

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ

ВЫПУСК 197

ОРНИТОЛОГИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1958

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М. В. ЛОМОНОСОВА

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ

ВЫПУСК 197

ОРНИТОЛОГИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1958

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета*

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Г. П. Дементьев (ответственный редактор), **Н. А. Гладков,**
Н. Н. Карташев, В. Ф. Ларионов, С. М. Успенский

ОТ РЕДАКЦИИ

Орнитологические исследования в нашей стране имеют давние традиции, но особенно успешно развивалась и развивается орнитология в советскую эпоху.

Характерно, что орнитологические исследования носят весьма разно-сторонний характер: птицы служат, так сказать, моделью для решения общебиологических проблем. Такой подход и сделал орнитологию — и у нас, и за рубежом — передовой отраслью зоологической науки.

Содержание предлагаемого вниманию читателей сборника показывает справедливость приведенного выше суждения. В нем содержатся работы по орнитогеографии (исторической и экологической), экологии в ее разнообразных аспектах, физиологии (поведение, рост и развитие), морфологии (сравнительной и функциональной), систематике.

В сборнике принял участие ряд авторов, работающих в разных местах Советского Союза. Большинство из них связано с Московским университетом, будучи его сотрудниками или воспитанниками. Редакция сожалеет, что ограниченный объем сборника не позволил поместить весь поступивший для него материал.

Изданию этого сборника в значительной мере способствовало то обстоятельство, что в Московском университете организована орнитологическая лаборатория, которая и взяла на себя работу по подготовке сборника к печати. Можно надеяться, что за этим первым сборником последуют и другие, а впоследствии сборники превратятся в орнитологический журнал. В издании последнего имеется, конечно, самая настоятельная необходимость, что неоднократно отмечалось на совещаниях и конференциях орнитологов (еще в 1951 г. в Риге; в 1956 г. в Ленинграде; в 1957 г. в Вильнюсе и т. д.).

Г. П. ДЕМЕНТЬЕВ

К ВОПРОСУ ОБ ИСТОРИИ ФАУНЫ ПТИЦ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

Вопросы истории фауны — область биогеографии, в которой особенно значителен вклад ученых нашей страны — представляют, конечно, большой интерес и для выяснения палеогеографических и палеонтологических проблем и вопросов эволюции. В задачи данной работы не входит стремление создать новую схему развития авифауны СССР в прошедшие времена. По этому вопросу имеется большая литература. Однако желательно теперь — в свете накопившихся новых сведений — дать критический обзор того фактического материала, на основе которого мы можем и должны реконструировать прошлое нашей фауны. Для решения общих палеогеографических, палеозоологических и биологических проблем следует исходить из «специфического» материала. В частности, результат изучения истории авифауны не должен сводиться, как это нередко, даже обычно, делалось, к простому «приложению» некоторых материалов по распространению птиц в прошлом и настоящем к определенным палеогеографическим концепциям. При таком подходе исследование идет в сущности по порочному кругу. И изучение распространения той или иной группы животных в прошлом и настоящем только тогда будет полезным для решения общих, более широких проблем, когда оно будет основываться — как в обосновании, так и в выводах — на «своем», специфическом материале распространения и эволюции данной группы. Сопоставление же всех результатов изучения отдельных групп и может в конце концов способствовать выяснению общей палеогеографической картины.

Таким образом, мы рассматриваем изучение истории авифауны как частную, но самостоятельную задачу, решение которой надо искать в специфическом, в первую очередь палеорнитологическом и орнитогеографическом, материале. При этом надо учитывать, что результаты изучения авифауны и ее истории могут и не совпадать с результатами изучения других групп животных. Для примера приведем фауну пустынь Палеарктики, в частности Средней Азии. Распространение птиц показывает на большую общность и в современном состоянии и в генезисе фауны пустынного пояса Палеарктики от Сахары до Гоби, позволяя, впрочем, наметить два «очага»: западный — сахарский и восточный — гобийский.

Изучение млекопитающих (Гептнер, 1938, 1945) дает иную картину:

здесь, кроме сахарского и гобийского (монгольского) очагов пустышной фауны, явственно намечается и третий — передне- и среднеазиатский. А с точки зрения палеогеографии датировка возникновения песчаных пустынь (Кара-Кумов и Кызыл-Кумов) также требует уточнения. Это показывает, что для выяснения общих вопросов на начальных этапах исследования не следует опираться на материалы и в особенности теории, взятые из других, даже близких областей исследования. Таким образом, мы ограничиваемся изучением только птиц.

История фауны любой группы, очевидно, должна строиться на основании палеонтологии; современной картины распространения и типологии ареалов; экологических требований организма к местообитаниям; расселения (или сокращения ареалов). В этом отношении птицы — чрезвычайно удобный материал для исследования, и прежде всего потому, что это наилучше изученная во всех отношениях группа животных.

Еще несколько десятков лет назад было довольно широко распространено мнение, будто птиц в силу их «подвижности» нельзя использовать в качестве материала для зоогеографических выводов и построений. Это оказалось совершенно неосновательным, даже наивным. Именно высокое «совершенство» локомоторного аппарата птиц позволяет им, при свойственных птицам особенностях сезонного размещения, чрезвычайно строго придерживаться определенных местообитаний — как в отношении ареала, так и биотопа. Поэтому в современном распределении птицы являются почти «идеальным» зоогеографическим индикатором. Трудности могут возникнуть в отношении ископаемого материала. Тут важна и календарная сезонная датировка, а она в сущности невозможна.

Палеонтологический материал по авифауне вообще невелик и фрагментарен. В значительной мере это объясняется тафономическими причинами. Однако известное значение может иметь и недостаточное внимание к сбору и сохранению палеорнитологического материала. Нельзя не отметить, что в настоящее время в СССР палеорнитологией занимаются недостаточно, нет даже достаточно обширных сравнительно-osteологических коллекций. Это существенно тормозит развитие палеорнитологии и истории авифауны.

Палеорнитологические материалы, имеющие отношение к фауне СССР, невелики. Сами по себе они не дают возможности реконструировать прошлое фауны нашей страны. Поэтому для общей ориентации в возможной оценке приводимых ниже сведений полезно привести общую схему развития класса птиц в палеонтологическом освещении.

С конца третичного периода она представляется (в самых, конечно, общих чертах) так. Небольшое количество современных видов известно уже с верхнего плиоцена. В плейстоцене количество современных форм значительно. По-видимому, современный облик авифауны приобрела не позже раннего (верхнего) плейстоцена. Однако в это время наряду с представителями современных форм встречались и вымершие. По подсчетам Хильдегарды Говард (Howard, 1950), уже в верхнем плейстоцене современные виды, по сравнению с вымершими, составляли не менее 80% состава фауны. От плейстоцена до современного периода изменения фауны носили своеобразный характер. Видовой состав ее был в общем сходен с современным. По мнению большинства палеорнитологов, различия между жившими тогда и современными представителями в большинстве случаев не выходили за рамки подвидовых особенностей. Это же подтверждается и ископаемыми материалами по СССР. Плейстоценовые представители современных видов птиц отличаются, как правило, несколько большими размерами; возможно, как предпола-

гал П. В. Серебровский (1948), что это — проявление так называемого правила Бергманна, но указанное правило, впрочем, требует подтверждения и на современном материале. Надо еще отметить, что различие между современной авифауной и плейстоценовой сводится к исчезновению довольно большого числа «плейстоценовых» видов. Несомненно, имели место изменения в географическом распределении авифауны, более значительные по сравнению с современностью, чем изменения видового состава фауны.

В позднем мезозое произошло расхождение, радиация птиц, и появились, хотя бы на анцестральных стадиях, некоторые современные группы. В раннетретичное время четко наметились современные отряды, в середине третичного времени — современные семейства и, по-видимому, даже некоторые роды; в плейстоцене несомненно существовали современные виды. Такова общая схема эволюции птиц по палеонтологическим данным.

Сведения об ископаемой фауне птиц СССР весьма фрагментарны. Они сведены нами в других работах, в частности в соответствующем разделе подготовленной к печати Академией наук СССР книги «Основы палеонтологии». Поэтому здесь можно сделать только несколько замечаний.

В третичное (отчасти и более позднее) время в степях Украины, Казахстана, в Забайкалье, на Кавказе были широко распространены страусы *Struthionidae*, возможно до 16 видов (Бурчак-Абрамович, 1953). 3 или 4 вида куриных птиц *Gallinae* найдены в плиоцене на юге Украины. С точки зрения их палеогеографического значения это — в известном роде аналоги страусов (роды *Alectoris*, *Ammodramus*, *Coturnix*). То же можно сказать об ископаемой дрофе *Chlamydotis ptilinoides*, близкой к вихляю: остатки ее найдены в плиоцене (Одесские катакомбы). Вымершие виды других отрядов, найденные на территории СССР, мало дают для зоогеографического анализа. Пожалуй, всего интереснее плиоценовый марабу (*Leptoptilos ptilinoides*) из окрестностей Одессы.

Большой интерес представляют найденные на территории СССР остатки рецентных видов птиц из гомицена, плейстоцена и голоцена. Местонахождения их распределены неравномерно, большинство — в европейской части страны, и в частности в речных долинах¹. Замечательны также палеолитические материалы из Крыма, но в особенности захоронения погибших в нефти животных из Бинагадов в окрестностях Баку, обработанные П. В. Серебровским (1948) и др.

Всего таких рецентных видов известно 195. Они распределяются по следующим отрядам: *Gallinae* — 9, *Columbidae* — 5, *Gruidae* — 3, *Otididae* — 2, *Rallidae* — 6, *Lariidae* — 6, *Alcaeidae* — 1, *Limicolidae* — 26, *Gaviidae* — 1, *Podicipitidae* — 4, *Anseridae* — 31, *Steganopodidae* — 1, *Grossidae* — 11, *Accipitridae* — 25, *Strigidae* — 9, *Caprimulgidae* — 1, *Coraciidae* — 2, *Macrochiroptera* — 2, *Picidae* — 3, *Passeridae* — 47. Если считать, что в современной авифауне СССР насчитывается 704 вида, из которых 641 гнездится, то четвертичный ископаемый материал надо признать значительным.

Отсюда можно сделать общий вывод, что имеется значительное сходство плейстоценовой авифауны СССР с современной и, по-видимому, не только по составу, но и по распределению². Следует добавить,

¹ За сообщение результатов исследований четвертичных птиц мы выражаем глубокую благодарность М. А. Войновскому.

² Подробнее этот вопрос рассматривался в докладе на совещании по вопросам зоогеографии суши в июне 1957 г.

что аналогичные результаты дает анализ видового состава плейстоценовой авифауны Северной Америки (Welmoeg, 1956). Поэтому для восстановления картины истории авифауны вообще, а в данном случае — авифауны СССР, большое значение имеют материалы по современному распространению птиц. Они в общем достаточны. Но надо иметь в виду некоторые экологические аспекты распространения птиц в свете новейших исследований и, в частности, кольцевания птиц. Прежде всего — общая проблема широкого значения, — вопрос о миграциях фаун.

При строго критическом и объективном подходе современное распространение птиц и в особенности наши сведения о расселении птиц не подтверждают иммиграционную точку зрения. Нет, например, оснований считать, что в результате послеплиоценовых изменений климата и ландшафта (в широком понимании этого термина) произошло существенное смещение авифаун. Да и палеогеографические материалы не имеют в сущности никаких оснований говорить, например, о возможности миграций теплолюбивых фаун Европы на юг (моря и пояс великих палеарктических пустынь³ не давали экологической возможности для таких перемещений гнездовой фауны).

В отношении птиц есть все основания говорить о большой роли местных, автохтонных изменений фауны. Это нашло свое отражение, а вместе с тем объяснение в ряде особенностей современного распространения птиц.

В самой сжатой форме основной теоретический вопрос, лежащий в основе всякого рода гипотез по реконструкции авифаун, сводится к расселению птиц и к освоению птицами новых территорий, угодий. В этот вопрос входит и динамика численности. «Старые» зоогеографы, начиная от А. Уоллеса и Склетера, широко пользовались материалом по распространению птиц для общих выводов. Полезно еще раз вспомнить, что сохранившее свое значение зоогеографическое районирование земного шара было сделано Склетером именно на орнитологическом материале. Однако это делалось без анализа сущности географического распространения птиц. В частности, при попытках разобраться в генезисе процесса расселения птиц зоогеографы XIX в. переоценивали элементы случайности (как и в объяснении процесса изменчивости у Ч. Дарвина и др.). Эти соображения подкреплялись обычно представлениями о том, что локомоторный аппарат птиц весьма «совершенен», что это обстоятельство позволяет птицам совершать широкие миграции, что птицы поэтому — слабый биогеографический индикатор и т. п. Все это оказалось совершенно неверным.

Именно совершенство локомоторного аппарата птиц позволяет им (что в биологическом отношении прогрессивно) строго придерживаться своей родины. Поэтому птицы и «консервативны» (разумеется в известных пределах) в отношении и географического распространения, и биотопического распределения. И они, конечно, — превосходный биогеографический индикатор.

При этом надо учитывать, что в зоогеографическом анализе должны приниматься во внимание гнездовые формы. Иначе картина, а это мы видим из построений на палеорнитологическом материале, будет неясной. Реакции птиц на сезонные изменения фенологии существенно различаются от таковых других животных; у тех, по преимуществу, пассивное состояние, спячка и т. п.; у птиц — реакция активная — перелет. Это — в общей схеме.

³ Последний существовал, вероятно, с середины третичного времени.

Отметим еще малоизученные факты о «спячечном» состоянии некоторых птиц: колибри, стрижей, ласточек, козодоев. Это — известное исключение, но представления Аристотеля о «зимовках» ласточек, на наш взгляд, в какой-то мере оправданы. Мы приводим этот факт для иллюстрации трудностей изучения вопроса об истории фауны, ранее решавшегося довольно просто — путем сопоставления сведений о распространении животных с более или менее общепринятыми палеогеографическими концепциями. Нельзя не сослаться на неудачу такого замечательного зоолога и географа, как Н. А. Северцова (1880), в его попытках реконструировать историю фауны Туркестана на основе оказавшихся несостоятельными предположений о масштабе морских трансгрессий и оледенений, или на такой неудачный результат анализа фауны Туркестана, как работа М. А. Мензбира (1914), в которой ее автору не удалось достаточно полно разграничить вопросы о генезисе горной и равнинной (в особенности пустынной) фауны, и т. п.

Распространение птиц в гнездовое время относительно постоянно и консервативно; постоянно, хотя менее консервативно, и расположение областей зимовок. Но нет никаких объективных оснований использовать для объяснения истории фауны данные по сезонным перелетам птиц. Обычное решение вопроса об истории перелетов строится на гипотезах расселения или перемещения птиц, отражающего палеогеографические изменения⁴.

Согласно одной из гипотез, центром возникновения птиц был север; перелеты возникли в результате ледникового периода. Другая теория предполагает тропическое происхождение птиц; дальнейшее расселение их из-за «перенаселения» или хотя бы значительного роста популяции; современная же картина сложилась в результате ледниковой эпохи. Мы остановились на этом вопросе из принципиального соображения: птицы — группа теплокровных амниот и, вероятно, по сравнению с млекопитающими — более «примитивная». Едва ли можно считать, что теплокровность (явное приспособление к переменам климата по сезонам) возникла на юге, в условиях тропиков и субтропиков. Соображение о возникновении птиц на «севере» подтверждается, между прочим, и дивергенцией фауны птиц Северного полушария с севера на юг.

На этом вопросе мы остановились потому, что он имеет непосредственное отношение к интересующей нас проблеме происхождения и истории авифауны Советского Союза. Но вообще приходится отметить, что картина перелетов в настоящее время сама по себе не может отражать только послеплиоценовых изменений условий жизни авифауны и т. п., хотя об этом много писалось и пишется. Тут мы исходим из двух соображений. Перелеты птиц существуют и теперь, и, несомненно, существовали и ранее, в тропиках, субтропиках и т. п., но только там, где имелись существенные сезонные изменения климата, условий (например, дождливый и засушливый периоды года и т. п.). А так как нет серьезных палеогеографических оснований для утверждения, что фенологические аспекты времен года в истории жизни земли есть что-то новое, то правильнее всего рассматривать перелеты как основное, исконное, свойство птиц и не привлекать эти явления для реконструкции послеплиоценовой истории фауны. То, что в некоторых случаях (зеленая пеночка и др.) направление перелетов в определенной степени связано с направлением вероятного расселения, учитывается, но в правило это возводить

⁴ В частности, классические для своего времени работы М. А. Мензбира (1914, 1924, 1934) и других исследователей.

нельзя. И совершенно невозможно использовать картину направления перелетов для гипотетических реконструкций очертания берегов и т. п.

Для дальнейшего изложения важно отметить, что сейчас доказана исторически сложившаяся консервативность птиц в отношении местобитаний. Это относится к видам, географическим формам, популяциям, особям прежде всего в отношении мест гнездования, а также путей пролета и мест зимовок. Биологическое значение такой привязанности к определенным местам гнездовья понятно: оно «приводит» организм к местам, где он наиболее «прилажен» к условиям существования. Наиболее резко этот биологический, или, лучше, биогеографический, консерватизм выражен в гнездовое время. И гнездовая фауна птиц — наилучший биогеографический индикатор.

Однако указанный консерватизм не означает, что птицы не расселяются. И этот и обратный (сокращение ареала) процессы имеют место, но расселение отдельных видов (майна в Туркестане, зеленая пеночка в лесной полосе Европейской части Советского Союза, кольчатая горлица в Европе и Передней Азии, дикая канарейка в Европе и т. д.) не меняет общего вывода об относительной морфологически, экологически и исторически обусловленной консервативности распространения птиц.

Еще раз обращаем внимание на два обстоятельства: расселение видов птиц в настоящее время — все же довольно редкое явление; смещение целых фаун вообще не наблюдается. К сожалению, история зоологического изучения нашей страны не пользуется еще достаточным вниманием, что затрудняет выводы по изменению фауны в историческое время. Тем не менее ясно, что изменение ареалов (и в смысле расселения) отражает главным образом результаты изменений ландшафтов под влиянием человека. Оно и протекает, как правило, в антропогенных, культурных ландшафтах; в Средней Азии это относится к майне и кольчатой горлице, в Европе — к канарейке и т. п. Это, впрочем, не абсолютное правило. Например, за последние 100—150 лет в Дании и Швеции отмечено некоторое продвижение на север видов птиц «южного» происхождения (иволга, хохлатый жаворонок, горихвостка-чернушка, сипуха, луговой лунь, дроздовидная камышевка и др.). Появление «культурной» степи, вырубка лесов, конечно, вносят изменения в авифауну. Но большая проблема об антропогенных изменениях фауны в сущности мало разработана и выходит за рамки настоящей работы.

Поскольку в нашу задачу входит рассмотрение и анализ фактов, обычно используемых для решения исторических биографических вопросов, а не рассмотрение различного рода теорий по истории фауны и авифауны умозрительного порядка, мы только напомним, что имеется много работ по истории авифауны СССР, основанных главным образом на палеогеографических допущениях: работы М. А. Мензбира (1934) об истории фауны Европейской части СССР, П. П. Сушкина (1925, 1938) — по истории фауны Сибири с экскурсами в отношении истории фауны Палсарктической Азии, А. Я. Тугаринова (1936) — по истории фауны тундр и островов, М. А. Мензбира (1923—1924), Г. П. Дементьева (1940) — об истории тундровой фауны и интересные соображения А. А. Григорьева (1946) — о природе Субарктики и ее генезисе, общие обзоры истории фауны птиц, содержащиеся в работах П. В. Серебровского (1935, 1937), В. В. Станчинского (1922), Г. П. Дементьева (1937), В. Рейнига (Reinig, 1937) о Голарктике и т. д. К этой же группе относятся работы К. А. Сатунина (1910) — об истории фауны Кавказа, Б. К. Штегмана (Stegmann, 1930) — по анализу фауны юго-восточной

Сибири и ряд других. По истории Средней Азии имеются работы М. А. Мензбира (1914), П. В. Серебровского (1929), Г. П. Дементьева (1938) и др. Общие соображения по истории фауны птиц зон пустынь, степей и лесов содержатся в сборнике «Животный мир СССР» (1948, 1950, 1953). Большинство из этих работ представляют собой исследования, сделанные в плане исторической зоогеографии, и только позднейшие сделаны с учетом и экологического материала. Для выяснения проблемы истории нашей авифауны имеет значение и история фауны птиц северных частей Западного полушария.

Иной характер носит вторая группа исследований, относящихся к истории авифауны. В ней главное внимание уделяется современному распределению птиц и его экологическим причинам. Сюда относятся анализы горной фауны Э. Штресеманна (Stresemann, 1920) и П. П. Сушкина (1928), анализ таежной фауны — Б. К. Штегмана (Stegmann, 1932), пустынной фауны — А. К. Рустамова (1954), В. Г. Гептнера (1938, 1945), Штейнбахера (Steinbacher, 1929) и др. В основе этих работ лежат в сущности еще идеи Н. А. Северцова (1877) о зональности размещения палеарктической авифауны.

Известным завершением таких работ явилось выделение Б. К. Штегманом (1938) определенных типов палеарктической авифауны по историческим и экологическим признакам. Эта весьма перспективная концепция недавно была применена и в ихтиогеографии⁵. Применение этого метода, очевидно, плодотворно не только для анализа современного состава фауны, но и для историко-биогеографических изысканий.

Как указывалось, фауна птиц Советского Союза состоит примерно из 704 видов, относящихся к 25 отрядам (несколько более 8% мировой авифауны). Состав фауны — типично палеарктический и за исключением крайнего севера отличается от американской. В этом отношении имеется большее различие в авифаунах, чем в териофаунах соответствующих мест (поэтому орнитологи, как правило, не придерживаются понятий Голарктики, предпочитая принимать за области и Палеарктику, и Неарктику).

Как правило, дивергенция, расхождение фаунистических комплексов, в северном полушарии резко увеличивается в направлении с севера на юг. Это относится и к авифауне СССР. Авифауну Арктики и Субарктики обоих полушарий можно считать гомогенной, сходной во всех основных элементах. Много общего, но и различного — в авифауне северных хвойных лесов. Широколиственные леса населены уже резко различной авифауной в Евразии, с одной стороны, в Америке — с другой. И нет почти ничего общего в авифаунах открытого ландшафта южных местностей — степей и пустынь. Горная фауна интразональна, и использование ее для подобного рода построений требует оговорок. Очень глубоки различия, даже в Средней Азии на ее крайнем юге, между ее авифауной и авифаунами внепалеарктических частей Азии (Дементьев, 1938; Козлова, 1940; Мейнерцхаген, 1928). Автохтонность среднеазиатской авифауны⁶ и отсутствие прочих связей с авифауной восточной области — очень древнее явление. И видеть в некоторых, к тому же расселяющихся, элементах восточной области реликтов — нельзя, хотя этой точки зрения придерживался такой авторитетный зоолог, как М. А. Мензбир (Дементьев, 1938). Нам кажется, что приведенные фак-

⁵ См. работу Г. В. Никольского (1947). Этот автор пользуется термином «комплекс», более или менее равнозначным «типу» у Б. К. Штегмана.

⁶ Под этим термином мы понимаем развитие ее на месте, без широких миграций и т. д.

ты отражают и экологические особенности компонентов современной авифауны СССР, и историю их развития.

Последнюю отражают, конечно, и ареалы наших видов птиц. Остаётся пожалеть, что у нас пока не закончены работы по картированию ареалов птиц Советского Союза. Само сопоставление очертаний ареалов, особенностей сезонного размещения и т. п., много может дать для решения интересующего нас вопроса. Многое, однако, достаточно ясно и теперь, поскольку типологическая обработка ареалов птиц на территории СССР и в сопредельных странах уже частично проделана. Прежде всего коснемся привлекавшего к себе уже многих зоогеографов факта наличия дизъюнктивных ареалов.

Разрывы, дизъюнкция, ареалов на территории Советского Союза представляют собой нередкое явление. В ряде случаев их можно объяснить современными условиями существования птиц; в отношении охотничьих видов прерывистость ареала объясняется прямым воздействием со стороны человека, но есть случаи и иного порядка. Быть может, они чаще, чем принимали наши предшественники, объясняются прерывистым распределением на земной поверхности соответствующих биотопов, но иногда отражают и исторические изменения ареалов, расселение, расширение ареала, а чаще его сокращение. Надо иметь в виду, что последнее может происходить (и именно у биологически «процветающих» групп) и за счет дробления, дифференциации, вида в результате географических изменений. Если не стоять на позициях политопного возникновения животных, то в разрывах ареалов надо видеть изменение области распространения в результате изменения условий жизни.

Из этой категории разрывов наиболее интересны два типа. С одной стороны, аркто-альпийский, или борео-альпийский, тип распространения: вид представлен на севере, а на юге — только местами, в горах. Другая группа разрывов — более или менее обширные площади, отделяющие западную часть ареала от восточной (в схеме). Примеров много, самый пожалуй, яркий — распространение голубой сороки на Пиренейском полуострове — на западе и в восточной Азии от Забайкалья до Китая и Японии — на востоке. Обычно такие примеры объясняются влиянием континентального оледенения. Между тем это объяснение в сущности не вытекает из фактического материала⁷.

В разрывах ареалов в некоторых случаях приходится видеть следствие изменений климата, причем расположение мест разрывов в Палеарктике позволяет предположить, что возникли они в геологически недавнее время. Это следует и из сопоставления картины ареалов с теми палеонтологическими материалами, характеризующими третичную и четвертичную авифауны нашей страны, которые приведены выше.

То, что континентальное оледенение на нашей территории в сущности не постулируется нашим орнитологическим материалом, видно хотя бы из деталей распространения птиц в Гренландии. Гренландия в настоящее время переживает оледенение. Между тем ее авифауна богата; в ней отмечено 224 вида птиц, из которых 61 гнездится (Salomonsen and Gitz-Johansen, 1950—1951).

Для выяснения особенностей распространения птиц существенное значение имеют не только разрывы, перерывы ареалов, но и частичное их совпадение у разных форм в пределах вида, конспецифичных. Все эти случаи специально разбирались в литературе (Дементьев, 1936). Они указывают на новейшие сдвиги в распределении фауны.

⁷ В этом отношении заслуживают внимания соображения И. Г. Пидопличко (1946—1953).

Подходя к выяснению биотопической характеристики того или иного вида и к сопоставлению ее с ареалом, мы можем выявить исторически сложившиеся основные фаунистические комплексы, типы фаун по Штегману. Вся проблема связывается, конечно, с допущениями наличия центра возникновения, центра распространения, что далеко не одно и то же. Хороший пример подобного решения вопроса дают работы В. Г. Гелтнера о среднеазиатских пустынях.

Выше мы уже отмечали некоторые вытекающие из подобного рода трактовки материала трудности: специфические особенности распространения отдельных групп животных, неполное соответствие материалов по распространению отдельных групп животных с данными палеогеографии и т. п. Тем не менее подобный метод анализа кажется нам целесообразным, поскольку он свободен от предвзятых палеогеографических концепций. Важно и другое — выявление особенностей «требований» животных к условиям жизни, их отражение в экологии и морфологии, дающие исследователю достаточно точный критерий. С точки зрения истории фаун надо, по-видимому, обратить внимание на недостаточно разработанную в теоретической основе, хотя часто используемую при историко-географических построениях, проблему эколого-географического изоморфизма. Именно он, на наш взгляд, вносит наибольшую ясность в выяснение конкретных взаимосвязей организма с условиями жизни. В частности, удалось, например, показать глубокую связь между особенностями окраски арктических и пустынных теплолюбивых позвоночных с особенностями их обмена (Дементьев, 1948).

При пользовании этим методом важны и другие приемы, используемые советскими биогеографами. Распространение разных видов своеобразно и специфично, поэтому для выделения комплексов (типов фаун) надо выделять типичные элементы, ядро. Только так одновременно может быть выявлена гетерогенность фаун и т. п. Типичность выражается и в морфологии (экогеографический изоморфизм), и в особенностях образа жизни и, в конечном итоге, в распространении (в крайнем выражении — в эндемизме). В фауне птиц в СССР есть и широко распространенные виды, и почти убикисты. Мы пока не обладаем методикой, могущей помочь нам использовать эту группу видов для конкретного восстановления истории фауны. Но имеются, и в достаточном количестве, виды, специфически связанные с той или иной зоной, с теми или иными подразделениями природных зон, с теми или иными условиями обитания. При этом специфические связи подобного рода отражаются в морфологическом, экологическом и зоогеографическом отношениях, например, в характере пребывания в той или иной части ареала и сезонного размещения, в трофических связях, в особенностях размножения (сроках, плодовитости, числе циклов и т. п.). Без излишней гипотетичности историю, эволюцию таких видов можно связывать с историей становления, развития и изменения тех природных зон, для которых они характерны. При таком подходе анализ авифауны СССР позволяет выделить комплексы, в значительной мере совпадающие, но не вполне идентичные с типами фаун у Б. К. Штегмана (1938).

Однако нужна еще одна оговорка, с общебиологической точки зрения весьма существенная: кроме набора видов, важна и численность особей. К сожалению, по этому вопросу мы располагаем отрывочными и мало систематизированными сведениями и пока пользоваться ими для анализа истории фаун трудно.

Исходя из всех приведенных выше замечаний, в авифауне СССР можно различать следующие исторически сложившиеся и биологически

сходные группировки: фауну северных океанических побережий (индикатор — чистиковые птицы); фауну тундр (включая арктическую, субарктическую тундру и лесотундру); фауну бореальных лесов, или тайги; фауну смешанных лесов и лесостепи; фауну степи; фауну пустынь. Не все эти комплексы изучены равномерно, но реальность их существования и историчность их обособления не должна бы вызывать сомнений. Списки соответствующих фаун были неоднократно опубликованы, и, конечно, могут быть приняты за основу анализа (в частности, по Арктике — у А. Я. Тугаринова, 1934; по тайге — Б. К. Штегмана, 1931; по пустыням — у А. К. Рустамова, 1954). Такие относящиеся к ядру того или иного комплекса виды достаточно многочисленны и физиономичны, например: типичные представители северной тайги — 25—26 видов, типичные эремофилы в Каракумах — 28 видов и т. п.

Сложнее обстоит дело с фауной гор. Несмотря на наличие работ Э. Штреземанна (Stresemann, 1926), П. П. Сушкина (1928), Б. К. Штегмана (1938), в историко-биогеографическом аспекте она требует еще дополнительного разбора. Трудность состоит в том, что фауна эта интразональна и в общем составлена изолированно распространенными формами. И, по-видимому, специфика здесь по крайней мере двойного порядка: имеется ограниченная группа гипсофилов, альпийцев, собственно высокогорных видов («высокогорные» виды по Штреземанну, виды «тибетского типа» фауны по Штегману). Но наряду с этим не менее обширна и, быть может, характерна для гор другая группа видов, связанных с наличием вертикального расчленения рельефа (а не высотой над уровнем моря).

Таким образом, авифаунистические комплексы на территории СССР могут быть, с известными элементами схематизма, распределены по следующим «зонам» (на термине не настаиваю).

I. Зона Арктики:

- а) подзона морских побережий,
- б) подзона тундры,
- в) подзона лесотундры.

II. Лесная зона:

- а) подзона тайги,
- б) подзона смешанных и лиственных лесов,
- в) подзона лесостепи.

III. Зона открытых сухих ландшафтов:

- а) подзона степи,
- б) подзона полупустынь и пустынь.

IV Горы (зона или интразональная группа ландшафтов)⁸:

- а) бореоальпийская высокогорная подзона,
- б) горно-лесная подзона,
- в) горно-степная и пустынная подзона.

Состав ядра авифауны этих «зон» и «подзон», детали его распространения как в ареале, так и по биотопам позволяют сделать следующие выводы. Прежде всего, и это, конечно, в полной мере отражает историю авифауны, распространение птиц в СССР строго зонально и соответствует определенным комплексам физико-географических, а следовательно и фаунистических, условий. Состав ядра авифауны каждого комплекса, его таксономические связи должны дать объективный материал для реконструкции истории авифауны. Развитие авифауны протс-

⁸ Предлагаемые подразделения гор отражают и некоторые вертикальные особенности расчленения рельефа.

кало в строгом соответствии со становлением, развитием и изменением основных намеченных выше природных зон. Распространение авифауны указывает на реальность исторически возникшей дивергенции фауны северного полушария в направлении с севера на юг. Нет оснований предполагать, что она возникла или усилилась в новейшее геологическое время. Ограниченный палеорнитологический материал позволяет только предполагать, что пульсации и изменения границ ареалов в постплиоценовое время, в частности в плейстоцене, были более значительными, по-видимому, в связи с определенными климатическими условиями. Фауна арктической зоны (в приведенных выше границах) развивалась, по-видимому, как единый комплекс и в восточном, и западном полушариях. Большое сходство было и в истории развития фауны таежных лесов. Меньше — в широколиственных лесах, еще меньше — в горах, резко различны авифауны степей и пустынь. Все это указывает на самостоятельность и автохтонность, в широком смысле, исторического развития авифауны СССР, кроме севера. Авифаунистический материал не дает пока основания для более широких выводов. Их должны делать, по-видимому, географы и геологи. Палеорнитологический материал по территории Советского Союза, даже при сопоставлении с таковым из сопредельных стран, не дает достаточных оснований реконструировать состав и даже общий облик третичной авифауны. Четвертичная же авифауна по видовому составу была в основном сходна с современной. Различия в основном сводились и сводятся к перемещениям, к иным очертаниям границ ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурчак-Абрамович Н. И. Ископаемые страусы Кавказа и юга Украины. Тр. естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби АН Азербайдж. ССР, вып. VII, 1953.
- Воронцов Е. М. Происхождение и формирование орнитофауны полосы смешанных лесов Европейской части СССР. Изв. Всес. геогр. о-ва, № 2, 1941.
- Гейтнер В. Г. Зоогеографические особенности фауны пустынь Туркестана и ее происхождение. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. XLVII, вып. 5—6, 1938.
- Гейтнер В. Г. Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. LI, вып. 1—2, 1945.
- Григорьев А. А. Субарктика. Опыт характеристики основных типов физико-географической среды. М.—Л., 1946.
- Дементьев Г. П. К вопросу о границах основных систематических категорий. Зоол. журн., т. XV, № 1, 1936.
- Дементьев Г. П. Опыт анализа основных элементов авифауны Восточной Палеарктики. Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М.—Л., 1937.
- Дементьев Г. П. К вопросу о взаимоотношениях палеарктической и восточной зоогеографических областей на примере туркестанской и индийской авифауны. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. XLVII, вып. 5—6, 1938.
- Дементьев Г. П. Материалы к авифауне Корякской Земли. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., т. XVIII, вып. 2. М., 1940.
- Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. III. О развитии и эволюции окраски арктических птиц млекопитающих. Особенности окраски пустынных позвоночных и их объяснение. Тр. Центр. бюро кольцевания, вып. VII, 1948.
- Дементьев Г. П. Ископаемая авифауна СССР и ее палеобиогеографическое значение. Материалы к совещанию по вопросам зоогеографии суши. 1—9 июня 1957 года. Тез. докл., 1957.
- Животный мир СССР. Т. II. Зона пустынь, 1948 (А. Я. Тугаринов. Птицы; Б. С. Виноградов, А. Я. Тугаринов, С. А. Чернов. Формирование современной фауны зоны пустынь). Т. III. Зона степей, 1950 (Л. А. Портенко. Птицы; И. Г. Пидопличка. История фауны степей). Т. IV. Лесная зона, 1953 (К. А. Юдин. Птицы).
- Козлова Е. В. Общий обзор орнитофауны Центральной Азии. Изв. Всес. геогр. о-ва, № 4—5, 1940.
- Мензбир М. А. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. Приложение № 4 к «Временнику общества содействия успехам опытных наук и их практических применений имени Х. С. Леденцова», 1914.

- Мензбир М. А. (Menzbier M.). Ueber die Entstehung der Fauna der Tundren. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. XXXII, 1923—1924.
- Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР (от начала третичной эры). М.—Л., 1934.
- Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии. Зоол. журн., т. XXXVI, № 3, 1947.
- Пидопличко И. Г. О ледниковом периоде. Вып. I. Возникновение и развитие учения о ледниковом периоде, 1946. Вып. II. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны, 1951. Вып. III. История четвертичной фауны Европейской части СССР. Киев, 1953.
- Рустамов А. К. Птицы пустыни Каракум. Уч. зап. (Туркм. ун-та), вып. II. Ашхабад, 1954.
- Сатунин К. А. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края. Изв. Кавказского отдела Русск. геогр. о-ва, т. XX, № 2, 1910.
- Северцов Н. А. О зоологических, преимущественно орнитологических, областях внетропических частей нашего материка. Изв. Русск. геогр. о-ва, год тринадцатый, вып. 3, 1877.
- Северцов Н. А. Об орографическом образовании Высокой Азии и его значении для распространения животных. Речи и протоколы VI съезда русских естествоиспытателей и врачей в С.-Петербурге в 1879 г., 1880.
- Серебровский П. В. К орнитогеографии Передней Азии. Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, т. XXIX, 1929.
- Серебровский П. В. История животного мира СССР (краткий очерк). Приложение к журналу «Вестник знания», кн. 1—2. Л., 1935.
- Серебровский П. В. Этюды по истории птиц Палеарктики. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, 1937.
- Серебровский П. В. Птицы Бинагадинских Кировых отложений. Тр. естеств.-истор. музея АН Азербайдж. ССР, вып. I—II, 1948.
- Станчинский В. В. Последледниковые изменения Европейской России по данным современного распространения птиц. Изв. Геогр. ин-та, № 3, 1922.
- Сушкин П. П. Высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека. Природа, № 3, 1928.
- Сушкин П. П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей Нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. XXXIV, 1925.
- Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии, т. II. М.—Л., 1938.
- Тугаринов А. Я. Опыт истории арктической фауны Евразии. Тр. 2-й Междунар. конфер. ассоциации по изуч. четвертичн. периода Европы, 1934.
- Тугаринов А. Я. К вопросу о формировании островных фаун. Изв. АН СССР, отд. матем. и естеств. наук, 1936.
- Штегман Б. К. О происхождении фауны тайги. Докл. АН СССР, 1931.
- Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы, т. I, вып. 2. М.—Л., 1938.
- Howard H. Fossil evidence of avian evolution. *ibis*, vol. 9, 1950.
- Jehansen H. Die Jonnissei — Faunenscheide. Zool. Jahrbücher Abt. f. Syst. Ökol und Geographie d. Tiere, B. 83, 1955.
- Lambrecht K. Handbuch der Paläornithologie. Berlin, 1933.
- Lack D. The Natural regulation of animal numbers. Oxford, 1954.
- Meinertzhagen R. Some biological problems connected with the Himalaya. *Ibis*, ser. 12, vol. IV, № 3, 1928.
- Reinig W. Die Holarktis. Ein Beitrag zur diluvialen und alluvialen Geschichte der zirkumpolaren Faunen- und Florengebiete. Berlin, 1937.
- Salomonsen, Finn and Gitz-Iohansen. Drönlands Fugle. P. I—III. København, 1950—1951.
- Stegmann B. Zur Ornithogeographie und Faunengeschichte Süd—Ost Sibiriens. Proceed. VII, Internat. Ornith. Congress, Amsterdam, 1930.
- Stegmann B. Die Vögel der paläarktischen Taiga-Vögel. Archiv für Naturgeschichte, 1932.
- Steinbacher Fr Die Vögel der paläarktischen Wüsten. Journ. f. Ornith. Ergänzungsband, 1929.
- Stresemann E. Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. Club van Neederlandsche Vogelkundigen. Jahrb., 10, 1920.
- Wetmore A. Recent additions to our knowledge of prehistoric birds. Proceed. X Internat. Ornith. Congress, 1952.
- Wetmore A. Paleontology. Recent studies in Avian Biology, 1955.
- Wetmore A. A check-list of the fossil et prehistoric birds of North America and West Indies. Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. 131, N. 5, 1956.

Н. А. ГЛАДКОВ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ЗООГЕОГРАФИИ КУЛЬТУРНОГО ЛАНДШАФТА (НА ПРИМЕРЕ ФАУНЫ ПТИЦ)

Вопросы фауны культурного ландшафта привлекают в настоящее время все больше внимания зоологов (главным образом орнитологов) и географов. По-видимому, всеобщее признание получает тезис, что при фаунистическом исследовании необходимо изучать и культурный ландшафт. Однако еще нередко при зоогеографических построениях исследователь не учитывает фауну культурного ландшафта и разбирает материал в его «чистом» виде, на основе «естественных», не затронутых влиянием человека, отношений.

Между тем, поскольку фауна культурного ландшафта существует и развивается, занимает все большую территорию и охватывает все больший круг видов, ее уже поэтому необходимо серьезно изучать. Более того, при изучении фауны культурного ландшафта возникают свои теоретические проблемы и, как нам кажется, неизбежно затрагиваются многие основные вопросы зоогеографии. Таким образом, изучение фауны культурного ландшафта имеет не только частный интерес. Изучение этой фауны, пожалуй, представляет наибольшее удобство для постановки ряда зоогеографических проблем общего характера. Некоторые из них будут затронуты в настоящем сообщении.

При изучении фауны культурного ландшафта ряд трудностей возникает главным образом по причине неопределенности многих понятий. Так, говоря о культурном ландшафте, мы, следуя установившейся традиции, очень удаляемся от современного понимания этого слова в географии. По существу — здесь ряд ландшафтов и соответственно этому ряд местообитаний, или биотопов, многие из которых, взятые изолированно, очень близко напоминают ландшафты и биотопы, не охватываемые общим наименованием «культурный ландшафт». Учитывая это, мы все же сохраняем за предметом наших исследований название «культурный ландшафт» как установившееся уже, в значительной степени условное наименование и не пытаемся уточнить этот термин.

Но дело не только в географической неопределенности или неточности термина «ландшафт». Имеется неопределенность и по существу.

Какие именно явления следует иметь в виду, когда говорят о фауне культурного ландшафта? Культурный ландшафт можно понимать в столь широком смысле, что практически нет необходимости выделять его фауну как особую. В самом широком смысле этого слова вся фауна Европы, за исключением немногих ее частей,— фауна культурного ландшафта: даже самые удаленные от влияния человека виды животных так или иначе связаны с ним, вынуждены приспосабливаться к деятельности человека. Не только степная зона, первоначальный облик которой наиболее радикально изменен человеком, и не только полоса островных лесов, но и обширная лесная зона теперь представляет собой территорию, где ведется обширное хозяйство, нередко коренным образом влияющее на биоценотические ландшафтные связи, установившиеся в течение многих веков.

Мы полагаем, однако, что рассматривать фауну культурного ландшафта необходимо с более узкой точки зрения. Надо брать те явления, в которых биоценотические связи животных целиком или почти целиком зависят от человека. При этом уместно напомнить высказывание Ю. Г. Саушкина (1951), который пишет, что не всякое влияние человека на ландшафт делает его культурным. Важно, приобретает ли под влиянием человека ландшафт качественно новые особенности.

