги обитания. Завезен в Южную Америку (Аргентина, Чили), Австралию и Новую Зеландию.

В европейской части бывшего СССР встречается в Эстонии (включая о-в Сааремаа), Латвии, Литве, Белоруссии, на западе Ленинградской обл. (Кингисеппский р-н, Курголовский п-ов). Выпускался в заповедные и охотничьи угодья средней полосы России, очерчиваемые на севере приблизительно линией, идущей от верхнего течения р. Зап. Двина через север Московской обл. к устью Оки и далее по левому берегу Волги на Самару. На юге доходит до Курска, Северского Донца, Нижнего Дона, Волгограда и Оренбургской обл. Населяет бассейн Днестра (включая Кодры), западную часть Украины (главным образом леса Карпат), плавни нижнего течения Днепра, заповедник Аскания-Нова, о-в Бирючий и Обиточную косу в Азовском море. Очаг обитания сохранился в горной части Крыма. Встречается на Большом Кавказе, в низовьях Терека и Сулака и в некоторых районах Закавказья, преимущественно в западной Грузии (Тейгельский заповедник).

Неоднократно завозился в разные районы Европейской России (в Ленинградскую, Московскую, Орловскую и Владимирскую области из Воронежского заповедника, в Башкирию и Калужскую обл. с Алтая, в Ставропольский край из Кавказского заповедника и т. д.) и Украины (на о-в Бирючий и Обиточную косу с Алтая).

В Средней Азии живет в тугаях бассейна р. Амударья — в низовьях р. Вахш, по р. Пяндж, в Термезском р-не (Арал-Пайгамбар), в среднем и нижнем течении Амударьи (Кызылкумский и Амударьинский заповедники, Бадай-тугай). В горных областях Средней Азии и Казахстана встречается на Тянь-Шане (хребты Терской-Алатау, Кунгей-Алатау и Заилийский Алатау), хребтах Кетмень, Джунгарский Алатау, Тарбагатай и Саур. Бухарский олень завезен на южный склон Гиссарского хребта (заповедник Рамит), в Зеравшанский заповедник и в Прибалхашье (Карачингильское охотхозяйство).

Населяет всю южную часть Сибири. Северная граница его ареала идет здесь от оз. Маркаколь, огибает Алтай (через Горно-Алтайск и среднее течение р. Лебедь), затем отклоняется к северу, захватывает Салаирский кряж и Кузнецкий Алатау и выходит к устью р. Абакан. Далее следует по правому берегу Енисея до впадения в него Ангары, идет вдоль последней, по р. Чуна и через пос. Выдрино и Усть-Вихорево направляется по правобе-

режью Ангары к истокам Лены у пос. Качуга. Отсюда граница поворачивает на север и по Байкальскому хребту и р. Чая вновь выходит к Лене и тянется по ее левому берегу до р. Нюя. Населяет долины рек Чара, Токко и Олекма, встречается в верховьях рек Буотома, Амга и Алдан. Далее к востоку граница ареала идет по южному склону Станового хребта, захватывая верховья рек Уда, Буряя и Амгунь. Пересекает Амур у устья р. Горин и отклоняется к югу вдоль главного водораздела Сихотэ-Алиня, пересекает его у истоков рек Самарга и Анжуй, вновь поднимается к северу и достигает берега Японского моря у р. Коппи. Отсутствует в степных районах Тувы, Забайкалья, на низменностях среднего Амура, Уссури и Приханкайской. Завезен на Сахалин.