Иногда понятие «культурный ландшафт» берут в слишком узком смысле, имея в виду места, где человек вытеснил или полностью преобразовал первоначальную живую природу: города, индустриальные центры и другие населенные пункты. Действительно, фауна этих мест наиболее специфична, наиболее резко отличается от фауны других ландшафтов. Но мы считаем, что при таком подходе к вопросу мы сильно обедняем его, берем только часть явления.

В дальнейшем под термином «культурный ландшафт» мы будем понимать не только города или другие поселения, но и изолированные постройки: отдельные сторожки в степи или лесу, казахские могильники в степи, маяки, триангуляционные знаки и т. д. Впрочем, сторожки, могильники, маяки мы будем чаще называть элементами культурного ландшафта. В культурный ландшафт включаются также поля, сады, парки и кладбища; элементы культурного ландшафта — дороги и даже тропы в не измененных человеком местностях (Рустамов и Птушенко, 1948)¹, вырытые человеком ямы, насыпи. Искусственно насаженные леса, если они не имеют паркового режима, мы не будем учитывать. Также не включаются сюда лесные полезащитные полосы, хотя в дальнейшем, поскольку они составляют с полями единое местообитание для животных (Волчанецкий, 1940; Гладков, 1950), обходить их вниманием, видимо, нельзя будет. Нам кажется, что при значительной неопределенности границ культурного ландшафта все же из дальнейшего изложения будет ясно, что именно имеется в виду как объект изучения. А. К. Рустамов (1956) в это понятие вкладывает примерно то же содержание, что и мы в настоящем исследовании.

Несколько неясным для нас остается вопрос о фауне больших водохранилищ. Они созданы человеком. Режим их во многих случаях также

¹ Не только в пустыне, но и в девственном лесу дороги представляют собой несомненно элемент культурного ландшафта. Как показал Э. Шефер (Schaefer, 1954), горную страду, проведенную в Кордильеры (Северная Венесуэла), следует рассматривать как экологические ворота, через которые в девственный лес гор проникают многие виды «культурной» саванны, поселяющиеся вдоль дороги и вокруг биологической станции в горах. В экологическом обзоре птиц Перу Г. Кепке (Koenigs, 1954) также рассматривает улицы, дороги и даже телеграфные линии как биотопы культурного ландшафта.

определяется деятельностью человека. Создаются новые биоценозы. И все же в больших водоемах в ряде случаев влияние человека на фауну не сказывается. И. Л. Кулик (1949), например, указывает, что при создании Рыбинского водохранилища происходило восстановление первичного состава фауны и постепенное исчезновение тех элементов, которые были внесены людьми.

Мы думаем, что фауну больших водохранилищ следует рассматривать в связи с вопросом о преобразующем влиянии человека на фауну, но непосредственно в фауну культурных участков включать ее, видимо, не следует. Другое дело небольшие водоемы, особенно озера, созданные по краям оазисов в пустыне сбросовыми водами; в культурный ландшафт также надо включить рыбоводные пруды, водоемы в садах и парках. Это обогащает фауну культурного ландшафта не только утками, но даже поганками и болотными курочками:

Трудность определения понятия «культурный ландшафт» порождает и другую трудность — очертить границы самой фауны. Что именно специфично для фауны культурного ландшафта и что в ней является привнесенным? Рассмотрение этого вопроса показывает, что в фауне птиц культурного ландшафта привнесены все виды. Видов, водящихся только в культурном ландшафте, не существует. В связи с этим вопрос о взаимосвязи фауны культурного ландшафта и других естественных ландшафтов и фаунистических границах между ними ставится совершенно иначе, чем в случае взаимосвязи фаун естественных местообитаний.

Нельзя, например, говорить о наличии в культурном ландшафте видов, чуждых фауне этого ландшафта, принадлежащих иным местообитаниям. Если в фауне культурного ландшафта встречен на гнездовье вид, ранее ему не свойственный, это значит, что постепенно он становится свойствен и культурному ландшафту. В других случаях наличие вида в том или ином ландшафте, а тем более в ландшафтно-географической зоне еще не является достаточным основанием для включения его в фаунистический комплекс данного места. Нужен анализ ареала вида.

Наличие в ландшафтно-географической зоне тайги зяблика и крота не дает оснований для того, чтобы считать их таежными животными, тогда как появление сойки в Берлине и Лондоне позволяет считать этот вид в Западной Европе не только лесной, но и городской птицей.

Нет и проникновения птиц из культурного ландшафта в другие. Так, если мы встретим гнездо стрижа в лесу или на скале, или гнездо деревенской ласточки в горной пещере, мы не можем говорить, что это — случай выхода птицы, типичной для культурного ландшафта, за пределы своего ландшафта. Ведь скала и пещера — исконный тип гнездования названных видов, тогда как гнездование на строениях — явление значительно более позднее.

Это первая зоогеографическая черта фауны птиц культурного ландшафта. Состоит она, следовательно, в том, что указанная фауна не имеет в своем составе видов, которые принадлежали бы исключительно культурному ландшафту. Не только птицы, существующие в нем благодаря наличию там древесной растительности, но и виды, тесно связанные с постройками, гнездятся в той или иной части своего ареала в местах, никакого отношения к культурному ландшафту не имеющих. То, что скворец, галка, домовый воробей гнездятся нередко вне этого ландшафта — общеизвестно. Но и такие виды, как стрижи и ласточки, местами гнездятся вне человеческих построек. Любопытно, например, что черный стриж в части своего ареала восточнее Байкала совсем не гнездится в постройках; там в городах гнездится белопопый стриж. Ка-

сатка, которая почти во всем своем ареале связана исключительно с человеком, встречается изредка в горах, где селится в достаточно светлых и неглубоких пещерах. Еще чаще вне поселений человека селится воронка. Вне культурного ландшафта может гнездиться белый аист. Так обстоит дело с видами, составляющими ядро фауны культурного ландшафта.

Огромное же большинство других видов, менее специфичных, на большей части своего ареала бывают свойственны двум или даже нескольким типам местообитаний: культурному ландшафту и местам, с ним не связанным. При этом названные виды могут быть очень характерны для культурных участков. Например, горихвостка-чернушка считается теперь одной из наиболее характерных и очень многочисленных птиц городов Западной Европы.

Вторая черта, тесно связанная с первой, является ее применением к отдельным территориальным частям фауны. Рассматривая культурные участки сравнительно небольших территорий, сразу можно выделить виды, которые населяют эти участки, потому что условия существования в них в той или иной мере общи с условиями существования в окружающих или близко расположенных биотопах. В этом случае интересующий нас биотоп (культурные участки) как бы впитывает в себя иногда довольно значительную часть окружающей его фауны птиц. Все эти виды свойственны фауне культурных участков, но не специфичны для них. С другой стороны, выделяются специфичные виды птиц, т. е. вне культурных участков (в пределах рассматриваемой относительно небольшой территории) не гнездящиеся. Значит, если речь идет о небольшой территории, то всегда можно указать несколько видов птиц, которые свойственны исключительно культурным участкам. Нахождение этих видов в фауне данной страны определяется наличием биотопа культурных участков, в некоторых случаях даже только их элементов (Сергеев, 1936; Гладков, 1938; Рустамов, 1956). Это уже имеет определенное зоогеографическое значение.

«Набор» специфичных для культурных участков видов птиц в разных странах может существенно различаться. При этом виды, которые в одной части своего ареала принадлежат преимущественно другим станциям и лишь частично культурному ландшафту, в других местах оказываются специфичными именно для культурных участков и нигде, кроме этого биотопа, не гнездятся. Таким образом, при отсутствии специфичных видов для всего ландшафта в целом, имеется довольно большое число видов птиц, которые в той или иной местности гнездятся только в культурном ландшафте.

Ту группу видов, которая гнездится исключительно в культурном ландшафте, мы рассматриваем как «приведенные» виды, расселившиеся по местности вместе с распространением там культурного ландшафта. Другая группа — это «всосанные» птицы, они вобраны культурным ландшафтом из биотопов окружающей местности.

Формирование фауны птиц культурного ландшафта происходит без видообразования, посредством перехода существующих уже видов из одного экологического окружения в другое. Но при этом экологические изменения происходят и, видимо, настолько глубокие, что вырабатываются свои «городские» популяции с другой экологической характеристикой, чем у популяций тех же видов из других местообитаний.

Так, у городских птиц в ряде случаев ослабевает стремление к перелету (Schnurke, 1921), вид разбивается на две популяции: городскую, оседлую и населяющую «естественные» местообитания, перелетную

(Ferguson, 1957); в городах чаще встречаются альбиносы, изменяются требования к условиям гнездования. Сойка в городах Западной Европы стала гнездиться, кроме деревьев, также и на строениях (в нишах стен и т. д.), и в полуоткрытых скворечнях (Piechozki, 1956), певчий дрозд в окрестностях Праги поселяется на зданиях (Wahl, 1956)². Любопытно положение с черным стрижем. На территории Финляндии он гнездится в городах только в южной и юго-западной частях страны, а в дуплах деревьев — всюду до северной границы леса (Koskimies, 1956). Видимо, это две различных, не смешивающихся между собой популяций, причем городской стриж, как пишет Ю. Коскимис, распространился там с юга вместе с развитием в Финляндии культурного ландшафта, независимо от наличия здесь раньше «лесного» стрижа. Это — исходно горная форма, по нашему мнению — экотип.

Подобным же образом в северо-западной Германии существует своя парковая популяция дерябы, видимо экологически изолированная от «дикой» лесной популяции (Piltzmeier, 1957).

Экологические изменения, однако, еще не привели к образованию новых видов. Все, что населяет в наши дни культурный ландшафт, было в свое время вобрано им из окружающих биотопов; в одних случаях — с последующим расселением, в других — только с перераспределением внутри ареала. Введение новых видов в культурный ландшафт происходит и в настоящее время.

Бывает, что при возникновении культурного ландшафта на новом, еще не тронутом человеком месте поселки или даже одиночные сооружения сразу привлекают на свою территорию новые виды. Последние могут быть и не строго специфичными для культурного ландшафта, но в данном месте свойственны только ему.

Хорошие, имеющие зоогеографическое значение примеры приведены в статье А. М. Сергеева (1936) о роли сооружений человека в распространении птиц в степи. Сукцессия в сторону обогащения фауны птиц и увеличения плотности их населения подмечена в Наурзумской степи В. Ф. Рябовым (1949). Разрастание культурных участков в степи, полупустыне и пустыне, при неизбежном выпадении некоторых видов, приводит, как правило, к обогащению фауны, особенно в том случае, если рост поселений связан с ирригацией, созданием огородов и насаждением деревьев (Гладков, 1938).

Как правило, проникновение человека в пустыню связано с обогащением фауны разнородными специфичными и неспецифичными для культурных участков элементами (Рустамов, 1956). Появление культурных участков в лесной полосе приводит нередко к обеднению фауны, но далеко не всегда. Напомню старое высказывание А. Миддендорфа (Middendorff, 1867—1874), что в Сибири в непосредственной близости к человеческим поселениям и на границе их с лесом обитает большое количество видов животных. Интересно в этой связи свидетельство П. Жеруде (Geroudet, 1955), что развитие культурного ландшафта в Швейцарии способствовало расселению и увеличению численности многих видов птиц. Также и Б. Ференс (Ferguson, 1957) пишет, что в городах плотность населения птиц сравнительно с их естественным местообитанием увели-

² Экологические изменения распространяются также и на птиц-посетителей, т. е. на виды, которые связаны с культурным ландшафтом только пищевыми отношениями, но не гнездятся в нем. Местами в юго-западной Африке значительная часть урожая манса уничтожается розовым попугаем (*Agapornis roseicollis*), причем попугай, как указывает В. Хёш (Hoesch, 1957), настолько привык к этому роду пищи, что даже в неволе отказывается от всего другого, кроме зерен кукурузы.

чивается. Это лишний раз подтверждают вышедшие в Германии работы, показывающие, что на кладбищах, в садах и парках индустриальных центров этой страны число видов и плотность их расселения выше, чем вне городов (Erz, 1956). То же отмечено недавно и в Финляндии (Nurminen, 1955).

Первое проникновение птиц в культурный ландшафт относится, конечно, к тому времени, когда его в современном смысле этого слова еще не было. Существовали только островки, зачатки будущего культурного ландшафта, фауна которых находилась под полным влиянием окружающих островки биотопов. И сейчас мы видим, что на плетне, окружающем лесную сторожку, сидят горихвостка и серая мухоловка, тогда как на плетне, окружающем казахскую зимовку, сидят каменка и желчная овсянка. В шалаше, устроенном в лесу, появляется крапивник (хотя бы только ради ночлега), тогда как в солдатских палатках Александра Македонского на перевалах между Гильмендом и Индом делали свои гнезда ласточки.

Ни шалаш, ни даже изолированный домик в лесу не приводили к сколько-нибудь заметным изменениям в окружающей природе. Солдатские палатки были для птиц не чем иным, как множеством внезапно появившихся аналогов их естественных мест гнездования — светлых, открытых пещер, и их птицы использовали. Однако уже пастушеские сооружения в степи и открытых предгорьях представляли для птиц ряд преимуществ по сравнению с их естественными местообитаниями. Около стад всегда множество насекомых, а шалаши, палатки, юрты и более солидные сооружения типа зимовок давали и обширные возможности гнездования непосредственно вблизи особо кормных мест. Проникнув в подобные островки в пределах своего ареала — в горах и предгорьях, ласточки получали возможность расширить ареал дальше от гор в степь, где переходили на постройки других типов, становясь таким образом типичным элементом фауны культурного ландшафта. Видимо, сходным образом, но через другой «мост» (постройки типа башен) происходило проникновение в культурный ландшафт и последующее расселение черного стрижа (Koskimies, 1956).

Конечно, переход ласточек для гнездования из пещер в легкие сооружения скотоводов — это лишь один путь перехода птиц в культурный ландшафт. Вполне вероятно, что кишлаки и города предгорий древней Азии также служили мостом, обеспечивающим переход ряда видов птиц (ласточек и представителей скального комплекса) к гнездованию вблизи человека. Цепь кишлаков, идущая от гор в пустынные местности низовий Сыр-Дарьи, и Аму-Дарьи, служила, конечно, хорошим экологическим руслом для проникновения первоначально горных видов в равнину уже в качестве специфических представителей биотопов культурного ландшафта («приведенные» этим ландшафтом виды). В дальнейшем некоторые из этих видов широко распространились и теперь вместе с расширением этого биотопа расселяются в новые места. Однако у всех этих видов в том или ином месте сохраняются их естественные гнездования, тем самым указывая путь, каким эти виды могли проникнуть в разбираемый нами тип ландшафта. По-видимому, возможности дальнейшего расселения подобных видов широки, но не безграничны. Предел могут положить климатические условия или конкуренция со стороны местных видов. Далее мы увидим, что, несмотря на процесс «европеизации» ландшафта на всех континентах, фауна культурных участков сохраняет свои местные, зональные, а тем более связанные с принадлежностью к зоогеографической области особенности.

Это первый тип развития фауны культурного ландшафта. Он восходит к древним временам, когда культурный ландшафт только начинал формироваться, и проникшие в него виды имели потом достаточно времени, чтобы расселиться уже вне связи со своим старым естественным местообитанием. Конечно, подобный процесс может происходить и в настоящее время. Но те виды, которые мы рассматриваем как наиболее специфические виды культурного ландшафта палеарктики, совершили указанный переход в глубокой древности.

Формирование культурной фауны может происходить и несколькими иными путем. Как и в первом случае, сначала на небольших островках культурного ландшафта поселяются виды, безразлично относящиеся к тем небольшим изменениям в обстановке, которые вызваны сооружениями человека. При этом нередко наблюдается количественное обогащение фауны по сравнению с «естественным» биотопом, так как на месте глухого однообразного леса возникает опушка с кустарниками, присадами и вообще с более богатыми для ряда видов кормовыми возможностями. Происходит и качественное изменение фауны. Наблюдается как бы «стягивание» на небольшой участок (зачаток культурного ландшафта) некоторых видов, которые в других случаях гнездятся разреженно. Можно пройти большое расстояние по лесу и только у лесной сторожки встретить гнездящуюся белую трясогузку или, например, горихвостку. Именно это явление находит свое отражение в цитированных мною выше словах А. Миддендорфа по отношению к Сибири.

В дальнейшем может произойти «урбанизация» поселка, сопровождающаяся уничтожением старой фауны и появлением небольшого количества видов, специфичных для поселков, например воробьев и ласточек.

Происходит, однако, и противоположный процесс. Если поселок, разрастаясь, включает в себя известные элементы первоначального биотопа (в виде садов, парков, древесных насаждений на дорогах и озелененных кладбищ), ряд лесных, главным образом кустарниковых и опушечных, видов птиц остается там. При дальнейшей трансформации места, после вырубки леса и замены всех естественных местообитаний распаханными полями, населенные пункты с их садами остаются единственными местами, где может гнездиться ряд видов птиц, уже исчезнувших в окрестностях городов. Эти «вобранные» виды становятся, таким образом, характерными для культурного ландшафта в определенных местах, но использования этого ландшафта как экологического желоба для расширения ареала в данном случае все же не происходит, так как ареал вида, обитающего в культурном ландшафте, перекрывается его естественным ареалом.

Правда, может быть случай, когда культурный ландшафт, расширяясь, выходит из одной ландшафтно-географической зоны в другую, изменяя в последней условия существования. Это приводит к смещению границ двух зон и соответствующему перемещению фауны. При этих условиях «вобранные» птицы могут заселить довольно значительную территорию, помимо своего естественного ареала. Подобным образом в настоящее время расширился к северу (до Архангельска) ареал обыкновенной коноплянки (Паровщиков). Как правило, однако, территория, где вид живет только в культурном ландшафте, представляет собой незначительную часть всего ареала вида, тогда как при первом пути становления фауны культурного ландшафта эта территория занимает обычно большую часть ареала вида, иногда почти весь ареал.

Здесь можно сделать два дополнительных замечания. Постоянно продолжающееся расширение культурного ландшафта в конечном счете

может привести к охвату им всей местности и полному вытеснению естественных биотопов. Тогда вид на всем своем ареале станет принадлежать только культурному ландшафту. Таким образом, будучи повсеместно впитанным в культурный ландшафт, он приобретает все черты специфического «приведенного» вида. Но это пока только типотетический случай.

Другое замечание. Виды, которые на территории Евразии впитываются в культурный ландшафт из окружающих биотопов, могут превращаться в виды, свойственные исключительно культурному ландшафту, при интродукции их на весьма далекие расстояния. Так, многие виды птиц широколиственных лесов и полей (полевой жаворонок, два вида дроздов, обыкновенный скворец, а также майна, грач, китайская горлица, зеленушка, зяблик, обыкновенная овсянка, щегол, огородная овсянка и др.) размножились в Новой Зеландии как виды, специфические для культурного ландшафта, приведенные им³. Это произошло не потому, что названные виды оказались экологически «сильнее» местных, но в связи с европеизацией ландшафта: культурный ландшафт европейского типа способствовал вытеснению аборигенов и процветанию интродуцированных видов (Oliver, 1955).

Итак, путь «всасывания» видов культурным ландшафтом на обширной площади обитания вида обычно не ведет к возникновению специфических видов культурного ландшафта и, как правило, мало способствует увеличению ареала вида, хотя «внутреннее» расширение площади обитания вида нередко имеет место. Это происходит, например, на территории равнинной Средней Азии, где, как показано Н. А. Гладковым (1938) и А. К. Рустамовым (1956), культурная полоса в деталях распространения многих видов птиц имеет опромное значение.

Различие между двумя группами видов птиц культурного ландшафта — «приведенными» и «вобранными», — на наш взгляд, существенно, имеет географическое значение и во многих случаях легко устанавливается, особенно если речь идет о небольшой местности. Но если принять во внимание весь ареал этих видов, легко обнаруживается относительность проведенного разделения. Все дело в сущности в том, сколь велика та часть ареала, где вид существует только в качестве поселенца культурного ландшафта.

Второй путь становления фауны культурного ландшафта — это путь, имеющий место в настоящее время. То в одной, то в другой части своего ареала вид «всасывается» в культурный ландшафт, не теряя, как уже было сказано, своих старых биотопических связей. Этот процесс охватывает все новый круг видов.

Мы знаем случаи гнездования в культурном ландшафте малого зуйка (например, на фабричных свалках и на спортивных площадках в Японии или на посыпанных гравием крышах в Германии). М. А. Бубнов сообщил нам о любопытном случае гнездования на возделываемых полях такой чуждающейся человека птицы, как кулик-сорока (Ивановская обл.). В Западной Сибири известны случаи поселения на распаханых полях белой куропатки (сообщение К. Т. Юрлова), и есть, правда пока еще недостаточно определенные, сведения, что в Восточном Казахстане к гнездованию на полях начинают приспосабливаться даже стрепет.

³ Известны случаи, когда виды, «приведенные» в фауне Новой Зеландии человеком, выходят за пределы культурного ландшафта и селятся в местах, не подверженных влиянию человека, что указано, например, для домового воробья Водзицким (Wodzicki, 1956).

В Западной Европе городской птицей становятся певчий дрозд, рябинник, сойка и, по-видимому, даже кукушка. На стенах и карнизах домов начинают гнездиться горные трясогузки (Беме, 1926) и даже трехпалые чайки. Широкие связи с жилищами и сооружениями человека устанавливаются на севере. Белые трясогузки гнездятся на отбросах у поселков (в консервных банках), на чердаках и у маяков; под карнизами можно найти гнездо пуночки. На отбросах гнездятся чечетки (в мотках проволоки), а С. М. Успенский сообщил случай гнездования чечетки в нежилом доме (Югорский полуостров), Е. П. Спангенберг (1958) наблюдал гнездование кречетов на триангуляционных знаках. Словом, человеческие жилища и сооружения в тундре создают благоприятные возможности для гнездования, известного расселения и умножения численности ряда видов птиц, ранее никакой связи с человеком не имевших. Это в известной мере аналогично тому, что отметил раньше для пустынных степей Зауралья А. М. Сергеев (1936).

Кроме происходящего уже длительное время расширения ареала птиц вместе с распространением культурного ландшафта (например, домовый воробей в Сибири), на наших глазах происходит расселение некоторых видов по уже давно оформившемуся культурному ландшафту. Вид в короткий срок выходит за пределы своего естественного ареала, и если новая часть его ареала, где вид свойствен только культурному ландшафту, оказывается, в конце концов, больше, чем первоначальный ареал, он становится уже приведенным видом.

Интересен в этом отношении канареечный выюрок. Он расселяется по уже готовому культурному ландшафту. При этом, как показал Г. Кумерлеве (Kumerlöve, 1957), птица захватывает по краям своего ареала города и поселки и, утвердившись там, выселяется из городов в их окрестности. Кольчатая горлица, вошедшая в культурный ландшафт, по-видимому, где-то в Передней Азии, распространилась по территории Средней Европы и в настоящее время встречена уже в городах у южных берегов Балтийского моря⁴ и в Англии (Lack, 1954), где она является специфичной, «приведенной» птицей культурного ландшафта, и в юго-западной Швеции (Reuterwall, 1956).

Так, на наш взгляд происходили становление и генезис фауны культурного ландшафта в Палеарктике.

Обратимся теперь к другим вопросам, которые могут быть затронуты при рассмотрении зоогеографии культурных участков. В зоогеографии широко известен тезис о происходящем в настоящее время процессе «европеизации» фаун. Это процесс стирания опецифических различий в животном мире отдельных областей вследствие все большего расселения животных, свойственных Палеарктике, по другим зоогеографическим областям с одновременным исчезновением там местных видов, часто именно тех, наличие которых делало фаунистические различия наиболее яркими.

Сейчас нельзя уже говорить, что в Австралии отсутствуют плацентарные животные. Кроме издавна имевшихся там 2—3 видов грызунов, летучих мышей, а также собаки динго, в Австралии размножаются теперь многие плацентарные, завезенные туда из Палеарктики. С другой стороны, сумчатые становятся там все более редкими, и некоторые виды их исчезают. Таким образом, различие в фауне несколько нивелируется. Нельзя теперь говорить также об отсутствии млекопитающих в Новой Зеландии. Домовый воробей, ранее свойственный Палеарктике и северу

⁴ Данные взяты из журнала «Der Falke», № 5, 1957.

Индомалайской области, в настоящее время входит в состав всех зоогеографических областей земного шара, занимая там обширные территории (Судиловская, 1952; Summers-Smith, 1956). Названное явление связано с тем, что происходит процесс европеизации ландшафта. А с ландшафтом европейского типа (т. е. с культурным ландшафтом) расселяются и свойственные ему животные, которые оказываются в условиях своего ландшафта экологически сильнее аборигенов. Напомню, что на Яве домовые воробьи держатся только у жилищ европейцев; где нет европейцев, нет и воробьев (цит. по Р. Хессе — Hesse, 1924). Из 53 интродуцированных на Гавайские острова птиц почти все обитают на культурных землях (Фишер, цит. по Д. Лэк — Lack, 1954). Не менее ярко это выражено в фауне Новой Зеландии (Oliver, 1955). Как уже было сказано, виды в Европе, «вобранные» в культурный ландшафт, выступают в Новой Зеландии как приведенные.

Итак, известная нивелировка в составе фауны разных зоогеографических областей происходит в значительной степени в связи с широким распространением культурного ландшафта и притом европейского типа. Это наводит на мысль, что фауна культурного ландшафта, по сравнению со всеми другими фаунами, должна быть наиболее однородной по своему видовому составу во всех частях земного шара и иметь интерзональный характер. Названный вывод требует дополнительного рассмотрения.

Действительно, если сравнить состав фауны птиц культурного ландшафта фаунистически столь различных мест, как Европа и Новая Зеландия, можно обнаружить значительное сходство, так как облик нотогейской суши в фауне культурной полосы Новой Зеландии почти не выражен.

То же относится и к фауне Гавайских островов. Но эти крайние примеры не показательны. Здесь — особый случай формирования фауны культурного ландшафта, который сопровождался истреблением многих местных видов и широкой интродукцией видов, уже давно гнездящихся в ландшафтах, измененных человеком. Идя по этому пути — истребление одних видов и интродукция других, — можно довольно легко нивелировать различия в животном мире и в естественных биотопах разных фаунистических областей.

Широкое заселение и земледельческое освоение степного ландшафта юго-западной Африки происходило примерно за последние два десятилетия и не сопровождалось интродукцией птиц. В результате мы видим, что возникший там культурный ландшафт имеет своих птиц, свойственных Эфиопской области, вобранных им здесь же на месте. В то время как в Средней Азии на деревьях в кишлаках мы видим множество гнезд чернопрудого воробья, чеглока и тювика, черного коршуна, бухарской синицы и т. д., на деревьях в садах юго-западной Африки много гнезд трех видов ткачиков (*Ploceus velatus*, *P. intermedius cabanisi* и *Vubatornis albirostris*), там, где есть в садах хоть немного воды, сейчас же появляется капская трясогузка (*Motacilla capensis*), а при наличии более высоких деревьев гнездится земляной дрозд (*Geocichla litsipsirupa*) (Hoesch, 1957). Различия очевидны. Есть, конечно, и некоторые общие элементы с Палеарктикой; с Средней Азией, в частности, — малая горлица (*Streptopelia senegalensis*). Что касается видов, гнездящихся на строениях, то вместо наших ласточек, городской и деревенской, в культурном ландшафте юго-западной Африки в качестве особо частой городской птицы селится скалистая ласточка (*Ptyonoprogne fuligula*); в хозяйственных постройках может быть найдено гнездо маленькой перламутровокрылой ласточки. (*Hirundo dimidada*); на верандах домов — гнездо

полосатой ласточки (*H. cucullata*) (Hoesch, 1955) ⁵. Вместо нашей горихвостки в постройках гнездится южноафриканская *Cercomela familiaris*, вместо домового воробья — дамарский *Passer melanurus damarensis*; часто встречается каменка (*Oenanthe monticola*) и в качестве общего с культурным ландшафтом Западной Европы элемента может быть названа сипуха, но разные подвиды.

Иные виды птиц — в культурном ландшафте Судана (Cave and Macdonald, 1955). В поселках обычен воробьиный ткачик (*Plocepasser mahali*) и наряду с домовым воробьем — еще воробьи: *Passer molitensis* и *P. griseus* (названные виды известны и в юго-западной Африке, но гнездование их в поселениях там не отмечено). Общи с юго-западной Африкой белый ворон (*Corvus albus*) и капский ворон (*C. capensis*), из скворцов в поселках Судана можно встретить *Spreo pulcher* и *S. superbus*; там, как впрочем и по всей Эфиопии, гнездится малый стриж (*Arus affinis*). Как и в Средней Азии, обыкновенна малая горлица, но кольчатая горлица (правда, особый подвид — *S. d. roseogrisea*, выделяемый иногда в самостоятельный вид), в человеческих поселениях не гнездится.

В садах Индии и Бирмы можно видеть кустарниц и бульбулей; в Южной Азии в соседстве с человеком встречаются черный дронго, филиппинский и мадрасский ткачики (*Ploceus philippinus*, *P. manuar*), два вида мунии (*Munia malacca* и *Uroloncha punctilata*), некоторые нектарницы, обыкновенная майна (*Acridotheres tristis*) — одна из обычных птиц культурного ландшафта; кроме того, встречается черноголовая майна (*Temenuchus pagodarum*) и в Таиланде — *Acridotheres cristatellus*; для Цейлона может быть назван ушастый скворец (*Eulabes ptilogenis*) (Henry, 1955). Весьма обыкновенна в городах и поселениях Южной Азии *Corvus splendens*, как и в Палеарктике, в Бирме встречается сорока; кроме того, в садах Южной Азии нередко гнездится обыкновенная йора (*Aegithina tiphia*), встречаются скворцы: *Sturnus malabaricus*, в Бирме, кроме того, — *S. burmanicus* и *S. contra*.

Несколько слов об австралийской фауне. Там гнездится в садах рядом с домами и может быть встречена на подоконнике атласная беседковая птица (Wakefield, 1956).

Если сравнить фауну птиц Палеарктики, Эфиопии и Южной Азии в отношении наиболее связанных с человеческими поселениями видов (стрижей и ласточек), то увидим следующее. В городах СССР обычны черный и белопоясный стрижи, причем оба этих вида гнездятся и в естественных местообитаниях. В Эфиопской области и в Южной Азии черного стрижа нет, белопоясный лишь частично охватывает Индомалайскую область. Зато в городах обыкновенен малый стриж (*Arus affinis*) (свойствен и самым южным частям Палеарктики), который также гнездится и вне культурного ландшафта. Для Южной Азии в качестве птицы культурного ландшафта может быть назван еще пальмовый стриж (*Cursiurus parvus*). Он тесно связан гнездованием с пальмами; в ряде стран гнездится в соседстве с человеком, на Филиппинах даже в поселках (Delacour and Maig, 1946), в северном Таиланде встречается исключительно вблизи жилищ человека (Deignan, 1945). Последнее связано с тем, что пальмовый стриж зависит там от наличия пальм родов *Cocos*, *Borassus* и *Areca*, а эти пальмы культивируются человеком и принадлежат в Таиланде культурному ландшафту. Особенно любопытно, что в

Еще южнее, на Капской земле, этот вид гнездится даже в жилых комнатах (Reichenow, 1900—1905).

Бирме в провинциях Чини и Качин, где пальмы редки, пальмовый стриж изменил свои гнездовые повадки и устраивает гнезда на сельских домах или в туннелях (Smythies, 1953). Также и в Бельгийском Конго в местах, где пальмы редки, *Cypsiurus parvus*, как пишет Я. Чепин (Charin, 1939), «научился» гнездиться в постройках. Между прочим, этот случай показывает нам, что к гнездованию на постройках могут переходить не только птицы «скального» комплекса или дуплогнездники, но и птицы, устраивающие свои гнезда на деревьях. Любопытно, что белопоясный стриж, в части своего ареала относящийся к Индомалайской области, в городах не гнездится. Какое-то отношение к человеку он имеет только в Бирме, где тысячами пар гнездится в виадуках в Шаньской провинции.

К палеарктическим ласточкам, гнездящимся на постройках, относятся *Hirundo rustica*, *H. daurica* и *Chelidon urbica*. Кроме того, вблизи человека, но только как исключение в постройках может гнездиться и береговая ласточка, у мостов и изредка по арыкам гнездится заходящая с юга в Палеарктику нитчатая ласточка (*H. smithii*). В Африке в жилищах, преимущественно туземного типа, устраивают гнезда эфиопская ласточка (*H. aethiopica*), абиссинская (*H. abessinicus*), в западных частях материка — также гамбийская (*H. lucida*) и скалистая (*Ptyonoprogne fuligula*) ласточки. В юго-западной Африке в культурный ландшафт включаются еще перламутрово-голубая и полосатая ласточки. В Восточной Африке могут быть встречены как гнездящиеся под крышами птицы *H. angolensis* и *H. albigularis*. Это далеко не полный перечень ласточек Африки, которые могут гнездиться на строениях.

В Южной Азии широко распространена в культурном ландшафте, как, впрочем, и вне его, *H. javanica*; из р. *Ptyonoprogne* на стенах домов начинает гнездиться *P. sorpholog*; отмечаются первые признаки приближения к жилищам человека у *H. flavicola* (Baker, 1926). Кроме того, для Южной Азии и для Африки (частично и для Палеарктики) обща нитчатая ласточка (разные подвиды); то же можно сказать и о разных подвидах рыжепоясной ласточки. Для Южной Азии, пожалуй, невозможно указать вида ласточек, который был бы свойствен главным образом культурному ландшафту.

Фауне палеогейской суши принадлежит большое количество видов ласточек. И там можно наблюдать полный переход от видов, гнездящихся вне всякой связи с человеком, через виды, иногда только гнездящиеся в постройках, и притом только в некоторых немногих местах, к видам, в равной степени использующим как культурный, так и естественный ландшафты, и, наконец, к видам, которым почти исключительно гнездятся в постройках. При этом все эти виды принадлежат культурному ландшафту только в тех областях, которые охватываются их «естественным» ареалом. Нитчатая и рыжепоясная ласточки, так же как и малый стриж, распространены, кроме палеогейской суши, в той или иной степени и в Палеарктике. Но таков естественный ареал этих птиц. Только в отдельных деталях распространения рыжепоясной ласточки можно увидеть, что культурный ландшафт способствует расширению ее ареала.

Мы не имеем возможности привести здесь сколько-нибудь полные сравнительные списки фауны птиц культурного ландшафта, да в этом и нет надобности. Указанные выше примеры, в особенности в отношении птиц, связанных с постройками, показывают достаточно ясно, что фауна культурного ландшафта в разных зоогеографических областях является производным фауны своей области, а то, что некоторые виды принадлежат не одной только области, объясняется прежде всего положением их

естественного ареала. Впрочем, это и не требует особого доказательства, так как большинство птиц культурного ландшафта в равной степени гнездятся также и в естественных биотопах. Это — «вобранные» виды, расселение которых в связи с культурным ландшафтом происходит, как правило, лишь в небольших, «местных» пределах, что не нарушает фаунистическую обособленность отдельных территорий. Даже «приведенные» виды, которые расселяются с культурным ландшафтом на значительные расстояния, не охватывают своим ареалом всю территорию культурного ландшафта, независимо от его географической (зональной и т. д.) принадлежности. И дело здесь не в недостатке времени, которым располагал вид для расселения. Такого случая, чтобы вид, перейдя в культурный ландшафт и расселяясь в нем, стал космополитом, мы не знаем. Даже ставший благодаря интродукции космополитом домовый воробей в ряде мест получает, видимо, сопротивление своему расселению в лице местных видов воробьев (в юго-восточной Африке, например, его расселению препятствует наличие там капского воробья) (Gebhardt, 1953).

Местные различия в пределах одной области также наблюдаются. В одной части СССР мы видим на гнездовье в постройках черного стрижа, в другой — белопоясного. Рыжепоясничная ласточка принадлежит только определенным территориям Советского Союза. Наблюдаются различия и на небольших, близко расположенных территориях. Объясняется это отчасти географическим положением культурного участка, именно тем, откуда он мог получить свою фауну. В не меньшей степени это зависит от того, что при значительной общности архитектоники культурного ландшафта климатические и прочие различия в условиях существования оказываются более существенными, чем сходство в архитектонике. Микроклимат культурных участков в ряде случаев отличен от микроклимата естественных биотопов, но, несомненно, имеет свои зональные различия.

Интересно отметить еще одно обстоятельство. Расселение видов по культурному ландшафту в Палеарктике шло главным образом в северном и северо-восточном направлениях. Севернее и северо-восточнее границ своего ареала эти виды не имеют ближайших родственников (видов, принадлежащих тому же роду), тогда как на юге такие родственники есть и притом их много. Названные родственники могут принадлежать там культурному ландшафту только частично, гнездясь главным образом в естественных биотопах.

В основе этого явления лежит не то обстоятельство, что культурный ландшафт на севере древнее и птицы имели больше времени для перемещения биотопа, но, мы думаем, главное — в условиях жизни в тропическом, субтропическом и умеренном поясах. Это имеет существенное значение для выяснения генезиса и места происхождения (т. е. места перехода птицы из «дикого» биотопа в культурные) фауны культурного ландшафта.

Как видно из предыдущего изложения, таких мест много. Территория, на которой в настоящее время совершается переход, весьма обширна, но и в древности этот переход мог происходить тоже во многих местах.

Нам кажется, что расширения ареала палеарктических ласточек и стрижей на юг по экологическому желобу «культурный ландшафт» не происходит в силу тех причин, которые определили южную границу этих видов еще до возникновения культурного ландшафта. Одной из причин может быть наличие на юге более приспособленных к местным условиям видов ласточек и стрижей. Как и их северные родственники, ласточки и

стрижи палеогейской суши довольно легко впитываются в культурный ландшафт, по причине для преимущественного перехода в этот ландшафт здесь, видимо, меньше, чем в Палеарктике. На севере при несколько большей скудности условий существования птицы имеют больше оснований для перехода в культурный ландшафт, причем, чем севернее, тем преимущества культурного ландшафта в этом отношении значительнее. Продвижение птиц с культурным ландшафтом в широком масштабе на север есть результат продвижения в указанном направлении необходимых им условий, которые на севере встречаются только в этом ландшафте, тогда как на юге эти условия есть и в других ландшафтах.

Сейчас проникновение новых видов в культурный ландшафт происходит на большой территории, но возникновение культурной фауны Палеарктики, т. е. переход птиц в этот ландшафт из естественных местобитаний, совершилось, видимо, в предгорьях и более низких частях гор юга Палеарктики (речь идет о наиболее древних элементах фауны культурного ландшафта), главным образом в Передней Азии, но, возможно и по всему Средиземноморью. Войдя там в культурный ландшафт, виды получили возможность расселяться в северном направлении.

Изложенное выше подводит нас к одному вопросу зоогеографии, который в последние годы в отечественной географической литературе был трактован с двух противоположных точек зрения. Б. К. Штегман (1950), придавая большое значение миграциям фаун, писал, что заселение новых территорий фаунами, уже приспособленными к данным условиям, происходит значительно быстрее, чем приспособление к этим условиям местных видов. Последние вытесняются иммигрантами, не дающими аборигенам времени приспособиться к новым условиям. В противоположность этому Е. М. Воронцов (1955) придает большее значение автохтонному происхождению фаун, перестройке ее на месте. Г. П. Деметьев (1958) также отвергает возможность широких миграций фаун, считая отдельные фаунистические комплексы в фауне птиц СССР автохтонными.

Изучение фауны культурного ландшафта дает на первый взгляд некоторые подтверждения миграционной точки зрения Б. К. Штегмана, а именно: ряд видов птиц довольно широко расселился с культурным ландшафтом в северном и северо-восточном направлениях. Но это еще не миграция фаун, и, кроме того, одновременно в широком масштабе происходит вбирание в культурный ландшафт местных птиц. Процесс приспособления к культурному ландшафту местных видов вряд ли тормозится наличием мигрантов, т. е. приведенных видов. Как раз благодаря наличию местных элементов и возникают в пределах культурного ландшафта фаунистические различия.

В западной Европе и в самых западных частях СССР в культурный ландшафт вобрана и стала его непременной принадлежностью горихвостка-чернушка. В Сибири проникает в культурный ландшафт сибирская горихвостка (*Ph. auriceps*), а в Восточной Европе этому ландшафту принадлежит горихвостка-лысушка, свойственная, впрочем, всей Европе и значительной части Сибири. Постепенное приспособление белой куропатки к гнездованию на распахиваемых полях отмечено в Западной Сибири, и если оно будет протекать успешно, эта куропатка все же останется свойственной только определенной территории культурного ландшафта. То, что культурный ландшафт равнинной Средней Азии имеет приведенную фауну, существенно отличающуюся от местной пустынной, имеет определенное зоогеографическое значение, но все

же местное, и оно не может быть приравнено к миграциям фауны в том смысле, как это рассматривает Б. К. Штегман.

В настоящее время культурный ландшафт Евразии и Африки можно рассматривать как «непрерывный», сколько-нибудь значительной изоляции больших площадей культурного ландшафта не наблюдается. Однако движения фауны через всю эту территорию нет. Наличие общих видов в культурном ландшафте Палеарктики, Эфиопии и Индо-малайской области объясняется, как уже указывалось выше, общностью естественного ареала этих видов, а не миграцией их по культурному ландшафту. Даже «помощь» мигрантам со стороны человека (интродукция) оказывается действенной только в определенных условиях.

Как пишет Д. Лэк (Lack, 1954), интродукция птиц в Африку не дает положительного результата (кроме домового воробья, и то не повсеместно). В частности, зяблик, завезенный в Южную Африку, уже несколько десятилетий держится по-прежнему в месте выпуска у Капштадта, не расселяясь (Gebhardt, 1953). Четыре вида птиц, укоренившиеся в Северной Америке, представляют собой известное исключение, которое не должно «прикрывать собой многочисленные неудачи» (Lack, 1954). Правда, эти виды (*P. domesticus*, *S. vulgaris*, *Ph. colchicus* и *P. perdix*) принадлежат как раз культурному ландшафту.

«Всасывание» дроздов в культурный ландшафт Мексики происходит параллельно подобному же процессу в Европе. Но нет оснований думать, что адаптировавшиеся к культурному ландшафту дрозды Палеарктики могут, в случае интродукции, оказаться «сильнее» местных дроздов Америки. Последние (*Turdus assimilis* и *T. grayi*), как следует из работы Х. Вагнера (Wagner, 1956) относительно штата Чианас (Мексика), уже несколько изменили гнездовые повадки; гнездятся в центрах больших городов, например на главной площади города Мерида, имеющего 100 тыс. жителей, и свой суточный ритм приспособили к суточному ритму города. Кроме названных выше двух видов дроздов, в культурный ландшафт Мексики вошли желтоклювый дрозд (*T. flavirostris*) и маленький соловьиный дрозд (*Catharus occidentalis*). *T. migratorius* за последние 30 лет заселил г. Мексико, имеющий 3 млн. жителей (гнездится на кипарисах). Трудно, конечно, сказать, какая из групп дроздов, европейская или мексиканская, экологически «сильнее» как птицы культурного ландшафта. Думаю, что каждая «сильнее» там, где она распространена.

Известный интерес, с рассматриваемой точки зрения, имеет вопрос о фауне Заполярья. Культурного ландшафта в том виде, как мы знаем его в умеренной полосе Евразии, в Заполярье нет. Однако там имеются поселки и города, местами есть огородное хозяйство, птицеводство и животноводство. «Непрерывности» культурного ландшафта нет, за исключением разве только европейского севера. Участки культурного ландшафта на севере Сибири изолированы как от общего массива умеренной полосы, так и друг от друга. Здесь в культурный ландшафт «впитываются» местные виды. Только в самых западных частях тундровой зоны имеется приведенный вид — домовый воробей. В поселках и городах заполярных частей Сибири нашего воробья частично заменяет пуночка, которая охотно селится в строениях, а также в штабелях строевого леса и в других элементах культурного ландшафта. В строениях гнездятся белые трясогузки и каменки; намечается связь с культурным ландшафтом у чечетки, причем главным образом там, где отсутствует необходимый для ее гнездования кустарник. Эта связь, видимо, способствует некоторому расселению чечетки на север, что можно отметить также и

для трясогузки. Начинают тяготеть к культурному ландшафту в Арктике и некоторые другие виды птиц (Гладков, 1957).

Белая трясогузка и каменка свойственны также и культурному ландшафту умеренной полосы Евразии. Но на севере мы наблюдаем самостоятельное проникновение этих видов в культурный ландшафт. А что касается чечетки, то, насколько мы осведомлены, связь этой птицы с культурным ландшафтом намечается только в условиях тундры. Словом, в Заполярье Евразии по мере развития там культурного ландшафта складывается своя фауна птиц этого ландшафта, которая частично может иметь общие виды с культурным ландшафтом умеренной полосы, но лишь постольку, поскольку в «диком» ландшафте тундры и умеренной полосы уже имеются общие виды.

Итак, фауна культурного ландшафта складывается в разных частях земного шара самостоятельно. Наличие общих для больших территорий этого ландшафта видов объясняется не миграцией данных видов, а общими «источниками питания» фауны. Миграций культурной фауны из одной зоогеографической области в другую не происходит, несмотря на отмеченную уже выше непрерывность этого ландшафта. В пределах одной области происходят расселения некоторых видов, и иногда значительные, но все же это отдельные виды, а не фауны. Только у юго-западной границы тайги в Европе можно отметить значительное продвижение на северо-восток именно фауны культурного ландшафта, но это частный случай, связанный с глубокими преобразованиями всех природных условий тайги в Европе.

Кстати говоря, отступление в Финляндии юрка и расширение ареала зяблика связывается не с деятельностью человека, а с общими изменениями климатических условий.

Изучение вопроса позволяет заключить, что при дальнейшем освоении тайги человеком нельзя ожидать заселения всей ее территории европейским фаунистическим комплексом культурного ландшафта, который продвигается сейчас к северо-востоку. Чем дальше к востоку тем он становится беднее и постепенно заменяется в культурном ландшафте представителями сибирского фаунистического комплекса.

Таким образом, в отношении фауны культурного ландшафта, довольно однородного по архитектонике и в настоящее время для территории Евразии и Африки непрерывного, мы не можем указать случая вытеснения иммигрантами (приведенными видами) местных аборигенов (вобранных видов). Да и приведение видов культурным ландшафтом совершается, хотя и в широких, но все же ограниченных масштабах и не нарушает, по-видимому, границ фаунистических областей.

Этим мы не думаем отрицать возможность миграций фаун других ландшафтов. Надо, конечно, учесть, что культурный ландшафт не резко отличается от естественных ландшафтов той же местности, а там, где это различие хорошо выражено, приведенные виды обычно преобладают над местными, вобранными. К тому же фауна культурного ландшафта формируется без видообразования. В тех ландшафтах, которые имеют свои, только ему свойственные виды и которые резко отличаются от соседних с ними ландшафтов, перемещения фаун, конечно, могут быть. Но они не имеют широкого значения и представляют частный случай в истории фаун. Сама же миграция фаун должна пониматься как более или менее совпадающее по времени расселение отдельных видов, обычно (но не всегда) с одновременным сокращением ареала этих видов в другом направлении.

- Беме Л. Б. Птицы северной Осетии и Ингушии. Уч. зап. Сев.-Кавказск. ин-та краеведения, 1926.
- Волчанецкий И. Б. Основные черты формирования фауны агролесомелиоративных лесных насаждений степной полосы Украины. Тр. н.-иссл. зообиол. ин-та Харьк. ун-та, т. 8—9, 1940.
- Воронцов Е. М. Зоогеографические связи и источники формирования орнитофауны таежной полосы. Изв. Всес. геогр. о-ва, т. 87, 1955.
- Гладков Н. А. Заметки об орнитологической фауне культурных участков Туркестана. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, нов. сер., отд. биол., т. XVII, вып. 5—6, 1938.
- Гладков Н. А. Биотопическое распределение птиц в лесных полезащитных полосах. Охрана природы, вып. 12, 1950.
- Гладков Н. А. Новые сведения о позвоночных заполярной Якутии. Докл. АН СССР, т. 112, № 1, 1957.
- Дементьев Г. П. К вопросу о истории фауны птиц Советского Союза. В этом же томе.
- Кулик И. Л. Изменение фауны птиц синантропов в связи с образованием водохранилищ. Тр. Дарвиновск. заповедника, вып. 1, 1949.
- Рустамов А. К. К изучению авифауны культурных ландшафтов Средней Азии. Тр. Туркменск. с.-х. ин-та, 8, 1956.
- Рустамов А. К. и Птушенко Е. С. Караванные пути в Каракумах как элемент культурного ландшафта. Тр. Центр. бюро кольцевания, вып. VII, 1948.
- Рябов В. Ф. Распределение птиц и сооружения человека в степи. Тр. Наурзумского заповедника, вып. 2, 1949.
- Саушкин Ю. Г. К изучению ландшафтов СССР, измененных в процессе производства. Вопр. географии, 24. М., 1951.
- Сергеев А. М. Роль сооружений человека в распространении птиц в степи. Докл. АН СССР, т. 2, № 4, 1936.
- Спангенберг Е. П. и Леонович В. В. Экология хищных птиц полуострова Канин. В этом же томе.
- Судиловская А. М. О расселении домашнего воробья. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LVII, вып. 5, 1952.
- Штерман Б. К. О путях формирования фаун и методике их изучения. Изв. Всес. геогр. о-ва, т. 82, 1950.
- Baker E. C. St. The Fauna of British India, including Ceylon and Burma, 2-nd edition, vol. 3, 1926.
- Cave F. O. and Macdonald J. D. Birds of the Sudan. Edinburgh—London, 1955.
- Chapin J. The birds of Belgian Congo, part 2, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 75 A. New York, 1939.
- Dankert Ch. und andere. Zur Ausbreitung der Türkentaube. Der Falke Bd. 4, No 5, 1957.
- Deignan H. G. The birds of northern Thailand. Smiths. Inst. Un. St. Nat. Mus., Bull. 186, 1945.
- Delacour J. and Mayr E. Birds of the Philippines. The Macmillan Company. New York, 1946.
- Erz W. Der Vogelbestand eines Grosstadtparkes im westfälischen Industriegebiet. Ornithol. Mitteil., Bd. 8, N 12, 1956.
- Ferens B. Ptaki miasta Krakowa ich ochrona i pestytucja. Ochrona przyrody, Bd. 24, 1957.
- Gebhardt E. Die gegenwärtige Verbreitung vom Haussperling, Star und Buchfink in Südafrika, Journ. f. Ornithol., Bd. 95, N 1—2, 1953.
- Géroudet P. L'évolution de l'avifaune suisse dans la première moitié du XX siècle. Acta XI Congressus Internat. Ornithol. Basel, 1955.
- Henry G. M. A guide to the birds of Ceylon. Oxford University Press. London, 1955.
- Hesse R. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage (Die Tierwelt der Kulturlandschaft). Jena, 1924.
- Hoesch W. Die Vogelwelt Südwestafrikas, SWA Wissenschaftliche Gesellschaft. Windhoek, 1955.
- Hoesch W. Über die Auswirkungen, der Besiedlung auf den Vogelbestand in Südwest—Afrika, Journ. f. Ornithol. Bd. 98, No 3, 1957.
- Koepcke H. Corte ecologico transversale en los Andes del Peru central con especial consideration de las aves, Parte 1, Mem. Mus. hi st. nat. «Javier Prado», 119. No 3, 1954.

- Koskimies J. Zur Charakteristik und Geschichte der nistökologischen Divergenz beim Mauersegler, *Apus apus* (L) in Nordeuropa. *Ornis Fennica*, Bd. 33, N 3—4, 1956.
- Kumerlöve H. Vom Grenzraum der Verbreitung des Girlitzes (*Serinus canaria* (L)) im nordwestlichen Europa. *Ornithol. Mitteil.*, Bd. 9, No 6, 1957.
- Lack D. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford, 1954.
- Middendorf A. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens, Bd. 4, 1867—1874.
- Nurminen K. Piirteita Purmon pitajan linnustorsa linja-kutkikuksen perusteella *Ornis Fennica*, Bd. 32, N 1, 1955.
- Oliver W. R. B. *New Zealand birds*, 2 nd edition, Wellington, 1955.
- Piechocki R. Zur Verstärkung des Eichelhäfers. *Der Falke*, Bd. 3, N 1, 1956.
- Piltzmeier J. Zur neuesten Diskussion des nordwesteuropäischen Misteldrossel Problems. *Journ. Ornithol.*, Bd. 98, N 2, 1957.
- Reichenow A. *Die Vögel Afrikas*, Bd. II, 1900—1905.
- Reuterwall O. Turkduvan (*Streptopelia decaocto*) häckfågel i Varberg. *Varfågelvarld*. 15, N 4. 1956.
- Schaefer E. Alifaunistische oecologische Betrachtungen zweier Extrembiozönosen aus dem tropischen Norden Südamerikas. *Veröff. Oberseemuseum Bremen*, A 2, No 4, 1954.
- Schnurre O. *Die Vögel der deutschen Kulturlandschaft*. Marburg, 1921.
- Smythies B. E. *The birds of Burma*, 2 nd edition, Oliver and Boyd. Edinburgh—London, 1953.
- Summers-Smith D. Movements of house sparrows. *British Birds*, vol. 49, N 12, 1956.
- Wagner H. Anpassung einiger mexicanischer Drosselarten an die Kulturlandschaft. *Veröff. Oberseemuseum Bremen*, A 2, N 5, 1956.
- Wahl V. Die Siedlungsdichte der Vögel im Zoologischen Garten in Prag. *Zool. Garten*, Bd. 21, N 4, 1956.
- Wakefield N. A. Bower-bird visits Melbourne. *Victorian Naturalist*, vol. 73, No 8—9, 1956.
- Wodzicki K. Breeding of the house sparrow away from man in New Zealand, *Emu*. vol. 56, No 2, 1956.
-

С. М. УСПЕНСКИЙ

НЕКОТОРЫЕ ВИДЫ ПТИЦ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Пожалуй, не будет преувеличением сказать, что Югорский полуостров и остров Вайгач до последнего времени остаются территорией севера Европейской части СССР, наиболее слабо исследованной зоологами.

На большей части ее, а именно на Югорском полуострове, кроме узкой его полосы, омываемой Югорским Шаром, зоологических и в том числе орнитологических исследований вообще не проводилось. Фауне птиц Вайгача и крайнего северо-запада Югорского полуострова, не считая отдельных указаний о встречах и добыче (главным образом в районе Хабарова) некоторых видов птиц участниками экспедиций Нансена (Collett and Nansen, 1899), Джэксона (Jackson, 1899), Русской полярной экспедиции (Бируля, 1907) и ряда других, посвящены лишь работы Гейглина (Heuglin, 1872), Тэля (Theel, 1876), Попгема (Porham, 1898) и Пирсона (Pearson, 1898). Однако и эти работы в значительной мере носят фрагментарный характер и не удовлетворяют современных запросов.

С начала XX в. и до наших дней, за исключением статьи С. К. Клумова (1935), затрагивающей общие вопросы промыслового использования фауны Вайгача, литература по фауне интересующего нас района не пополнялась.

Помимо недостаточной изученности, Югорский полуостров и Вайгач представляют для зоолога и зоогеографа особый интерес и по той причине, что в ландшафтах, на сравнительно небольшой территории, здесь можно встретить все переходы от типичных кустарничковых до типичных арктических тундр и даже участков, по своему облику чрезвычайно приближающихся к арктическим пустыням. Наряду с пограничным положением этого района (он может рассматриваться как крайний юго-восточный форпост Северной Атлантики), четко выраженная широтная поясность позволяет предположить, что именно на Югорском полуострове и Вайгаче находятся крайние пределы (северные, южные и во-

сточные) распространения ряда видов птиц. Данная работа¹ в значительной мере подтверждает это предложение.

Исследования проводились в период с середины мая по конец августа 1957 г. и охватили северную и западную части Югорского полуострова — от поселка Амдермы на востоке до низовьев реки Бельковской примерно 69°05' с. ш. на юге, а также прибрежную часть Вайгача от м. Матюй-Сале (на северо-востоке острова) до м. Дьяконова (южная оконечность острова).

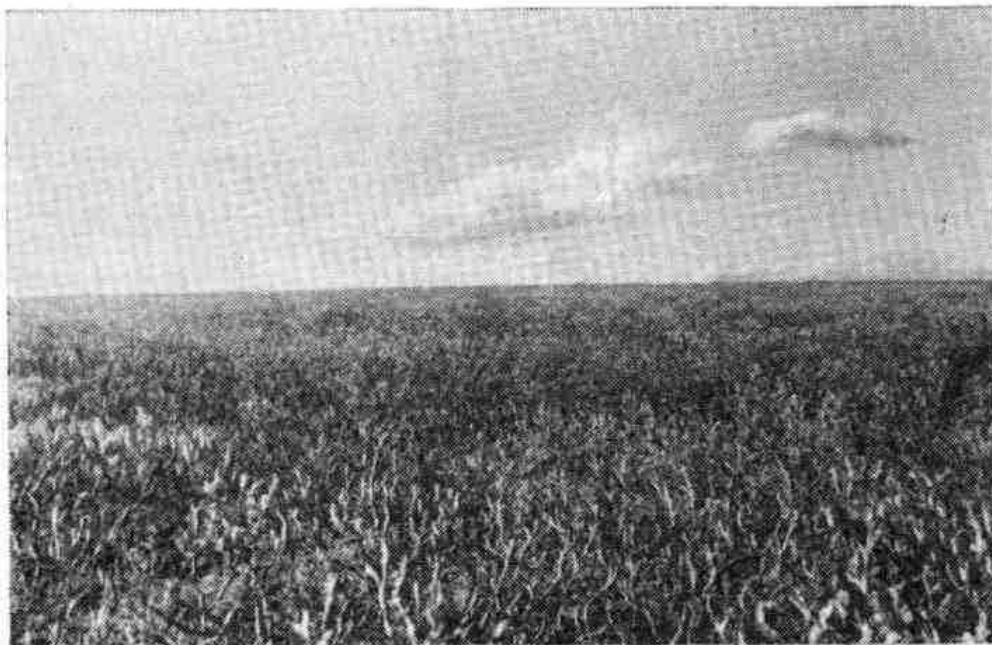


Рис. 1. Югорский полуостров. Ивняки в районе м. Крестового, у северной границы распространения овсянки-крошки, пеночки-веснички, болотной совы (конец июня 1957 г.). Фото автора.

Значительная часть описываемого района входит в подзону мохово-лишайниковых тундр. Север и северо-восток Вайгача занимают арктические тундры, причем граница между мохово-лишайниковыми и арктическими тундрами выражена в большинстве случаев очень резко. Ландшафты крайнего северо-востока острова носят многие черты, свойственные арктическим пустыням. На юге района мохово-лишайниковые тундры постепенно сменяются кустарничковыми зарослями ивняков с преобладанием среди них *Salix lanata*.

На крайнем южном участке работ, к югу от р. Бельковской, ивняки покрывают более 80% площади; высота отдельных кустов их достигает 120—150 см. Севернее, в районе м. Крестового и среднего течения р. Седьяхи, площадь, занимаемая кустарниками, сокращается до 50%. К северу от долины р. Сиртяхи и среднего течения р. Лымбады кустарники покрывают не более 10—20% площади и редко достигают высоты 50—60 см. Наконец, отдельные островки ивнячков, высотой также не превышающие 50—60 см, можно встретить и еще севернее — в некоторых долинах материкового побережья Югорского Шара и на юго-западе Вайгача. Большие площади в подзоне мохово-лишайниковых

¹ В работе принял участие также студент-зоолог Ю. И. Чернов.

тундр занимают также травяные и гипново-травяные болота. На Вайгаче и севере Югорского полуострова местами представлены горные тундры, приуроченные к отрогам уже слабо выраженного в этих районах хребта Пай-Хоя.

Пределы распространения на Вайгаче и Югорском полуострове следующих видов птиц можно считать установленными.

Белая куропатка — *Lagopus lagopus* L. Северная граница распространения этого вида уже не раз служила темой для оживленных дискуссий. М. Гейглин (Heuglin, 1872) встречал следы пребывания куропаток на южном острове Новой Земли, что могло служить поводом для



Рис. 2. Вайгач. Участок щебнистой тундры на севере острова (конец июля 1957 г.). Фото автора

допущения возможности гнездования здесь птиц. К. Д. Носилов (1908) считает, что куропатка (белая или тундряная) — обычный гнездящийся вид юго-востока Новой Земли и Вайгача, что отвергает С. А. Бутурлин (1908 и ряд других заметок по этому вопросу в журнале «Наша охота» за 1908 и 1909 гг.). По мнению Л. А. Портенко (1937), белая куропатка отсутствует на Новой Земле, «не представляет правильного явления на гнездовье на Вайгаче» и не встречается в северной части Югорского полуострова в районе Югорского Шара. Наконец, А. Джэксон (Jackson, 1899) вообще исключает белую куропатку из списка птиц, гнездящихся на Югорском полуострове и предполагает (на основании опросных данных), что северная граница гнездовой области этого вида проходит по р. Каратайке.

По нашим данным, в настоящее время в кустарничковых тундрах — по р. Седьяхе и к югу от нее, куропатка на гнездовье обычна и даже многочисленна. В кочкарниках с ивняками, по долинам рек и среди осоковых болот, численность птиц перед началом яйцекладки (во второй половине июня) местами превышала 20—25 пар на 1 кв. км и приближалась к предельной, отмеченной для Европейского Севера (Михеев, 1948).

К северу от р. Седьяхи плотность гнездования куропаток резко сокращается, но отдельные пары были встречены нами и в низовьях р. Лымбады и на побережье Югорского Шара, вблизи становища Хабарова. По опросным сведениям, гнезда и выводки птиц в небольшом количестве встречаются здесь ежегодно.

На Вайгаче, также по опросным данным, в районе пос. Варнек, м. Гребень и губы Лямчиной (юго-западная часть острова) в гнездовое время куропатки и их выводки встречаются регулярно и гораздо чаще, чем на материковом побережье Югорского Шара. На побережье губы Лямчиной 12 и 13/VIII среди осокового болота с ивняками и торфяными буграми мы наблюдали выводок, состоящий из 8—9 полуподросших птенцов (вес добытого птенца 320 г.) и самки.

Таким образом, юго-запад Вайгача должен быть включен в область нормального гнездования белой куропатки. На север и северо-восток Вайгача куропатки время от времени залетают. Старый помет птиц неоднократно встречался в районе Болванского Носа и губы Дыровой. Нередко птицы залетают и еще дальше к северу и достигают южного острова Новой Земли. В последние годы главным образом ранней весной, в конце апреля — первой половине мая, отдельных куропаток неоднократно встречали в районах Костина Шара (юго-запад Новой Земли) и м. Меньшикова (юго-восток Новой Земли). Наконец, скорее как исключение, отдельные пары здесь также и гнездятся. Так, по опросным, несомненно, достоверным сведениям, одиночные выводки куропаток встречены и в 1954 и в 1956 гг. среди осоковых болот, вблизи м. Меньшикова.

Морской песочник — *Calidris maritima* Brünn. В описываемом районе этот вид распространен на гнездовые только вблизи моря, на крайнем севере и северо-востоке Вайгача. В более южных частях острова морской песочник исследователями никогда не отмечался; не встречен он нами и на севере острова, далее чем в 5—7 км от берега моря. Таким образом, южная граница гнездовой области морского песочника на востоке Европейской части СССР может быть резко очерчена и совпадает с южной границей распространения арктических тундр.

Как и на Новой Земле, характерным местообитанием птиц в конце июля — начале августа являлись скалистые русла ручьев и такие же берега озер, среди щебнистой тундры. В это время здесь встречались почти исключительно выводки — нелетные птенцы, сопровождаемые одной взрослой птицей (во всех случаях, при добыче оказывавшейся самцом). С первых чисел августа молодые начали подниматься на крыло, и с этого времени все чаще и чаще выводки стали встречаться у моря — на скалистых и галечниковых берегах.

Общая численность морских песочников, обитающих в гнездовый период на Вайгаче, невелика. Расстояние между отдельными выводками, встречавшимися в щебнистой тундре, в 1957 г., как правило, составляло не менее 2—3 км.

Бекас — *Gallinago gallinago* L. Северную границу распространения этого вида в Европейской части СССР до сих пор было принято проводить примерно по 68-й параллели. На этой широте он был найден в Тиманской тундре (Гладков, 1951) и в низовьях Печоры (Дмоховский, 1933). По нашим наблюдениям, бекас гнездится гораздо севернее и на Югорском полуострове не представляет редкости.

Наиболее обычным он оказался на юге исследуемого района — в окрестностях м. Крестового и р. Бельковской, где в конце июля за дневной маршрут можно было учесть 5—6 токующих (с характерным «блеянием») птиц. Реже токующие бекасы наблюдались севернее — у рек Седьяхи, Сиртяхи и Лымбады. Гнездование его, в небольшом количестве, на севере Югорского полуострова также можно считать установленным. 30.VII вблизи Белого Носа (к западу от Хабарова) найдено гнездо бекаса с 4 яйцами, располагавшееся на кочке, у края болота.

На Вайгаче бекас встречен лишь однажды — 14.VIII, недалеко от м. Гребня. Это была одиночная птица, взлетевшая с берега озера, окруженного моховым болотом. Весьма возможно, что здесь, на юго-западе острова, бекас еще гнездится, и северная граница его распространения проходит в этом районе.

Серебристая чайка — *Larus argentatus heuglini* В г о с. Северная граница ареала серебристой чайки на востоке Европейской части СССР до последнего времени оставалась непрослеженной. М. Гейглин (Heuglin, 1872), Г. Тэль (Theel, 1876) и Г. Пирсон (Pearson, 1898) сообщают о встречах ее на Вайгаче, в связи с чем Г. Шалов (Schalow, 1904) и Ф. Плеске (Pleske, 1928) включают этот вид в число гнездящихся на острове птиц. Однако Г. П. Дементьев (1951) относит серебристых чаек, встреченных на Вайгаче, к залетным.

Как показывают наши наблюдения, серебристая чайка этого подвида широко распространена в описываемом районе и гнездится в основном в прибрежных частях тундр как на западе Югорского полуострова, так и на юго-западе Вайгача, вплоть до южных границ арктических тундр. В северной и северо-восточной частях острова птицы нами не наблюдались. Далее к северу, на Новой Земле, изредка встречались лишь залетные особи (Молчанов, 1908; Горбунов, 1929).

Крайний северный пункт встреч серебристых чаек в 1957 г. — губа Хальмер-Пага (западное побережье Вайгача, примерно 70°10' с. ш.). Здесь, в прибрежной части моря, птицы сразу стали обычны и далее, до самого юга острова, встречались повсеместно. У губы Хальмер-Пага птицы, без сомнений, гнездятся. В частности, одно из гнезд помещалось на островке среди озера, в 1—1,5 км от берега моря. Здесь 8.VIII наблюдалась пара взрослых птиц (к сожалению, попасть на островок было невозможно). 10.VIII в губе Лямчиной встречена семья из 3 молодых, только что поднявшихся на крыло, сопровождаемых родителями.

На северо-западе Югорского полуострова серебристые чайки еще более обычны, чем на Вайгаче, но на востоке обследованной территории (восточнее устья р. Великой — последнего пункта, где наблюдались и взрослые птицы и их гнезда) они ни разу не были встречены.

Кладка у птиц в 1957 г. происходила в первой декаде июня. В гнезде (кладка из 3 яиц), найденном 18.VI в низовьях р. Седьяхи, яйца содержали уже 8—10-дневных эмбрионов. Молодые летные птицы начали появляться в прибрежной полосе моря (у губы Лямчиной) с 10.VIII.

Следует заметить, что благодаря чрезвычайно темной окраске мантии серебристых чаек этого подвида их легко можно спутать с большими морскими чайками (*Larus marinus* L.). По-видимому, такие ошибки случались неоднократно и явились причиной включения большой морской чайки в список птиц, гнездящихся на Вайгаче (Шалов, Плеске). Мы больших морских чаек в районе работ не встречали.

Моевка — *Rissa tridactyla* L. Шалов (Schalow, 1904), Т. Плеске (Pleske, 1928) и Г. П. Дементьев (1951) включают ее в список птиц, гнездящихся на Вайгаче. В действительности моевка должна быть исключена из этого списка.

Колонии подвижных и крикливых моевок, располагающиеся из года в год на одних и тех же участках берега, конечно, должны были быть хорошо известны населению этого небольшого по площади острова, однако никто из опрошенных местных жителей не подтвердил существования здесь колоний птиц. Не обнаружили их мы и при детальном обследовании северо-восточного, северного и западного побережий Вайгача.

Основанием для включения моевки в число гнездящихся видов острова могли послужить встречи птиц в его прибрежных водах. Такие встречи, особенно у севера Вайгача, в Карских Воротах, не представляют редкости. Даже при кратковременном пребывании там, в конце июля — начале августа, при подходах сайки мы не раз видели стайки и одиночных моевок, пролетающих невдалеке от берега. Вероятно, эти птицы залетают сюда на кормежку с Новой Земли, где, на о. Междущарском (Успенский, 1956), и находятся крайние южные точки гнездования их на Европейском Севере.

Белошекая казарка — *Branta leucopsis* B e c h s t. До последнего времени считали, что этот вид в Советском Союзе обитает лишь на южном острове Новой Земли. В связи с этим несомненный интерес представляет обнаружение в 1957 г. гнездовой белошекой казарки также и на Вайгаче.

24.VII стайка, состоящая примерно из 10 выводков взрослых летных птиц и пуховичков, наблюдалась на р. Хэхэяхе, в 5—6 км от ее устья (северное побережье Вайгача). 12.VIII стайка из 8—10 выводков нелетных взрослых в сильной линьке и молодых с полуразвернувшимися маховыми и рулевыми (у добытых молодых предельная длина трубок маховых — 4 см, развернувшихся опахал — 3 см) встречена на западном побережье Вайгача — в губе Лямчиной, в море у о. Б. Цинкового. 15.VIII стайка из 3—4 выводков, также нелетных взрослых и молодых, встречена в той же губе Лямчиной, у устья р. Юнояхи.

В связи с поздним началом работ гнезд казарок на Вайгаче мы не обнаружили, но вряд ли можно сомневаться, что встреченные выводки — местные, а не перекочевавшие сюда с Новой Земли. Ширина Карских Ворот свыше 60 км и возможность пересечения их вплавь нелетными птицами, а тем более пуховичками, в высшей степени сомнительна.

Белошекая казарка хорошо известна местному населению (ненецкое название ее «лабу», или «раушке»). Кроме указанных выше мест, пастухи оленьего стада встречали гнезда и выводки ее также в районе губы Долгой (северо-запад острова) и в нижнем течении р. Сармык (восточный берег Вайгача).

По опросным сведениям, прилет казарок (и пролет их к северу) происходит во второй декаде мая, причем птицы весной летят с юга и юго-запада. Следует заметить, что, по сообщению Е. П. Спангенберга, пролет белошеких казарок в это же время регулярно наблюдается и на п-ве Канин. Однако на западном побережье Югорского полуострова весной 1957 г. мы ее не встречали; не отмечена она на пролете и в низовьях Печоры. По-видимому, часть пути (в районе Хайпудырской губы и, может быть, также Печорской губы) птицы летят над морем. На осеннем пролете ни на Вайгаче, ни на Югорском полуострове (как и на других участках побережья Европейского Севера), белошекой казарки никто не встречал. Места гнездования ее на Вайгаче, так же как и на Новой Земле, — скалистые берега островков и скалистые речные каньоны.

Суммируя имеющиеся данные, современный ареал белошекой казарки в СССР можно очертить следующим образом. Крайний северо-западный пункт встречи выводков казарок с пуховыми птенцами (и, по-видимому, гнездования птиц), по опросным сведениям, — низовья р. Песчанки (Панькова Земля, северо-запад южного острова Новой Земли). Далее к югу, на западном побережье южного острова Новой Земли небольшие гнездовья казарок известны на о. Голец в губе Грибовой, в губе Безымянной, в зал. Моллера (у устья р. Пуховой, на островах Ру-

дакова, Храмцова, Лагунном), возможно также кое-где у скалистых устьев рек на Гусиной Земле. Более крупные гнездовые колонии располагаются на крайнем юго-западе Новой Земли — в губах Селезневой, Саханых, Черной, зал. Рогачева (Горбунов, 1929; Успенский, 1951).

Отдельные небольшие колонии птиц, по всей вероятности, имеются

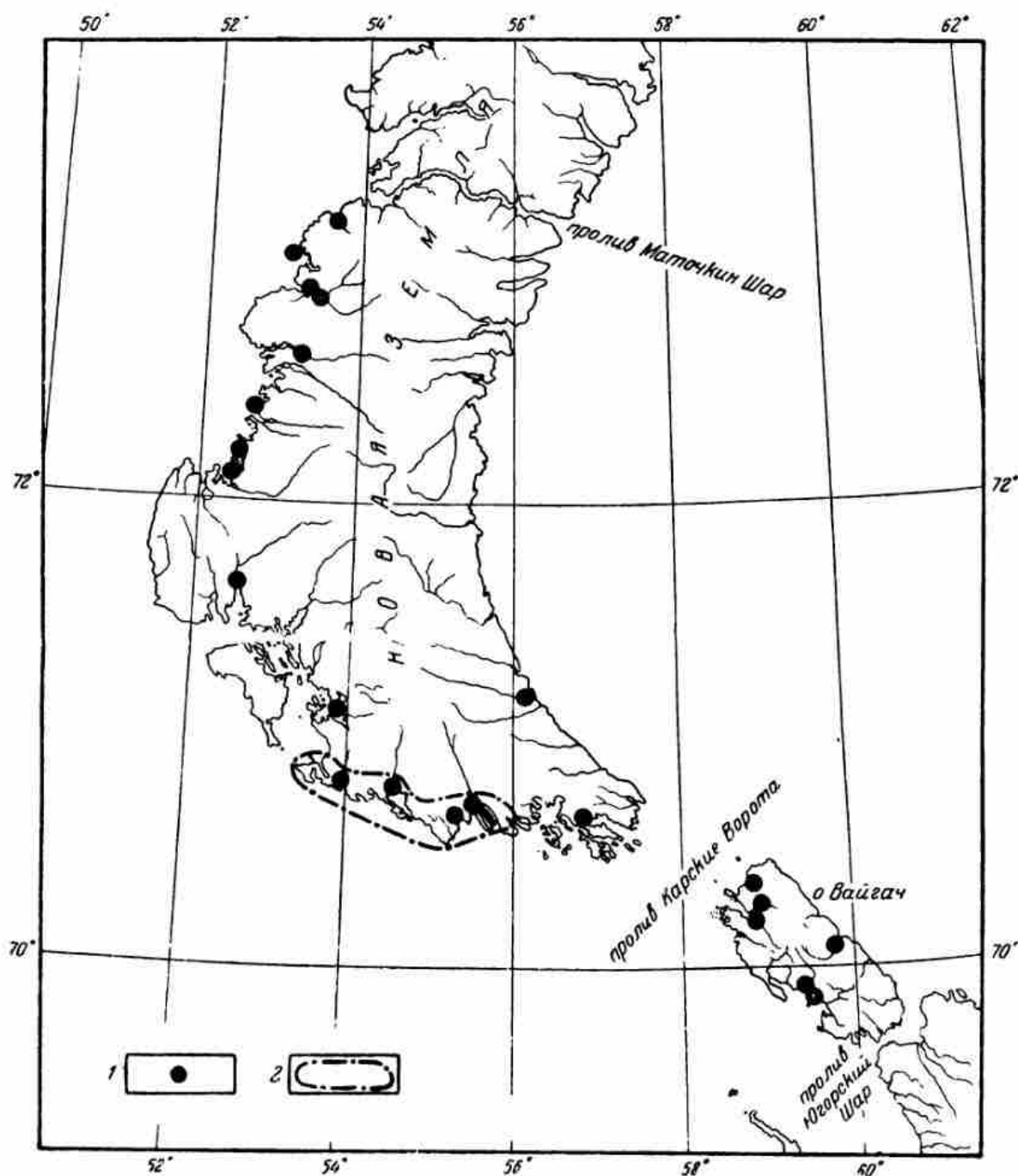


Рис. 3. Распределение колоний белошекой казарки: 1 — отдельные гнездовые колонии (и места встреч выводков); 2 — район наибольшей численности

и на юге восточного берега Новой Земли. Так, выводки белошеких казарок в 1956 г. неоднократно встречаем в низовьях р. Казакова (в 100—120 км к северу от южной оконечности Новой Земли). Наконец, на юге ареал этого вида, как показывают наши наблюдения на Вайгаче, охватывают также и большую часть этого острова (рис. 3).

Гага обыкновенная — *Somateria mollissima* L. До последнего времени южным пределом распространения обыкновенной гаги на востоке

Европейской части СССР было принято считать западный берег Вайгача (Pleske, 1928; Исаков, 1952). По нашим наблюдениям, гнездовые колонии гаги существуют и значительно южнее, на северо-западе Югорского полуострова и восточнее — у восточного устья Югорского Шара.

Крайним южным пределом гнездования гаги на Югорском полуострове можно считать скалы у устья р. Лымбады (расположены в 0,5—1 км от берега). В 1957 г. здесь (на двух из четырех скал) находилось 40—50 гнезд птиц. Интересно отметить, что наибольшей плотности достигла колония гаг, располагавшаяся вблизи гнезда сапсана. При этом 4 гагачьих гнезда находились всего в 1—1,5 м от гнезда сокола.

Далее к северу небольшие гнездовые колонии этого вида существуют на трех безымянных скалистых островках, находящихся в 2—3 км от Белого Носа. Несколько гнезд нами найдены также на скалах в юго-западной части Югорского Шара, на островах Большом и Малом Сторожевых (у устья р. Большой Ою); и, наконец, крайним юго-восточным пунктом гнездования в Советском Союзе гаги (*S. m. mollissima*) оказался о. Соколий (вблизи полярной станции Югорский Шар), где в 1957 г. найдено около 10 гнезд птиц.

Севернее гнездовые колонии гаги располагаются почти на всех островках, разбросанных в море у западного и северного побережий Вайгача, начиная от губы Красной (юго-запад острова) и кончая безымянным островком, лежащим у Болванского Носа (северо-восток острова). Наиболее крупные гнездовья здесь находятся в районе губ Дыроватой и Долгой (особенно велика гнездовая колония гаг на о. Чирочьем) (рис. 4).

Достоверные данные о запасах этой ценной птицы на Вайгаче и Югорском полуострове отсутствуют, но, судя по результатам проведенных выборочных учетов гнезд и выводков, спустившихся в море, можно считать, что эти запасы во всяком случае исчисляются несколькими тысячами (порядка 10 тыс.) гнезд. При упорядочении использования колоний птиц и организации на Вайгаче гагачьего хозяйства, необходимость в чем совершенно очевидна, количество гнезд гаг в этом районе может быть значительно увеличено. В 1957 г. начало кладки у птиц пришлось на 20-е число июня. 30.VII в колонии у устья р. Лымбады в гнездах гаг наряду с полными кладками (6—7 яиц) встречались еще и по 1—2 яйца; в это же время в море у подножья скал были многочисленны токующие гагуны. В конце первой декады июля гагуны вблизи гнездовой уже не встречались. Первые выводки гаг в море, в районе м. Болванского, отмечены 23.VII; там же массовый спуск птенцов на воду пришелся на последние числа июля — начало августа. Последние яйца в гнездах гаг (в губе Дыроватой) встречены 6.VIII.

Мохноногий канюк — *Buteo lagopus Pontopp.* На Югорском полуострове и Вайгаче обычен в мохово-лишайниковых тундрах. На крайнем севере и северо-востоке Вайгача, входящих в подзону арктических тундр, и по нашим наблюдениям и по опросным сведениям, канюки уже не гнездятся². Еще дальше к северу, на Новой Земле, лишь изредка наблюдались одиночные залетные птицы (Горбунов, 1929; Антипин, 1938).

Плотность гнездования канюков в 1957 г. была предельно большой

² Лето 1957 г. характеризовалось невысокой численностью мышевидных грызунов в мохово-лишайниковых и арктических тундрах исследуемого района. Поэтому сбор опросных сведений, относящихся к «урожайным» грызунами годам, был особенно желателен и осуществлялся при каждом удобном случае.

на юге подзоны мохово-лишайников тундр — в районах рек Лымбады, Сиртяхи и Седьяхи, где в отдельных случаях расстояние между гнездами птиц составляло всего 2—3 км (такую же плотность гнездования канюков, принимая ее за предельную, отмечают для Тиманской тундры Н. А. Гладков, 1951 и для Ямала В. И. Осмоловская, 1948).

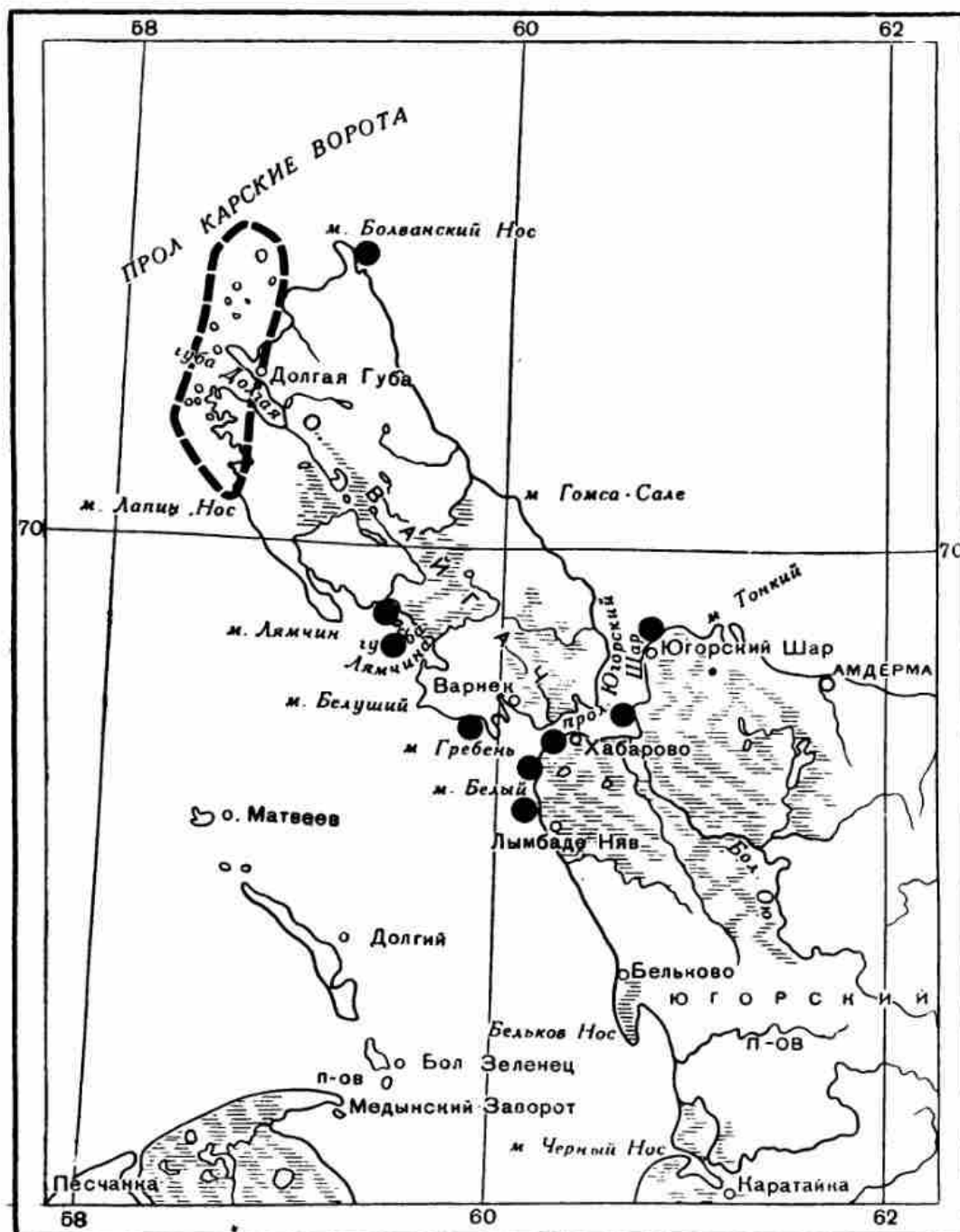


Рис. 4. Распределение колоний гаги: 1 — отдельные гнездовые колонии; 2 — район наибольшей численности

К югу от р. Седьяхи, где преобладают кустарничковые тундры, несмотря на высокую численность в них полевок (главным образом *Steposganius gregalis*), численность гнездящихся канюков заметно сокращалась. С тем же явлением мы сталкивались и при нашем продвижении к северу от р. Лымбады. Исключением явились лишь места с выходом коренных пород на побережье Югорского Шара (особенно в районе полярной станции Югорский Шар), где численность птиц вновь увеличилась и была предельно большой.

На Вайгаче с продвижением к северу плотность гнездования птиц вновь быстро убывала, и последний пункт на этом острове, где нами встречены гнезда,— район губы Дыровойтой. Пирсон (Pearson, 1898) в очень богатый леммингами год (1897) находил гнезда канюков еще дальше к северу — в окрестностях губы Долгой. Это, по-видимому, и есть северный предел гнездования канюка на западе Вайгача. У северной оконечности этого острова, в районе м. Болванского, нами отмечена лишь однажды, в конце июля, одиночная пролетающая вдали птица.