Образ жизни и значение для человека. Обладает высокой экологической пластичностью и населяет разнообразные биотопы лесной, лесостепной и даже пустынной зон, однако тяготеет к лесным и горнолесным областям. Сплошных таежных массивов, безлесных пространств, крутых скалистых мест и осыпей избегает. В европейской части бывшего СССР предпочитает разреженные широколиственные леса: буковые в Карпатах, дубовые в горном Крыму и Воронежском заповеднике. На Кавказе встречается от камышовых зарослей приморской части рек до зоны альпийских лугов, в горах держится преимущественно у верхней границы лесного пояса. В Средней Азии населяет непроходимые тугаи в долинах рек Амударья и Пяндж, изредка выходит в пустыню, где придерживается зарослей саксаула и тамариска. На Тянь-Шане живет в мозаичных еловых лесах, в Сибири тяготеет к лесным массивам с обширными лесными гарями и полянами, заросшими высокой травой и кустарником, на Сихотэ-Алине — к лиственным дебрям, вырубкам, гарям, речным долинам, кедрово-широколиственным лесам. В горах летом поднимается до высоты 2500—3000 м над ур. м., в снежный период спускается в среднегорье.

Летом в жаркую погоду кормится ранним утром и вечером, в пасмурную погоду и при мелком дожде в любое время суток. Зимой пасется в темноте, реже днем, в сильные морозы и снегопады прячется в зарослях. Часы кормления чередуются с часами отдыха, когда животные отдыхают и скрываются в чаще. Живет небольшими стадами от 3 до 10 особей. Они состоят в основном из самок с молодыми или самцов, но в зимнее время, особенно при много-снежье, стада бывают смешанными. Старые самцы предпочитают держаться обособленно.

Привязан к своим участкам обитания, площадь которых зависит от кормовой емкости угодий и плотности популяции. В Воронежском заповеднике небольшое стадо держится летом на участке в 300—400 га, который к зиме сокращается до 150—200 га и менее. В Приморье в течение всего года живет на площади 2—3 тыс. га, состоящей из ряда сезонных стадий. Защита территории выражена слабо. Суточный ход обычно не превышает 1—5 км.

Совершает сезонные кочевки или живет оседло. Сезонные кочевки хорошо выражены в горах: проведя весну и лето на субальпийских лугах, осенью звери начинают спускаться в лесной пояс среднегорья, а в суровые зимы и ниже. Особенно далеко перемещается в Сибири, где звери пересекают иногда несколько хребтов и проходят более 100 км, скапливаясь на участках с небольшой глубиной снега. Лежки устраивает в зарослях, реже на открытых местах, зимой в горах чаще всего на солнечных склонах. В низинах Средней Азии ложится обычно у воды, а иногда и прямо в воду.

Передвигается крупным шагом, при испуге переходит на галоп, совершая прыжки до 6—8 м длиной. В снегу вязнет и при глубине снежного покрова в 60—70 см двигается с трудом. Отлично плавает, преодолевая широкие реки. Осторожный, пугливый зверь. Численность значительно уменьшается после суровых зим с глубоким и плотным снеговым покровом, при обилии волков, преследовании человеком.

Употребляет в пищу разнообразные растительные корма, главным образом травянистые, а также листья, ветви и кору кустарников и деревьев. В летнее время в питании преобладают разнотравье (сложноцветные, бобовые, зонтичные), злаковые, листва и молодые побеги лиственных пород. У травянистых растений в первую очередь используются наиболее сочные части, цветки, верхушки стеблей. Осенью охотно поедает желуди, «орешки» бука и кедра, лишайники, грибы, ягоды, фрукты — алычу, груши, яблоки. Зимой возрастает роль древесно-кустарниковых кормов: ветви и кора ивы, осины, ясеня, клена, дуба, бука, ест ветошь и сено в стогах. В Восточной Сибири и в Приморском крае летом часто поедает вахту, зимой — растительную ветошь, хвощ зимующий, различные ивы, чозению, иногда хвою и побеги сосны; для добычи сухой травы копытит снег глубиной до 25—30 см. В Средней Азии ест молодые побеги тростника, полынь, чаир, пустьнную осоку, сочные корневища, а также кору и листья топо-

лей, ветки тамариска, плоды джиды. Потребляет в сутки около 12—15 кг сырой пищи, в Сибири — до 30—40 кг. Регулярно посещает солонцы, особенно в первой половине лета и во время гона; пьет морскую воду.

Полигам. Гон происходит с конца августа до середины октября и даже до ноября. Сопровождается громким ревом самцов, особенно хрипло и низко звучащим у бухарского оленя и изюбря. В начале гона ревет преимущественно ночью и на зорях, в разгар гона — почти круглосуточно. У европейских оленей брачные крики состоят из серии звуков, у азиатских — из одиночных звуков или коротких серий. Массовый рев приходится на конец сентября—начало октября, у бухарского оленя на октябрь. Самцы метят свои участки задирами коры и «точками» (участками голой, уплотненной копытами земли, обрызганной мочой), участвуют в турнирных поединках, которые нередко носят ожесточенный характер. В гарем входят 3—8 самок; при высокой плотности населения могут образовываться стада из нескольких гаремов с 2—3 самцами. Спаривание происходит главным образом в октябре. Беременность длится 236—258 дней. Молодые рождаются в конце апреля—начале июня, в Сибири — в конце мая—начале июля. Самка приносит по 1 теленку, двойни очень редки. Новорожденные обладают яркой окраской, с 5—6 рядами светлых пятен на боках и весят 8—11 кг. В первое время затаиваются в траве, но через 2 нед уже могут следовать за матерью. Период лактации продолжается, как правило, до гона, иногда дольше. К концу первого месяца жизни начинают поедать траву. Детеныши рождаются со всеми молочными зубами. В возрасте 1.5 года сменяются все зубы, кроме P2—3 и M3. Последний зуб прорезается к 2 годам, а вся смена заканчивается к 2.5 года. У бычков в 11—12 месяцев появляются на лобных костях бугорки, и ко второй осени вырастают спицевидные рожки («шилья»), которые сбрасываются в апреле. Молодые держатся с матерью до 1.5—2.5 лет. Половой зрелости достигают в 17—19 месяцев, но самцы редко участвуют в размножении раньше 4—5 лет. Продолжительность жизни в неволе до 20, в редких случаях до 25—27 лет; в природе обычно не более 12—15 лет.

Взрослые самцы сбрасывают рога в марте—начале апреля, самцы бухарского оленя — в апреле. Уже через несколько дней начинается рост новых, которые окостеневают к концу июля. В августе рога очищаются от кожи. Перед гоним самцы «полируют» их концы о деревьях или о землю.

Линька 2 раза в году. Весенняя начинается в конце марта и продолжается в северных районах до июня. Сначала линяют конечности и голова, затем брюхо, бока и, наконец, спина, круп, шея и околохвостовое «зеркало». Осенняя линька идет в обратной последовательности. Зимний волос появляется в июле—августе; окончательно зимний наряд формируется к началу ноября.

Основной враг — волк, особенно в зимний период. Опасен бурый медведь, в Приморье тигр. На молодых могут нападать бродячие собаки, рысь, россомаха и даже харза. От преследования спасается бегством, переплывает реки или забирается на «отстой». Конкурентами в питании могут быть пятнистый олень, косуля, в южной части таежной зоны отчасти лось.

Важный промысловый вид. Используют мясо и шкуру. Ценным охотничьим трофеем являются рога. В Сибири и на Дальнем Востоке добывается из-за пантов, которые, однако, не так высоко ценятся, как у пятнистого оленя. Ради пантов животных разводят в пантовых оленеводческих хозяйствах (например, на Алтае). В европейской части бывшего СССР не только охраняется в заповедниках и заказниках, но и эксплуатируется в охотничьих хозяйствах. Бухарский олень был включен в Красную книгу СССР.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость значительна и имеет сложный характер. Размеры животных колеблются от мелких на островах Средиземного моря до очень крупных в Сибири и Северной Америке. Окраска варьирует от очень яркой (Западная Европа) до темной, контрастирующей с более светлыми тонами верхней части тела (Северная Америка). Она может быть пятнистой даже у взрослых особей (Корсика, Северная Африка). Существенно по регионам меняется также строение рогов.