В 1957 г., по опросным сведениям, у Амдермы, полярной станции Югорский Шар и Хабарова птицы появились в первой декаде мая. 20.V вблизи Амдермы нами встречена пара канюков у заново построенного, но еще пустого гнезда. Начало кладки (Югорский Шар) в 1957 г. отмечено 27.V. Гнезда с полными кладками (кладки в этом году содержали по 2—4 яйца) начали встречаться с последних чисел мая. Первые птенцы отмечены 21.IV (р. Седьяха). Молодые летные канюки начали встречаться (у Хабарова) с 20.VIII.

Болотная сова — *Asio flammeus* Pontopp. На Югорском полуострове, по-видимому, не выходит за пределы подзоны кустарничковых тундр. Крайний северный пункт встреч этих птиц (в конце июля)— окрестности м. Крестового.

Овсянка-крошка — *Emberiza pusilla* Pall. Овсянка-крошка оказалась обычной на гнездовье птиц в южной части Югорского полуострова, начиная от м. Крестового и среднего течения р. Седьяхи. Эта находка отодвигает на градус с лишним к северу принятую до сих пор для Европейской части СССР северную границу ее ареала (на основании данных Н. А. Гладкова, 1951; А. В. Дмоховского, 1933 и Л. А. Портенко, 1937, она проводилась примерно по 68° с. ш.; широта м. Крестового около $69^{\circ}20'$).

В своем распространении на Югорском полуострове этот вид тесно связан с кустарничковыми тундрами; он не встречается там, где ивняки покрывают менее 50% площади. Здесь овсянка-крошка становится обычной птицей и по плотности гнездования уступает лишь лапландскому подорожнику и краснозобому коньку (по учетным данным, как в сплошных ивняках, так и на кочкарниковых участках с разреженными ивняками плотность гнездования овсянок-крошек составляет около одной пары на 1 га).

В 1957 г. кладка протекала во второй половине июня. 23—24.VI в 8 из просмотренных гнезд, располагавшихся на земле у оснований кустов ив, находилось по 5—6 яиц, в большинстве случаев с эмбрионами 3—7-дневного возраста.

Пеночка-весничка — *Phylloscopus trochilus* L. Сказанное о распространении овсянки-крошки полностью относится и к этому виду. В ивняках, в районе м. Крестового, примерная плотность гнездования пеночки-веснички — одна пара на 1,2—1,5 га. Кладка у этих птиц, судя по состоянию гонад добытых птиц в 1957 г., проходила в середине (13—20) июня.

Не вдаваясь в детальный анализ фауны птиц исследуемого района, можно отметить, что на крайнем юге северная граница покрытия 50% площади ивняками (практически — северная граница ареала *Salix lapata*) служит также и хорошо выраженной фаунистической границей, являясь северным пределом распространения пеночки-веснички, овсянки-крошки, болотной совы. Кроме того, к северу от этой границы резко сокращается численность и других видов, связанных с кустарниками,—

СПИСОК

птиц, гнездящихся на Вайгаче и Югорском полуострове

Виды птиц	Юг Югорского полуострова (кустарничк. тундры)	Север Югорского полуострова (мохово-ли- шайник. тундры)	Юго-запад Вайгача (мохово-ли- шайнико- вые тундры)	Северо- восток Вайгача (арктиче- ские тундры)
Белая куропатка	++	+	+	—
Тулес	+	+	(+)	(+)
Золотистая ржанка	?	?	(++)	?
Хрустан	+	+	++	++
Камнешарка	?	+	(+)	+
Галстучник	++	++	+	++
Чернозобик	++	++	++	++
Кулик-воробей	++	++	+	++
Белохвостый песочник	+		++	++
Морской песочник	—	—	—	++
Турухтан	++	++	++	(+)
Круглоносый плавунчик	++	++	++	++
Бекас	++	+	(+)	—
Серебристая чайка	++		++	—
Бургомистр	?	+	++	++
Средний поморник	—	?	+	?
Короткохвостый поморник			(++)	(++)
Длиннохвостый поморник	?		?	?
Полярная крачка	?			?
Чернозобая гагара		+	+	(+)
Краснозобая гагара	+	+	++	+
Белоклювая гагара		(+)	()	()
Тундровый лебедь		+	++	+
Белолобый гусь	++	++	+	+
Гусь-гуменник	(++)	(++)	(+)	(++)
Белошекая казарка	—	—	+	+
Шилохвость	++	+	+	—
Чирок-свистунок	(++)	(+)	(+)	—
Связь	(++)	(+)	(+)	—
Морянка	++	++	++	++
Морская чернеть	++	+	(+)	—
Синьга	+	(+)	(+)	—
Турпан	++	++	(+)	—
Гага-гребенушка	+	++	++	++
Обыкновенная гага	—	+	++	++
Большой крохаль	(++)	(++)	(++)	(+)
Длинноносый крохаль	(+)	?	—	—
Сапсан	++	++	++	++
Кречет	()	—	—	—
Дербник	(++)	(++)	(++)	(+)
Белохвост	(+)	()	(+)	(+)
Мохноногий канюк	++	++	++	—
Белая сова	(++)	(++)	(++)	(++)
Болотная сова	++	—	—	—
Тундровая чечетка	++	+	+	—
Овсянка-крошка	++	—	—	—
Лапландский псдорожник	++	++	++	+
Пуночка	++	+	+	++
Рогатый жаворонок	++	+		++
Белая трясогузка	+	+	+	++
Краснозобый козек	+	+	++	
Пеночка-весничка	+	—	—	—
Каменка	+		+	+
Варакушка	++	+		—

++ на гнездовье обычна;

+ на гнездовье редка.

Скобки указывают на возможность гнездования.

варакушки, тундровой чечетки, белой куропатки, а также кречета, возможность гнездования которого в равнинных континентальных районах, по-видимому, в основном определяется наличием и численностью белой куропатки.

Севернее, в пределах подзоны мохово-лишайниковых тундр, происходит малозаметное на глаз постепенное вычленение из фауны отдельных видов. Это особенно касается птиц, связанных с пресноводными водоемами (шилохвосты, свиязи, чирка-свистунка, морской чернети, синьги, турпана, большого и длинноклювого крохалей), и, вероятно, объясняется гидробиологическими изменениями в этих водоемах по мере продвижения с юга на север.

Еще далее к северу хорошо выраженная на местности граница между мохово-лишайниковыми и арктическими тундрами представляет следующий рубеж, который не переходят мохноногий канюк, серебристая чайка или к северу от которого заметно сокращается численность турухтана, чернозобой гагары, лапландского подорожника, краснозобого конька, каменки.

Атлантические элементы в фауне исследуемого района немногочисленны. К ним могут быть отнесены белошекая казарка, обыкновенная гага и, быть может, морской песочник; представлены они в основном на Вайгаче и лишь один вид (обыкновенная гага) встречается на северо-западе Югорского полуострова.

Последнее замечание касается изменений в фауне исследуемого района за последние полстолетия, вызванных в конечном счете усилением влияния Гольфстрима. Такие изменения в фауне птиц, хорошо прослеженные в Скандинавии и отмеченные в Советском Союзе не только на Европейском Севере, но даже и на Таймыре (Сдобников, 1956), вероятно, имели место и на Югорском полуострове и на Вайгаче.

Упомянутая выше причина — слабая изученность района в прошлом — препятствует выяснению скорости и деталей протекания этого процесса. Однако общий характер его — сдвиг к северу северных границ ареалов растений и животных — очевиден. Это можно заметить, в частности, сравнивая современное состояние растительного покрова Югорского полуострова с описанием его Шренком (1855). За истекший период значительно продвинулась к северу граница распространения *Salix lanata*, *S. livida*, *Rubus arcticus*. Для характеристики изменений в фауне птиц можно воспользоваться единственным известным нам фактом — указанием А. Джэксона (Jackson, 1899) о северном пределе распространения белой куропатки на Югорском полуострове в конце прошлого столетия. Основываясь на опросных данных (а по отношению к белой куропатке эти данные, по-видимому, были достаточно достоверны), А. Джэксон проводил северную границу гнездовой области этого вида по р. Каратайке. Как уже указывалось, в настоящее время куропатка регулярно гнездится на юго-западе Вайгача, а следовательно, за последние 50—60 лет северная граница ее ареала продвинулась на северо-востоке Европейской части СССР на градус с лишним к северу.

ЛИТЕРАТУРА

Антипин В. М. Фауна позвоночных северо-востока Новой Земли. Проблемы Арктики, № 2, 1938.

Бируля А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. Зап. АН, сер. VII, по физ.-мат. отд., т. XVIII, № 2, 1907.

- Бутурлин С. А. К вопросу полевельской куропатки. Наша
кн. VI, 1908.
- Гладков Н. А. Птицы Тиманской тундры. Сб. трудов Зоол. музея МГУ,
т. VII, 1951.
- Горбунов Г. П. Материалы по фауне млекопитающих и птиц Новой Земли,
Тр. Ин-та по изучению Севера, вып. 40, 1929.
- Дементьев Г. П. Чайки. Птицы Советского Союза, т. III, 1951.
- Дмоховский А. В. Птицы Средней и Нижней Печоры. Бюл. Моск. о-ва
испыт. природы, отд. биол., т. XIII, (вып. 2), 1933.
- Исаков Ю. А. Гусеобразные. Птицы Советского Союза, т. IV, 1952.
- Клумов С. К. Остров Вайгач, его промысловая фауна и промысловые воз-
можности. Советская Арктика, № 2, 1935.
- Лавренко Е. М. и др. Геоботаническая карта СССР, м-б 1 4 000 000, 1956.
- Михеев А. В. Белая куропатка, 1948.
- Молчанов Л. А. Орнитологические наблюдения летом 1907 г. в Архангель-
ской губернии. Ежегодн. Зоол. музей АН, т. XIII, 1908.
- Носилов К. Д. Есть ли на Новой Земле куропатка? Наша охота, кн. VI, 1908.
- Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. Тр. Ин-та
географии АН СССР, т. 41, 1948.
- Портенко Л. А. Фауна птиц северного Урала, 1937.
- Сдобников В. М. Изменения в фауне Северного Таймыра. Природа, № 9, 1956.
- Успенский С. М. Гнездовья белошекой казарки на Новой Земле. Охрана
природы, вып. 13, 1951.
- Успенский С. М. Птичьи базары Новой Земли, 1956.
- Шренк. Путешествие к северу-востоку Европейской России через тундры са-
моедов и северными уральскими горами. СПб., 1855.
- Collett R. and Nansen F. The Norwegian North. Polar Exp. 1893—1896.
Scientific results edited by F. Nansen., IV. London, 1899.
- Heuglin M. Th. Die Rosenthal'sche Expedition nach dem Nordpolarmeer
Journ. Ornithol. XX, 1872.
- Jackson. A thousand days in the Arctic. London, 1899.
- Pearson H. J. Notes on the birds observed on Waigats, Novaja Zemlja and
Dolgoi Island, in 1897, Ibis, 1898.
- Pleske Th. Birds of the Eurasian Tundra. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 6,
N 3, 1928.
- Popham H. L. Notes on birds new to Waigäts. Ibis, 1898.
- Schalow H. Die Vögel des Arktis. Jena, 1904.
- Theel H. Note sur les oiseaux de Nouv. Zemble. Ann. d. Sc. nat. Paris, Ser. VI,
Zool., N IV, art. 6, 1876.

Е. П. СПАНГЕНБЕРГ и В. В. ЛЕОНОВИЧ

ЭКОЛОГИЯ ПТИЦ-ХИЩНИКОВ ПОЛУОСТРОВА КАНИН

Задача настоящего очерка состоит в попытке дать общую картину жизни характерных хищных птиц восточного побережья Белого моря. Особое внимание было уделено выяснению зависимости гнездования и численности хищников от ряда постоянно и периодически действующих факторов, определяющих условия питания в разные годы и в различных районах исследованного края. Вместе с тем нам хотелось проследить и обратное воздействие хищников на местную фауну, а также определить его природу и размеры.

Последнее обстоятельство потребовало от нас известного расширения понятия хищных птиц. Так, сюда нами включены не только представители собственно отряда хищных, но также совы, некоторые врановые и ряд видов чайкообразных, значение и роль которых почти на всей описываемой территории часто оказывались весьма заметными. Таким образом, рассматриваемые здесь виды объединены не столько по своим систематическим признакам, сколько по общности характера питания и способности активно воздействовать на окружающих животных.

Материалы собраны нами за три поездки на восточный берег Белого моря, совершенные с конца мая до начала июля 1955, 1956 и 1957 гг. За это время обследованы район Золотицы, окрестности Койды, Долгощелья, Шукина, Конушин берег — от Мезени до Неси, район Чижи, Конушина, Кии и далее побережье на север до Тарханова.

Кормовые условия лесотундры в весенне-летний период 1956 г. были достаточно благоприятны для ряда «хищников». «Неурожай» коснулся только леммингов. Судя по опросным сведениям и личным наблюдениям, сокращение численности леммингов началось уже с весны 1955 г., но шло сравнительно медленно. У Койды в этот год изредка удавалось встречать помет леммингов, а у Семжи в течение всего июня 1956 г. эти грызуны еще продолжали попадаться. Однако уже несколько раз в тундре мы находили мертвых зверьков без признаков насильственной смерти.

Лемминги, пойманные живыми, при попытке содержать их в неволе, быстро погибали. Подобные факты позволяют предполагать, что в области лесотундры имела место эпизоотия. К весне 1957 г. эти грызу-

ны в лесотундре полностью исчезли. В противоположность леммингу в весенне-летний период 1956 г. лесотундра изобиловала красно-рыжими полевками, которых в большом числе ловили поморники, чайки и вороны.

К весне 1957 г. полевки, как и лемминги, исчезли во всей лесотундре; за все время исследований мы не встретили ни одного грызуна.

Депрессия коснулась мышевидных грызунов, но не отразилась на зайцах-беляках. Они часто попадались нам в 1956 и 1957 гг. в балках, заросших кустарником, и в участках леса.

Лесотундра богата птицами, из которых особого внимания заслуживают белые куропатки, разнообразные кулики и воробьиные. Во время весеннего пролета скопляются также и утки, но гнездится их здесь сравнительно мало. Численность птиц более или менее постоянна. Исключение представляет белая куропатка, которая годами массами появляется в зимнее время, в некоторые же годы бывает малочисленной.

Летом, по нашим наблюдениям, куропатки в лесотундре сравнительно редки. В окрестностях с. Семжи в 1956 г. птицы гнездились как бы отдельными пятнами (по нескольку пар). Одно пятно от другого располагалось в 8—10 км. Еще с меньшей плотностью гнездились куропатки близ Семжи в 1957 г.

Не столь разнообразны условия гнездования и кормовые ресурсы в настоящей тундре, хотя в годы «урожая» леммингов этих зверьков бывает очень много и их с избытком хватает для питания многочисленных хищников и их потомства.

Однако наши исследования совпали с «неурожаем» грызунов. Опросные данные показывают, что численность леммингов летом 1955 и весной 1956 гг. была низкой. К весне 1957 г. лемминги перестали попадаться совсем. Почти исчезли и другие мышевидные грызуны. Так, например, за все время полевых исследований в районе Чижи, Кии, Шойны и Торны только один раз (14.VI 1957 г.) встречена полевая мышь. Нередки были только зайцы-беляки, обычные на дюнах в районе Кии — Торны. Таким образом, в гнездовой период 1957 г. мышевидные грызуны в тундре имели небольшое значение в питании хищников.

Несравненно большей оказалась роль белой куропатки. В противоположность лесотундре настоящая тундра изобилует этими птицами. В значительном количестве они здесь гнездятся и за счет миграции с северных окраин, массами скопляются зимой в средних частях полуострова, хотя численность куропаток по годам сильно колеблется.

Богата настоящая тундра Канина, особенно по рекам и лайдам, также утками. В средней части полуостров прорезан рядом рек. Вместе с водораздельными озерами они служат пролетными путями для многих речных и нырковых уток. Их пролет, а также кормовые перемещения происходят вдоль речных долин и наблюдаются не только весной, но и в период размножения. Много уток гнездится в тундре и на возвышенных участках лайд. Из прочих отрядов тундра Канина летом 1957 г. была густо заселена несколькими видами куликов. Часто встречались большие стаи самцов-турухтанов, много было куличков фи-фи, круглоносых пловунчиков, чернозобиков и белохвостых песочников, а из отряда воробьиных — лапландских подорожников, коньков, трясогузок и дроздов-белобровников. С начала июля выводки уток и куликов постепенно перебираются в лайды рек, а воробьиные сосредоточиваются в неширокой полосе по границам лайд и тундры.

Кречет — *Falco gyrfalco gyrfalco* L. Кречет, представленный 4 экз.

в коллекции М. А. Мензбира порвежским подвидом (Демештьев, 1935), до настоящего времени в области Канинской тундры оставался почти не изученным. Кроме упомянутых экземпляров Мензбира и преданий о «кречетиных сѣдбищах», птица только один раз была здесь встречена (но не добыта) в 1932 г. у Конушина А. Г. Банниковым. Вместе с тем распространение этого сокола по восточному побережью Белого моря имеет весьма своеобразный характер.

Кречет не был нами встречен ни в северной части тайги, ни в лесотундре. Зато в полосе настоящей тундры от Яжмы и до Шойны он оказался, хотя и относительно редкой, но нормально гнездящейся птицей. На Камне, по нашим наблюдениям, кречеты отсутствуют. Первое гнездо нами обнаружено в районе Чижи на бревнчатой вышке, 12.VI 1957 г. в гнезде находились 2 яйца и 2 совсем маленьких птенца. 17.VI птенцов уже было 4, причем они резко отличались по росту. 24.VI один из них оказался мертвым, другой был взят из гнезда; 2.VII у него появились пеньки маховых и рулевых, а 8.VII кречетенок встал на ноги.

Гнездо, очевидно отбитое у ворона, по словам местного охотника, уже второй год использовалось хищником, хотя в 1956 г. оно было разорено. До этого, по всей вероятности, та же пара гнездилась на перекладине большого прибрежного креста, но вынуждена была оставить это место, так как крест повалился.

На кочках и у гнезда погадки состояли почти исключительно из перьев и целых крыльев куропаток. Перьев шилохвости, морянки и сви-язи было мало.

При первом посещении самец, сидевший на вышке, снялся уже на расстоянии 150 м и с громким криком вылетел навстречу. Особенно яростными нападки были около самой вышки. Самка, сидевшая еще на яйцах, слетела только на расстоянии 10 м, но оказалась гораздо менее смелой и крикливой.

Второе гнездо найдено нами в районе Ки и также на вышке. Как и первое, оно когда-то, вероятно, принадлежало ворону. В литературе известно, что кречеты не трогают птиц, поселившихся поблизости от гнезда. По нашим же наблюдениям, у обоих гнезд кречетов, во всяком случае в окружности километра, белые куропатки были полностью истреблены хищниками. 21.VI в гнезде находилось 4 разновозрастных птенца. Один из них с большими трубками рулевых и маховых уже стоял на ногах и с пронзительным криком бросался на нарушителя спокойствия; 2 других, также с пробивающимися пеньками, вели себя весьма агрессивно, хотя еще не вполне держались на ногах, и только четвертый, самый маленький, старался куда-нибудь спрятаться. В гнезде и по соседству валялись крылья и объединенный остов куропатки. Во время нашего посещения при птенцах находилась только одна птица, судя по ожесточенным нападкам — самец.

Третья пара, по словам местного охотника, постоянно живет южнее Чижи.

Одинокую охотящуюся птицу мы наблюдали также у Шойны 17.IV 1957 г.

В зимнее время, со слов ряда местных жителей, кречет обычен в районе Чижи и нередок у Шойны. Так, за зиму 1956/57 г. в районе Чижи поймано и убито 12 птиц. У Шойны кречеты временами появляются на маяке, где обычно ночуют вороны.

Таким образом, как в период гнездования, так и в зимнее время этот сокол наиболее обычен в средней части п-ва Канин, что легко объяснить наибольшей численностью куропаток в этих местах. Изменение

ее количества по годам не может сказываться на интенсивности размножения хищника, поскольку куропаток все-таки бывает всегда достаточно. Исключения могут составлять только годы эпизоотий, которые, впрочем, бывают редко. Зимние миграции куропаток должны принуждать и кречета откочевывать к югу.

Ни на севере, ни на юге п-ва Канин кречет нами не встречен, что также легко объяснить отсутствием в этих районах птичьих базаров, малочисленностью уток, которые могли бы компенсировать недостаток куропаток. В период размножения хищник сильно влияет на свое окружение и энергично охотится в непосредственной близости от гнезда. В осеннее и зимнее время кречет безусловно должен иметь громадное значение в естественном отборе куропаток и ряда других птиц.

Белощекий сапсан — *Falco peregrinus leucogenys* Brehm. Обнаружен нами на гнездовье только в области настоящей тундры и безусловно отсутствует в криволесье. Основные наблюдения над этим видом нами сделаны в долинах рек Чиж и Ки. Здесь сапсаны встречаются нередко. Так, в низовьях р. Чиж одна гнездовая пара от другой находилась в 5—7 км. Между гнездовыми участками сапсанов помещалось гнездо кречета. Из этого можно сделать вывод, что сапсан и кречет — не конкуренты в отношении пищи.

Для размножения сапсаны избирают сильно всхолмленную тундру с вкрапленными в нее многочисленными озерами. Гнезда обычно на 1—1,5 км удалены от лайды реки. Еще раз отметим, что сапсан крайне редко бьет птицу не только у самого гнезда, но и на ближайших озерах. Обычно хищник охотится над лайдой реки, не менее 1 км от гнездового участка. В связи с этим в непосредственной близости от гнезда, пользуясь защитой сокола, гнездятся гуси, утки и ржанки.

В 1957 г. нами осмотрено 2 гнезда. Одно из них найдено на левом берегу р. Чиж 17.VI. Оно помещалось среди бугристой тундры у маленького озера в старом гнезде белой совы. Высокий торфяной бугор образовал над озером три широких террасы, на верхней из которых и помещалось гнездо сапсана. Совершенно ровная, округлая гнездовая площадка, в диаметре около 80 см, при тщательном осмотре оказалась состоящей из двух слоев. Верхний слой был усыпан крыльями, кусками кожи с перьями и костями птиц. Остатки принадлежали шилохвости, свиязи, чиркам и свистункам. Попадались также крылья и кости крачек, дроздов, куликов и коньков. Нижний слой состоял из погадок, осколков черепов грызунов и перьев белой совы. Судя по толщине этого слоя, можно предполагать, что сова гнездилась здесь не один год. В центре гнездовой площадки помещалось 2 яйца. Одно из них оказалось сильно насиженным, другое неоплодотворенным.

Второе гнездо сапсана осмотрено 30.VI в окрестностях с. Ки. Оно помещалось на вершине большого торфяного бугра в километре от лайды. В нем прямо на торфе лежали 2 маленьких птенца и 1 яйцо с погибшим зародышем. Около обоих гнезд сапсана держались выводки гусей и уток.

Кроме двух осмотренных гнезд, пара гнездящихся сапсанов отмечена нами на ручье Персюпее, впадающем в Чиж. Охотящиеся птицы неоднократно наблюдались во многих участках лайды и тундры. Нам кажется, сапсаны на Канине всегда обеспечены пищей. Кладка из 2 яиц, найденная нами 17.VI, по-видимому, принадлежала очень старым птицам и не была связана с недостатком корма.

Дербник — *Falco columbarius aesalon* Tunst. В отличие от крупных соколов дербник встречается как в полосе сплошных лесов, так и

в области открытой тундры, включая Канин Камень; поэтому не совсем понятно, почему до сих пор этот вид здесь не был найден. Значительная плотность населения дербника наблюдалась нами в долине р. Золотицы, где на 3—4-километровом пути можно было встретить новую пару. Реже они встречаются по склонам к морю и на открытых тундровых участках. В тайге соколок отсутствовал. Немногочисленным дербник оказался и в районе Койды. Зато у Семжи в начале июня 1956 г. на протяжении 8—10 км мы наблюдали 5 пар. В настоящей тундре дербник немногочислен, хотя и широко распространен. Отдельные пары нами встречены у рек Черны, Чижи, на сопках у Конушина, в окрестностях Шойны, Торны и на Камне. Гнездо с 4 слегка насиженными яйцами обнаружено у Чижи 12.VI 1957 г. Оно располагалось на кочке среди еры недалеко от речной лайды. Другое гнездо с 5 маленькими птенцами одинаковой величины осмотрено 29.VI этого же года у Шойны; оно было устроено по такому же типу.

Интересно отметить поведение родителей в период гнездования. Вначале птицы бывают крикливы и весьма заметны. Самец при приближении к гнезду человека делает попытки напасть на него и уже на значительном расстоянии вылетает ему навстречу. В период насиживания самка сидит на гнезде исключительно крепко, самец молчалив и мало заметен. Так, 17.VI у Шойны один из авторов во время тщательных поисков неоднократно проходил мимо гнезда, обнаруженного позднее. Но самка так и не оставила яиц, а самец в отдалении молча и незаметно перемещался по крупным кочкам. После же вывода птенцов птицы снова сделались крикливыми и агрессивными.

Очевидно, по этой причине нам не удалось вполне выяснить характер гнездования хищников в лесотундре. 1.VI 1955 г. у Золотицы довольно высоко на ели нами обнаружено гнездо вороны. Тут же держалась пара дербников, причем самец во время осмотра гнезда беспокойно кричал и даже пытался нападать. Однако гнездо оказалось пустым; не было в нем яиц и 4.VI, хотя самец продолжал беспокоиться при осмотре гнезда. Такая же картина наблюдалась нами в 1956 г. у Семжи. В первых числах июня дербники держались у ворожьих гнезд, были весьма заметны и крикливы. Самцы приносили самкам пойманных птиц и передавали их около гнезд или на соседних елях. Вороны и зимняки немедленно подвергались нападению и изгонялись из избранного участка. Однако 4 гнезда, осмотренных в середине месяца, оказались пустыми; сами же дербники исчезли. Это обстоятельство заставляет предполагать, что вороные гнезда служили только местом для кормления в период спаривания и откладки яиц, в то время как настоящие гнезда устраивались где-нибудь поблизости и, возможно, даже на земле. Дербники для своего гнездования всегда выбирают места, наиболее заселенные мелкими воробьиными и куликами. Именно благодаря разреженности птичьего населения в тундре и густоте его по речным долинам на юге численность хищника гораздо большая. Что же касается северных районов, то и здесь соколок селится около границ лайд и ерников, наиболее густо населенных.

Основной пищей соколка на всей описываемой территории служат мелкие воробьиные: на юге — вьюрки, овсянки-крошки, дрозды и ряд других видов. Около гнезд нами найдено много перьев коньков и лапландских подорожников, которых дербник, как и кречет, уничтожает в непосредственной близости от гнезда. В результате птичье население становится здесь весьма разреженным. Характер питания позволяет хищнику сохранять численность примерно на одном уровне.

Орлан-белохвост — *Haliaeetus albicilla albicilla* L. Орланы-белохвосты как гнездящиеся птицы населяют южную половину п-ва Канин. Они нормально селятся в лесных массивах у Мезени, во всей лесотундре и проникают в тундру, если находят соответствующие условия для гнездования. Наиболее северная, известная нам точка гнездования — нижнее течение р. Чижи. В этих пределах нами отмечено 3 гнездовые пары орланов. Одна из них несколько лет подряд гнездится в лесном массиве неподалеку от с. Пыя (примерно 30 км к северу от Мезени). Два громадных гнезда этой пары помещаются на старых соснах, расположенных примерно в 100 м одну от другого. 11.VI 1956 г. в одном из них мы обнаружили птенцов орлана, в то время как соседнее было занято мохноногими сарычами. Весной 1957 г. эта пара орланов гнездилась в том же самом гнезде, соседнее же пустовало. При посещении гнезда 28.V там оказались уже маленькие птенцы. Примерно в 10 км к северу на берегу р. Семжи нами обнаружено второе гнездо орланов. В марте 1957 г. оно еще было пустым, в апреле близ него держалась пара птиц. Третья пара белохвостов гнездится на р. Чижи, в области, где деревья уже отсутствуют. Эта пара для своего гнезда выбрала старый стог сгнившего сена.

На восточном берегу Белого моря орланы-белохвосты питаются главным образом выбросами моря. Они поедают трупы тюленей и мертвую рыбу и в летнее время вполне обеспечены этой пищей. При осмотре гнезда под деревом обнаружены многочисленные тюленьи и рыбьи кости. Много оказалось также костей и перьев водяных птиц: уток, гагар, одного лебедя и перья самца-глухаря. Нам кажется, что при обилии водяных птиц и куриных ранней весной и при наличии падали на берегу моря орланы-белохвосты не испытывают недостатка в пище и поэтому гнездятся ежегодно.

Зимняк — *Buteo lagopus lagopus* B g ü n n. Самый распространенный хищник, начиная с пояса северной тайги и кончая Каниным Камнем, хотя нами он нигде не был найден многочисленным. У Золотицы, по долине реки в 1955 г. пары встречались на расстоянии 4—5 км друг от друга. По берегу моря плотность населения была много меньше. В этом же году у Койды хищники наблюдались отдельными парами с интервалами в 5—10 км. В «мышиный» 1956 г. на всем протяжении от Мезени до Неси зимняки занимали участки также примерно на расстоянии 5 км, однако в «неурожайный» 1957 г. птицы в этих же местах почти отсутствовали. У Чижи в этом же году они гнездились в количестве одной пары на 5—6 км пути, но в районе Шойны за 40-километровый переход по тундре встречено всего 2 пары. Также только 2 птицы замечены на 30-километровом пути по Канину Камню. Следует отметить, что С. Г. Григорьев в 1913 г., несмотря на обилие леммингов севернее Чижи, встречал этих хищников лишь изредка, в то время как в 1914 г. в южных частях полуострова зимняки были нередки, хотя упомянутые грызуны полностью отсутствовали.

В зоне лесов каниоки гнездятся как на деревьях, так и на земле. В северных частях полуострова гнезда устраиваются большей частью среди еры на кочках. В 1956 г. гнездо с 4 свежими яйцами найдено у Семжи; в другом гнезде (12.VI) было 4 слегка насиженных яйца. Интересно, что в этом случае хищники заняли пустующее жилище орланов, расположенное на вершине 12-метровой сосны, в то время как жилое гнездо последних находилось приблизительно в 100 м. В «неурожайный» на леммингов 1957 г. 2 кладки, содержащих по 2 несколько насиженных яйца, найдены 9 и 10.VI у Чижи.

Таким образом, как численность хищников, так и размеры кладок по годам связаны с количеством грызунов, что указывалось всеми исследователями, наблюдавшими зимняков в летнее время. Однако даже в крайне «неурожайные» для мышевидных годы хищники при обилии птиц и палиции ящериц продолжают размножаться. Доказательством этому являются гнезда у Чижи в 1957 г. В такие годы птенцы различных куликов, уток, куропаток и воробьиных становятся, очевидно, основным источником питания. Хищников, летающих над ерами у краев лайд, изобиловавших различными мелкими птицами, мы неоднократно наблюдали у Шойны в том же 1957 г.

Болотная сова — *Asio flammeus flammeus* Pontopp. Широко распространена по всему восточному побережью Белого моря. Она заселяет открытые болота лесной области, область криволесья и тундру. Численность гнездящихся сов связана с численностью мышевидных грызунов и поэтому сильно колеблется в различные годы.

В 1955 г., когда мышевидных грызунов было немного, сравнительно редко встречались и болотные совы: с 1 по 26.VI одна пара обнаружена на торфяном болоте близ с. Золотицы, другая у с. Койды. К сожалению, наши сведения о численности грызунов за этот год крайне недостаточны.

В июне 1956 г. в лесотундре болотных сов было много. В окрестностях с. Семжи гнездящиеся пары встречались на каждой экскурсии. Они размещались на расстоянии 2—4 км одна от другой. При этом птицы избирали тундроподобные участки, поросшие густой ерой. Для гнездового периода 1956 г. характерны большие кладки. Одно гнездо, осмотренное у Семжи 2.VI, содержало 5 ненасиженных яиц; эта кладка, безусловно, была незаконченной. Другое гнездо, найденное 12.VI, содержало предельно большую кладку — 10 яиц. Большое количество яиц связано с обилием краснорыжих полевок, за которыми птицы охотились в течение круглых суток. Интересно, что болотные совы держались только в тундроподобных участках с кустарниками, где полевок было особенно много, и отсутствовали в лайдах, где гнезилось много куликов, мелких воробьиных, но где мышевидные грызуны в связи с частым затоплением встречаются редко. Таким образом, усиленное размножение сов в 1956 г. было связано, видимо, только с обилием красно-рыжей полевки и, быть может, отчасти лемминга.

К весне 1957 г. и лемминги, и красно-рыжие полевки на восточном побережье исчезли. Большую редкость представляли и болотные совы. 31.V и 1.VI, вероятно одна и та же особь, встречена в лайде близ с. Семжи. Птица, не находя грызунов, охотилась за луговыми и краснозобыми коньками. Позднее она исчезла из этой местности. Другая, возможно бродячая, болотная сова встречена нами у Конушина 15.VI. В 1957 г. на восточном берегу Белого моря болотные совы не гнездились. Это явилось следствием отсутствия мышевидных грызунов, так как мелких воробьиных птиц и живородящих ящериц было вполне достаточно.

Белая сова — *Nyctea scandiaca* L. Белая сова гнездится главным образом в настоящей тундре п-ва Канин и лишь в благоприятные годы проникает к югу примерно до долины р. Мглы, т. е. в северные части криволесья. В зависимости от наличия или недостатка пищи численность ее колеблется еще более резко, чем у болотной совы.

Опрос местных жителей и литературные данные указывают, что в годы, богатые грызунами, белые совы в большом числе гнездятся в тундре по р. Чиже. Много сов в благоприятные для них годы гнездится

также в тундре по р. Шойне и в других участках Канина. Так, по словам С. Г. Григорьева, в июле 1913 г. от Куреневых до Болванских сопкок совы были «почти неотъемлемым элементом ландшафта». Из тех же источников известно, что массовое гнездование всегда связано с обилием леммингов.

Наши исследования совпали с «неурожаем» леммингов. В гнездовый период 1956 г., несмотря на исключительное обилие красно-рыжей полевки, белые совы отсутствовали в северных частях криволесья. Не было сов также во всей Канинской тундре и в 1957 г., когда исчезли грызуны, однако белых куропаток в это время гнезилось достаточно много. Таким образом, последние как пища белых сов в летний период имеют второстепенное значение и не влияют на размножение.

Иными условиями определяются зимовки белых сов в Канинской тундре. Много птиц остается зимовать в долинах рек Кии, Чижи, Черны и в те годы, когда лемминги и прочие грызуны отсутствуют, но наблюдается большое скопление зимующих белых куропаток. В такие зимы белые совы приносят много вреда, уничтожая попавшихся в силки белых куропаток. Вероятно, только в те годы, когда исчезают и куропатки, и грызуны, белые совы откочевывают далеко к югу.

Ворона — *Corvus corone cornix* L. и **ворон** — *Corvus corax corax* L. В период гнездования ворона свойственна полосе лесов и лесотундры, где в долинах рек и по морскому побережью бывает обычной. Река Чижа оказалась самой северной точкой, где 8.VI 1957 г. наблюдались одиночные птицы.

Ворон распространен по всему краю, однако в тундре он встречается в большем количестве, занимая под гнезда все подходящие вышки. Тем не менее и здесь пара от пары удалены не менее чем на 10 км.

30.V 1956 г. под Мезенью в гнезде вороны было уже 5 почти оперившихся птенцов. У воронов в 20-х числах июня в районе Кии — Бугряницы птенцы еще не покидали гнезд. В зимнее время оба вида собираются у рыбных промыслов, причем ворона бывает обычна даже у Чижи. Численность обоих видов благодаря их всеядности может зависеть от обилия какого-либо вида корма. Ворон в большом количестве уничтожает яйца и птенцов ряда птиц. Мы неоднократно наблюдали, как ворон, несмотря на отчаянную защиту таких смелых птиц, как средний кроншнеп, кулик, сорока или сизая чайка, продолжал высматривать где-то притаившихся пуховичков последних.

Серебристая чайка — *Larus argentatus* P o n t. Из всех птиц в описываемой нами области наиболее широко распространены и наиболее многочисленны крупные чайки и поморники. Серебристая чайка, представленная двумя резко отличающимися подвидами, заселяет все восточное побережье Белого моря, кроме небольшого участка севернее Бугряницы. Первая, светлокрылая, форма — *L. argentatus omissus* Pleske, свойственна горлу Белого моря; вторая, чернокрылая — *L. argentatus heuglini* В g e e, начиная гнездиться уже у Семжи, становится господствующей в районе Кии—Торны.

Чайки везде образуют колонии, большего или меньшего размера. Однако в тундре можно встретить нередко и одиночные пары. Наиболее крупные общества, насчитывающие часто по многу десятков пар, нами отмечены у Тovy, Койды, Чижи и по лайдам от Кии до Торны. При этом, несмотря на систематический массовый сбор яиц, производимый местным населением, колонии весьма постоянны. Подобная картина наблюдается у Шойны, Торны, а также в районе Чижи. Постоянное преследование, конечно, оказывает определенное влияние как на

распределение, так и на характер гнездования серебристых чаек. Во многих местах гнезда располагаются исключительно на островах, где известная их часть становится менее доступной. Наконец, по всей области имеют место и вторичные кладки.

Так, у Кии гнездо с 1 яйцом найдено 20.VI 1957 г. 21.VI другая кладка содержала 3 свежих яйца. Из 5 гнезд, осмотренных 25.VI под Шойной, 3 содержало по 3, а остальные по 2 свежих или немного насиженных яйца. 28.VI у Тovy и 30.VI у Кии 4 и 3 кладки (каждая по 3 яйца) были также свежими или немного насиженными. В то же время 28.VI под Торной нами встречены пуховички; 8.VI 1957 г. под Чижей кладка в 3 яйца была несколько насижена; у Семжи 26.VI 1956 г. из 4 гнезд только в одном оставалось еще 2 яйца, в остальных же была одна скорлупа. Интересно отметить, что бродячие стаи, обычные в июне по берегу моря, состоят в основном из молодых особей.

Таким образом, вторичное гнездование имеет здесь не случайный характер. Оно позволяет поддерживать виду численность, поскольку вторые кладки, как правило, уже не собираются населением.

Во второй половине лета чайки промадными стаями собираются в местах рыбных промыслов.

Несмотря на «притеснение» со стороны человека, общая численность вида, очевидно, не подвергается резким колебаниям, хотя около населенных пунктов некоторые колонии должны были исчезнуть. Всеядность делает чаек также нечувствительными к отсутствию грызунов. Благодаря этой особенности при постоянстве мест гнездовий серебристая чайка особенно сильно влияет на окружающую фауну, причем утки, гагары и крупные кулики страдают особенно сильно. Во всяком случае район расположения колонии серебристых чаек, как правило, бывает сильно обеднен другими птицами.

Большая полярная чайка — *Larus hyperboreus hyperboreus* G u n n. Большая полярная чайка в отличие от серебристой имеет более суженный ареал в период размножения. В южной части полуострова бургомистры, по-видимому, не гнездятся, встречаясь здесь летом только в бродячих стаях. Однако у Чижи эти чайки уже не редкость. Отдельные их пары или небольшие общества селятся здесь на островках среди озер, часто вместе с предшествующим видом. В районе Кии — Торны они также нередки, хотя и немногочисленны. Зато севернее Бугрянцы за 60 км пути чайки не пропадали из поля зрения. Бродячие стаи, по преимуществу из молодых птиц, обычны вдоль всего побережья полуострова.

Гнездо с 3 несколько насиженными яйцами у Чижи найдено 10.VI 1957 г. Здесь же 23.VI уже были птенцы. У Шойны 24.VI в гнезде также осталась скорлупа.

Интересно отметить, что Пирсон, обследовав 29.VI 1902 г. промадную колонию этих чаек на о. Кильдин по восточному берегу полуострова, обнаружил во всех гнездах еще свежие яйца.

Во вторую половину лета, как и серебристые чайки, бургомистры собираются у рыбных промыслов, причем некоторые остаются здесь на всю зиму. Что же касается влияния их на окружающую фауну на местах гнездовья, то оно оказывается еще более значительным, чем у предшествующего вида. Бургомистры в местах своего поселения безраздельно господствуют и контролируют близлежащие окрестности.

Длиннохвостый поморник — *Stercorarius longicaudus longicaudus* Vie i l l o t. **Короткохвостый поморник — *S. parasiticus* L.** Поморники на восточном берегу Белого моря представлены тремя видами. Средний по-

морник, видимо,— редкая птица, за время исследований встречен только 2 раза. Напротив, длиннохвостый и короткохвостый поморники многочисленны. Первый из них заселяет всю тундру и лесотундру, второй многочислен в тундре и редко встречается в области криволеся. В гнездовой период 1955 г. в окрестностях Койды длиннохвостых поморников было много, но большинство их не приступило к размножению. Из 3 осмотренных гнезд только в одном было 2 яйца, а другие содержали только по 1, причем в одном случае зародыш в яйце оказался погибшим (этот год совпал с «неурожаем» на грызунов).

В июне 1956 г. в лесотундре, в окрестностях с. Семжи, длиннохвостые поморники встречались в большом количестве. Обилие красно-рыжей полевки и леммингов способствовало массовому размножению. В начале июня длиннохвостые поморники уже держались отдельными парами и активно защищали свои гнездовые участки. Они изгоняли чаек, мохноногих сарычей; ворон и «kozyряли» над каждым пришедшим сюда человеком.

Гнездовые пары держались примерно на расстоянии полукилометра друг от друга; при тревоге одной пары к ней часто присоединялись пары две, гнездящихся по соседству. Однако, отогнав общего врага, поморники заводили ссоры между собой, и вскоре местная пара изгоняла соседей.

К 7.VI найдены первые гнезда со свежими яйцами, а позднее, до 17.VI включительно,— кладки, яйца в которых были насижены в различной степени. Видимо, с 23.VI наблюдалось массовое появление птенцов, поскольку поведение родителей стало особенно агрессивным. Отметим, что все осмотренные гнезда содержали по 2 яйца.

Таким образом, обилие пищи благоприятно сказалось на размножении птиц. Добытые 7 экз. были хорошо упитаны. В их желудках найдены остатки красно-рыжих полевок, в 2 случаях — леммингов, во всех случаях — рыба и ягоды вороники. Соотношение пищи, однако, не позволяло выяснить, какая же из них имела решающее значение для нормального хода размножения.

Интересно, что, несмотря на обилие мышевидных грызунов, длиннохвостые поморники регулярно посещали рыбные промыслы, поедали рыбные отбросы или хватали селедку при сортировке рыбы.