Подвидовая систематика сложна. Молекулярно-генетические работы показывают наличие 2 линий: европейской (*C. elaphus* L.) и азиатско-американской (*C. canadensis* Erxleben, 1777), причем последняя более сходна с *C. nippon*, чем с *C. elaphus*.

Принимают от 18 до 27 подвидов, которые по морфологическим признакам распределяются в 3 группы. В России и сопредельных странах 5 подвидов.

Группа «*elaphus*». Размеры от мелких (у островных рас) до средних и крупных. Хвост относительно длинный, почти равен по длине ушной раковине. Рога крупные, часто образуют в верхней трети крону. Верхний клык у самцов не увеличен. Относится к европейской генетической линии.

1. *C. e. elaphus* Linnaeus, 1758 — европейский благородный олень.

Размеры средние, высота в холке самцов 120—142 см; кондилобазальная длина черепа у самцов 375—410 мм. Окраска в летнем меху яркая, рыже-бурая или серовато-рыжая. Рога с большим числом отростков и обычно с кроной. Распространение: европейская часть бывшего СССР, включая горы Крыма. Иногда в самостоятельный подвид выделяют крымского оленя (*C. e. brauneri* Charlemagne, 1920), который отличается более желтоватой летней окраской и более простыми рогами (общее число отростков обычно не более 6), часто с одним надглазничным отростком. Он, скорее всего, представляет измельчавшего потомка животных, завезенных в начале XX в. с Северного Кавказа.

2. *C. e. maral* Gray, 1850 — кавказский благородный олень.

Размеры крупные, высота в холке самцов 135—155 см; кондилобазальная длина черепа у самцов 433—460 мм. В окраске преобладают желтые и серые тона. Рога имеют в среднем несколько меньше отростков, чем у европейского подвида, иногда без кроны. Распространение: Кавказ, в прошлом заходил в Копетдаг; северные области Ирана. По молекулярно-генетическим данным очень близок к номинативному подвиду.

Группа «*wallichii*». Размеры небольшие. Хвост относительно короткий, заметно короче ушной раковины. Рога средней величины, крона образуется крайне редко. По генетическим показателям группа парафелитична; подвид *C. e. bactrianus* принадлежит к европейской линии.

3. *C. e. bactrianus* Lydekker, 1900 — бухарский олень, или хангул.

Размеры средние, высота в холке самцов 115—130 см; кондилобазальная длина черепа у самцов 358—387 мм. Окраска светлая, песчано-серая. Рога обычно с 5 отростками, причем два верхних образуют вилку, поставленную к основному стволу под большим углом. Распространение: бассейн р. Амударья.

Группа «*canadensis*». Размеры крупные и очень крупные. Хвост относительно короткий, значительно короче ушной раковины. Рога большие, конечные отростки не образуют кроны. Верхний клык у самцов увеличен. Относится к азиатско-американской генетической линии.

4. *C. e. sibiricus* Severtzov, 1873 — марал.

Размеры очень крупные, высота в холке самцов 145—170 см; кондилобазальная длина черепа у самцов 411—444 мм. Окрас-

ка летом буровато-коричневая; цвет околохвостового «зеркала» от тусклого рыжего до соломенно-желтого, хорошо контрастирует с окраской крупа. Рога большие, обычно с 6—7 отростками; четвертый отросток длиннее третьего (среднего). Распространение: горы Средней Азии и южной части Сибири на восток до оз. Байкал.

5. *C. e. xanthopygus* Milne-Edwards, 1867 — изюбрь.