Короткохвостые поморники в том году приступили к размножению несколько позднее. Первое спаривание наблюдалось 12.VI, а самка, добытая 23.VI, еще не закончила кладку. В желудке и пищевode этой особи обнаружены остатки полевок, рыбы и 2 пуховичка кулика фи-фи.

«Неурожайный» на мышевидных грызунов 1957 г. крайне резко отразился на размножении обоих видов поморников. В лесотундре с весны длиннохвостые поморники появились в достаточном количестве, образовали пары, но к размножению не приступили. К середине июня все особи покинули лесотундру и больше не появлялись. Короткохвостые поморники в 1957 г. здесь вообще не встречены.

Начиная с 6.VI, наши исследования проводились в тундре. В окрестностях с. Чижи и севернее мы встретили обоих поморников в большом количестве. Несмотря на почти полное отсутствие грызунов, они образовали гнездовые пары и вели себя так, как ведут поморники у гнезда. Птицы гоняли чаек и сапсанов, нападали на человека и подолгу сидели на сухих высоких кочках, как будто на гнездах. Это позволяло предполагать, что в ближайшее время самки отложат яйца. Но прошли все возможные сроки, а массовой яйцекладки не последовало. Из нескольких десятков прослеженных пар обоих видов только 1 пара

длиннохвостых поморников отложила 1, а 3 пары короткохвостых по 1 и одна — 2 яйца. Таким образом, гнездование этих видов было исключением.

Страшное поведение птиц побудило нас между 14 и 23.VI произвести отстрел более 10 особей обоих видов.

Вскрытие показало, что большинство поморников хорошо упитаны, некоторые имели слой подкожного жира. Семенники самцов — с синеватым оттенком небольших размеров. Длина левого семенника около 12 мм. Яичник самок гроздевиден; самый крупный желток — 8 мм. Таким образом, ясно, что птицы не размножались.

В желудках всех особей найдена рыба, а также много ягод вороники. Никакой другой пищи не оказалось. Из сказанного можно сделать вывод, что при отсутствии грызунов поморники не гнездятся или гнездятся в ничтожном числе, откладывая обычно только 1 яйцо. К сожалению, дальнейшая судьба отложенных яиц остается для нас неизвестной.

Нам кажется, что мышевидные грызуны для поморников и болотных сов, как лемминги для белых сов, являются не просто пищей, но при обилии их и стимулом для размножения, действующим путем зрительных восприятий.

Уже с 16.VI численность обоих поморников в окрестностях Чижи стала сокращаться. Птицы образовывали небольшие группы и откочевывали в открытое море. Здесь в достаточном количестве мы встретили их 25.VI при переезде в Шойну и особенно много 28.VI при переезде из Шойны в Каменку. Это было уже начало осеннего периода в жизни птиц.

Кроме указанных хищников, коротко остановимся на нескольких видах, значение которых для местной фауны вследствие их малочисленности невелико. Описываемая область является границей их распространения.

Пустельга встречается вплоть до Чижи, но редко. Как правило, соколки наблюдаются во время сенокоса; численность их, очевидно, колеблется в зависимости от количества грызунов. Беркуты наблюдались нами у Шойны, Мглы, Чижи и Кии. Ястреба — тетеревиатник и перепелятник — добыты у Семжи. Полевой лушь встречается по камышовым и кустарниковым зарослям вплоть до Чижи, однако немногочислен. Две гнездящиеся пары камышевых луней нами найдены к югу от Семжи. Скопа однажды замечена к югу от Мглы. Из сов мохноногий сыч дважды наблюдался под Семжей. Какой-то вид неясыти несколько раз встречен между Яжмой и Несью Григорьевым в 1914 г. Филин, по сообщению местных охотников, добывался у Золотицы и Конушина. Наконец, из чайковых большие морские чайки несколько раз попадались в стаях бургомистров от района Кии до Тарханова, однако гнездование их здесь не доказано. Таков в целом видовой перечень птиц, которых в той или иной мере следует причислить к хищникам.

Нужно отметить, что, анализируя видовой состав птиц Канина, Г. П. Дементьев (1935) указал на возможность нахождения здесь ряда видов, не известных еще для этих мест в 1934 г., как например сапсана, дербника, беркута и мохноногого сычика. Действительно, они были нами найдены.

В заключение еще раз возвратимся к вопросу о численности и размножении характерных хищников в зависимости от условий питания, а также коснемся некоторых особенностей распределения и взаимоотношений ряда видов птиц в период гнездования.

Всех описанных «хищных» птиц восточного побережья Белого моря в этом аспекте можно подразделить на следующие группы.

- | | | |
|-----|---|---|
| I | Ворон, серая ворона, серебристая чайка, большая полярная чайка, орлан-белохвост | Эти птицы легко переключаются с одной пищи на другую. Питаясь различными позвоночными, падалью и отчасти моллюсками, они не испытывают острой нужды в каком-либо одном роде пищи и размножаются ежегодно. Численность птиц поддерживается, очевидно, на одном уровне. |
| II | Сапсан и дербник | В весенне-летнее время всегда обеспечены достаточным количеством птиц среднего и мелкого размера. Размножение происходит ежегодно; численность колебаться не должна. |
| III | Зимняк | Численность и размножение в значительной мере зависят от «урожая» грызунов. Однако и в годы полного отсутствия последних птицы откладывают маленькие кладки (2 яйца). |
| IV | Кречет | На Канине, где отсутствуют птичьи базары, размножение и зимовка тесно связаны с численностью гнездящихся и зимующих белых куропаток. |
| V | Болотная сова, поморники | Численность и нормальное размножение обусловлены обилием мышевидных грызунов. |
| VI | Белая сова | Количество и размножение полностью зависят от численности леммингов, а зимовки — от численности леммингов и куропаток. Вероятно, в зимы, когда нет ни тех ни других, совы предпринимают далекие откочевки к югу. |

Что же касается распределения и взаимоотношений хищников как между собой, так и с рядом других птиц, то интересны следующие особенности.

Сапсан может гнездиться в районе охоты кречета, но вряд ли уживается с дербником. Крупные чайки образуют колонии; гнезда сизых чаек всегда обособлены, хотя часто располагаются близко от поселений серебристых чаек. В области лесотундры малые веретенишки, средние крошшепы вместе с сизыми чайками на участке своего гнездования защищают ряд мелких куликов и уток. Средние крошшепы около гнезда энергично нападают на всех птиц, в том числе и на сизых чаек, часто гнездящихся рядом, а при появлении вороны, совы или серебристой чайки они совместно изгоняют общего врага. При появлении поморника к ним могут присоединиться и серебристые чайки. В свою очередь поморники энергично нападают на лис, спасая этим многие гнезда других птиц. Значение сапсанов для гнездования гусей и уток хорошо известно. Особенно же ценными защитниками на всей описываемой территории оказываются крачки. Под защитой последних в подходящих биотопах находятся не только утки, кулики и гагары, но иногда и сизые чайки.

ЛИТЕРАТУРА

- Банников А. Г. Заметки по орнитофауне полуострова Канин. Тр. Аркт. ин-та, т. XI, Л., 1934.
- Гладков Н. А. Птицы Тиманской тундры. Сб. трудов Зоол. музея МГУ, т. VII, 1951.
- Григорьев С. Г. Полуостров Канин. Тр. Геогр. н.-иссл. ин-та 1-го МГУ, 1929.
- Дементьев Г. П. Птицы полуострова Канин. Сб. трудов Зоол. музея МГУ, т. II, 1935.
- Житков Б. М. По Канинской тундре. Зап. Русск. геогр. о-ва по общей географии, т. XI, 1904.
- Pearson H. Three summers among the birds of Russian Lapland, 1904.

А. А. КИЩИНСКИЙ

К БИОЛОГИИ КРЕЧЕТА (*FALCO GURFALCO GURFALCO L.*) НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

Материал по экологии кречета был собран во время работы в Кольской тундре в 25—30-километровой полосе к югу от становищ Териберка и Гаврилово летом 1955 и 1956 гг. Кратковременная поездка в тот же район совершена в июле 1957 г.

Условия обитания кречета в районе работы. Район работы представляет собой узкую полосу тундры бореального типа, тянущуюся вдоль Мурманского побережья. Местность, являющаяся северной частью Кольского кристаллического массива, сильно всхолмлена, особенно в прилегающих к морю частях; высокие сопки перемежаются с понижениями, озерами и болотами. Коренные гранитные породы сильно разрушены выветриванием, много выходов скал.

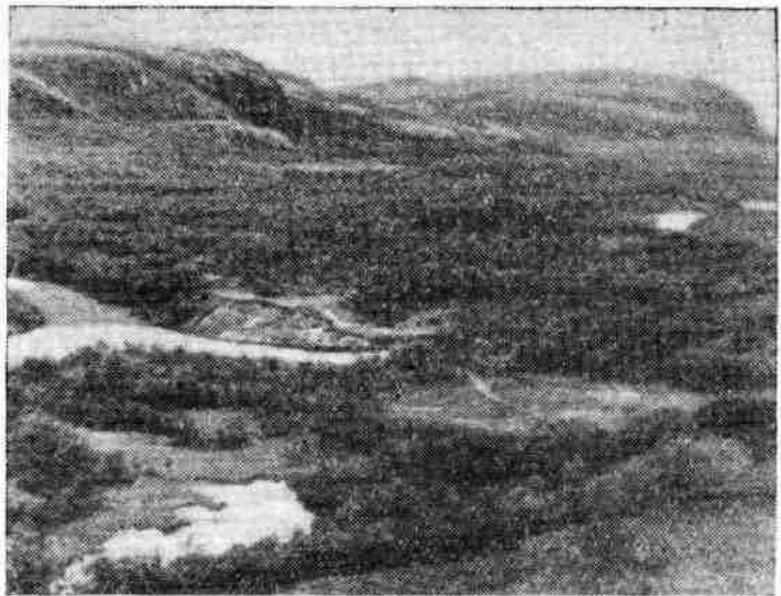


Рис. 1. Долина р. Мучки. Места гнездовья кречета

С юга на север тундру пересекают глубоко врезы долины рек (Териберка, Мучка, Воронья). Эти долины хорошо разработаны и заросли березовым криволестьем и ивняками (рис. 1); здесь гнездятся разнообразные воробьиные (выюрок, чечетка, весничка, белобровник, варакушка) и белая куропатка. Берега рек и их старицы заселены немногочисленными куликами и утками.

Сопки коренного берега часто обрываются в долины высокими отвесными скалами; местами быстрые и многоводные тундровые реки прорывают коренные породы, образуя пороги в узких скалистых ущельях (рис. 2). На скалах гнездятся кречет, зимняк и ворон.

Водоразделы заняты тундрой, преимущественно вороничной, со значительным развитием ерника (*Betula nana*), в понижениях — островки кривоколосья (*Betula tortuosa*). Здесь обитают тундровая и (в понижениях) белая куропатки, длиннохвостый и короткохвостый поморники, золотистая ржанка, луговой конек, лапландский подорожник, каменка.



Рис. 2. Ущелье порога Большой Падун на р. Вороньей. Места гнездовья кречета

Тундра богата озерами самых различных размеров и типов; они заселены крохальями, гагарами, моряной, синьгой, кое-где на островках имеются колонии полярных крачек и сизых чаек. На болотах и на болотистых берегах озер и речек обитают различные кулики, из которых наиболее обычны фи-фи.

Численность на гнездовье белой куропатки меняется по годам, но всегда ограниченная.

Массовые виды мышевидных — норвежский

лемминг и красно-серая полевка; обоим видам свойственны колебания численности в разные годы; размах колебаний велик.

Морское побережье довольно безжизненно; в одном месте, недалеко от Териберки, найдена маленькая колония моевок; около нее гнездятся серебристые и большие морские чайки. Чайки этих видов все лето держатся в бухтах у рыбацких становищ; особенно много их бывает в Териберской бухте и устье р. Териберки, где они многочисленны с мая, после окончательного вскрытия рек. В некоторые годы часк бывает чрезвычайно мало.

Размещение кречета. За время работы обнаружены 3 гнездящиеся пары. Первая из них гнездилась у устья р. Мучки, впадающей в р. Териберку в 6 км от Териберской бухты, в приморском ландшафте; вторая — в 35 км от нее на р. Вороньей, в скалистом ущелье (порог Большой Падун) в 25 км от моря; третья — в 12 км от первой, в таком же ущелье на р. Териберке, в 15 км от моря.

Гнездовый участок кречета. Гнездовья кречетов, как известно, очень постоянны. Пары, за которыми велись наблюдения, ежегодно гнездились в одних и тех же местах. Каждая из них имела два или несколько гнезд, которые они занимали в разные годы. Расстояние между этими гнездами на реках Мучке и Териберке не более 60—100 м, на р. Вороньей — до 1,2 км.

В гнездовом участке кречета имеется место, где взрослые птицы отдыхают, ощипывают добычу и частично ее поедают. У кречетов,

обитающих в речных ущельях (реки Воронья, Териберка), места эти невелики по площади; они находятся в 40—80 м от гнезда на противоположном берегу ущелья. Такие «места отдыха» хорошо заметны по остаткам трапез, перьям ошипанных птиц и погадкам соколов. У кречетов на р. Мучке подобные строго ограниченные участки отсутствовали, возможно, в связи с тем, что поблизости не было места с хорошим обзором, откуда все время можно было бы видеть гнездо. Птицы отдыхали и ошипывали добычу в разных частях огромной гнездовой скалы. Диаметр охраняемого гнездового участка 200—300 м.

Охотничий участок кречета. На р. Вороньей наиболее удаленные друг от друга кормовые остатки кречетов находили на расстоянии 10 км. На р. Мучке соколы, летом ловившие преимущественно морских птиц, летали за ними в устьевую часть р. Териберки, а иногда и в Териберскую бухту (8—12 км от гнезда). Остатки «трапез», наиболее удаленные от гнезда в сторону тундры, найдены на расстоянии 1,5 км от него. Таким образом, диаметр охотничьего района кречета в данной местности (в общем весьма бедной кормами) около 10—15 км.

Непосредственно в гнездовом участке кречет, видимо, не охотится, хотя П. П. Сушкин (1938) приводит данные о добыче алтайским кречетом клушицы около гнезда. На р. Мучке найдена сбитая чернозобая гагара в 300 м от гнезда, но уже вне охраняемого участка.

Питание. Материал и методика. Питание кречетов изучалось по остаткам пищи и погадкам, собранным в гнездах этих хищников, под гнездами, на местах отдыха и поедания добычи. В материал включены также остатки птиц, найденные в пределах охотничьих участков кречетов.

При обработке определялись животные, остатки которых были найдены непосредственно или содержались в погадках; вычислялось общее количество животных, добытых той или иной парой хищников в тот или иной сезон (число экземпляров подсчитывалось по числу скелетных элементов в остатках и погадках). Вычислялось процентное соотношение различных видов добычи. Всего исследовано 493 остатка пищи и 317 погадок, содержащие фрагменты 702 экз. животных разных видов, съеденных соколами в течение 1954—1957 гг.

Поскольку кречет добывает животных самых различных размеров (от зайца до землеройки, от гагар до чечетки), то характеристика роли разных видов в питании лишь по соотношению числа экземпляров не точна. Поэтому пользовались другим показателем — отношением общего веса всех добытых кречетами экземпляров какого-либо вида к суммарному весу всех животных, добытых ими. Для этого число экземпляров каждого вида умножалось на средний вес 1 экз.¹

Сравнение общей биомассы разных видов добычи, на наш взгляд, лучше отражает истинную роль их в питании кречета, чем сравнение числа добытых экземпляров, а обе этих характеристики должны давать достаточно верную картину как значения отдельных видов в питании кречета, так и его роли в динамике численности того или иного добываемого вида.

Состав кормов. Основой питания служат различные птицы; от чечеток и молодых коньков до краснозобой и чернозобой гагар. Известно добывание кречетом таких крупных птиц, как гага, гуси и

¹ Средний вес птиц брался по сводке «Птицы Советского Союза», 1951—1954. Средний вес млекопитающих сообщен нам Т. В. Кошкиной.

глухари, а на соколиной охоте кречета напускали на журавлей и лебедей (Дементьев, 1951).

При разнообразии птиц, которыми питаются кречеты, в различных частях ареала всегда имеются доминирующие виды. У кречетов, обитающих близ птичьих базаров, таковыми являются морские колониальные птицы, у тундровых кречетов — белые куропатки. (Аверин, 1948; Владимирская, 1948; Гизенко, 1955; Горчаковская, 1945; Дементьев, 1951; Карташев, 1948; Портенко, 1939; Bent, 1938; Cerey, 1955; Hagen, 1952; Salomonsen, 1950; Schiöler, 1931; Wessel, 1904; Witherby, 1938 и др.).

В питании соколов, бывших под нашим наблюдением, преобладали куропатки (см. табл. 1), как *Lagopus lagopus*, так и *L. mutus*, но судить об их количественном соотношении в пище кречета мы не можем. Из других птиц наиболее важна роль чаек, особенно моевки; добываются также птицы тундровых озер. Значение куликов невелико, из них в наибольшем числе ловится золотистая ржанка.

Итак, в основном кречет ловит птиц открытых мест и птиц водяных, что понятно в связи с характером его охоты — добыванием птиц в воздухе. Однако он часто берет добычу с земли — ловит пуховиков и едва летающих молодых птиц. В литературе есть сведения о поимке кречетом на земле взрослых крупных птиц (Аверин, 1948; Дементьев, 1951). Кроме того, около 40% всех животных, добытых кречетами в нашем районе, составляют млекопитающие. В наибольшем числе ловятся мышевидные, хотя кормовое значение их ввиду малых размеров зверьков не так велико. Среди полевок первое место принадлежит норвежскому леммингу, добываемому главным образом весной, когда он весьма заметен.

Изредка кречет потребляет падаль; в погадках встречены обломки костей и шерсть северного оленя (Кристофферсен, по Hagen, 1952, на Шпицбергене в тяжелых кормовых условиях наблюдал поедание кречетами трупов песцов). Семена вороники в погадках обычно сопутствуют. При недостатке пищи в некоторых случаях кречеты поедают рыбу, жуков, лягушек.

Кормовой режим по сезонам. В ранневесенний период (апрель — май) до прилета летующих птиц, когда в тундре лежит еще снег, почти единственным доступным для кречета кормом являются белые куропатки, скопляющиеся в это время в речных долинах.

Более или менее детально изучены сезонные различия в питании кречетов, живших в устье р. Мучки, недалеко от моря и близ литорали, где весной и летом держались морские чайки (табл. 2). Ранней весной сокола питались главным образом белой куропаткой. В мае куропатки отлетают из приморских тундр на места гнездовий. В это время в тундре оседает и подтаивает снег, что вызывает повышение подвижности лишайных убежищ грызунов, а у леммингов порой и настоящие миграции (Насимович, Новиков, Семенов-Тянь-Шанский, 1948). В окрестностях гнезда на р. Мучке, где всегда имеется открытая вода (вследствие приливов), грызуны скопляются, судя по обилию их трупов. В это время они хорошо заметны. Во время таких миграций (имевших место в 1955 и 1956 гг.) кречет ловит леммингов в большом числе (более 50% всей апрельско-майской добычи); в одной погадке удается находить черепа 3—7 зверьков.

В мае в устье р. Териберки и в бухте становятся многочисленными морские чайки, преимущественно моевка; кречет порой их добывает. С начала июня, когда прилетают все тундровые птицы, кормовой

Состав кормов кречета

Корма	Кол-во добытых экз.	% от общего кол-ва	Биомасса, в г	% от общей биомассы
1	2	3	4	5
Млекопитающие	262	37,32	20 580	8,70
Грызуны	252	35,90	20 235	8,55
Полевки	247	35,19	12 735	5,37
Лемминг норвежский	163	23,22	9 780	4,13
Полевка красно-серая	57	8,12	1 995	0,84
Полевка красная	2	0,29	50	0,02
Полевка пашенная	1	0,14	25	0,01
Полевка-экономка	9	1,28	360	0,15
Microtus (не опр. ближе)	2	0,29	70	0,03
Microtinae (не опр. ближе)	13	1,85	—	
Заяц-беляк		0,71	7 500	3,18
Насекомоядные		0,71	35	0,02
Землеройка (не опр. ближе)	5	0,71	35	0,02
Хищные	2	0,28	150	0,06
Ласка	1	0,14	75	0,03
Mustela (не опр. ближе)	1	0,14	—	
Копытные (падаль)	1	0,14	не учт.	
Северный олень	1	0,14	не учт.	
Млекопитающие (не опр. ближе)	2	0,29	—	
Птицы	408	58,12	215 950	91,30
Куриные	267	38,02	160 080	67,70
Белая куропатка	2	0,29	1 280	0,54
Тундряная куропатка	2	0,29	1 000	0,42
Lagopus (не опр. ближе)	263	37,44	157 800	66,74
Lagopus (всего)	267	38,02	160 080	67,70
Чайки	55	7,84	22 450	9,48
Поморник (не опр. ближе)	5	0,71	1 750	0,74
Моевка	29	4,13	11 600	4,91
Чайка крупная (не опр. ближе)	1	0,14	1 500	0,63
Бургомистр	1	0,14	1 500	0,63
Чайка серебристая	2	0,29	2 300	0,97
Чайка сизая	6	0,86	2 400	1,01

1	2	3	4	5
Крчка полярная	10	1,43	1 000	0,42
Чайка (не опр. ближе)	1	0,14	—	—
Гусиные	14	1,99	11 200	4,73
Чирок-свистунок	1	0,14	300	0,13
Синьга	2	0,29	2 200	0,93
Морянка		0,71	3 500	1,48
Нырок (не опр. ближе)	3	0,43	—	—
Крохаль длинноносый	1	0,14	900	0,38
Утка (не опр.), пуховик	1	0,14	100	0,04
Гусиная птица, крупная (гусь мелкий) (не опр. ближе)	1	0,14	1 500	0,63
Гагарообразные	4	0,57	7 250	3,06
Гагара чернозобая	1	0,14	2 000	0,84
Гагара краснозобая	3	0,43	5 250	2,22
Чистиковые	4	0,57	4 000	1,69
Кайра (не опр. ближе)	4	0,57	4 000	1,69
Кулики	35	4,99	6 070	2,57
Ржанка золотистая	22	3,13	4 400	1,86
Песочник (не опр. ближе)	2	0,29	60	0,03
Турухтан	2	0,29	300	0,13
Улит (не опр. ближе)	3	0,43	210	0,09
Веретенник малый	1	0,14	250	0,11
Кулик (не опр. ближе)	5	0,71	—	—
Воробьиные	23	3,28	1 720	0,73
Ворона серая	2	0,29	1 000	0,42
Чечетка	2	0,29	30	0,01
Вьюрок	1	0,14	20	0,01
Щур	1	0,14	50	0,02
Овсянка обыкновенная	1	0,14	30	0,01
Подорожник лапландский	1	0,14	25	0,01
Пуночка	1	0,14	35	0,02
Конек луговой	2	0,29	30	0,01
Дрозд-белобровик	3	0,43	180	0,08
Дрозд певчий	1	0,14	70	0,03
Камснка обыкновенная	1	0,14	25	0,01
Варакушка	1	0,14	15	0,01
Воробьиная птица (не опр. ближе)	6	0,86	—	—
Птицы (не опр. ближе)	6	0,86	—	—
Амфибии	2	0,29	не учт.	
Лягушка травяная	2	0,29	—	
Рыба	4	0,57	не учт.	
Насекомые	26	3,70	—	
Жуки	24	3,42	не учт.	
В т. ч. жуки (Carabus)	11	1,57	—	
Всего животных кормов	702	100	236 530	100
Растительные остатки (ягоды воронки).		8 встреч		

Различия кормового режима кречетов по сезонам (р. Мучка)

К о р м а	Апрель — май		Июнь — июль	
	% от общего числа экз.	% от общей биомассы	% от общего числа экз.	% от общей биомассы
Млекопитающие	67,8	19,2	8,1	6,6
Полевки	65,4	16,0	2,0	0,1
Лемминг норвежский	51,7	13,9	—	—
Полевка красно-серая	8,1	1,3	—	—
Птицы	32,2	80,8	87,8	93,4
Морские птицы	5,0	12,3	49,0	53,8
В т. ч. моевка	4,0	7,3	38,8	30,7
Тундровые птицы	27,2	68,5	38,8	39,6
В т. ч. белые куропатки	21,7	58,2	12,3	14,0
Летующие птицы	5,5	10,3	26,5	25,6
Всего данных	223		49	

режим хищника меняется — он переходит на питание летующими птицами. Основа летнего питания — морские птицы, в первую очередь моевка; в июне кречет нередко добывает озерных птиц, которые в это время, пока не вскрылись еще озера, держатся в устье реки; в июле он ловит летных молодых моевок этого года. Куропатки в летнем питании занимают небольшое место. Полевок в годы депрессии их численности (1955 — 1957 гг.) кречет не добывает. С переходом на другую экологическую группу кормов меняются и места охоты: кречет, охотившийся зимой и ранней весной в тундре (по данным промысловиков), летом летает за добычей к морю, в Териберскую бухту.

В тундре, удаленной от моря (места гнездовий на реках Вороньей и Териберке), полевки весной нигде не скопляются, и кречет ловит их мало (табл. 3).

Таблица 3

Различия в питании кречетов в разных экологических условиях

К о р м а	Приморские кречеты (р. Мучка)				Тундровые кречеты (реки Воронья-Териберка)	
	питание в июне — июле		общее питание		общее питание*	
	% от числа экз.	% от общей биомассы	% от числа экз.	% от общей биомассы	% от числа экз.	% от общей биомассы
Млекопитающие	8,1	6,6	57,0	15,1	24,9	5,8
Полевки	2,0	0,1	54,1	10,8	23,3	2,9
В т. ч. лемминг норвежский	—	—	42,3	9,3	11,2	1,8
Полевка красно-серая	—	—	6,6	0,9	9,1	0,8
Птицы	87,8	93,4	41,9	84,9	68,4	94,2
Морские птицы	49,0	53,8	12,9	26,3	0,5	0,9
В т. ч. моевка	38,8	30,7	10,3	15,2	0,2	0,2
Тундровые птицы	38,8	39,6	29,0	58,6	66,5	91,5
Белые куропатки	12,3	14,0	19,8	43,7	49,5	78,9
Птицы тундровых озер	10,2	9,0	3,7	11,6	5,6	8,2
Прочие тундровые птицы	16,3	6,0	5,5	3,3	11,4	4,4
Другие группы кормов	4,1	—	1,1	—	6,7	—
Всего данных	49		272		430	

* Цифровые данные по летнему питанию тундровых кречетов отсутствуют.

Судя по состоянию различных кормовых остатков, в ранневесеннем питании кречетов куропатки доминируют абсолютно. Летом хищники в значительном числе ловят прилетных тундровых птиц, хотя куропатки продолжают занимать большое место в кормовом режиме.

Питание кречетов, обитающих в разных экологических условиях, поздней весной и летом (июнь — июль) заметно различается (табл. 3).

Главным компонентом питания приморских соколов в июне — июле являются морские птицы, в первую очередь моровка. Основным же кормом в удаленной от моря тундре служат тундровые птицы, и прежде всего белые куропатки. Роль полевков, в особенности норвежского лемминга, велика в месте его весеннего скопления; вообще же это, видимо, — временный корм, доступный в течение непродолжительного сезона (за исключением годов массовых размножений грызунов).

Различия в питании отдельных пар тундровых кречетов невелики и носят чисто местный характер.

Смена кормового режима по годам. Различия в питании приморских кречетов в разные годы мало заметны. Весной 1956 г., когда куропатка в охотничьем участке была малочисленна, она играла меньшую роль в питании; отчасти ее заменяли чайки. В 1957 г., когда куропатки практически не было, а численность чаек в Териберской бухте была необычайно мала, кречеты здесь не гнездились; среди кормовых остатков найдена 1 куропатка, пойманная еще в снежное время; 2 моровки и рыба (sp.).

В удаленной от моря тундре годовые различия кормового режима очень заметны и связаны с обилием куропаток (табл. 4, 5).

Таблица 4

Различия кормового режима тундровых кречетов в разные годы

К о р м а	1954 г.		1955 г.		1956 г.		1957 г.*
	% от числа экз.	% от общей биомассы	% от числа экз.	% от общей биомассы	% от числа экз.	% от общей биомассы	% от числа экз.
Млекопитающие	26,2	4,8	32,5	7,1	9,4	6,2	—
Полевки	24,6	2,6	31,2	4,5	7,0	1,0	—
Лемминг норвежский	6,0	0,9	21,0	3,5	4,7	0,8	—
Полевка красносерая	13,1	1,2	8,3	0,8	2,3	0,2	—
Птицы	67,2	95,2	63,0	92,9	78,8	93,8	100
Белые куропатки	56,8	86,1	45,2	75,2	41,1	68,9	60
Прочие птицы	10,4	9,1	17,8	17,7	37,7	24,9	40
В т. ч. водяные птицы	2,8	5,4	4,5	9,4	17,7	19,1	—
Кулики	3,3	1,4	8,3	3,8	7,0	3,6	20
Воробьиные	2,8	0,3	2,6	1,1	11,7	1,0	20
Другие группы кормов	6,6	—	4,5	—	11,8	—	—
Всего данных	183	—	157	—	85	5	—

* Данных для вычисления процента биомассы различных кормов от общей биомассы и для суждения об их относительном значении недостаточно.

Роль куропатки и полевок в кормовом режиме кречета в тундре
в зависимости от их обилия и доступности

Год	Относительная численность куропаток*		% куропаток от общего числа добытых птиц	Наличие весенней миграции грызунов	Число грызунов летом	% полевок от числа экз. добытых животных	% леммингов от числа всех полевок
	весна	лето					
1954	много?	много	86	?	много	25	25
1955	много	мало	74	были	мало	31	70
1956	мало	средне	52	были	очень мало	7	67
1957	очень мало	мало	данных мало	не было	мало	—	—

* Весенняя и летняя численности куропатки между собой несравнимы; «малая» ранневесенняя численность, например, гораздо выше «малой» летней численности в абсолютных цифрах.

Полевки добываются в различном числе в зависимости от их численности и доступности. В 1955 г. лемминги добывались весной, в период высокой подвижности их; роль красно-серой полевки была низка, в противоположность предыдущему году. Среди птиц преобладали куропатки, однако в значительном числе добывались и кулики, и водяные птицы.

В 1956 г. в пище тундровых кречетов полевки значения не имели, хотя в питании кречета в устье р. Мучки они в это время играли большую роль. Дело, видимо, в местных различиях подвижности грызунов и в том, что в тундре они нигде не скоплялись, как у открытой воды на р. Мучке. В пище доминировали птицы; значение белой куропатки было ниже, чем в предыдущие годы, но в большом числе добывались летующие птицы, особенно морянка, полярная крачка, сизая чайка, золотистая ржанка и воробьиные.

В 1957 г. при недостатке всех кормов кречеты не гнездились.

При снижении численности куропаток (надо учитывать как ранневесеннюю, так и летнюю численность), хотя и сохраняется ее доминирующая роль, но сильно падает абсолютная добыча (одна и та же пара на р. Вороньей в 1954 г. добыла не менее 104 куропаток, в 1956 г. найдено лишь 35, а в 1957 г. — 3). Недостаток излюбленного корма не возмещается и ловлей других видов — в «бедные» куропатками годы падает и общая добыча птиц (см. табл. 4).

Суточная норма добычи. В июне 1956 г. на р. Мучке ежедневно в течение 12 дней собирался материал по питанию пары кречетов; данные дополнялись наблюдениями у гнезда. В результате определялась добыча, пойманная за день. За 12 дней пара поймала землеройку, полевку (ближе не опр.), мелкое млекопитающее (ближе не опр.) и 25 птиц: 2 белых куропаток, тундряную куропатку, куропатку (ближе не опр.), поморника, полярную крачку, серебристую чайку, бургомистра, 10 маёвок, 2 кайр, нырка (ближе не опр.), чирка-свистунка, 2 ржанок, пуночку. Общий вес добычи — около 13 500 г.

Следовательно, за сутки семья кречетов с 2 молодыми потребляет добычу весом несколько более 1 кг. Сходные данные получены С. Це-

рели (Cegely, 1955) по исландскому кречету. Суточная потребность кречета в мясе в неволе составляет около 200 г (Птицы Советского Союза, т. I, 1951).

Биология размножения. Выбор места для гнезда. Нами найдено 8 гнезд, занимавшихся кречетами в разные годы. Для всех гнезд характерно расположение на отвесных скалах коренного берега реки или речных ущелий, в «нишах» скал и на уступах, над которыми нависают карнизы, так, чтобы гнездо сверху было полностью закрыто (рис. 3, 4). То же положение гнезда характерно для тундрового воро-

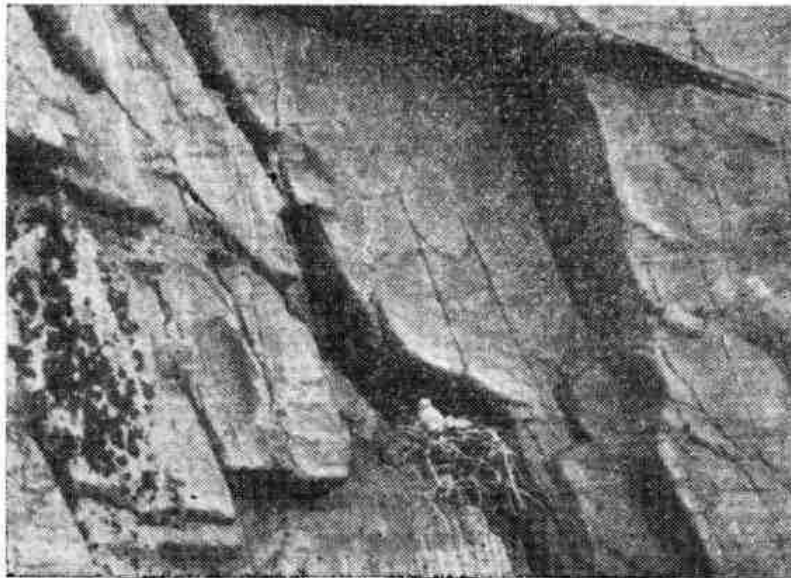


Рис. 3. Гнездо кречета с птенцами в возрасте около 25 дней (р. Мучка, 1956 г.)

на, с которым кречет на гнездовье определенно связан. Как известно, сокола предпочитают пользоваться уже готовым гнездом. В литературе указывалось на использование кречетами гнезд зимняка, скопы и особенно часто ворона, а также поочередное использование одного и того же гнезда то вороном, то кречетом (Деметьев, 1951; Горчаковская, 1945; Bent, 1938; Schiöler, 1931; Wolley, 1864—1902).

В нашем районе большинство гнезд, занимавшихся кречетами в разные годы, вероятно,

построены воронами. Сюда относятся 5 совершенно однотипных гнезд на р. Вороньей, в 3 из которых гнездилился кречет и в 1 — ворон; 2 гнезда на р. Териберке, одно из них в 1954 или 1955 г. занимал ворон, а в 1956 г. начал надстраивать кречет (гнездования не было). В некоторых случаях (в частности, на р. Мучке в 1956 г.), кречет строит гнездо самостоятельно, но при этом предъявляет к месту те же требования.

Причина заключается в том, что кречет и ворон приступают к гнездованию очень рано, во второй половине апреля, когда в тундре лежит сплошной снег, и единственными местами, где снега нет или почти нет, являются ниши в отвесных скалах и уступы, прикрытые нависающими глыбами. Кречет может строить гнездо лишь в таком месте или занять расположенное в таких же условиях гнездо ворона. В противоположность этим видам, зимняк, гнездящийся после схода снега, гнездится на любых уступах, преимущественно на совершенно открытых сверху. Когда кречет приступает к размножению, гнезда зимняков покрыты снегом и занять их сокол не может. Никаких гнездовых связей между этими видами не наблюдалось.

Все гнезда хорошо защищены с севера и северо-запада — со стороны преобладающего весной и летом ветра — холодной и сырой «моряны». Подобное расположение гнезда является во многих отношениях выгодным: гнездо мало страдает от обычных весной в тундре метелей, снегопадов, а затем дождей, сопровождающихся большей частью сильным ветром. В гнездо не попадает вода, ручьями стекающая со

скал во время снегования и после него; оно почти недоступно для четвероногих хищников.

Такое местоположение гнезда характерно для всех форм кречетов (Горчаковская, 1945; Сушкин, 1938; Cereley, 1955; Hagen, 1952; Pearson, 1904; Schaanning, 1907; Sherlock, 1940; также фото Dalgety в работе Bent, 1938). Оно является прекрасной адаптацией к гнездованию при полном снежном покрове и позволяет кречету гнездиться в таких высоких широтах, куда ни один другой хищник, кроме белой совы, не проникает (в Гренландии до $82^{\circ}30'$ с. ш.— по Дементьеву, 1951).

Высота, на которой расположено гнездо, сама по себе роли не играет; в нашем районе она колебалась от 7 до 40 м; в литературе имеются данные о гнездовании на высоте от 5 (Cereley, 1955) до 200 м (Manniche, 1910).

Каждая пара имеет два или несколько гнезд, занимаемых в разные годы. Мы не наблюдали случаев, чтобы птицы гнездились 2 года подряд в одном и том же гнезде, но в литературе такие сведения есть (Wessel, 1904; Wolley, 1864 — 1902).

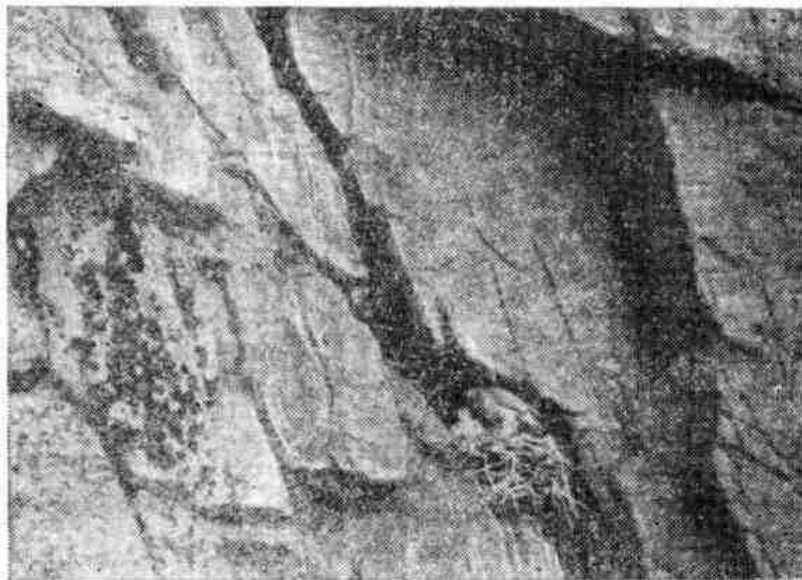
Смена гнезд по годам, видимо, имеет биологическое значение ввиду возможности переживания в гнездовой подстилке паразитов (Дементьев, 1951) и гниения остатков пищи, которые кречет из гнезда не выносит. Негнездование пар в отдельные годы в этом отношении может быть равносильно смене гнезда.

В пределах гнездового участка кречета отмечено гнездование серой вороны, горихвостки, оляпки, белозобого дрозда, белой трясогузки; в других частях ареала — также пупочки (Cereley, 1955) и среднего кроншнепа (Sherlock, 1940). Два раза наблюдалось, как самец *Turdus torquatus* успешно отгонял соколов от своего гнезда.

Отдельные пары кречетов гнездились далеко друг от друга; в пределах гнездового и, по-видимому, охотничьего участка одной пары другие кречеты во время размножения не отмечены.

Гнездо. Основа гнезда, дно и стенки, делаются из сухих сучьев березы толщиной до 1 см; в небольшом количестве используется вороника и другие материалы. Кречет занимает и, быть может, сам строит большое гнездо, высотой до 30—35 см (надстраиваемые в течение ряда лет гнезда еще выше), что вообще соколам не свойственно. В этом также можно видеть адаптацию к раннему гнездованию; большое гнездо лучше изолирует яйца от влияния гранитного субстрата, в это время очень холодного.

Для выстилки кречет употребляет мхи (*Aulacomnium*, *Pleurocium* и др.) и лишайники (*Cladonia*, *Alectoria*), вырванные дерновинками прямо с землей. В меньшем количестве используются дерновинки и листья *Festuca ovina*, стебли *Solidago virga aurea*, реже *Gnaphalium*.



Гнездо кречета. Самка кормит птенца (р. Мучка, 1956 г.)

Все эти растения произрастают в трещинах скал, не засыпаются снегом и поэтому доступны для кречета ранней весной. Такова же выстилка гнезда ворона. Выстилка такого рода бывает мокрой и теплоизоляционные свойства ее плохи. Однако кречет, видимо, должен использовать этот материал как единственно доступный. Наоборот, зимняк, гнездящийся после схода снега, имеет возможность делать плотную и «теплую» выстилку из сухих стеблей осоковых и злаков, растущих в низинах и ко времени размножения этого хищника освобождающихся из-под снега.

Развитие птенцов (наблюдения в 1956 г., главным образом на р. Мучке). В начале июня мы застали птенцов в гнезде в первом пуховом наряде; один птенец был старше другого и более развит. Если считать срок пребывания птенцов в гнезде за 45 (Hagen, 1952) или 47 (Sherlock, 1940) дней, то за дату вылупления можно принять 20—22.V. Принимая срок насиживания равным 28—29 дням, временем кладки в нашем районе можно считать третью декаду апреля.

Второй пуховой наряд, даже издали хорошо заметный по своему сероватому тону, полностью развился у молодых к возрасту около 25 дней, к 17—18.VI. 19.VI замечены первые пробивающиеся перья на крыле, а 22.VI, в возрасте 30 дней, у птенцов были видны «кисточки» на рулевых маховых, больших кроющих крыла, крылышке, груди и лицевых частях. Возрастные различия заметны и по размерам птенцов.

30.VI в другом гнезде (р. Воронья) найден крупный оперенный птенец. Все перо — в виде «кисточек»; кое-где остатки эмбрионального пуха.

5.VII в гнезде на р. Мучке оба птенца были полностью оперены. Вылет молодых из этого гнезда в 1955 и 1956 гг. происходил 6 или 7.VII.

Поведение родителей во время выкармливания (наблюдения в 1956 г., главным образом на р. Мучке). В начале выкармливания, когда птенцы малы и одеты первым пуховым нарядом, а в тундре часты сильные ветры, метели и дожди, самка почти постоянно сидит на гнезде, кормя и обогревая птенцов, а самец приносит добычу. Так бывало до начала второй декады июня, когда устанавливалась теплая солнечная погода. После этого самка сидела с птенцами преимущественно ночью и при похолоданиях; с 17.VI, когда птенцы начали одевать второй пуховой наряд, она почти перестала бывать на гнезде.