Несколько мельче марала, высота в холке самцов 140—168 см; кондилобазальная длина черепа у самцов 404—456 мм. Окраска летом яркая, красновато-рыжая; цвет околохвостового «зеркала» рыжеватых оттенков, слабо отличается от основной окраски. Рога несколько меньше, обычно с 5—6 отростками; четвертый отросток короче третьего. Распространение: Сибирь к востоку от Байкала, Приморье.

Основная литература. Белолобский И. Н., Боескоров Г. Г. Плейстоценовые и современные *Cervus elaphus* L. Якутии // Отечественная геол. 1997. № 2. С. 31—36; Боескоров Г. Г. К систематическому положению и истории благородных оленей Якутии // Редкие виды млекопит. России и сопредел. территорий. М., 1999. С. 40—55; Гордиюк Н. М. Морфологические особенности южноуральского марала // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. № 6. С. 12—20; Гордиюк Н. М. Зимняя экология марала (*Cervus elaphus sibiricus*) на Южном Урале // Зоол. журн. 1985. Т. 64, № 1. С. 98—106; Козлов П. Г. Морфометрическая характеристика благородного оленя Беловежской пуши // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, № 6. С. 21—30; Кузнецова М. В., Волох А. М., Домнич В. И., Тышкевич В. Е., Данилкин А. А. Молекулярно-генетическое исследование благородного оленя, *Cervus elaphus* (Cervidae), Восточной Европы // Вестн. зоологии. 2007. Т. 41, № 6. С. 505—509; Межлумян С. К., Гукасян Р. Х. Динамика ареала и эколого-морфологические особенности кавказского благородного оленя // Зоол. сб. (Ереван). 1986. № 20. С. 99—127; Смирнов М. Н. Благородный олень (*Cervus elaphus* L.) в бассейне Байкала // Охот.-промысл. ресурсы Сибири. Новосибирск, 1986. С. 63—76; Соломатин А. О. Гон у европейского благородного оленя // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, № 1. С. 24—31; Степанов В. В. Суточная активность и питание *Cervus elaphus* (Artiodactyla, Cervidae) в условиях Якутии // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 6. С. 724—730; Степанов В. В. Расширение северо-восточной границы ареала благородного оленя (*Cervus elaphus*) в Якутии // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 12. С. 1495—1498; Федосенко А. К. Марал: Экология, поведение, хозяйственное значение. Алма-Ата, 1980. 199 с.; Шостак С. В. Формирование зубной системы у европейского благородного оленя // Заповедники Белоруссии. Минск, 1980. № 4. С. 139—146; Kuwayama R., Ozawa T. Phylogenetic relationships

among European red deer, wapiti, and sika deer inferred from mitochondrial DNA sequences // *Mol. Phylogen. Evol.* 2000. Vol. 15, N 1. P. 115—123; Ludt Ch. J., Schroeder W., Rottmann O., Kuehn R. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) // *Mol. Phylogen. Evol.* 2004. Vol. 31, N 3. P. 1064—1083; Mahmut H., Masuda R., Onuma M. et al. Molecular phylogeography of the red deer (*Cervus elaphus*) populations in Xinjiang of China: Comparison with other Asian, European, and North American populations // *Zool. Sci.* 2002. Vol. 19. P. 485—495; Polziehn R. O., Strobeck C. A phylogenetic comparison of red deer and wapiti using mitochondrial DNA // *Mol. Phylogen. Evol.* 2002. Vol. 22, N 3. P. 342—356.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ*