Места расположения гнезд страхуют молодых от ветра, снега и дождей; низкие же температуры, не сопряженные с промоканием и ветром, действуют на организм слабее. В Лапландии едва ли яйца и птенцы погибают от неблагоприятных климатических условий, но в высоких широтах это бывает (Manniche, 1910).

При первых осмотрах гнезда родители сильно беспокоились, но впоследствии, вероятно, привыкли к ежедневным посещениям; через 3—4 дня при нашем появлении самка спокойно и без крика улетела и потом прилетела вновь. Когда птенцы одели второй пуховой наряд, родители оставляют их надолго. Можно часами находиться под гнездом и не увидеть птиц. Впрочем, если родители застанут врага у гнезда, они реагируют очень активно. Когда я после 12-дневного отсутствия вновь посетил гнездо на р. Мучке накануне вылета, оказавшись здесь родители беспокоились не меньше, чем при первых посещениях.

Пищу в гнездо приносят оба родителя, но кормит птенцов, видимо, только самка. Принеся добычу, самец оставляет ее на гнезде или

рядом с ним и улетает; если самка уже не сидит на гнезде постоянно, корм лежит здесь до ее прилета, иногда несколько часов. На р. Мучке, где основной пищей летом служили морские птицы, родители приносили пищу три, иногда даже четыре раза в день. Весной, когда в большом числе добываются полевки, число прилетов должно быть большим.

При кормлении самка становится ногами на труп, а клювом разрывает добычу. Части ее она обгладывает, держа лапой на весу и отрывая мясо клювом. Оторванные кусочки засовывает в рот птенцам. Охотно поедает внутренности добычи и кормит ими молодых.

Маленькие птенцы наедаются быстро, но ненадолго. Уже в середине июня они пытаются клевать мясо сами, хотя и безуспешно. 30.VI 1956 г. уже оперенный соколенок (35—40 дней) мог самостоятельно есть оставленную на гнезде добычу и приобрел все навыки поедания корма, свойственные взрослым птицам.

Число птенцов. Приморские кречеты на р. Мучке в 1955 и 1956 гг. выводили по 2 птенца. В 1956 г. на р. Вороньей в гнезде был лишь 1 птенец, также благополучно вылетевший. На р. Териберке весной кречеты начали надстраивать старое гнездо ворона, но даже не окончили подправку стенок; кладки не было. В 1957 г. все 3 пары не загнездились.

Суточный цикл активности в гнездовое время. Вообще активность кречета велика; птицы наблюдались в сумеречное время (Дементьев, 1951; Кафтановский, 1941; Михеев, 1948б; Goebel und Smirnow, 1902 и др.).

В нашем районе в условиях круглосуточного дня кречетов можно было видеть в любые часы суток, но «ночью» они, как правило, отдыхали. Пробуждение самца, ночевавшего близ гнезда, наблюдалось в 3 час. 50 мин. В первой половине июня самка ночует в гнезде. Самец в гнезде не ночует. Утром самка улетает на охоту рано; около 4—5 час. се в гнезде уже не бывает. Охотятся кречеты весь день, но в середине дня часто возвращаются для отдыха — самец на «место отдыха», самка обычно в гнездо. После того как птенцы оденут второй пуховой наряд, самка почти перестает ночевать в гнезде.

Птенцы, особенно маленькие, спят очень много. Хорошо накормленные птенцы засыпают сразу.

Послегнездовая жизнь. После вылета молодые около 3 недель кочуют в районе гнезда, время от времени возвращаясь к нему. В этот период они еще неловки и неуверенны в полете, особенно при взлете и посадке; несомненно, родители их подкармливают. С начала августа кречеты исчезают из района, возможно, в поисках обильной пищи. Часть птиц (по данным промысловиков) здесь зимует; порой они таскают из силков пойманных куропаток.

О закономерностях размещения и динамики численности кречета. Большая холодостойкость, общая эвритермность этого вида (Дементьев, 1941, 1951) и приспособленность его к гнездованию при полном снежном покрове и отрицательных температурах воздуха обеспечивают возможность гнездования его на крайнем севере. Кречет гнездится почти у северных границ суши (на $82^{\circ}30'$ с. ш.) и успевает в этих широтах вывести птенцов (Salomonsen, 1950).

Нам кажется, что размещение кречета в Арктике определяется двумя факторами: 1) наличием удобных мест для гнездования, к которым этот вид требователен, и 2) обилием пищи ранней весной, в нача-

ле гнездования. Лишь там, где имеются оба условия, можно ожидать гнездования кречета, и лишь в таких местах найдены его гнезда.

Во внегнездовое время кречеты могут попадаться на кочевках по всей тундре, пока там есть пища. По-видимому, именно отсутствие кормов вызывает откочевку их к югу, ибо при наличии пищи они зимуют в условиях полярной ночи и порой при очень низких зимних температурах — в Скандинавии, на Кольском полуострове, в Северной Сибири, Гренландии и др.

Среди кречетов нам представляется возможным выделить две экологические группы:

1) Кречеты, гнездящиеся на побережьях морей близ колоний морских птиц и питающиеся в основном ими. Эти кречеты всегда в изобилии обеспечены кормами; колебания их численности и плодовитости нам неизвестны.

2) Кречеты, обитающие в материковой тундре и лесотундре вдали от моря и питающиеся в основном, а в ранневесеннее время почти исключительно белыми куропатками. Они не имеют столь обильной и постоянной кормовой базы. Численность и плодовитость их связана с численностью белых куропаток (см. также Дементьев, 1951; Johnsen, 1929; Wolley, 1864—1902 и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Аверин Ю. В. Наземные позвоночные Восточной Камчатки. Тр. Кроноцкого заповедника, вып. 1, 1948.
- Владимирская М. И. Птицы Лапландского заповедника. Тр. Лапландского заповедника, вып. 3, 1948.
- Гизенко А. И. Птицы Сахалинской области. М., 1955.
- Горчаковская Н. Н. Птицы «Семи островов», (диссертация), 1945.
- Дементьев Г. П. К экологии соколов в Арктике. Сб. трудов Зоол. музея МГУ, вып. 6, 1941.
- Дементьев Г. П. Сокола-кречеты. Материалы к позн. фауны и флоры СССР, изд. МОИП, нов. сер., отд. зоол., т. XLIV, вып. 29, 1951.
- Карташев Н. Н. Хищные птицы на птичьих базарах Восточного Мурмана. Сб. Охрана природы, вып. 6, 1948.
- Кафтановский Ю. М. Зимовка птиц в заповеднике «Семь островов». Тр. заповедника «Семь островов», вып. 1, 1941.
- Михеев А. В. Белая куропатка. М., 1948а.
- Михеев А. В. Зимний состав орнитофауны Канино-Тиманской тундры и прилегающей к ней лесотундры. Сб. Охрана природы, вып. 5, 1948б.
- Насимович А. А., Новиков Г. А., Семенов-Тян-Шанский О. И. Норвежский лемминг. Сб. Фауна и экология грызунов, вып. 3, изд. МОИП. М., 1948.
- Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. Тр. Ин-та географии АН СССР, т. 41, 1948.
- Портенко Л. А. Фауна Анадырского края, ч. I—II. Л., 1939.
- Птицы Советского Союза под ред. Г. П. Дементьева и П. А. Гладкова, т. 1—6. М., 1951—1954.
- Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая, тт. 1—2, 1938.
- Bent A. C. Life histories of North American birds of prey. US National Mus. Bull, 170, 1938.
- Cerely St. The gyrfalcon adventure. London, 1955.
- Goebel H. und Smirnow N. Die Wintervögel der Murmanküste. Ornithol. Jahrbuch., Bd. 1—2, 1902.
- Hagen Y. The gyrfalcon in Dovre, Norway. Oslo, 1952.
- Johnsen S. Rovdyr — og rovfuglestatistikken i Norge. Bergens Mus. Arbok., 1929.
- Manniche A. L. V The terrestrial mammals and birds of northeast Greenland. Meddelelser om Grönland, vol. 45, N 1, 1910.
- Pearson H. Three summers among the birds of Russian Lapland. London, 1904.
- Salomonsen F. and Gitz-Johansen, Greenland. Fugle. Kobenhavn, 1950.

- Schaanning L. Ostfinnmarken fugelfauna. Bergens Mus. Arbok, 1907.
Schiöler E. E. Danmarks Fugle. Kobenhavn, 1931.
Sherlock G. H. Beobachtungen am Horst des Islandischen Jagdfalken. Journ.
für Ornithol. Bd. 88, N. 1, 1940.
Wessel A. B. Ornithologiske Meddelelser fra Sydvaranger. Troms Mus.
Arshefter, 27, 1904.
Witherby H. F. The Handbook of British Birds, vol. III. London, 1938.
Wolley J. cont. by Newton. Ootheca Wolleyana. London, 1864—1902.
-

Н. И. ГАВРИЛЕНКО

ЗАЛЕТЫ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ НА ПОЛТАВЩИНУ

За последние годы (1929—1956) на Полтавщине были отмечены птицы, не наблюдавшиеся здесь ранее. В настоящей же статье сообщается о тех птицах, которые зоогеографически принадлежат преимущественно Средиземноморью.

Пеликан розовый — *Pelecanus onocrotalus* L. На чистой воде «Великого Болота» близ Малой Перещепины (приписное охотничье хозяйство Полтавского союза охотников) с 22 по 26.VI 1949 г. держалась одиночная, по-видимому, 2-летняя птица. Хохол у нее был заметно меньше, чем у взрослой самки. 29.IV 1951 г. на глубоком озере Терноватом появился молодой пеликан, где обычно проводил ночь; на день же он перелетал на малый мелководный лиман в Гетманщину, расположенный в 6 км от оз. Терноватого, где держался с 6 час. утра до 7—8 час. вечера. На лимане пеликан охотился за небольшими карасями. Закончив охоту, птица долго отдыхала, чаще всего на торчащем из воды пне. В некоторые дни пеликан поднимался вверх и, войдя в восходящие токи, долго парил в воздухе. Потом очень плавно по отлогой косой спускался на воду. Перед отлетом на ночевку пеликан вновь охотился за карасями. На ночь перелетал на оз. Терноватое.

По устным сообщениям, еще 2.VII пеликан был в тех же местах (оба пункта в б. Полтавском уезде). Здесь же, в этом же году, 21.VIII, добыт молодой розовый пеликан.

Желтая цапля — *Ardeola galloides* Scop. 1.IX 1929 г. на Сторожевских болотах (Полтавский р-н) добыт молодой самец. Птицу преследовали черные крачки и на лету и тогда, когда она на короткое время успевала присаживаться на открытых местах луга.

12.V 1930 г. в Малых Бучках (б. Константиноградский уезд) замечена пара желтых цапель. Установить гнездование их не удалось. Самец добыт.

Каравайка — *Plegadis falcinellus* (L.). На больших болотах приписного охотничьего хозяйства Полтавского союза охотников — на «Великом Болоте» близ Малой Перещепины и «Ревазовке» (Ново-Сенжаровский р-н) — с 14.V по 16.VI 1949 г. держалась пара караваек. Птицы были довольно осторожны.

Савка — *Oxyura leucoccephala* (Scop.). В 1933 г., 19.VII, на Мало-Перещепинском болоте, на чистой воде, появилось 5 савок — 4 самки и 1 самец. 23.VII из этих птиц 2 добыты. 1.VIII здесь же добыта еще 1 самка. Это первый фактически документированный случай нахождения савки на Полтавщине. Оперение добытых птиц мало обношено.

Красная утка — *Casarca ferruginea* (Pall.). В Малых Бучках (Сахновщанский р-н) 5.VI 1935 г. добыт старый самец. Перо обношено, особенно третьестепенные, маховые, как это наблюдается у уток перед началом генеральной линьки.

Фламинго — *Phoenicopterus roseus* Pall. В 1935 г., 29 и 30.X, под Лубнами на Солоницких Кругах держалась стайка этих птиц — 12 штук; 1 экз. добыт 29.X. 31.X наступили холода, хотя и небольшие, но сковавшие солончаки, и фламинго из-под Лубен исчезли. 2.XI того же года на «Великом Болоте» близ Малой Перещепины добыт одиночный экземпляр. 13.XI одиночный экземпляр добыт на болоте Сапетно близ хутора Берестовского (Сахновщанский р-н). Из стайки в 6 экз. один добыт 15.XI того же года близ села Бурты на Шедиевском Лимане, Нехворощанский р-н (б. Кобелякский уезд). Все наблюдавшиеся и добытые фламинго были молодыми.

Сип белоголовый — *Gyps fulvus* (Habl). В 1933 г., 25 и 26.V, наблюдался одиночный сип, паривший над песками («Вольные Березы», Полтавский р-н). Очевидно, тот же сип был замечен парящим над Полтавой 3.VI того же года.

Степной орел — *Aquila rapax orientalis* Cab. Старый самец этого, теперь исключительно редкого для Украины, орла добыт 29.IX 1954 г. на Великой Степи, Чутовский р-н.

Шилоклювка — *Recurvirostra avosetta* L. На мелководных солончаковых водоемах у с. Броварка, Глобинского р-на, 9.VI 1955 г. добыт взрослый самец шилоклювки. Птица была крайне истощена.

Сипуха — *Tyto alba guttata* Brehm. Крайним юго-западным пунктом гнездования сипухи на Полтавщине теперь являются окрестности Градижска (Градижский р-н). Гнездование сипухи у Градижска наблюдалось в 1955 г. Последнее гнездование сипух для самой Полтавы отмечено в 1956 г. Сипухи эти гнездились уже не в развалинах города, а в большом дупле столетнего ясеня на Первомайском проспекте. Весь февраль 1956 г. птицы усиленно кричали. Днем одна сипуха сидела на краю дупла, а другая — на ближайшей к дуплу ветке. На прохожих совы внимания не обращали. По мере восстановления разрушенных во время войны зданий число гнездящихся в самом городе сов и сычей заметно уменьшилось.

Скворец малоазийский — *Sturnus vulgaris purpurascens* Gould. 28.III 1929 г. в окрестностях Дубовых Гряд на р. Орели (Сахновщанский р-н) добыта самка.

Розовый скворец — *Pastor roseus* L. В 1945 г. был незначительный залет розовых скворцов в пределы Украины. Первые птицы на Полтавщине появились 19.V. Они встречались одиночными экземплярами (чаще) или стайками (по 3—4 экз.)¹. В двух случаях наблюдали их на лугу в стае обыкновенных скворцов.

Поползень польский — *Sitta europaea homeyeri* Seeböhm. В Безлозерской лесной даче (б. Переяславском уезде) в декабре 1930 г.

¹ На Киевщине под Черкассами первые розовые скворцы были замечены на лугу, у реки Тясмище лишь 29.V. Замечены 4 птицы в стае обыкновенных скворцов.

наблюдался явно выраженный налет этого поползня. Особенно много их было в период между 18 и 20.XII.

Усатая синица — *Parus biarmicus russicus* **Brehm.** 14.XI 1949 г. на «Великом Болоте» близ Малой Перещепины появились стайки усатых синиц. Замечались они или парами или стайками по 6—7 штук; в нескольких случаях — большой стаей (штук 30). Усатые синицы спускались и к самой земле; их часто можно было видеть на сплавах из очерета и рогаза.

Желудки усаток, добытых 15.XI и 6.XII, были набиты песком, отдельные зерна которого достигали 0,4 мм в диаметре. В массе песка в очень незначительном количестве находились мелкие семена. Остатки насекомых не обнаружены ни разу. Все добытые птицы были жирные. 3.XII видели, как большой сорокопут поймал усатую синицу из стайки.

Численность залетных усатых синиц достигала по меньшей мере 1500 особей. На «Великом Болоте» площадью 2000 га чуть ли ни на каждом шагу можно было видеть стайки от нескольких до 30 птиц в каждой. После сильного снегопада 15.XII усатые синицы исчезли, их не видно было до 29.I 1950 г. 29.I они появились вновь на том же болоте в относительно большом количестве, хотя и меньшем по сравнению с осенней инвазией. В этот и ближайшие дни мороз достигал 23—24°. Снежный настил был, хотя и неглубоким, но ровным и покрывал поверхность болота слоем в 12—15 см.

В желудках добытых в этот день усаток, кроме семян камыша и песка, найдены еще остатки мелких жуков. Железистые желудки были наполнены семенами камыша.

13.IX 1952 г. на том же «Великом Болоте» вновь появилось множество усаток; 26.IX количество их заметно увеличилось; 3.X число усаток значительно уменьшилось. Желудки у 6 из 11 птиц, добытых 26.IX, были наполнены семенами щиряцы, в то время как желудки усаток, добытых в 1950 г., были наполнены семенами манника и камыша. Отдельные птицы, добытые в 1952 г. были очень жирны. 29.XII 1952 г. усаток на «Великом Болоте» было еще много.

В 1955 г. наблюдалась новая инвазия усатых синиц. В небольшом числе на «Великом Болоте» они появились 8.X. В декабре их было уже множество. Всю осень 1955 г. морозов почти не было. Морозы начались только с 17.XII, но сильные морозы, когда температура доходила до —32°, начались только в январе 1956 г. и продолжались с 26.I до 13.II. Усатки чувствовали себя бодро и держались в значительном числе. В желудках добытых птиц оказались семена щиряцы, манника, очень маленькие песчинки и представители семейства подур, которыми были усеяны и камыши и снег, от громадного скопления их местами казавшийся почти черным.

В 1957 г. усатые синицы на «Великом Болоте» встречались лишь отдельными особями. Первые показались 27.VIII. Добытые 11.IX во взрослом пере самец и самка находились в состоянии интенсивной линьки; сменялись мелкое перо, третьестепенные маховые, часть первостепенных маховых, а рулевые до половины пера находились еще в чехлах.

В желудках, кроме семян щиряцы, были несколько дафний и мелкие частицы раковины прудовика и катушки.

Интересно отметить, что в соседних больших Ново-Сапжаровских болотах за все время залетов усатые синицы не наблюдались.

Черноголовый чекан — *Saxicola torquata rubicola* (L.). Черноголовый чекан (старый самец) добыт 23.IV 1935 г. возле Ирклесва, Иркле-

евский р-н (б. Золотоношский уезд). Сопоставляя этот факт с добычей чекана в гнездовую пору 5.VI 1926 г. (хотя гнездо и не было найдено), можно предполагать гнездование его на Полтавщине.

Горихвостка-чернушка — *Phoenicurus ochrurus gibrartariensis* Gmel. Поздно осенью, 5.XI 1945 г., когда уже почти закончился пролет горихвосток-лысушек, была поймана в западню горихвостка-чернушка (самец).

Добытый экземпляр интересен тем, что на одном крыле у него нет и следа каемок на внешних опахалах последних второстепенных маховых, а на другом имеется значительная по длине белая полоса.

Оляпка средневропейская — *Cinclus cinclus orientalis* Stres. 31.III 1932 г. на Днепре у «Радутской Заборы» — ближе к устью р. Псла (б. Креченчугский уезд) — в мелких и чистых быстринах, возле торчащих из воды гранитных камней добыта оляпка средневропейская. Добытый экземпляр — почти взрослый самец с незначительными участками перьев, сохранившими еще ободки юношеского наряда.

22.IX 1944 г. у старого Орлика ближе к Кабаковым хуторам (б. Кобелякский уезд) в такой же по условиям местности добыт еще один самец в свежем пере.

Ф. И. СТРАУТМАН

О ПОСЕЩЕНИИ ВОДОПЕВ ПТИЦАМИ В ГОРАХ КРЫМА

Лето 1957 г. в Крыму отличалось сильной засухой. С весны до осени выпало небольшое количество осадков в виде двух-трех кратковременных дождей над частью территории области.

Вследствие высокой температуры и сильных ветров засуха привела к серьезным изменениям гидрологического режима горного Крыма, к пересыханию речек, ручьев, небольших стоячих водоемов, к исчезновению воды из многих родников. Особенно остро недостаток в воде ощущался на склонах гор южного берега Крыма. Засуха вызвала исчезновение травяного покрова, преждевременное пожелтение, высыхание и опадение листьев на многих деревьях. Летом 1957 г. засуха охватила значительную территорию Черноморского побережья, включая побережье Кавказа.

Изучая орнитофауну Крымских гор в период с 11.IX по 5.X 1957 г., мы провели наблюдения и собрали коллекционный материал в различных пунктах: на северных предгорьях, в лесах Крымского заповедника, на яйлах в речных долинах и на Южном берегу Крыма. Обратив внимание на регулярное посещение птицами водоемов у немногих невысохших источников, мы на одном из них провели наблюдения, позволяющие в известной мере судить о значении водоемов для некоторых видов птиц.

Наблюдения проводились в Крымском заповеднике на юго-западных склонах хребта Чатыр-даг, в дубово-буковом лесу 40—50-летнего возраста, примерно на высоте 700 м над уровнем моря. Источник воды, к которому прилетали пить птицы, в прошлом ручей, ко времени наших наблюдений имел вид небольшого мокрого овражка длиной около 10 м. Благодаря корням деревьев, прорезающим дно оврага и подпруживающим небольшие чашеобразные углубления, в них скоплялась вода, просачивавшаяся из почвы дна и стенок оврага. Небольшое количество воды вытекало из оврага на проходившую рядом лесную дорогу, где впитывалось мягким грунтом колеи.

Наблюдения проводились в течение 3 дней — 13, 14 и 15.IX невооруженным глазом и при помощи бинокля из укрытия, сооруженного на

Учет птиц на водопое у родника «Кринички» (СУАТ)
в Крымском госзаповеднике 14.IX 1957 г.

Виды птиц	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19	19-20	Всего за 14 час.
	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	час.	
<i>Garrulus glandarius</i>	—	—	4	2	2	—	2	4	—	—	4	2	1	—	21
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Fringilla coelebs</i>	9.	5	14	11	8	11	15	5	8	9	8	4	—	—	107
<i>Parus major</i>	17	17	17	22	21	13	22	15	16	18	21	15	10	3	227
<i>P. coeruleus</i>	14	11	10	16	9	11	20	26	8	19	21	11	5	2	183
<i>P. ater</i>	18	16	17	18	17	12	20	20	17	23	20	18	13	5	234
<i>Turdus viscivorus</i>	6	2	19	10	15	9	10	—	6	6	6	3	1	—	93
<i>T. merula</i>	2	1	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	10
<i>Erithacus rubecula</i>	3	3	3	4	1	6	3	3	1	1	2	1	6	3	40

Часовой перерыв среди этого дня был компенсирован данными других дней, показатели которых мало чем отличались и служили нам в качестве контроля.

земле в 15 м от воды. Наблюдатель занимал свое место в укрытии затемно, до рассвета, и покидал его после наступления темноты.

В табл. 1 вошли данные, полученные за 14.IX.

В течение 14 час., за каждые полчаса, проводился подсчет прилетавших пить воду птиц. Учитывалось, сколько раз отдельные особи различных видов наклоняются к воде и набирают воду в клюв. Учитывалось поведение разных видов птиц у источника.

Наблюдения показали, что посещение птицами водопоя носит регулярный характер и для некоторых видов многократно повторяется в течение дня. При наших наблюдениях первые прилетавшие к роднику птицы (зорянки, лазоревки, большие синицы) появлялись у воды, при слабой видимости под пологом леса, с началом рассвета и покидали родник в вечерней полутьме, спустя более часа после заката солнца.

Очевидно потому, что наблюдения проводились в середине сентября, когда температура воздуха была 23—26°, только отдельные особи зорянок, лазоревок, дроздов-деряб в дневные часы купались в роднике. Установившаяся ритмика прилета птиц на водопой незначительно нарушалась появлением на соседней дороге проезжавших автомашин; обычно через 5—6 мин. у родника вновь появлялись птицы. Наиболее чутко реагируют на «посторонние» звуки и более других осторожны на водопое дерябы, затем черные дрозды, зяблики и менее всех сойки.

Особенно большие синицы, московки и лазоревки, ссорятся между собой, занимая места у воды, которые они моментально покидают при появлении более крупных птиц — зябликов, а зяблики, в свою очередь, уступают лучшие места у родника дроздам-дерябам. При этом на небольшом участке источника одновременно могут пить воду птицы различных видов. При наших наблюдениях исключением являлись сойки, шумное появление которых у родника вызывало переполох среди птиц; птицы разлетались в разные стороны.

При возобновлении водопоя, прерванного проезжающей автомашиной или по другим причинам, как правило, первыми прилетали к роднику лазоревки, зорянки, большие и черные синицы, а затем зяблики и, наконец, дерябы. Иногда первыми появлялись сойки, находившиеся в тот момент поблизости от родника, но ни разу первыми не прилетали более осторожные дерябы и черные дрозды.

Сойка. В сентябре в лесах горного Крыма сойки обычны и многочисленны всюду — от северных предгорий до яйл и Южного берега Крыма.

В районе родника одновременно жировали 5—6 соек. Каждая из них три раза в день (утром, днем и вечером) прилетала на водопой; отдельные особи посещали его чаще, но при повторном прилете в те же часы к воде прикасались значительно меньшее число раз. Более 2 соек одновременно у родника не наблюдалось. Прилетавшие сойки пили воду много и подолгу, отдыхая и вновь принимаясь за питье. Установлено, что за одно посещение родника каждая из птиц наклонялась к воде от 6 до 30 раз, чаще всего 8—14 раз. За 14 час. наблюдений отмечено 21 посещение родника сойками.

Дубонос. Только одна самка дубоноса прилетела к роднику в 8 час. 23 мин. утра. Она 8 раз набрала в клюв воду и сразу же покинула родник.

Зяблик. В течение всего дня (с 6 час. 30 мин. до 18 час.) за каждый получасовой интервал к роднику прилетало по 2—3 зяблика, реже 4—5. Однако в промежутке между 8 час. 30 мин. и 13 час. за тот же интервал в полчаса родник посещало по 6—9 и даже по 11 зябликов.

Так как одновременно у родника можно было наблюдать не более 4—5 пьющих воду зябликов, то значительное увеличение числа посещений водопоя, нам кажется, следует объяснить повторными прилетами тех же птиц (следовательно, в отдельные часы зяблики появлялись у родника до 3 раз). За одно посещение родника зяблики брали воду 8—12 раз. За 14 час. наблюдений птицы посетили родник 107 раз.

Большая синица. Смешанные стайки из больших и длиннохвостых синиц, москотов, лазоревок и пеночек-желтобровок всюду встречаются в дубово-буковых и сосновых лесах Крымского заповедника. Однако родник посещали только большие синицы, москотовки и лазоревки. В большинстве случаев представители перечисленных видов появлялись у водопоя почти одновременно или вслед друг за другом, располагаясь у воды попеременно. Большие синицы, как наиболее сильные, отвоевывали себе более удобные места, оттесняя москотовок и лазоревок. То обстоятельство, что у родника за весь день не наблюдалось ни разу одновременно более 8—10 пьющих воду больших синиц и что покинувшая родник стайка обычно возвращалась именно с той стороны, куда она откочевала, говорит о посещении родника семьей больших синиц. В течение всего дня этот выводок вместе с москотовками и лазоревками появлялся у родника каждые полчаса. За 14 час. наблюдений отмечено 227 посещений родника большими синицами. За один прилет к роднику птицы набирали клювом воду от 5 до 21 раза, чаще 10—12 раз.

Лазоревка. Лазоревки в смешанных стайках с синицами с раннего утра до позднего вечера регулярно прилетали на водопой к роднику. Учет одновременно находящихся у воды лазоревок, выяснение направления их кочевок от родника и возвращения к роднику убедило нас в том, что мы имели дело с одной стайкой птиц. Стайка появлялась у родника регулярно каждые полчаса. Мы исключаем возможность присутствия двух поочередно прилетавших стаяк. Лазоревки чаще других видов купались в роднике как в утренние, так в дневные и вечерние часы. Так, за 14 час. эти птицы посетили родник 183 раза. При появлении у воды они от 5 до 22, чаще 10—12 раз набирали клювом воду.

Черные синицы. В стайке с другими видами синиц они посещают водопой регулярно каждые полчаса с утра до позднего вечера. За 14 час. наблюдений отмечено 234 посещения родника черными синицами. В течение одного пребывания у родника птицы набирали клювом воду от 4 до 10, чаще 6—9 раз.

Все виды синиц приближались к роднику одинаково; они перелегали с одного дерева на другое и спускались до самой нижней ветки ближайшего к воде дерева, с которой и спархивали на землю.

Деряба. На водопой дерябы прилетали поодиночке, небольшими группами и целыми стаями. За получасовые промежутки времени у родника мы отмечали 1—3, 4—7, а иногда и 12—16 деряб. В первую половину дня (до 13 час.) водопой посещало значительно больше птиц, чем во вторую половину. Между 8 и 9 час. у родника пило воду одновременно до 12—14 деряб, которые вечером располагались вокруг чащеобразных углублений с водой на дне овражка.

У родника птицы появлялись каждый раз из участков леса, расположенных на склоне гор выше источника, т. е. из участков, граничащих с яйлой. Кочуя у верхней границы леса, вылетая в поисках пищи на лесные поляны и яйлы, дерябы время от времени спускались к роднику. К воде они приближались постепенно, осторожно, подолгу задерживаясь на ветках деревьев, земле, прислушиваясь, присматриваясь к окружающим предметам. Если птиц никто не беспокоил, то у родника

они находились десятки минут. Воду дерябы пили долго и помногу, как сойки. Некоторые дрозды взлетали на нижние ветки деревьев и там оставались сидеть. Наблюдения за поведением у воды 14 деряб показали, что за одно посещение родника отдельные особи, набирая в клюв воду, наклонялись к источнику от 14 до 35, чаще от 14 до 20 раз. За 14 час. дерябы посетили родник 193 раза.

Черный дрозд. Черные дрозды прилетали на водопой к роднику только в утренние и вечерние часы. Отдельные птицы набирали воду в клюв от 13 до 33 раз за одно посещение родника. К воде они подлетали стремительно или подбегали с шумом по земле. Меньшую потребность в воде у черных дроздов мы объясняем особенностями их питания. В Крымском заповеднике в сентябре эти птицы добывают пищу в основном из лесной подстилки, разгребая и переворачивая опавшую листву, под которой они находят жуков, червей, моллюсков. На Южном берегу Крыма они питаются также спелым виноградом.

Зорянка. Вблизи родника постоянно держалась парочка этих птиц, регулярно каждые полчаса прилетавшая к воде. Зорянки появлялись у родника с рассветом и покидали его после остальных птиц, в наступавшей темноте. Подобно лазоревкам, зорянки купались утром, днем и вечером. Они вели себя независимо, близко приближались к силицам, лазоревкам и нередко «оспаривали» у них места у воды. За одно посещение родника набирали клювом воду по 7—10 раз.

* *
*

1. В осеннее время в условиях горного Крыма многие виды насекомоядных и зерноядных птиц регулярно посещают водопой. Одни виды пьют воду только утром и вечером, другие утром, днем и вечером, третьи прилетают на водопой в течение дня многократно.

2. Разные виды птиц, отдельные особи этих видов по-разному и не в одинаковом количестве потребляют воду за одно посещение водопоя.

3. Многократные посещения водопоя происходят через определенные интервалы времени, что обуславливает своеобразную ритмику поведения данных видов птиц от восхода и до захода солнца.

4. Вследствие регулярных и частых посещений водоемов возникает привязанность птиц к источникам воды и к окружающей их территории.

ЛИТЕРАТУРА

Благосклонов К. Н. Охрана и привлечение птиц полезных в сельском хозяйстве. М., 1949.

Дементьев Г. П. Птицы нашей страны. М., 1949.

Промптов А. Н. Птицы в природе. М., 1949.

Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, тт. 1—6. М. 1951—1954.

В. С. ЗАЛЕТАЕВ

СООТНОШЕНИЯ СЕЗОННЫХ АСПЕКТОВ В АВИФАУНЕ ПУСТЫНЬ И ПОЛУПУСТЫНЬ ЗАКАСПИЯ И ПРИКАСПИЯ

Территория Закаспия представляет собой аридную область. При большой ее протяженности с севера на юг степень аридности и соответственно облик всей природной обстановки края и специфические особенности фауны в отдельных его частях оказываются существенно различными. Север области (равнины в низовьях Урала и Эмбы до Устюрта) занимают полупустыни с семиаридным климатическим режимом; на п-ве Бузачи, Мангышлаке и Устюрте распространены пустыни северного типа (пустыни умеренного пояса), а на самом юге Мангышлака и юго-западе Устюрта уже явно выступают отдельные черты природной обстановки и фауны южных пустынь¹. Далее, к югу от залива Кара-Богаз-Гол лежит подзона южных субтропических пустынь с экстраридным климатическим режимом (Герасимов, 1956) и южно-пустынной, по преимуществу псаммофильной, фауной.

Наряду с изменением степени аридности природной среды на пространствах Закаспия проходит граница двух климатических поясов: умеренного и субтропического (Григорьев, 1947).

Зональные особенности фауны птиц проявляются не только в видовом составе и в количественных показателях населения, но также и в соотносительном значении сезонных аспектов в облике фауны в целом за год.

Общее число видов птиц в фауне различных областей или природных районов умеренной полосы Восточной Европы, Урала и Закаспия

¹ Помимо упомянутых двух подзон, лежащих в различных климатических поясах: северная — в умеренном поясе, а южная — в субтропическом, Мурзаев (1956) выделяет на территории Средней Азии третью подзону, называя ее «туранской». Она имеет переходный характер, но принадлежит, по мнению этого автора, к умеренному поясу, в частности, уже по такому признаку, как характер зим в подзоне, где январские температуры всегда отрицательны. Наши материалы по распространению ряда характерных южно-пустынных видов птиц, млекопитающих и рептилий, а также пустынной растительности не дают пока основания приписывать переходной полосе значение отдельной, третьей подзоны и в дальнейшем изложении мы не выделяем ее фауну как предмет специального анализа.

изменяется в общем весьма незначительно и близко к 250 или 300: на южной оконечности Урала, в лесах, лесостепи и предгорных степях — 245 видов (Кириков, 1952), в степях и полупустынях Прикаспия и между Каспием и Северным Приаральем — 273 вида² (по Бостанжогло, 1911), в пустынях на п-ве Бузачи, Мангышлаке и Устюрте — также 273 вида (наши данные).

Однако число гнездящихся видов постепенно уменьшается в направлении с севера на юг, от лесостепей и степей к пустыням. Такую закономерность для авифауны Северного Прикаспия отметил еще В. Н. Бостанжогло. В выделенном им так называемом «приморском участке», захватывающем сухую степь и полупустыню между Волгой и северным берегом Аральского моря от широты Камышина, Камыш-Самарских озер и Индерского озера на севере до р. Эмбы и Предустюртской низменности на юге, гнездится 208 видов птиц. Южнее «приморского» расположен «пустынный участок», также выделенный В. Н. Бостанжогло. Этот участок охватывает пространства между северо-восточным Каспием и Аралом, Предустюртскую низменность и часть Северного Устюрта. На территории «пустынного участка» гнездится уже только 137 видов (Бостанжогло, 1911). В целом орнитологическая фауна степей и полупустынь Северного Прикаспия, включая птичье население «приморского» и «пустынного» участков, насчитывает 273 вида, из которых гнездятся 226.

В пустынях Северного Закаспия (Бузачи, Мангышлак, Устюрт) из 273 гнездятся 75 видов. В пустыне (в том числе скалах) гнездятся лишь 52 вида, а 23 вида населяют морское побережье, водоемы, оазисы и жилище человека (2 вида — строгие синантропы).

Та же закономерность — уменьшение числа гнездящихся видов птиц к югу при мало изменяющемся общем количестве видов в составе авифауны — сохраняется и при переходе от пустынь умеренного пояса (пустыни северного типа) к субтропическим пустыням (пустыни южного типа). Например, для южной пустыни Кара-Кум известно 220 видов птиц, из которых гнездятся только 60 (Рустамов, 1954). Надо полагать, что это явление вызвано нарастанием условий аридности к югу. Вместе с тем было бы ошибкой считать упомянутую закономерность вообще «поясной».

Известно, что в тропиках и субтропиках при наличии обводнения и развития древесной и лугово-саванной растительности животный мир особенно богат и разнообразен. Это относится к птицам. Так, если анализировать фауну Туркмении в целом, включая птиц пустынь и обводненных районов, то в первую очередь необходимо отметить резкое возрастание общего числа видов (367) по сравнению с фауной различных районов и областей умеренного пояса (250—300 видов). Это увеличение происходит за счет роста числа гнездящихся видов, которых в Туркмении насчитывается 234 (Дементьев, 1952).

Возвращаясь к анализу фауны птиц различных природных зон и подзон аридной области Закаспия и выражая в процентах отношение количества гнездящихся видов ко всему числу видов в составе фауны тех районов, которые были упомянуты выше, получим весьма выразительный ряд цифр.

² Цифровой материал вычислен автором по данным, содержащимся в работе В. Н. Бостанжогло (1911). В дальнейшем изложении используются цифры, приводящиеся в работах Г. П. Дементьева (1952) и А. К. Рустамова (1954). Процентные отношения вычислены автором по материалам указанных исследователей.

Процентное отношение числа гнездящихся видов ко всему количеству видов птиц
в составе фауны

Степи и полу- пустыни Прикаспия	Пустыни и морские побережья Бузачи, Мангышлака и Устюрта	Северные пустыни Закаспия, не считая фауну Каспийских по- бережий Бузачи и Ман- гышлака	Пустыни Кара-Кум (южного типа)
82,8	27,5	29*	27,2

* Приведенная цифра представляет собой процент, который составляют 63 вида птиц (гнездящихся во внутренних районах Северного Закаспия и обитающих как в пустынных биотопах, так и в оазисах) от всего количества видов, отмеченных в этих районах (217 видов).

То же самое отношение, вычисленное для авифауны Туркмении в целом и равное 63,8%, представляет резкий контраст (в сторону превышения) отношению гнездящихся видов птиц к общему числу видов в авифауне пустынных районов.

Территория Туркмении не однородна: наряду с южными пустынями там имеются обводненные районы, принадлежащие к сухим субтропикам, и горные возвышенности. В связи с этим авифауна Туркмении сложна по составу. Рост числа гнездящихся видов (а соответственно и процент их), приведенный для Туркмении в целом, обязан увеличению количества гнездящихся видов в обводненных районах, на водоемах и в древесных биотопах.

Гнездящиеся виды составляют основу летнего аспекта фауны птиц, хотя в аридных областях Евразии наряду с гнездящимися летом присутствуют виды птиц, здесь не размножающиеся (различные летающие, в том числе северные гнездящиеся виды и залетные). Если включить в состав летнего аспекта также и летних не гнездящихся птиц, то это не изменит отмеченной выше закономерности — последовательного снижения относительного значения летнего аспекта в фауне в направлении от северных районов к южным. Если «удельный вес» летнего аспекта в годовом облике фауны снижается, то следует ожидать возрастание значения других сезонных аспектов. Распределение оставшегося количества видов по сезонам года в анализируемых нами природных зонах и подзонах аридной области различно.

Зимняя фауна птиц состоит из местных оседлых видов и птиц, прилетевших на зимовку из северных районов. В Закаспии наибольшее число видов птиц зимует в поясе с субтропическим климатом, где складываются оптимальные условия для жизни большого числа различных птиц (нет устойчивого снежного покрова и сколько-нибудь значительного морозного периода, средние температуры зимних месяцев положительны и колеблются от 4 до 10°, что обуславливает наряду с существованием зимне-весеннего дождливого периода зимнее вегетирование растений и т. д.).

В Туркмении зимуют 234 вида птиц, в том числе много оседлых

видов (117)³. Напомним, что Каспийское побережье и внутренние водоемы Туркмении — одно из главных мест зимовки водоплавающих птиц в СССР. В пустыне Кара-Кум число оседлых и соответственно зимующих видов в силу аридности условий, ничтожной обводненности, бедности и однообразия среды обитания значительно меньше: лишь 50 видов зимуют, 24 из них оседлы (Рустамов, 1954).

В степях и полупустынях Прикаспия зимует сравнительно небольшое число видов — 40, с полуоседлыми до 52 (по Бостанжогло, 1911); причем сюда на зимовку из более северных районов прилетает 23 вида. Остальные виды оседлы и полуоседлы. Большинство видов, прилетающих зимовать в степи и полупустыни, являются не типичными перелетными, а вернее, кочующими птицами. Они более подвижны на местах зимовки, чем зимующие в субтропиках, совершают непериодические откочевки, вызванные изменениями погоды. Понятно, что условия зимовки птиц в степях и полупустынях умеренного пояса принципиально отличаются от условий «теплых зимовок» Южного Закаспия с зимами субтропического характера. В отличие от последних зимовки птиц в различных зонах и подзонах умеренного пояса можно назвать «холодными зимовками». Лишь ограниченное число видов птиц находит здесь достаточные условия для переживания зимы. В этом и состоит основная характерная биогеографическая черта «холодных зимовок» умеренного пояса.

В закаспийских пустынях северного типа зимует еще меньшее число видов птиц, чем в степях, полупустынях и в южных пустынях (Кара-Кум). На Мангышлаке, не считая Каспийского побережья, известно 26 зимующих видов (27 форм), в том числе 17 оседлых и полуоседлых видов. На севере и северо-востоке Каспийского моря зимует также ограниченное количество видов птиц (8—12), что отражает указанную выше особенность зимовок в умеренном поясе.

Таким образом, общее число зимующих на Мангышлаке птиц, считая пустыни, прибрежные акватории моря и кромку морского льда, достигает 34—38 видов (4—5 видов, такие, как чернети, кряквы, речные чайки, неустойчиво держатся в области холодных зимовок; на время сильных холодов отлетают южнее, но в конце зимы вновь возвращаются. Это — подвижные сочлены зимнего комплекса).

Причиной малого количества зимующих видов и их низкой численности в северных пустынях Закаспия являются особенности природных условий северной подзоны: суровая, морозная и снежная зима, сильные ветры при крайнем недостатке укрытий для птиц среди равнинной местности, резкий недостаток зимних кормов.

В пустынях северного типа зимуют главным образом виды из категории широко кочующих, прилетающих в пустыни из степной зоны (черный и белокрылый жаворонки, сороки, серые вороны и др.), и в меньшем количестве — северные лесные (снегири, чечетки и др.) и тундровые птицы (зимняк, белая сова и др.), в то время как типичные пролетные виды (большинство гусеобразных и чаек) зимуют южнее северной подзоны пустынь или в тех же широтах умеренного пояса, но

³ Как отмечает Г. П. Дементьев (1952), 114 видов птиц из числа гнездящихся в Туркмении покидают страну на зиму. Они составляют немногим меньше половины гнездящихся и меньше трети общего числа известных для Туркмении видов птиц. Относительно большое число оседлых птиц и сравнительно слабо выраженный отлет на зиму являются важными зональными особенностями сезонных аспектов, характерными для субтропиков.

на участках незамерзшего моря. Характерно, что из 75 видов птиц, гнездящихся на Мангышлаке, Бузачи и Устюрте, 66 видов отлетают на зиму южнее. А к небольшому числу оседлых (9 видов) и полуоседлых птиц (8 видов) прибавляется еще меньшее число (10 видов), прилетающих в северные пустыни на зиму.