- Антилопы карликовые** 31
- Бабирусса** 40, 43
Бактриан 58
Бегемот 28
Бегемотовые 28, 29
Бородавочники 39, 40
Быки 32
- Вапити** 149
Верблюд двугорбый 54—59
— дикий двугорбый 58
— одногорбый 58
Верблюдовые 28, 29, 31, 36, 37, 53
Верблюды 32
- Даманы** 35
Джигетай 26
Дикдики 28
Дромадер 58
- Жвачные** 29, 35, 41, 57, 58, 59
Жираф 28
- Зебры** 9
Зубр 55, 57
- Изюбрь** 157
- Кабан** 15, 18, 19, 36, 42, 45, 47, 49
Кабан европейский 51
— забайкальский 52
— среднеазиатский 52
— уссурийский 52
Кабарга алтайская 74
— сахалинская 74
— сибирская 37, 38, 61—65, 67, 69, 69, 77, 80, 81
— уссурийская 74
Кабарги 68
Кабарговые 28, 36, 38, 60, 68, 75
Кианг 18
Китообразные 12, 35
Кондилартры 11, 34
Копытные 35
Косули 84, 88
Косуля европейская 30, 31, 63, 64, 77, 81, 91, 92, 93, 94, 94—96, 100
— закавказская 100
— сибирская 61, 65—67, 70, 78, 80, 91, 92, 93, 101, 103
— тьянь-шаньская 103
Кулан 14, 15, 16—19, 20, 21—23
— казахстанский 26
— монгольский 26
— туркменский 18, 27
- Лани** 85, 88, 129
Лань 61, 86, 87, 88, 131, 134, 134
Лань европейская 136
— иранская 130, 136

* Полу жирным шрифтом выделены названия родов и страницы, на которых помещен очерк, посвященный данному таксону, курсивом — страницы с относящимися к нему рисунками.

- Лоси** 84, **104**, 108
Лось аляскинский 118
— американский 108, **114**, 115
— европейский 58, 59, 61, 63, 64, 77, 80, 81, **108**, 109, 113
— кавказский 113
— колымский 117
— уссурийский 84, 118
— якутский 117
Лошади 10, 15, 17
Лошадиные 9—11, **12**, 29
Лошадь домашняя 20
— Пржевальского 18
- Марал** 156
Мозологногие 35, **53**
- Нежвачные** 35, **38**
Непарнокопытные 9
Непарнопалые 9, 11, 34, 35
Носороги белые 9
Носороговые 9, 10
- Оленевые** 28, 29, 37, 68, **75**, 82
Олени 29, 32, 85, **137**, 140, 149
Олени водяные 75
— **северные** 75, 83, 85, **118**
Олень белохвостый 82
— благородный 14, 34, 61—64, 77, 80, 81, 86, 87, 140, **147**, 148, 150
— — европейский 155
— — кавказский 156
— — крымский 156
— бухарский 156
- пятнистый 86, 140, **141**, 141, 142, 144
— — уссурийский 147
— северный 61, 63, 64, 77, 80, 81, 86, 120, **123**, 123, 126
— — европейский 129
— — новоземельский 128
— — охотский 129
— — сибирский 129
— — шпигбергенский 122
Оленьи 38
Оленьковые 29, 61, 68
Онагр 18
- Палеотерии** 14
Парнокопытные 28
Парнопалые 12, **28**, 33, 36
Пекариевые 43
Полорогие 28, 37, 38, 68, 75, 79
- Свиньи** 32, **43**
Свинья домашняя 43, 51
— карликовая 45
Свиньи 28, 29, 33, 36, 37, **39**
Сирены 35
- Тапир чепрачный** 9
Тапировые 9, 10
Тапиры 9
Тарпан 18, 23
Трубказубы 35
- Хангул** 156
Хоботные 35

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ*

- acoronatus, Cervus 149
Aeyucamelus 53
 Afrotheria 35
 Agriochoeridae 53
 Alceini 82
Alces 82, 84, 86, **104**, 108
 alces, Alces 58, 59, 61, 63, 64, 77, 80, 81, **108**, 109, 113
 americanus, Alces 108, **114**, 115
 amphibius, Hippopotamus 28
Amphitragulus 82
 angustirostris, Rangifer 129
 Antilocapridae 60
 Arctocyonidae 33
 Arctostylopida 35
 armenius, Capreolus 100
 Artiodactyla 12, **28**, 36
 attila, Sus 52
Axis 139
- Babyrousa** 39, 40, 43
 babyrussa, Babyrousa 40
 Babyrousini 43
 bactrianus, Camelus 58
 — Cervus 156
 bedfordi, Capreolus 103
 bedfordiae, Alces 118
 Blastomerycinae 68
 bonasus, Bison 55, 57
Bos 32
 Bovidae 28, 37, 38, 60, 68, 75, 79
 brauneri, Cervus 156
- Bunodontia 35
 buturlini, Alces 117
- caballus, Equus 20
 Camelidae 28, 36, 37, **53**
 cameloides, Alces 118
 camelopardalis, Giraffa 28
Camelus 32, 58
 «canadensis», группа 149, 156
 canadensis, Cervus 155
 Capreolinae 82, 107
 Capreolini 82
Capreolus 82, 84, **88**, 92
 capreolus, Capreolus 30, 31, 63, 64, 77, 80, 81, 91, 92, 93, **94**, 95, 96, 100
 caucasicus, Alces 113
 Ceratomorpha 12
Ceratotherium 9
Cervalces 107
 Cervidae 28, 37, 38, 60, 68, **75**, 83, 107
 Cervinae 82
 Cervini 82
 Cervoidea 82
Cervus 32, 82, 85, 88, 133, **137**, 139, 140, 148
 Cetacea 12, 35, 39
 Cetungulata 12
Chriacus 33
 clactonia, Dama 133
 Condylarthra 11, 35
 continentalis, Sus 52

* Полужирным шрифтом выделены названия родов и страницы, на которых помещен очерк, посвященный данному таксону, курсивом — страницы с относящимися к нему рисунками.

- Dama** 82, 88, **129**, 138, 139
 dama, *Dama* 61, 86, 87, 88, 131, **134**,
 134, 136
Desmostylia 35
Diacodexis 35
Dinocerata 35
Dinohippus 18
Dremotheriinae 68
Dremotherium 68
dromedarius, *Camelus* 58
- Elaphodus* 75, 76
 «elaphus», группа 149, 155
elaphus, *Cervus* 14, 34, 61—64, 77,
 80, 81, 86, 87, 132, 133, 140, 141,
 147, 150, 155
Eparctocyona 12, 33, 35, 53
Equidae 9, **12**
Equus 11, 15, **17**
- fennicus*, *Rangifer* 129
ferus, *Camelus* 54—59
ferus, *Equus* 18, 23
finschi, *Equus* 26
- gigas*, *Alces* 118
Giraffidae 60, 82
grandaevus, *Moschus* 68
- «hemionus», группа 18
hemionus, *Equus* 14—16, 18, 19, **20**,
 21—23, 26
Hippomorpha 1, 39
Hippopotamidae 28, 38, 39
Hippopotamoidea 38
Hoplitomerycidae 82
hortulorum, *Cervus* 147
Hydropotes 75—77, 79, 82
Hydropotinae 82
Hylochoerus 43
Hyracoidea 35
Hyracotherium 14
- indicus*, *Tapirus* 9
Indricotherium 11
- kiang*, *Equus* 18
Kubanochoerinae 38
kulan, *Equus* 27
- Lagomeryx* 82
Laurasiatheria 35
Libralces 107
livenzovensis, *Equus* 18
- Madoqua** 28
maral, *Cervus* 156
Mazama 75
mesopotamica, *Dama* 136
minor, *Sus* 45
Moschidae 28, 36, 38, 59, **60**, 75, 82
moschiferus, *Moschus* 37, 38, 61—
 67, **69**, 69, 70, 74, 77, 80, 81
Moschinae 68
Moschus 68
- Neotragus* 31
nigripes, *Sus* 52
nippon, *Cervus* 86, 140, **141**, 141,
 142, 155
- Odocoileini* 82, 122
onager, *Equus* 18
Oreodontidae 53
- Palaeochoerus** 43
Palaeomerycidae 82
Palaeotheriidae 14
Paracamelus 58
parvipes, *Moschus* 74
Pavlodaria 122
pearsoni, *Rangifer* 128
Pecora 60