Выразив в процентах отношение числа зимующих видов птиц (считая оседлых) ко всему количеству видов авифауны различных упоминавшихся районов, лежащих в разных природных зонах и подзонах Закаспия и Прикаспия, получим следующий ряд цифр (табл. 2).

Таблица 2

Процентное отношение числа зимующих ко всему количеству видов птиц в составе авифауны

Степи и полупустыни Прикаспия	Пустыни и морские побережья Бузачи, Мангышлака и Устюрта	Северные пустыни Закаспия, не считая фауну Каспийских побережий Бузачи и Мангышлака	Пустыни Кара-Кум (южного типа)	В Туркмении в целом
19*	12,5	9,5	22,7	38,7

* Расчет процента зимующих птиц в таблице приведен с учетом полуоседлых видов. Без полуоседлых, зимующие виды в фауне птиц степей и полупустынь Северного Прикаспия составляют 14,6%, а в фауне Бузачи, Мангышлака и Устюрта — 9,5%. Следует иметь в виду также, что одни и те же виды птиц могут включаться в два и даже три аспекта. Вследствие этого сумма всех сезонных аспектов (выраженная в процентах) почти во всех случаях более, чем 100%.

Число зимующих видов птиц, их обилие и соответственно относительное значение зимнего аспекта в составе фауны уменьшаются в направлении от лесостепи и степи к пустыням северного типа, а затем возрастают при переходе к южным пустыням и в особенности на обводненных территориях, морских побережьях субтропиков, на морских зимовках.

В противоположность малому значению летнего и зимнего аспектов в составе годовой фауны птиц исследованной нами территории весенний и осенний аспекты имеют весьма большое значение.

В пролете на Мангышлаке, Бузачи и Устюрте участвует большое число видов птиц (253 вида, составляющие 92,7% от числа всех видов). Пролет многих видов протекает массово; в пролетах участвуют большие количества особей разных видов, и пролетный период является временем, когда почти безжизненные просторы пустынь наполняются птицами. При этом некоторые пролетные виды подолгу задерживаются в подходящих для них местах, образуя иногда большие локальные скопления. Этому обстоятельству способствует благоприятный режим погоды и кормовые условия весной и осенью: умеренная температура воздуха, достаточное увлажнение, вегетация растений именно в эти сезоны, с чем связано в свою очередь обилие беспозвоночных (насекомых и паукообразных) и грызунов. В целом пролетное время продолжается очень долго, почти 8—9 месяцев: весенний пролет — с последней декады февраля до первой недели июня и осенний, вернее летне-осенний, — с первых чисел июля (кулики) до начала декабря. Все это определяет относительно высокую роль динамичных (весеннего и летнего) аспектов в условиях северной пустыни при сравнении их с летним и зимним.

Пролетные птицы входят в качестве важнейшего компонента в природный комплекс пустынь и Каспийского побережья в определенные сезоны и являются объектом хозяйственного использования (промысловая дичь и т. п.).

В фауне степей и полупустынь пролетные виды птиц играют большую роль, но относительное значение весеннего и осеннего аспектов оказывается здесь все же меньшим, чем в северных пустынях, так как возрастает значение летнего аспекта. В южной подзоне пустынь «удельный вес» динамических аспектов в составе фауны также уступает их значению в северной подзоне. Таким образом, в северных пустынях значение динамических аспектов достигает максимума.

Одной из частных особенностей пролета в южных песчаных пустынях является тот факт, что пролетные птицы почти совершенно избегают больших массивов незакрепленных барханных песков, лишенных травянисто-кустарниковой растительности (Heim de Balsac, 1936 и наши данные). Пролетные виды в этих условиях не задерживаются и их роль в составе местной фауны незначительна.

В обводненных районах Туркмении с субтропическим климатом относительное значение весеннего и осеннего аспектов по сравнению с летним и зимним сравнительно невелико в силу большого развития оседлости у птиц, многие виды которых (117 видов) находят там благоприятные условия для обитания во все сезоны года.

В итоге краткого сравнительного описания особенностей сезонных аспектов авифауны различных природных зон и подзон аридной области Прикаспия и Закаспия выявляются характерные для этих зон и подзон типы соотношения сезонных аспектов.

Помимо анализа состава населения птиц и анализа соотношения количества видов птиц в разные сезоны в условиях различных природных зон и подзон, большой интерес представляет также изучение размещения по природным зонам количества особей. Этот вопрос должен стать предметом специального исследования, однако предварительно следует отметить, что в условиях различных зон и подзон аридной области умеренного пояса в Закаспии показатели обилия особей птиц в летний сезон изменяются в том же направлении и параллельно изменениям обилия видов.

Так, при уменьшении к югу (от степей к северным пустыням) количества гнездящихся видов одновременно происходит сокращение числа особей (всех видов суммарно) на единицу площади, а также снижение численности многих широко распространенных в соседних зонах видов птиц (каспийский зуек, малый и серый жаворонок и др.).

В то же время численность немногих характерных «ландшафтных» видов птиц пустыни (чернобрюхий фябок, толстоклювый зуек, пустынный сыч, казахский рогатый жаворонок, пустынная славка и др.) не только не сокращается в направлении к югу, но, напротив, возрастает.

Поскольку причины описанного распределения видов птиц по сезонам года в фауне разных природных зон и подзон заключаются в их природных особенностях, постольку типичные соотношения сезонных аспектов следует считать проявлением зональных черт в авифауне, а типы соотношения аспектов можно назвать «зональными».

Как уже отмечалось выше, ведущее значение для формирования облика и свойств того или иного сезонного аспекта имеют природные факторы различного порядка. В одних случаях это — особенности климатического пояса, в других — степень аридности природной обстановки, т. е. облик ландшафта. Так, климатический режим по преимуществу

лимитирует возможность зимней жизни разных видов и определяет характер зимовок птиц, т. е. формирование зимнего аспекта. Характерно, что изменения относительного значения зимующих птиц в составе фауны в разных зонах происходят на «рубеже» климатических поясов: умеренного и субтропического. С другой стороны, число гнездящихся видов птиц (летний аспект) находится в прямой зависимости от развития ксероморфного облика местности. Чем выше аридность среды, реже и беднее растительность, тем меньшее число видов птиц гнездится. Заметим, что изменение «удельного веса» летнего аспекта в фауне птиц различных зон и подзон Закаспия происходит не на рубеже климатических поясов, а при переходе от засушливых районов с пустынным ландшафтом к районам обводненным. Напротив, количество пролетных видов зависит, помимо указанных природных факторов (климатических и ландшафтных), от географической широты уже потому, что число гнездящихся видов в высоких широтах меньше, чем в низких, и, следовательно, пролетных видов на севере, вне аридной области, должно быть меньше, чем на юге.

Изучение зональных особенностей сезонных аспектов авифауны представляет, на наш взгляд, интерес не только для теоретической зоогеографии, но имеет и практическое значение для оценки биопродуктивности фауны в различные сезоны года и определения путей ее рационального использования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бостанжогло В. Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей. Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., отд. зоол., вып. XI. М., 1911.
- Герасимов И. П. Аридные области СССР и их географические аналоги. *Вопр. географии* (Сб. статей для XVIII Междунар. геогр. конгресса). М.—Л., 1956.
- Григорьев А. Л. Природные условия Казахстана (Физико-географический очерк). М., 1947.
- Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. Ашхабад, 1952.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края (Северной Персии, Закаспийской области, Хивинского оазиса и равнинной Бухары). Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., отд. зоол., вып. II. М., 1896.
- Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., 1952.
- Мурзаев Э. М. Сравнительный анализ природных условий засушливых районов Средней Азии. *Вопр. географии* (Сб. статей для XVIII Междунар. геогр. конгресса). М.—Л., 1956.
- Рустамов А. К. Птицы пустыни Кара-Кум. Ашхабад, 1954.
- Heim de Balsac H. Biogéographie des mammifères et des oiseaux de Afrique du Nord., 1936.
-

А. М. ЧЕЛЬЦОВ-БЕБУТОВ

НОВОЕ ГНЕЗДОВЬЕ ФЛАМИНГО В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ

Места гнездования фламинго на территории СССР крайне ограничены. В последней сводке И. А. Долгушина (1955), как и во многих предыдущих работах различных авторов, указаны лишь три существующие колонии этих птиц: в зал. Комсомолец (северо-восточный Каспий), на оз. Челкар-Тениз и на оз. Тенгиз (Кургальджинская впадина). По первым двум колониям опубликованные данные, относящиеся хотя бы к сравнительно недавнему времени, отсутствуют. Остается неизвестным, как отразилось на состоянии гнездовья в зал. Комсомолец резкое падение уровня Каспийского моря, происходящее в последние годы. Описание же колонии на Челкар-Тенизе приводится по данным П. П. Сушкина (1908), рассматривавшего недоступные гнезда фламинго в подзорную трубу в июне 1898 г. С тех пор уровень этого огромного мелководного водоема несомненно претерпевал резкие изменения, вплоть до полного пересыхания, о чем можно судить хотя бы по тому, что на ряде карт Челкар-Тениз обозначен не озером, а солончаком. К сожалению, за истекшие шесть десятилетий после экспедиции Сушкина орнитологи ни разу не были на Челкар-Тенизе, и о судьбе колонии фламинго можно было лишь предполагать. Между тем большая численность фламинго на каспийских зимовках (по данным Е. П. Спаангенберга (1951) — 50 тыс. особей) не соответствует имеющимся данным об их гнездовании всего в трех точках нашей территории. На это обратил внимание А. Я. Тугаринов (1947), писавший, что «многие пункты, где размножаются у нас эти прекрасные птицы, остаются нам неизвестными. И те тысячные стаи, которые скопляются у нас зимою на Каспийском море, конечно, происходят не только из двух-трех указанных выше гнездовых пунктов».

Тугаринов оказался прав. Во время работы в составе комплексной Кустанайской экспедиции Московского университета мы не только наблюдали множество фламинго, но и приблизительно установили местонахождение новой, не известной ранее гнездовой колонии этих птиц.

Впервые фламинго встречены нами вечером 16.VI 1955 г. на оз. Жаксы-Аккуль — крупном солоноватом водоеме дельтовой части

Тургайского пролива. Стая, насчитывавшие от полутора десятков до нескольких сотен птиц, пролетали в различных направлениях над зеркалом озера. На рассвете следующего дня лёт фламинго повторился. Особенно много птиц мы наблюдали вечером 17.VI у южной оконечности озера. Временами казалось, что полнеба занято живыми бело-розовыми облаками, живописно освещавшимися косыми лучами заходящего солнца. Птицы то разбивались на отдельные стаи, то образовывали общую клубящуюся массу, чтобы через минуту вновь разъединиться; одновременно в поле зрения было не менее 2,5—3 тыс. фламинго.

Утром 18.VI нам пришлось наблюдать несколько сотенных стай фламинго, прилетавших одна за другой с северо-запада к устью р. Улыжиланшика, впадающей в оз. Жаксы-Аккуль в его северной части. По-видимому, птицы кормились на мелководных разливах реки, так как само озеро с его крутыми обрывистыми берегами, открытым водным зеркалом, окаймленным узкими барьерными зарослями тростника, быстрым нарастанием глубин и плотным грунтом мало пригодно для их кормежки. Тем более не годится оно для гнездования фламинго, как, впрочем, и плесы дельты Улыжиланшика, окруженные стеной тростника и сплошь заросшие рдестами и другой погруженной растительностью. Вместе с тем поведение птиц давало повод предполагать, что где-то неподалеку находится их гнездовье.

Можно было, конечно, предположить, что наблюдавшиеся на Жаксы-Аккуле фламинго прилетели из ранее известной колонии на Челкар-Тенизе (далекие перелеты этих птиц в гнездовое время отмечались П. П. Сушкиным, 1908), но в таком случае большинство стай должно было бы появляться со стороны юго-юго-запада и улетать в том же направлении, чего на самом деле не было. К сожалению, не удалось добыть и птиц, чтобы с несомненностью установить их участие в размножении; удалось установить только, что все стаи состояли исключительно из взрослых, ярко окрашенных особей.

В 1956 г. мы посетили оз. Жаксы-Аккуль месяцем позже. Уже при подъезде к озеру, утром 17.VII, на разливах р. Улыжиланшика отмечено 20 фламинго, отдыхавших на мелководье затопленных рекой солонцов вместе с 6 кудрявыми пеликанами и несколькими сотнями различных видов уток. Днем над озером замечены 2 стаи фламинго (в 70 и 10 птиц). Наконец, вечером того же дня свыше 70 птиц обнаружено на маленьком соре у южной оконечности Жаксы-Аккуля. Кормившиеся ярко окрашенные птицы эффектно выделялись на фоне покрытых грязно-белой соляной коркой плоских безжизненных берегов сора. Здесь же удалось добыть одного фламинго, оказавшегося взрослой самкой с хорошо выраженными наседными пятнами. Данные вскрытия птицы неоспоримо подтвердили участие птицы в размножении.

От Жаксы-Аккуля маршрут отряда шел в южном направлении мимо безымянных соров и оз. Чушкакуль, через проход Машай в чинках Челкар-Тенизской котловины к окраине Приаральских Каракумов, где и закончился примерно на $47^{\circ} 50'$ с. ш. Но стоило отъехать от Жаксы-Аккуля, как фламинго исчезли. Лишь на широте южной оконечности Челкар-Тениза (приблизительно 48° с. ш.) наш путь пересекли 4 фламинго, медленно пролетавшие с запада на восток над окраинной бугристых песков. От Челкар-Тениза в тот момент мы находились на расстоянии не более 30 км, что наряду с направлением полета птиц позволяло с уверенностью отнести их к челкарской популя-

ции¹. Стоило нам вернуться тем же путем на Жаксы-Аккуль, как вновь мы встретили большое количество фламинго.

После этого был предпринят маршрут к юго-западу от Жаксы-Аккуля, который должен был пересечь все еще предполагавшиеся нами пути перелетов фламинго к северу от оз. Челкар-Тениз. Осмотрев оказавшиеся сухими соленые озера Ащиккуль и Ащиялакуль, мы добрались на мотоцикле до чинков Челкар-Нура в районе высоты 176, спустились в Челкар-Тенизскую котловину и, пройдя пески Каратозган, вышли к р. Тургаю примерно на широте г. Иргиза. Обратный маршрут проходил в том же направлении. За это время (23—26.VII) фламинго встречены не были, и предположение о перелетах этих птиц на Жаксы-Аккуль с Челкар-Тениза окончательно отпало. Теперь мы не сомневались, что у Жаксы-Аккуля мы встретим самостоятельную популяцию.

Как возможное место гнездования фламинго наше внимание давно привлекало оз. Жаман-Аккуль. Этот водоем значительно превосходит по площади оз. Жаксы-Аккуль, лежит в 15—20 км к северо-западу от него и питается также водами Улыжиланшика, поступающими в него по протоке Ак-Восты, почти пресной в верховьях и горько-соленой близ устья. На картах Жаман-Аккуль обозначено как соленое пересыхающее озеро, состоящее из нескольких обширных плесов с извилистой береговой линией. К нему не идут дороги и на его берегах нет ни населенных пунктов, ни следов хотя бы давнего пребывания человека. Направления утренних и вечерних перелетов большинства стай фламинго, как и в 1955 г., вели к Жаман-Аккулю, куда мы и двинулись 27.VII. Местным жителям были хорошо знакомы фламинго; они сообщили, что видят их много каждый год, но на Жаксы-Аккуле эти птицы не гнездятся. О Жаман-Аккуле ничего определенного сказать не могли.

Рыбаки указали нам на Жаман-Аккуль как на единственное известное им место гнездования фламинго. Двое из них сообщили, что года два или три назад они набрали на Жаман-Аккуле корзину яиц фламинго. Их описание «маленьких кучек из грязи», на вершинах которых находились яйца, не оставляло сомнений в правильности этих сведений, а указанное время приблизительно совпадало с периодом пересыхания большинства озер Кустанайской обл. (последнее наполнение озер произошло весной 1954 г.). Однако проводить нас к колонии рыбаки отказались.

По мере приближения к Жаман-Аккулю глинистая пустынная равнина начинает покрываться пятнами пухлых солончаков и замкнутыми котловинами соров, которые, складываясь в сложную мозаику, постепенно занимают все большие и большие площади. За нечетко выраженным уступом юго-восточного берега озера соры переходят в обширные озерные заливы, и, наконец, взору открывается один из главных плесов Жаман-Аккуля — необозримое ровное пространство, вплоть до горизонта покрытое розово-белой соляной коркой. Над озером непрерывно стоит марево, раскаленный воздух дрожит и струится, что очень затрудняет обзор местности и делает почти бесполезным даже сильный призматический бинокль. Соль нестерпимо искрится на

¹ Пролетевший в сентябре 1956 г. над Челкар-Тенизом на самолете геоботаник С. В. Викторов сообщил, что котловина озера была почти сплошь залита водой, что делает мало вероятным предположение Н. А. Гладкова (1957) о выселении оттуда фламинго, как это бывает в засушливые годы.

солнце, вызывая резь в глазах. В этой обстановке проплывающие в воздухе со столь характерными для них легкостью и изяществом полета фламинго уже не кажутся яркими, хорошо заметными птицами. Напротив, их бело-розовое оперение как бы растворяется в отблеске розовой соли, и даже яркие красные и черные пятна на мерно взмахивающих крыльях сливаются с багрово-черными кругами, плывущими в усталых глазах наблюдателя. Положительно, окраска фламинго становится здесь покровительственной! Птицы, особенно летящие на небольшой высоте, настолько быстро исчезают из глаз, что начинает теряться ощущение реальности виденного; его поддерживает лишь доносящийся издали характерный гогот.

По ряду причин мы пробыли на Жаман-Аккуле неполных 3 дня, обследовав за это время с помощью Н. П. Осадчей, Т. И. Дыбской и И. А. Железовой лишь среднюю часть озера, километров на 10 в обе стороны от впадения в него Ак-Восты. Этот проток, в средней своей части глубиной в несколько метров, близ устья резко мелеет и тремя неширокими рукавами, окаймленными полосами тростника, впадает с юго-востока в сравнительно узкий «пролив» между двумя крупными полосами Жаман-Аккуля. В дни нашего пребывания вода разливалась вправо и влево от места впадения Ак-Восты на протяжении всего 3—4 км, покрывая слоем 10—15 см желто-бурый озерный ил. В большинстве мест вода занимала узкую полосу днища озера, не более 20—40 м шириной, и лишь изредка разливалась в округлые «озерки», дно которых было сплошь истоптано перепончатыми лапами птиц. Крупные плесы Жаман-Аккуля к этому времени, по-видимому, полностью обсохли, хотя утверждать это трудно, так как в сплошных миражах легко можно было принять не только соль за воду, но и воду за соль. Во всяком случае свежие следы сайгаков, кое-где бороздившие поверхность плесов озера, говорили о том, что еще недавно они служили местами водоемов. Вместе с тем северо-западные берега Жаман-Аккуля (как и других озер этого района) имели обрывистый береговой уступ высотой в несколько метров, вдоль которого тянулась абразионная терраса, покрытая мелкой хорошо окатанной галькой. Очевидно, это озеро когда-то было полноводным, но уровень воды в нем неоднократно резко колебался, что вообще характерно для озер Кустанайской обл. (Воронов, 1947; Чельцов-Бebutов, 1954), это не могло не отразиться на популяции фламинго.

Добыча в устье Ак-Восты 4 фламинго (2 самцов и 2 самок), имевших хорошо выраженные наседные пятна, результаты их вскрытия, а также поведение наблюдавшихся во множестве птиц убедили нас, что мы находимся неподалеку от крупной гнездовой колонии, число членов которой должно быть не менее 1,5 тыс. пар. Однако обнаружить ее в средней, сравнительно легко проходимой части Жаман-Аккуля нам не удалось. Попытка же пересечь в поисках гнезд один из крупных плесов северо-западной части озера, в глубине которого как будто снижались прилетавшие со стороны Жаксы-Аккуля фламинго, окончилась неудачей.

Помимо направления полета стай фламинго, к попытке пересечения плеса нас побудил шедший от берега свежий след волка. Были все основания рассчитывать, что именно волчий след приведет к гнездовой колонии с нелетными еще птенцами фламинго. Однако под толстой соляной коркой здесь оказался черный сероводородный ил, доходивший до колен. По мере удаления от берега ил становился все более и более топким, при малейшей остановке ноги погружались в него

глубже и глубже. Метров через пятьсот волчий след повернул под острым углом назад, к берегу. Мы пытались двигаться дальше, но тут внезапно появилось настойчивое желание прилечь отдохнуть, для борьбы с которым приходилось напрягать всю силу воли, хотя было совершенно очевидно, что мокрая соляная корка не выдержит тяжести лежащего человека. Борьба с использованием ружья в качестве дополнительной опоры было уже не под силу, оставалось следить, чтобы смешанный с рапой ил не попал на его металлические части. Продвинувшись в первоначально взятом направлении на 300—400 м дальше волка, на что ушло более часа, и не видя в бинокль ничего вокруг, кроме беспредельной, плывшей в мареве розовой соли, вынужден был повернуть назад и автор этих строк... В некоторой степени неудача поисков гнезд фламинго искупалась полученным теперь достаточно полным представлением о местах обитания этих птиц.

В 1957 г. мы посетили Жаксы-Аккуль в конце августа, рассчитывая встретить поднявшихся на крыло молодых фламинго, а, быть может, и линяющих взрослых птиц. Однако птицы уже покинули озеро. Лишь утром 25.VIII Д. Берман наблюдал молодого фламинго, прилетевшего со стороны Жаман-Аккуля. Птица села на конец вдающейся в озеро косы, где пробыла около 10 мин., после чего улетела в обратном направлении. Не оказалось фламинго и на полностью пересохшем ко времени нашего посещения Жаман-Аккуле, которое осмотрено в месте впадения Ак-Восты. 28.VIII рыбаки с Жаксы-Аккуля сообщили нам, что весной и летом они ежедневно видели большие стаи фламинго, но потом птицы исчезли.

Решив, наконец, достичь Челкар-Тениза, мы прошли маршрутом 1956 г. до песков Каратозган и, следуя на юг по солянковой пустыне Челкарской котловины, 4.IX добрались до пос. Тауп, лежащего в низовьях р. Тургая. Из беседы с местными жителями выяснилось, что они хорошо знают фламинго, которые ежегодно в большом количестве гнездятся на недоступных грязях Челкар-Тениза, но что к этому времени года птицы уже покидают их район. И действительно, в тот же вечер мы увидели стаю фламинго, численностью примерно в 150 птиц, летевшую на большой высоте на юго-запад. На рассвете следующего дня замечено еще 2 группы, общим числом до 50 птиц, летевшие в западном направлении. Обратного лета фламинго отметить не удалось².

За время с 5 по 7.IX мы совершили автомобильную поездку к оврагу Баба, который в 1898 г. посетил П. П. Сушкин, и далее к востоку вдоль чинков Челкар-Нура, достигнув сухого северо-западного залива Челкар-Тениза, почти вплотную подходящего к чинкам. На глинистом делювиальном шлейфе чинков, в урочище Мын-Сай и к востоку от него в нескольких местах мы обнаружили остатки фламинго, оципаных какими-то пернатыми хищниками. Сочившиеся кровью очины неполностью отросших маховых перьев и серый цвет мелкого пера свидетельствовали, что это были молодые, недавно поднявшиеся на крыло фламинго. Подобные же остатки молодых фламинго найдены нами 11.IX в устье Тургая, на береговых валах реки, глубоко вдававшихся в почти полностью обсохшее днище Челкар-Тениза. Часть озерного ложа вокруг устья Тургая, сохранившая еще воду, и прилежавшие к урезу воды влажные илистые участки были сплошь истоптаны фламинго. Там же мы наблюдали одиночную взрослую птицу. На оз. Ка-

² По П. П. Сушкину (1908), фламинго отлетают с Челкар-Тениза именно на запад.

ра-куль, через которое протекает Тургай перед впадением в Челкар-Тениз, 13.IX мы наблюдали отдохавшую на воде стаю фламинго из 30 взрослых и одной молодой птицы. Там же 12.IX отмечены пролетавшие 5 молодых фламинго, а Д. Берман вечером 12.IX добыл 2 фламинго-сеголеток. Все это убеждает нас (хотя поиски гнезд и здесь оказались безуспешными) в том, что челкар-тенизская колония фламинго, известная еще Н. А. Северцову, а быть может, и П. С. Палласу (см. Сушкин, 1908), продолжает существовать и в настоящее время.

Нам кажется, что при колебаниях уровней Челкар-Тениза и Жаман-Аккуля, в деталях, по-видимому, несинхронных, возможны перераспределения птиц и кочевки их с водоема на водоем. Но также несомненно, что при наличии в указанных озерах хотя бы незначительного количества воды на них одновременно существуют крупные гнездовые колонии фламинго. Однако мы далеки от мысли, что указанные водоемы являются единственными местами гнездования фламинго в районе Тургайского пролива. Можно предположить существование ряда гнездовий этих птиц на прилегающей к Жаман-Аккулю обширной территории, большая часть которой незаселена и почти не посещается людьми. С юга эта территория ограничена котловиной Челкар-Тениза, с запада — песками Каратозган, с северо-запада и севера — песками Тусум. С востока ее можно ориентировочно ограничить линией, проходящей через западную оконечность песков Аккум, долину Улыжиланшика и оз. Жаксы-Аккуль. Обилие здесь крупных соленых озер, подобных Жаман-Аккулю, делает весьма вероятным как одновременное существование ряда гнездовых колоний фламинго, так и их концентрацию и перемещения с водоема на водоем в зависимости от гидрологических условий того или иного года. Это предположение подтверждается сообщением И. А. Долгушина о том, что одним из сотрудников Казахской Академии наук в 1953 г. найдено более тысячи фламинго с молодняком на оз. Ащи-тасты-сор, расположенном у северной границы намеченной выше области (приблизительно $49^{\circ} 20'$ с. ш. и 64° в. д.)³.

Кроме того, 2.VI 1956 г. мы наблюдали 26 фламинго, прилетевших на ночную кормежку с востока на безымянное соленое озеро, лежащее близ впадения в Тургай р. Телькара, между озерами Кызыл-Куль и Тогере-Куль (приблизительно $48^{\circ} 45'$ с. ш. и $65^{\circ} 05'$ в. д.). Вечером 5.VI мы наблюдали на том же озере уже свыше 150 кормившихся фламинго. Поскольку от ближайших известных точек гнездования (Жаман-Аккуль и Челкар-Тениз) это озеро отстоит на 120 км, есть основания полагать, что фламинго прилетали на него с озер Бараксор или Талдысор, лежащих значительно ближе и до сих пор остающихся совершенно неисследованными орнитологически.

В заключение следует подчеркнуть, что значение дельтовой части Тургайского пролива как обширной гнездовой территории фламинго особенно возрастает в связи с понижением в последние годы уровня Каспийского моря и интенсивным хозяйственным освоением земель Акмолинской области, поскольку оба эти обстоятельства могут неблагоприятно сказаться на численности птиц, гнездящихся в зал. Комсомолец и на оз. Тенгиз. Дальнейшие исследования гигантской котлови-

³ 22.VIII 1957 г. этот водоем был полностью лишен воды, хотя незадолго перед этим служил местом водопоя для сайгаков. Следов пребывания на Аще-тасты-соре фламинго нам отыскать не удалось.

ны Челкар-Тениза и расположенной к северу от ее чинков территории с целью детального выяснения мест гнездования фламинго, проведения количественного учета и изучения особенностей размножения этих птиц являются неотложной задачей советских орнитологов.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронов А. Г. О колебаниях уровня озер Кустанайской области Северного Казахстана. Изв. Всес. геогр. о-ва, т. 79, № 5, 1947
- Долгушин И. А. Основные закономерности распространения птиц в Казахстане. Дис. на соискание уч. степ. д-ра биол. наук. Л., 1955.
- Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Демитьева и Н. А. Гладко 2. М., 1951.
- Сушкин П. П. Птицы Средней Киргизской степи. Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., отд. зоол., вып. 8. М., 1908.
- Тугаринов А. Я. Фламинго. В кн. Фауна СССР Птицы, т. 1, вып. 3. М.—Л., 1947.
- Чельцов-Бebutov А. М. Изменения уровня Наурзумских озер. Уч. зап. МГУ, вып. 170, 1954.
- Gladkov N. A. The flamingo in the U.S.S.R.: В кн. D. A. Bannerman. The Birds of the British Isles, vol. 6. London, 1957.
-

А. К. РУСТАМОВ

ГНЕЗДЯЩИЕСЯ В ТУРКМЕНИИ СКВОРЦЫ И ИХ ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

I

В Туркмении гнездятся афганский скворец, розовый скворец и обыкновенная майна. Гнездовая область этих видов приурочена к районам Восточной и юго-восточной Туркмении, и только розовый скворец проникает на запад, включая Копет-Даг и, по всей вероятности, Большие Балханы, откуда в коллекциях имеются и взрослые, и молодые особи.

В распространении этих видов есть много интересного как с точки зрения общей зоогеографической проблемы расселения (майна), так и для зоогеографической характеристики отдельных естественных районов Туркмении: майна характерна главным образом для Аму-Дарьи, афганский скворец — для Теджена и Мургаба, их обоих нет в Копет-Даге, где обычен розовый скворец, и т. д. Ниже мы приводим данные по распространению гнездящихся в Туркмении скворцов.

Афганский скворец — *Sturnus vulgaris nobilior* Hume. К югу от Туркмении афганский скворец, как известно, встречается в Афганистане, восточном и северо-восточном Иране. В Туркмении этот скворец населяет бассейны рек Теджена, Мургаба, Кушки и Кашана и некоторые участки в междуречьях (равнинная часть туркменского Бадхыза, Гязь-Гедык, горы между Кушкой и Кашаном и т. д.). Западнее Теджена — в Копет-Даге и далее на юго-западе Туркмении — афганский скворец, вопреки литературным данным, не только не гнездится, но обычно и не встречается в холодное время года (в коллекциях есть только 1 экз. этого скворца, добытый в Копет-Даге у Куртлы-Су 10.IX 1925 г.). На Аму-Дарье, возможно, гнездится к югу от Чарджоу, откуда имеются летные экземпляры. Такие же экземпляры имеются и из района Репетека, где, по-видимому, изредка вид гнездится. Северная граница ареала на Мургабе и Теджене — низовья этих рек.

По характеру пребывания афганский скворец — оседлая птица, предпринимающая, однако, перемещения биотопического порядка в хо-

лодное время года; в очень редких случаях появляется за пределами ареала. Биотоп — береговые обрывы, тургаи речных долин, обрывистые участки гор, культурный ландшафт.

Розовый скворец — *Pastor roseus* L. Розовый скворец в Туркмении гнездится и пролетает. Места гнездований непостоянны, в зависимости от распределения саранчовых меняются по годам. С этой оговоркой ареал розового скворца в Туркмении можно очертить так: горные районы от Кугитанга до Больших Балхан; речные долины от Аму-Дарьи до Теджена; возможно, гнездится на низменностях по обрывам останцовых гор; у северных границ Туркмении гнездование установлено на крайнем юге Устюрта. О гнездовании розового скворца в различных районах Туркмении, кроме Н. А. Зарудного (1896), писали и другие авторы, но конкретных сведений о гнездовых колониях нет. Только у А. О. Ташлиева (1952) имеются сведения о колониях на Мургабе у Сандыкачи и Ташкепри. Нами гнездовая колония найдена в ущелье Пеленговели, в горах у Кашана (Рустамов и Караев, 1956). Биотоп — гнездовые колонии в обрывах речных долин, скалистых участках гор, в развалинах и среди нагромождений камней.

Пролетные пути розового скворца в Средней Азии выяснены Н. А. Зарудным (1896). Последующие наблюдатели подтвердили и дополнили его данные. Так, например, у Зарудного нет указаний о движении розовых скворцов по Кушке и Кашану из Афганистана, о пролете в Копет-Даге и по Западному Узбою.

Конкретные даты появления в Туркмении розовых скворцов даны в табл. 1.

Таблица 1

Весенний прилет и пролет розового скворца в долине р. Кушки

1955 г.		1956 г.	
Дата	Число встреченных особей	Дата	Число встреченных особей
8.IV	1	12.IV	5
10.IV	до 100—200	18.IV	до 100
21.IV	до 500	19.IV	до 300
22.IV	до 300	20.IV	50, 100 и до 200
23.IV	10, 50, 500, и до 1000	22.IV	большие стаи
24.IV	до 200	27.IV	стаи
26.IV	стаи	29.IV	до 500
28.IV	20, 50, 100 и до 1000	2.V	стайки
7.V	до 300	6.V	до 500
10.V	10, 50, 100 и до 1000	—	—

Можно сказать, что весенний пролет розовых скворцов в Туркмении проходит с первых чисел апреля¹ и до середины мая.

Даты осеннего пролета выяснены недостаточно, тем более, что отлет розового скворца выражен менее ясно; часто трудно определить, имеем ли мы дело с отлетающей или кочующей стаей, так как кочевка переплетается с отлетом. Можно сказать одно — численность скворцов к середине и особенно к третьей декаде сентября сильно уменьшается. (В коллекциях имеются экземпляры, добытые 9 и 16.IX).

¹ По литературным сведениям (Мекленбурцев, 1935), прилет розовых скворцов в Туркмению начинается в начале третьей декады марта, что ошибочно.

Обыкновенная майна — *Acridotheres tristis tristis* L. Одним из ярких примеров, иллюстрирующих расселение вида в последнее время, следует считать расширение ареала майны в Средней Азии. О расселении указанной птицы в долине Аму-Дарьи и о причинах этого явления мы уже высказывались (Рустамов, 1946). В этой статье приведены факты, свидетельствующие о том, что майна за 30 лет (1912—1946 гг.) от Термеза до Кабаклы расселилась на 500 км, а за 3 года от Гайнука до Кабаклы на 60—65 км. К 1946 г. ареал майны в Туркмении ограничивался только Аму-Дарьей, где наиболее северным пунктом распространения вида был Кабаклы. В настоящее время ареал сильно изменился (Дементьев, 1953; Рустамов, 1955, 1956; Рустамов и Караев, 1956; Сухинин, 1956; Нургельдыев и Секупова, 1955). На Аму-Дарье к маю — июню 1952 г. (позднейших наблюдений нет) майна на севере достигла Дая-Хатын-Кала и поселка на северной окраине тугая Гогорчинли (в 20 км от Бай-Хатын-Кала вниз по Аму-Дарье).

На основании этих наблюдений можно говорить о некотором замедлении темпов расселения майны на север по сравнению с предыдущими годами. Так, если от Гайнука до Кабаклы майна продвинулась за 3 года на 60—65 км, то от Кабаклы до Гогорчинли (более чем за 9 лет) — на 50 км. Причиной медленного расселения майны является прерывистость в подходящих для птицы биотопических условиях (Дементьев, 1953).

Очень интересно гнездование майны на Мургабе и в Кара-Кумах. У Ташкепри пара майн держалась постоянно в мае — июне 1955 г. В 1956 г. в самом Ташкепри гнездовая пара и молодая птица отмечены в июне; 17.VI еще одну пару мы видели в 5—6 км ниже плотины Ташкепри. В Тахта-Базаре гнездование пока достоверно не установлено.

По нашим подсчетам, в мае 1956 г. в Репетеке гнездились не менее 5 пар майн. По материалам Е. А. Клюшкина, первая пара птиц загнездилась здесь в 1953 г. Интересно, что первые залетные экземпляры отмечались в Репетеке и раньше; 5.VI 1945 г. В. А. Стальмакова одиночную майну заметила на телеграфных проводах, а 24.V 1945 г. — двух на разъезде (между Чарджоу и Репетеком). Других данных по расселению майны к западу от Аму-Дарьи нет.

Расселение майны в Туркмении идет не только по речным долинам и вдоль железной дороги, но она преодолевает и большие пустынные массивы.

Майна — птица культурных участков, которых она придерживается не только на Аму-Дарье и на Мургабе, но даже в Кара-Кумах. Связь майны с человеком, его постройками и хозяйством, в частности домашними животными, позволяют считать ее синантропным видом. В этом отношении она резко отличается от гнездящихся в Туркмении афганского и розового скворца².

*

Что касается численности изучаемых нами видов, то наиболее многочисленным является розовый скворец, затем майна и, наконец, афганский скворец. Ареал афганского скворца на юго-востоке Туркмении местами налегает на ареал розового скворца, и тем контраст-

² Следует отметить, что если в Туркмении майна — птица равнин, то в других местах она встречается и в горах.

нее вырисовывается малочисленность первого вида по сравнению со вторым.

Выше уже говорилось о большой колонии розовых скворцов в Пеленговели. Но тут же в глинистых береговых обрывах Кашана тогда (в начале июня 1955 г.) гнездились и афганские скворцы. За 3 часа экскурсии по Кашану мы встретили 20 афганских скворцов (10% от общего числа всех птиц, отмеченных за это время). В другой раз там же число этих скворцов за экскурсию составило 9,6% от особей всех наблюдавшихся видов.

II

У всех 3 видов скворцов циклы размножения в Туркмении повторяются. У майны, по-видимому, в году до 3 кладок, у розового и афганского скворцов — 2.

В нашей работе (Рустамов и Караев, 1956) сделано предположение, что афганский скворец, возможно, размножается 2 раза в год. В последних числах мая и в начале июня 1955 г. в гнездах находились птенцы (Верды-Клыч и «Кавалерийское» ущелье к западу от долины р. Кушки), были хорошо летающие молодые (долина р. Кашана, Берды-Клыч, Акар-Чешме) и яйца (самка с наседным пятном добыта 2.VI в Берды-Клыче). Наличие 2 кладок подтверждается материалами А. Н. Сухинина: в гнезде у Акар-Чешме, где 21.IV были птенцы в возрасте 6—7 дней, 14.V обнаружено 5 яиц; в другом гнезде 21.IV — птенцы примерно того же возраста, 14.V — оно пустое (вероятно, молодые вылетели) и выстилка в нем старая, но 4.VI выстилка была обновлена, однако яиц не было.

Известен факт и другого порядка: 2.IV у Акар-Чешме в гнезде обнаружена кладка из 6 яиц, но впоследствии (между 9 и 15.IV) она погибла, при вторичном осмотре 16.VI в нем оказалось 3 яйца; старая выстилка была заменена новой.

Таким образом, несомненно, что циклы размножения повторяются, но, по-видимому, в одних случаях это — нормальное явление, в других — вынужденное (кладка взамен утраченной).

Заслуживает внимания примерное совпадение сроков размножения афганского и розового скворцов. Так, 5.VI 1955 г. на юго-востоке Туркмении в гнездах розового скворца нами найдены яйца и птенцы. То же самое отмечено и в отношении афганского скворца (см. выше). Возможно, это был разгар второго репродуктивного цикла как у первого, так и у второго видов скворцов.

Розовые скворцы в колонии, найденной нами в ущелье Пеленговели, во всяком случае большинство их, в 1955 г. несомненно размножались второй раз. Об этом говорит тот факт, что тут же в пределах колонии держались хорошо летающие молодые. Кроме того, если в данном сезоне скворцы размножались только один раз, то спрашивается, почему они так поздно приступили к размножению? Хотя в 1955 г. скворцы прилетели в район Кушки (описываемая колония находилась в 90 км от р. Кушки) и с известным опозданием (см. табл. 1), тем не менее они уже в двадцатых числах апреля были в районе мест гнездования. Едва ли можно допустить, что, заняв места гнездования в двадцатых числах апреля, птицы могли приступить к массовой откладке только спустя более месяца (из 19 осмотренных гнезд только в 2 были слепые и голые птенцы, у большинства же пар была только закончена кладка, а у части она еще продолжалась). Можно еще добавить, что вблизи от этих мест (на Мургабе) в 1949 г. кладка

в колонии розового скворца у Санды-Качи отмечена уже 3.V, а летные молодые — 5.VI (Ташлиев, 1952). К тому же уже 20.IV добывались самцы розового скворца с сильно развитыми половыми железами (Пинган-Чешме в Бадхызе; Дементьев, Рустамов, Спангенберг, 1955).

В Таджикистане майна в году имеет до 3 кладок (Ахмедов, 1953). По Туркмении данных в этом отношении мало: 26.V 1956 г. в Репетеке 2 птенца из 4 оставили гнездо буквально при нас; с другой стороны, там же, по материалам Е. А. Ключкина, 26.VI найдена кладка из 6 яиц. По Г. П. Дементьеву (1953), у майны на Аму-Дарье не менее 2 кладок.

Оседлые виды (майна и афганский скворец) к размножению приступают рано, когда еще розовые скворцы не прилетели. По наблюдениям А. Н. Сухинина, в 1955 г. у Акар-Чешме в Бадхызе в некоторых гнездах афганского скворца кладка уже была закончена 31.III и 1.IV, у других — к концу первой декады апреля. К середине апреля кладка отмечается и у майны, о чем можно судить по следующим данным: 26.V птенцы оставили гнездо в Репетеке. Если учесть, что длительность насиживания продолжается 14—15 дней (по данным К. Р. Ахмедова, 1953, и нашим наблюдениям), а птенцы остаются в гнезде не менее 24 дней, то в данном случае кладка закончена не позднее 15—16.IV. Таким образом, ко времени прилета розовых скворцов у майны и у афганского скворца уже первые кладки закончены.

Надо учесть, однако, что к кладке не все птицы приступают одновременно, и в различные годы картина неодинаковая. Так, в 1952 г., когда весна в Туркмении была необычной (холодной и дождливой), первая кладка у майны на Аму-Дарье отмечена только в конце первой трети мая (Дементьев, 1953; Рустамов, 1955). Кладка у розового скворца на крайнем юго-востоке Туркмении обычно не ранее первых чисел мая, иногда начинается в последних числах апреля. У Санды-Качи (Мургаб), например, яйца в гнездах у розового скворца найдены 3.V (Ташлиев, 1952). Таким образом, у найденной нами колонии в Пеленговели кладка была уже вторая.

Эти скворцы «дуплогнездники» или «норники». Гнезда их хорошо защищены от солнца и дождя. Афганский скворец в Бадхызе, например, иногда устраивается в саксаульных креплениях стен колодцев.

В расщелинах построек человека гнездится чаще майна, в редких случаях — афганский скворец. Розовый скворец в соседстве с человеком не гнездится. В Туркмении гнездование в скворечнике установлено только для майны.

В постройке гнезд у всех трех видов участвуют и самец и самка. Само гнездо у всех видов довольно простое, с небольшим углублением в середине. В качестве гнездового материала афганский и розовый скворцы используют сухие стебельки растений. В Бадхызе в гнездах афганского скворца чаще встречаются мятлик и осочка. В Репетеке основа одного гнезда майны сплошь была построена из веточек саксаула. Кроме прутиков, майна использует кору шелковицы, перья птиц (в том числе домашней курицы), шерсть, волос и бумагу. В гнездах розового и афганского скворцов материал обычно уложен небрежно, у майны — более аккуратно.