- Perissodactyla 9, 35
pfizenmayeri, Alces 84, 117
Phacochoerini 43
Phacochoerus 39, 40, 43
Phenacodontidae 11
phylarchus, Rangifer 129
platyrhynchus, Rangifer 123
Porcula 44, 45
Potamochoerini 43
Potamochoerus 43, 45
Proboscidea 35
Procapreolus 91
Procreodi 33, 35
Protoceratidae 53
przewalskii, Equus 20
Przevalskium 139
Pudu 75
pygargus, Capreolus 65, 67, 78, 91,
92, 93, 94, 101, 103
- raddeanus, Sus 52
Rangifer 75, 82, 83, 85, 118
Rhinocerotidae 9
Rucervus 139
Ruminantia 35, 53, 59
Rusa 139
- sachalinensis, Moschus 74
salvanus, Sus 45
sanmeniensis, Equus 21
«scrofa», группа 51
scrofa, Sus 15, 18, 19, 36, 37, 42, 45,
47, 49, 51
Selenodontia 35
sibiricus, Capreolus 61
— — Cervus 156
— — Rangifer 129
— — Sus 52
- Sika 143
simplicidens, Equus 17
Sirenia 35
strozzi, Sus 46
suessenbornensis, Capreolus 91
Suidae 28, 31, 36, 37, 39
Suiformes 35, 38, 53
Suini 43
Sus 32, 43, 44
- Tapiridae 9
Tapirus 9
tarandus, Rangifer 61, 63, 64, 77, 80,
81, 83, 85, 86, 120, 123, 123, 126,
129
taimyrensis, Rangifer 129
Tayassuidae 38, 39, 43
tianschanicus, Capreolus 103
Tragulidae 29, 59—63, 68
Tragulina 60
Tubulidentata 35
turowi, Moschus 74
Tylopoda 35, 53
- Ungulata 11, 35
«ussuricus», группа 52
ussuricus, Sus 52
- valentinae, Rangifer 129
virginianus, Odocoileus 82
- «wallichii», группа 156
Whippomorpha 39
- xanthopygus, Cervus 157

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Предисловие	5
Систематический указатель видов непарнопалых и парнопалых фауны России и сопредельных территорий	7
Отряд Непарнопалые — Perissodactyla	9
Сем. Лошадиные — Equidae	12
Отряд Парнопалые — Artiodactyla	28
Подотряд Нежвачные — Suiformes	38
Сем. Свиные — Suidae	39
Подотряд Мозолоногие — Tylopoda	53
Сем. Верблюдовые — Camelidae	53
Подотряд Жвачные — Ruminantia	59
Сем. Кабарговые — Moschidae	60
Сем. Оленевые — Cervidae	75
Алфавитный указатель русских названий	159
Алфавитный указатель латинских названий	161

Научное издание

**Барышников Геннадий Федорович,
Тихонов Алексей Николаевич**

**МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ФАУНЫ РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

**КОПЫТНЫЕ. ЧАСТЬ 1. НЕПАРНОПАЛЫЕ, ПАРНОПАЛЫЕ
(СВИНЫЕ, КАБАРГОВЫЕ, ОЛЕНЕВЫЕ)**

*Утверждено к печати
Зоологическим институтом РАН*

Редактор издательства *И. Л. Песенко*
Художник *Е. В. Кудина*
Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректор *А. С. Лобанова*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г.
Сдано в набор 31.10.08. Подписано к печати 19.02.09.
Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.5. Уч.-изд. л. 9.5.
Тираж 450 экз. Тип. зак. № 3705. С 26

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
E-mail: main@nauka.nw.ru
Internet: www.naukaspb.spb.ru

Первая Академическая типография «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

ISBN 978-5-02-026347-5



9 785020 263475