Число яиц в кладках у всех этих скворцов не более 6: у майны наиболее часто — 4—6, а у остальных двух видов — 5—6 яиц. Так, в 19 осмотренных нами гнездах розового скворца в ущелье Пеленговели в 11 было по 5 и в 4 по 6 яиц; из 5 кладок майны — в 3 по 6, в 2 по 4 и 5 яиц, а в 4 кладках афганского скворца — в 2 по 5 и в 2 по 6 яиц.

Размеры яиц розового скворца: длина от 26,5 до 30, ширина от 19,4 до 21 мм, в среднем $28,4 \times 20,2$ мм; у майны (8 экз.— также наших сборов) — длина от 28 до 31,7, ширина от 20,7 до 22 мм, в среднем $29,6 \times 21,2$ мм; у 2 яиц афганского скворца (по Л. Н. Сухинину) — 20×29 и 21×31 мм. Таким образом, наиболее крупны яйца майны.

Окраска скорлупы интенсивно-голубая у майны, у других двух видов — бледно-голубая.

У всех видов яйца откладываются с промежутками в 24 часа. Срок насиживания — 14—15 дней; у афганского скворца насиживание начинается после откладки всех яиц, а у майны и розового скворца (по нашим материалам), вероятно, после откладки первого яйца. Насиживает у всех самка; у майны, как удалось нам выяснить, ей помогает самец. Возможно, то же наблюдается и у двух других видов, но конкретных наблюдений пока нет³.

Птицы у всех скворцов вылупливаются голыми и слепыми. В каком возрасте они оставляют гнездо, неизвестно⁴. Птенцов, которые очень прожорливы, у всех трех видов кормят обе взрослые птицы. 24.V 1956 г. в Репетеке проведены наблюдения за интенсивностью кормления 4 молодых (примерно 20—22-дневного возраста). За 4 часа наблюдений (с 15 час. 40 мин. до 19 час. 40 мин.) взрослые прилетали 63 раза, из них 49 раз с кормом; в среднем 12 раз за час. Там же в Репетеке 21.VI. 1956 г. наблюдали за кормлением птенцов (10—11-дневного возраста): утром за 4 часа (с 6 до 10) птицы прилетали с кормом 47 раз, в среднем почти 12 раз за час; в вечернее время за 4 часа (с 16 до 20) — 42 раза; в среднем 10 раз за час. В долине Гассара в среднем за час майны прилетают в гнездо с кормом 20 раз (Ахмедов, 1953). Уменьшение числа прилетов в Репетеке объясняется, по-видимому, относительной малочисленностью здесь насекомых, в частности прямокрылых. К тому же птица здесь находится вообще в крайне пессимальных условиях. Среднее число прилетов в Репетеке еще меньше, если взять интенсивность кормления в течение всего дня. 21.VI за 15 час. 30 мин. взрослые принесли корм 135 раз; в среднем 8 раз за час. Если в Гиссарской долине птицы реже вылетают за кормом, начиная с 13 час. и до 16—17 час., то в Репетеке интенсивность кормления резко падает уже после 10 час. и только примерно с 16—17 час. темпы его повышаются.

За ходом кормления птенцов у афганского скворца имеются наблюдения А. Н. Сухинина, проведенные им в Акар-Чешме (Бадхыз). Он или подсчитывал число прилетов с кормом, одновременно выясняя качественный состав приносимой пищи, или подсчитывал только число прилетов с кормом. Из этих наблюдений видно, что общее число прилетов с кормом у афганского скворца меньше, чем у майны. Частота кормления птенцов розового скворца, по-видимому, выше, чем у афганского скворца.

III

Пища птенцов гнездового возраста выяснена точно для афганского скворца А. Н. Сухининым (в Акар-Чешме 20 и 21.IV 1955 г.); по майне и розовому скворцу мы располагаем только визуальными наблюдениями. Все три вида кормят птенцов почти исключительно насекомыми, в частности гусеницами бабочек и саранчовыми (табл. 2).

³ У номинальной формы обыкновенного скворца самец также помогает самке в насиживании.

⁴ По Таджикистану есть указание, что у майны птенцы оставляют гнездо в возрасте 24 дней (Ахмедов, 1953).

Пища птенцов афганского скворца *

Вид корма	Число встреч		Число экземпляров	
	абсолютное	в %	абсолютное	в %
Позвоночные животные	1	1,09	1	0,27
Ящерица	1	1,09	1	0,27
Беспозвоночные животные	91	100,00	364	99,73
Насекомые	79	86,81	325	87,78
Бабочки	61	67,03	266	71,56
Имаго	5	5,49	5	1,37
Гусеницы	58	63,76	258	69,37
Гусеница черноголовая	33	36,26	227	61,91
Гусеница серая	27	29,67	31	8,46
Куколки	3	3,27	3	0,82
Прямокрылые	11	12,07	21	5,75
Кузнечики, саранча	6	6,54	14	3,83
Кобылки	2	2,18	2	0,55
Сверчок	3	3,27	5	1,37
Жесткокрылые	27	29,67	38	10,47
Хрущи	9	9,89	9	2,47
Чернотелки	3	3,27	3	0,82
Прочие жуки	6	6,54	6	1,65
Древесный клоп	10	10,98	20	5,53
Паукообразные	9	9,89	14	3,83
Пауки	8	8,72	11	3,01
Скорпионы	3	3,27	3	0,82
Многоножки	10	10,98	12	3,30
Ракообразные	6	6,54	13	3,56
Мокрицы	6	6,54	13	3,56

* Аксар-Чешме, 20 и 21.IV 1955 г. в гнезде — 4 птенца в возрасте 5—7 дней.

В питании взрослых афганских скворцов в веселне-летний период основную роль играют две группы кормов — гусеницы и куколки бабочек, саранчовые (данные А. Н. Сухинина по Акар-Чешме; табл. 3).

Таблица 3

Питание взрослых афганских скворцов (Акар-Чешминская фисташковая роща)

Вид корма	Апрель		Май		Июнь	
	число встреч					
	абсолютное	в %	абсолютное	в %	абсолютное	в %
Насекомые	4	100	9	100	10	100
Бабочки	4	100	9	100	2	20
Имаго	—	—	1	11,1	1	10
Гусеницы	4	100	6	66,6	1	10
Куколки	—	—	5	55,5	1	10
Прямокрылые	1	25	7	77,7	10	100
Кузнечики, саранча	1	25	7	77,7	10	100
Кобылки	—	—	1	11,1	2	20
Жуки	2	50	2	22,2	1	10
Пауки	2	50	—	—	1	10
Многоножки	1	25	1	11,1	—	—
Мокрицы	2	50	3	33,3	—	—

Различные саранчовые в питании розового скворца имеют существенное значение, однако не совсем верно утверждение, что розовый скворец от прилета в Среднюю Азию и до вылета молодых питается почти исключительно саранчой (Мекленбурцев, 1935; Спангенберг, 1954). Так, в желудках 148 розовых скворцов, побитых градом в подгорной полосе Копет-Дага 30.IV 1956 г. (Рустамов и Ишадов, 1956), в основном были мокрицы (96,6% встреч), прямокрылые же составляли только 4,05%. В годы с низкой численностью прямокрылых прилетные розовые скворцы переключаются на другие животные корма и охотно поедают не только насекомых (муравьи — 58,7% встреч, чернотелки — 75%, жуки вообще — 77,7% встреч), но и ракообразных (мокрицы).

Имеющиеся сведения по питанию взрослых майн в Туркмении таковы. У 7 птиц из 12 были остатки насекомых и растительных кормов, у 3 — только остатки насекомых и у 2 — растительной пищи. В их желудках обнаружены зерна пшеницы, маша, джугары, ячменя, завязи ягод тутовника, мелкие гусеницы, остатки долгоносиков, саранчовых, жуков-чернотелок, обломки хитина насекомых и клещи гиаломма (Дементьев, 1953).

В желудках майн, добытых у Чаршанга (Аму-Дарья) в мае, были

ягоды тутовника и остатки прямокрылых (Воробьев, 1941). У 3 майн, добытых также в мас на Аму-Дарье, в желудках обнаружено следующее: клещи — 31 (в том числе только в 1 желудке 29), жулики — 5, клопы Pentotomidae — 2, саранчовые — 4, муравьи Cataglyphis — 9, долгоносик — 1 и хитин мелких жуков. В одном желудке были еще кости мелкой ящерицы, в другом, кроме насекомых, найдены семена сорняка, ягоды шелковицы, несколько зерен пшеницы и джугары, а в третьем — шерсть, по-видимому, домашних животных, на спину которых майны охотно садятся и извлекают клещей из их шерсти (Рустамов, 1955). Несомненно, что зерна злаков и маша птицы подбирают около жилья человека.

IV

Роль розовых скворцов в истреблении насекомых-вредителей, в частности саранчовых, известна, но конкретных сведений о масштабах этой пользы по Туркмении не было.

По нашим подсчетам, в колонии, расположенной в ущелье Пеленговели, гнездились не менее 1500 пар розовых скворцов. Здесь уместно привести следующий расчет. По наблюдениям в Узбекистане, в условиях опыта, один взрослый скворец съедает до 320 экз. саранчи, что, естественно, не ниже суточного рациона птицы в природе. Таким образом, только одни взрослые птицы колонии в Пеленговели в день съели около 100 тыс. экз., или до 2,5—3 т саранчи (вес одной саранчи 2,5—3 г). Следует учесть, что в 1955 г. члены этой колонии размножались дважды. Но так как для осуществления одного цикла требуется примерно не менее 40 дней, то можно сказать, что только одни взрослые скворцы уничтожили 200—240 т саранчи. Если же учесть, что при выкармливании птенцов каждая пара приносит корм молодым (примерно 1500 пар и каждая из них совершает за день до 100 и более прилетов с кормом, принося каждый раз по 1—3 штуки) и это продолжалось в течение двух циклов не менее 40—46 дней, то количество истребленных прямокрылых было гораздо больше.

Несмотря на приблизительный характер этих подсчетов, они ясно показывают роль розовых скворцов в ограничении численности саранчовых, что заметно было и в природе. Дело в том, что в первый же наш приезд в Пеленговели и к р. Кашан обратили внимание на относительно низкую численность прямокрылых по сравнению со степными участками Бадхыза, к западу от Кушки, но причина этого стала нам ясна только после обнаружения колонии скворцов.

Полезная роль розового скворца повышается еще тем, что в годы с низкой численностью прямокрылых он истребляет других вредителей-насекомых, в частности различных жуков. Правда, скворцы поедают и некоторых полезных насекомых (тлевых коровок, перепончатокрылых и др.), но в кормовом рационе они занимают очень незначительный процент (4,05). Полезны и мокрицы, но скворцы собирают их обычно далеко за пределами культурной зоны. К тому же, если в нашем материале мокрицы обнаружены почти во всех желудках (96,6% встреч), то это вовсе не означает, что они являются такой же излюбленной пищей, как саранча. Например, в статье Р. Н. Мекленбурцева (1935) мокрицы отнесены к категории кормов, встречающихся в незначительном количестве. Наш случай, вероятно, можно объяснить тем, что накануне пролетная стайка была на участке с высокой численностью мокриц.

Несомненно, что розовые скворцы наносят вред виноградникам.

В Геок-Тепе, по наблюдениям З. Р. Родионова (1945), в 1942 г. они появились 19.VII и держались до конца уборки винограда. На участке, где проводилось наблюдение, птицы уничтожили до 50% урожая черных и до 25% белых сортов винограда. Однако этот вопрос требует специального изучения.

Непонятно, например, почему скворцы не посещают виноградники во дворах в г. Ашхабаде. Допустить, что птицы боятся людей, мало вероятно, так как они большими стаями появляются в городе на тутовниках. Интересно, что и в сельской местности чаще посещаются виноградники, находящиеся вдали от жилья человека. Однако вред, приносимый скворцами этой культуре, во много раз ниже вреда, приносимого ей домовыми и полевыми воробьями. В целях охраны виноградников скворцов следует изредка обстреливать мелкой дробью с больших дистанций (чтобы не убивать этих вообще очень полезных птиц) и сгонять их с виноградников.

В Таджикистане майны, и особенно молодые птицы, кроме винограда, повреждают вишню, яблоню, алычу, тутовник. Непосредственных наблюдений в этом отношении по Туркмении нет. По нашим наблюдениям, на Аму-Дарье спелый урожай майной не повреждается. Согласно утверждениям местных жителей, на Аму-Дарье птицы почти не посещают виноградники и фруктовые сады, однако к опросным данным надо отнестись критически. Но если даже известный вред майна и приносит виноградникам и фруктовым садам, то польза от нее, конечно, во много раз больше. К тому же виноградники и фруктовые сады, как правило, охраняются.

Таким образом, афганские скворцы и майна, уничтожая большое число вредных насекомых, являются очень полезными птицами.

ЛИТЕРАТУРА

- Ахмедов К. Р. Биология и хозяйственное значение майны в Таджикистане. Изв. отд. естеств. наук АН ТаджССР, вып. IV, 1953.
- Воробьев К. А. Новые данные по распространению и биологии птиц Южной Туркмении. Докл. АН СССР, т. XXXIII, № 5, 1941.
- Дементьев Г. П. Новые материалы по распространению и биологии майны в Туркмении. Изв. ТуркмССР, вып. 3, 1953.
- Дементьев Г. П., Рустамов А. К., Спангенберг Е. П. Материалы по фауне наземных позвоночных юго-восточной Туркмении. Тр. Туркм. с.-х. ин-та, т. VII, 1955.
- Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края, 1896.
- Мекленбургцев Р. Н. К биологии, распространению и экономике розового скворца в Средней Азии. Тр. Среднеазиатск. ун-та, сер. VIII, вып. 16, 1935.
- Нугельдыев О. Н. и Секунова С. А. Новые сведения о распространении майны на территории Туркменистана. Изв. АН ТуркмССР, вып. 5, 1955.
- Родионов З. С. Вредители винограда в Туркменской ССР. Уч. зап. МГУ, вып. 83, 1945.
- Рустамов А. К. Расселение майны в бассейне Аму-Дарьи. Природа, № 2, 1946.
- Рустамов А. К. О гнездовой фауне птиц и практическом значении наземных позвоночных Ташаузской области (северо-восточный Туркменистан). Уч. зап. Туркм. ун-та, вып. IV, 1955.
- Рустамов А. К. К изучению авифауны культурных ландшафтов Средней Азии. Тр. Туркм. с.-х. ин-та, т. VIII, 1956.
- Рустамов А. К. и Караев М. О гнездящихся скворцах юго-восточной Туркмении. Тр. Туркм. с.-х. ин-та, т. VIII, 1956.
- Рустамов А. К. и Ишадов П. О массовой гибели некоторых видов птиц афганской полевки. Изв. АН ТуркмССР, вып. 5, 1956.
- Сухинин А. Н. Материалы о распространении некоторых птиц в Туркмении. Зоол. журн., т. XXXV, № 5, 1956.
- Ташлиев А. О. О практическом значении и биологии некоторых птиц долины реки Мургаба. Изв. АН ТуркмССР, вып. 6, 1952.

Н. Н. КАРТАШЕВ

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ВЕСЕННИМ ПРОЛОТОМ ПТИЦ В КАРА-КУМАХ

В последние годы в Советском Союзе заметно расширились исследования по миграции птиц. Тем не менее весьма важные вопросы этой сложной проблемы остаются еще недостаточно выясненными: качественная и количественная характеристики пролета в отдельных районах СССР, особенно в пустынях и горах, и ее изменение по годам, пути пролета и места зимовок отдельных популяций большинства видов, размеры смертности при перелетах, физиологические основы миграции, в том числе и характер ориентировки в пространстве, и т. д. Поэтому одной из важных задач орнитологии остается накопление фактических материалов, добываемых как методами полевой экологии (визуальные наблюдения, кольцевание с организацией повторных отловов и т. д.), так и физиологическими и эколого-физиологическими исследованиями.

По современным представлениям (Штейнбахер, 1951, 1956; Dorst, 1956; Кумари, 1957 и др.), большинство птиц летит во время весенних и осенних миграций «широким фронтом», в некоторых местах (в зависимости от рельефа, особенно благоприятных кормовых условий и т. п.) образуя скопления: часть видов летит узким фронтом, по пролетным путям. Установлению такой точки зрения в немалой степени способствовали наблюдения над перелетом птиц в пустынях (Сахара, Heim de Balsac, 1936, Moreau, 1927 и др.).

Наблюдения советских авторов, установивших регулярность пересечения Кара-Кумов перелетными птицами, в общей форме были обобщены Г. П. Дементьевым (1952) и А. К. Рустамовым (1954). Отдельные, обычно разрозненные данные имеются в обширной фаунистической литературе (Дементьев, 1952; Дементьев, Караев, Карташев, 1955; Дементьев, Карташев, Ташлиев, 1956; Рустамов, 1954). Работ, посвященных непосредственно перелетам в Кара-Кумах, крайне мало.

Поэтому мы считаем возможным привести материалы по пролету птиц в Кара-Кумах, собранные в экспедициях под руководством проф. Г. П. Дементьева (весна 1951 г., Западный Узбой, Мессерианское плато, западные предгорья Копет-Дага; весна 1952 г., долина Аму-

Дарьи, северо-восточные Кара-Кумы на запад до кол. Чарышлы¹⁾). По ряду причин мы не смогли уделить достаточного времени учетам; в связи с этим в ряде случаев приводимые нами количественные характеристики пролета занижены.

По данным А. К. Рустамова (1954), всего в Кара-Кумах (включая и Западный Узбой) отмечено 223 вида птиц, из которых 60 гнездятся (оседлые и прилетные), а 163 отмечены только на пролетах. Следовательно, в фауне птиц Кара-Кумов пролетные виды составляют 73%. Даже в авифауне Западного Узбоя — наиболее биотопически разнообразного участка Кара-Кумов, с хорошо выраженными интразональными элементами в виде соленых и пресных озер с зарослями камыша и туранговыми рощами по берегам, обрывами, останцами и т. д. — из 207 форм видового и подвидового значения гнездится только 70, или 33,8% (Дементьев и Карташев, 1952).

Уже эти соотношения не только характеризуют суровость условий жизни в крупнейшей из среднеазиатских пустынь, как справедливо отмечал А. К. Рустомов (1954), но и достаточно отчетливо показывают, что пролет птиц через пустыни хорошо выражен. Это положение станет еще очевиднее, если мы учтем, что всего в Туркмении отмечено 367 видов, из которых гнездится 234 (63,7%); из 454 форм видового и подвидового значения гнездится 255, или 56% (Дементьев, 1952). Ограничившись этими общими замечаниями, перейдем к изложению фактического материала.

Весна 1951 г. в Западной Туркмении была сухой и относительно прохладной. Дожди, иногда со снегом, шли только в первой половине февраля. Март и апрель были засушливыми, поэтому весеннее развитие эфемеров было слабым. На большой территории осадки выпали только 5—10.V. По опросным данным, на юго-западе Туркмении (Каспийское побережье у Гасан-Кули, Мессиринское плато) массовый пролет шел в начале второй половины марта. По сообщению охотников, пролет водоплавающих в районе железнодорожной станции Кауфманская (долина Чирчика и Сыр-Дарьи) был недружным и 20.III уже заканчивался. Вдоль линии железной дороги на участках Арысь-Кауфманская (20.IV), Самарканд — Чарджоу (21.IV) шел массовый пролет грачей, ворон, жаворонков, скворцов. 25—27.III через г. Ашхабад в значительном количестве пролетали малые мухоловки, 27.III — черные стрижи. К этому времени в подгорной полосе практически закончился пролет белобрюхого рябка, дроф, джеков, журавлей серых и красавок; полностью отлетели серые вороны.

Наши наблюдения на Западном Узбое на участке оз. Ясха — колодец Игды, протяженностью около 130 км, и в прилегающих участках пустыни проводились с 30.III по 15.IV. Мы застали лишь конец пролета. Однако пролет был выражен достаточно отчетливо. За эти дни отмечено более 60 пролетных видов (не считая оседлых и гнездящихся): перепел, лысуха, пастушок, погоныш, серый журавль, дрофа, морской зук, чибис, ходулочник, сибирский большой кроншнеп, большой веретенник, перевозчик, черныш, поручейник, травник, кулик-воробей, чернозобик, гаршнеп, дупель, бекас, круглоносый плавунчик, серебристая чайка,

В обследовании Западного Узбоя весной 1951 г. принимали участие Г. П. Дементьев, М. Г. Караев, Н. Н. Карташев, в экспедиции 1952 г. — Г. П. Дементьев, Н. Н. Карташев, А. А. Келейников, А. Д. Ташлиев. Сведения о маршрутах, физико-географические замечания и характеристики фаун обследованных территорий вместе с заметками по биологии отдельных видов даны в ранее опубликованных работах (Дементьев, Караев, Карташев, 1955 и Дементьев, Карташев, Ташлиев, 1956).

черноголовый хохотун, озерная чайка, пестроносая крачка, серый гусь, мраморный чирок, чирок-свистунок, свиязь, серая утка, шилохвость, кряква, красноголовый нырок, хохлатый нырок, савка, большой баклан, большая белая, рыжая и серая цапли, выпь, полевой и степной луни, черный коршун, мохноногий канюк (редкий залет), болотная сова, белобрюхий и черный стрижи, грач, сибирский скворец, желчная овсянка, камышевая овсянка и пролетные, лесной конек, западносибирская и туркестанская белая трясогузки, желтоголовая трясогузка, западносибирская и туркестанская желтые трясогузки, казахстанский и черноголовый ремезы, пеночка-теньковка, пеночка-весничка, тростниковая камышевка, северная малая бормотушка, славка-завирушка, черный дрозд, обыкновенная горихвостка, варакушка, деревенская ласточка.

Грачи встречались и небольшими группами (по 6—12 особей) и стаями (до 150—200 штук); всего отмечено свыше 660 птиц и 2 большие стаи, в которых число особей не подсчитано. Кормились они в песках и по берегам пресных и соленых озер. В ночь с 9 на 10.IV стая до 140 птиц ночевала в туранговой роще у хака² Тоголок. Пролет на северо-восток вдоль долины Узбоя особенно хорошо был замечен 11 и 13.IV (3 стаи по 150—200 штук).

Скворцы, одиночками и парами, встречены в районе пресного оз. Ясха 31.III, 1 и 14.IV; вдоль русла Узбоя на северо-восток днем 31.III пролетели 3 стаи (по 100—200 штук) и в полдень 2.IV — стая в 200—300 штук. Тонкоклювые камышевые овсянки (сибирские подвиды) вместе с местными толстоклювыми (туркестанский подвид) встречены везде, где по пресным и соленым озерам есть хотя бы небольшие камыши. Первые явно преобладали в начале апреля, в середине месяца их стало заметно меньше.

Особенно многочисленны были западносибирские белые трясогузки; одиночки и стайки из 2—5, редко 12—15 птиц постоянно встречались по всему нашему маршруту не только у пресных и соленых озер, но и у хаков, у высыхающих луж на такырах и у колодцев, по солончакам и в песках. Птицы встречены и в песках, в 6—10 км от русла, но в долине их было заметно больше. Особенно интенсивный пролет отмечен 12.IV около оз. Топиатан. В последующие дни число птиц сильно уменьшилось, но пролет продолжался весь апрель и первые дни мая. Местная туркестанская белая трясогузка встречена только дважды (3 особи на хаке у колодца Йылгыли 7.IV и 3 — у Тоголока 10.IV). Желтые трясогузки появились на Узбое 31.III, с 1.IV стали обычными по всему маршруту, встречаясь и в песках, далеко от воды. В начале апреля они везде уступали по численности белым трясогузкам, а в районе озер — и камышевым овсянкам. Западносибирский подвид несомненно отмечен только у Ясха 15.IV. Желтоголовые трясогузки встречались редко: одиночка 5.IV у оз. Джигирдеклы, 4 птицы на хаке у Тоголока 9.IV, 3 птицы 11.IV и одиночка 13.IV на оз. Топиатан, одиночка 14.IV на оз. Ясха.

Заметный пролет черноголового ремеза шел 30—31.III: много стоек из 10—15 птиц кормилось в турангах и камышах у пресного оз. Ясха; 1.IV птиц стало значительно меньше, а в последующие дни они совсем не встречались, если не считать пары, перелетавшей у Ясха 14.IV. Стайка из 6 казахстанских ремезов встречена у Ясха 14.IV. Стайки сибирских пеночек-теньковок были многочисленны у пресных озер всю первую половину апреля. Одиночки и стайки из 4—9 особей кормились в турангах и камышах, перелетали между кустиками в прилегающих пес-

² Хак — искусственная выемка для сбора дождевой воды на такыре.

ках. В это же время летели, но в меньшем числе, веснички (добыта 30.III у Ясха). Обыкновенные горихвостки отмечены I.IV: одиночки перелетали с куста на куст в мелкобугристых песках у Ясха, двигаясь в северо-восточном направлении. За этот день встречено не менее 5—8 особей (в работе Дементьева, Караева, Карташева, 1955, ошибочно указано, что встречена лишь 1 особь). Варакушки летели по долине Узбоя в течение всего периода нашей работы. Наибольшее количество их было в кустарниках и камышах у озер, где по численности они уступали только белым трясогузкам, пеночкам и камышевым овсянкам. После 10.IV число варакушек заметно возросло; утром 15.IV на 500 м маршрута по берегу пресного оз. Ясха отмечено 9 птиц. Пролет деревенских ласточек по долине Узбоя проходил 30—31.III (одиночки и группы в 2—3 птицы). Затем наступил перерыв; только 8.IV в пустынном участке долины у кол. Йылгынгли встречено несколько одиночек, 9—10.IV одиночки пролетали у хака Тоголок; 15.IV у Ясха опять был замечен пролет (одиночки и стайки до 6 птиц).

Одиночный, видимо пролетный, угод встречен 7.IV в пустынном участке долины у кол. Уч-Аджи (район Игды). В апреле местные гнездовые птицы держались парами около гнездовых мест (озера Ясха, Каратегелек, Топиатан).

Пролет водоплавающих был выражен слабо. За все время работы отмечены (не считая гнездящихся пеганок и красных уток) 31 кряква, 38 чирков-свистунков, несколько одиночных особей мраморного чирка, 13 свиязей, 10 серых уток, 4 шилохвосты, 112 красноголовых нырков, 9 хохлатых нырков и 13 нырков (ближе не определены), 35 савок и 26 уток (вид которых не установлен). Кроме этого, 30.III—4.IV ночами слышны были голоса пролетающих, видимо немногочисленных, утиных стай. Отдыхавшие и кормившиеся утки небольшими группами по 2—10 особей держались не только на пресных и соленых озерах, но и на крупных хаках (Тоголок); только один раз встречена стая из 50 красноголовых нырков (1.IV, большое соленое оз. Ясха). Более многочисленны были серые гуси: всего отмечено около 350 птиц и 1 большая стая. Гуси летели на северо-восток стаями по 10—70 особей; часть птиц останавливалась на отдых на озерах (12.IV соленый участок оз. Топиатан — 20 птиц, пресное озеро — 6 птиц; утром 15.IV стая из 19 гусей снялась с пресного оз. Ясха).

Относительно многочисленны были лысухи; нами отмечено 374 птицы, причем это число явно занижено, так как много лысух держалось в густых камышах по пресным и соленым озерам и мы не смогли их учесть. По материалам М. Г. Караева (1950), осенью 1949 г. на оз. Ясха также отмечен значительный пролет лысух. Эти данные противоречат указаниям Е. А. Шестоперова, работавшего на Узбое весной и осенью 1935—1936 гг., о том, что за весь весенний сезон удалось отметить 245 шт., а за осенний — 32 лысухи (Рустамов, 1947). Пролет лысух шел вдоль русла Узбоя, о чем, в частности, свидетельствуют находка мертвой птицы восточнее хака Тоголок 5.IV 1951 г. и добыча одиночной особи у кол. Чарышлы 27.IV 1952 г. К 10.IV число лысух в районе оз. Ясха — оз. Топиатан заметно уменьшилось. Видимо, остались только гнездовые птицы, которые держались парами у заломов камыша (в начале апреля отмечены стаи по 10—70 птиц). В середине апреля шел пролет погоньша (отмечено 4 особи) и пастушка (одиночная птица).

Пролетных журавлей мы отметили только днем и ночью 9—12.IV, когда стаями (по 20—38 особей) пролетело на восток и северо-восток 160 птиц; 2 раза встречены группы из 3 птиц. Журавли в пустыне иног-

да останавливаются: вечером 9.IV стая из 22 экз. кормилась по берегам хака у Тоголока, а затем птицы, зайдя на мелководье, устроились на ночевку. Следы журавлей мы видели на высохшем такыре на Мессерианском плато. Мы встретили 15 (4 группы) явно запоздавших на пролете дроф. Бакланов — пролетных или кочующих негнездящихся птиц — отмечено 17 (одиночки и пары). За все время зарегистрировано 22 серых, 35 рыжих и до 10 больших белых цапель. Птицы явно летели на северо-восток, причем рыжие цапли и выпи (их отмечено 5) появились лишь в десятых числа апреля. 31.III над оз. Ясха на северо-восток пролетела стая из 12 серых цапель; 13.IV с оз. Ясха перед закатом снялись 10 рыжих цапель и, набрав высоту, полетели вверх по долине; в этот же день, после заката солнца, с запада прилетели и опустились в камыши 4 рыжих цапли.

Из хищников был хорошо замечен только пролет коршунов. 30.III в туранговую рощу у оз. Ясха после захода солнца прилетело 4 стайки, всего 39 птиц (12, 10, 9, 8), и сели на ночевку. Днем 31.III здесь держалось менее 10 птиц. В этот же день перед закатом над склоном долины пролетело 34 птицы (8, 12, затем 14). В последующие дни подобных скоплений коршунов мы уже не отмечали; птицы встречались лишь в парах (в 1951 г. от оз. Ясха до Топиатана нами обнаружено жилых 8 гнезд).

Чайки держались у пресных и соленых озер, реже у хаков с водой. Всего учтено 9 серебристых и 62 речных чайки и 2 пестроносых крачки.

Довольно разнообразен и четко выражен был пролет куликов. Нами отмечены: 21 толстоклювый зук (группами в 2—4 птицы), 117 морских зуйков (гнездовые пары, пролетные стайки в 4, 10, 17 экз.), 17 чибисов (одиночки и стайка из 12 особей), около 10 белохвостых пигалиц (оз. Топиатан, видимо все гнездовые, появились во второй декаде апреля), 3 ходулочника, 3 одиночки больших кроншнепов, 8 перевозчиков (2 стайки по 4 птицы), 36 чернышей (преимущественно стайки в 4—8 экз.), 53 поручейника (стайка до 30 птиц и группы по 2—8 особей), 2 травника, 4 улита (не определенных до вида, 4 кулика-воробья, одиночный гаршнеп, 6 дупелей, 26 бекасов (более обильны во второй декаде апреля), 5 круглоносых правунчиков. Кроме этого, в начале апреля встречено несколько стаяк каких-то песочников, а ночью с 12 на 13.IV на оз. Топиатан мы слышали крики больших веретенников. Кулики явно предпочитали берега соленых водоемов. Лишь дупеля и бекасы встречались преимущественно по сожженным участкам камыша на мелководье пресных озер (Ясха, Каратегелек, Топиатан). В небольшом числе кулики были и по окраинам высыхающих хаков. Пара морских зуйков держалась во второй половине дня 10.IV на окраине песков и такыра почти в 2 км от воды (Тоголок). Остальные виды из вышеприведенного списка встречены единичными особями.

Представление об общем облике фауны Западного Узбоя в этот период дают следующие материалы: на оз. Соленое Ясха утром 31.III в поле зрения отмечено более 70 лысух, 6—10 пеганок, 6 чирков-свистунков, 10 красноголовых нырков, 8 савок, 4 перевозчика, 12—16 сибирских белых трясогузок; в тот же день, около полудня — 50 лысух, 3 пеганки, 2 красные уски, 2 красноголовых нырка, 1 камышевый лунь; тут же утром 2.IV—67 лысух, 2 красные утки, 12 савок, 40—45 грачей; там же, после полудня 4.IV — 50 лысух, 7 красноголовых нырков, 1 хохлатый нырок, 6—8 чернышей, 3 поручейника, до 10 желтых трясогузок; утром 14.IV — 6 лысух, 1 мраморный чирок, 4 связи, 17 красноголовых нырков, 5 озерных чаек, пара и одиночка морских

зуйков, 3 черныша, 2 поручейника, 2 бекаса, 1 большая белая и 1 рыжая цапли, 1 баклан, 1 болотный лунь, 20 грачей, 2 сибирских белых трясогузки, несколько одиночных туркестанских желтых трясогузок, одиночка варакушка; здесь же в полдень 15.IV — 1 пеганка, 2 красные утки, 5 морских и 4 толстоклювых зуйка, 1 черныш, 2 поручейника, 2 баклана, 1 большая белая цапля, несколько белых трясогузок.

На чистом плесе на оз. Каратегелек утром 5.IV были замечены 5 лысух и 1 чирок-свистунок, над озером — черный коршун; на соленом протоке западнее — 17 озерных чаек, 2 пеганки и 3 красные утки. На берегу небольшого соленого озера у кол. Уч-Аджи (район Игды) в полдень 6.IV кормились 3 толстоклювых и 5 морских зуйков, 1 черныш, 2 сибирские белые трясогузки. У почти высохшего хака площадью около 3000 кв. м у кол. Йылгыггли в полдень 7.IV держались 1 ворон, 2 буланных выюрка, 6—10 серых и 4 хохлатых жаворонка, 7 сибирских белых трясогузок; там же утром 8.IV — 21 серый жаворонок, 3 туркестанские белые трясогузки, 1 пустынная камешка.

У хака Тоголок площадью около 30 000 кв. м (рядом с хаком небольшая туранговая роща) 8.IV перед закатом солнца отмечены: 1 годовалая серебристая чайка, 2 кряквы, 4 каких-то улита, 19 грачей, до 10 буланных выюрков, 1 сибирская белая трясогузка; там же в полдень 9.IV — 2 кряквы, 17 морских зуйков, 1 чибис, 2 поручейника, 1 бекас, 1 стервятник, 1 ворон, несколько буланных выюрков, 15—20 черногорлых воробьев, 4 желтоголовые трясогузки, несколько одиночек сибирских белых трясогузок; в тот же день перед закатом — 22 журавля, 4 каких-то нырка, 1 серебристая чайка, 1 авдотка, более 10 морских зуйков, 140—150 грачей (устраивались на ночлег в роще и на обрыве чинка), 5—6 сибирских белых трясогузок; во второй половине дня 10.IV — 10 серых уток, 6 морских зуйков, 1 большой кроншнеп, 1 тювик.

На соленом озере в районе Бургуна утром 11.IV в поле зрения: одиночка селезень кряквы, 2 самца и 1 самка чирка-свистунка, 2 пеганки, 5 красных уток, 1 пустельга, 4 пары серых жаворонков, пара камешок-плешанок. На небольшом соленом озере с редкими куртинами камыша у кол. Джигирдекли в полдень 11.IV держались 14—15 озерных чаек, 4 морских зуйка, 5 чернышей, 4 кулика-воробья, 3 пары буланных выюрков, 3 сибирские белые трясогузки.

Во второй половине дня 11.IV за 2-часовую экскурсию по берегу оз. Топиатан отмечено много лысух (птицы держались в камышах, сосчитать их было невозможно), самец и 3 самки шилохвости, самец и 2 самки чирка-свистунка, 1 большой баклан, 1 серая и 2 рыжие цапли, 2 белохвостые пегалицы, 1 черныш, 1 дупель, 2 бекаса, 2 пустельги, 2 коршуна, 2 болотных луны, 1 мохноногий канюк, 1 каракумский белокрылый дятел, 2 вороны, стая до 200 грачей, 3 поющих самца местной простниковой овсянки, 3 желтоголовых трясогузки, 2 белоусых славки, несколько одиночных варакушек.

За 2-часовую экскурсию по покрытому прорастающим камышом (старый почти весь сожжен) мелководью и на плесе оз. Каратегелек 13.IV отмечено много лысух (пары в камышах), 1 погоньш, 6—8 чернышей, 3 чибиса, 1 дупель, до 5—7 бекасов, 1 гаршнеп, 2 озерных чайки, 2 красные утки, стайки из 14 каких-то уток, 3 рыжие цапли, 4 коршуна, 4 болотных луны, 2 стервятника, 3 удода, большая стая грачей; в кустах у воды пели буланные выюрки и белоусая славка, кормилось несколько одиночных птиц и стаяк из 3—5 пеночек-теньковок и одиночек варакушек; в камышах — широкохвостые (соловьиные) — камышевки,

одиночные варакушки, много пар местных желтых трясогузок и, в меньшем числе, небольшие группы сибирских белых трясогузок.

Небольшой, но все же заметный пролет проходил во второй половине апреля — начале мая и в других местностях юго-западной Туркмении.

16—18.IV в предгорной полосе в районе Казыл-Арвата почти повсеместно встречались стайки из 2—5 сибирских белых трясогузок; перелегали по кустикам, двигаясь на север, одиночные варакушки; по ручейкам и лужам держались одиночки и небольшие группы чернышей (всего 12—15 птиц), с ними встречен 1 перевозчик. Здесь же в культурном ландшафте отмечены грачи: группы по 4—8 экз. и стаи до 100 птиц. Встречена пара отставших скворцов.

В низовьях Сумбара (устье Терсакана — аул Шарлаук) 20.IV встречены рыжие цапли (гнездовые?), только что прилетели сизоворонки, появились первые золотистые щурки (одиночки и группы по 4—7 особей), начался пролет домовых воробьев, летели деревенские ласточки, по-прежнему встречались варакушки (за 2 часа экскурсии — 3 птицы) и небольшие группы грачей. Восточнее Кызыл-Атрека замечено скопление птиц, в том числе и пролетных: одиночная красная утка, 3 чирка-свистунка, 3 толстоклювых и 5 морских зуйков, 27 чернышей, 11 круглоносых плавунчиков, озерная чайка и речная крачка, 8—10 сибирских белых трясогузок.

21—22.IV на взморье в районе Гасан-Кули шел заметный пролет куликов и чаек. Преобладали чернозобики и круглоносые плавунчики, встречавшиеся стаями от 15—20 до 200—300 птиц. Значительно меньше было белохвостых песочников, куликов-воробьев, больших кроншнепов (самая большая стая состояла из 26 птиц), больших веретенников, травников, бекасов. Морские зуйки все были в парах (гнездовые). Среди чаек примерно 90% приходилось на долю морских голубков (одиночки, пары, стайки до 50 шт.); серебристые чайки держались одиночками и небольшими стайками, речные и пестроносые крачки — одиночками. Из отставших запоздавших птиц можно упомянуть одиночного лебедя-кликуну, одиночек (преимущественно селезней) крякв, небольшие стайки свиязи, шилохвосты, чирков-свистунков, хохлатых нырков, стайку колпиц, одиночных обыкновенных пустельг, полевых луней, орлана-белохвоста. Из воробьиных явно пролетали желтые трясогузки (западносибирские и туркестанские), пеночки-теньковки, малые мухоловки, горихвостки (за 40 мин. 10 одиночных птиц), варакушки (за то же время 3 особи), деревенские ласточки.

В середине дня 23.IV в низовьях Атрека на оз. Малое Делили мы также застали пролетных птиц. За 2 часа здесь отмечено 5 погонышей, 42 кряквы (2, 5, 35), 45 широконосок (14, 15, 16), около 20 свистунков (одиночки и стайки из 15 особей), 4 свиязи, 3 шилохвосты, стайка из 50 каких-то нырков, около 100 ходулочников (стайками по 20—40 птиц), свыше 20 травников (одиночки и стайка из 8 особей), 30 чернозобиков (5, 10, 15), 1 краснозобик, около 200 круглоносых плавунчиков (мелкие стайки и стая в 100—110 птиц), 4 озерных и 2 серебристых чайки, одиночки тювик и чеглок, 5—7 зеленых шурок, 2 серые вороны (единственная встреча за всю экспедицию). Много пролетало деревенских ласточек: за 3 мин. сосчитано 123 птицы (одновременно в поле зрения до 40), а через полчаса их совсем не стало. По берегам стайками по 5—10 птиц держались западносибирские и туркестанские желтые и западносибирские белые трясогузки, одиночками — желтоголовые трясогузки, пеночки-теньковки, малые мухоловки (много), горихвостки, варакушки.

Эти же виды воробьиных в тот день мы встретили по краям поливов, по берегам арыков и в аулах (Аджиаб, Челаюк).

По опросным сведениям, в марте много уток, куликов и лысух было на хаках и на лужах по такырам в районе Бугдайли, Мессериана, Арпы. 25.IV — 6.V на обширном Мессерианском плато (от Мессерианы и Чикишляра на юге до отрогов Кум-Дага на севере) все еще был заметен небольшой пролет, причем встречены и виды, не отмеченные нами на Узбое. Вечером 25.IV сел на ночевку на такыре у Шаудуз-Калы белый аист; 26.IV там же отмечены орлан-белохвост и несколько степных луней; южнее промоины Гяурли 27.IV добыт самец пустельги; в первой половине дня 28.IV на северо-восток южнее пос. Кум-Даг над песками пролетела стайка каких-то уток. В разных пунктах отмечены западно-сибирские желтые и белые трясогузки, какие-то пеночки, малые мухоловки, обыкновенные горихвостки, деревенские ласточки. Пролет последних особенно отчетливо был виден 1.V, когда у Мешада на северо-восток летели одиночки и мелкие стайки (до 7 птиц одновременно в поле зрения). Со 2.V у Мессерианы начался пролет небольших групп береговых ласточек; отмечены они и в последующие дни. С 3.V стали встречаться одиночные серые мухоловки. Пролет зеленых щурок шел у Мессерианы 2 и 3.V (всего не менее 17 птиц). В предгорной полосе пролет продолжался и позже: 10.V между Бахарденом и Кельата на 5-километровом расстоянии пути с машины отмечено 47 золотистых и 6 зеленых щурок, 1 степная и 1 обыкновенная пустельга.

Единично встречены иволга, розовый скворец (3.V у Мессерианы — 6,4—5.V у Геокча — несколько штук), степной конек (5.V у Геокча, 6.V у Мадау), тростниковая камышевка (28.IV у промоины Гаурли).

Явная концентрация сменяющих друг друга птиц отмечена на хаке Геокча (площадь воды около 0,5 га): вечером 4.V здесь было 4 круглоносых плавунчика, 3 озерных чайки, 1 желчная овсянка, 1 обыкновенная горихвостка, 3 деревенских ласточки; ночью присаживалась стая каких-то уток; рано утром 5.V — 4 поручейника, 3 чернозобика, 1 кулик-воробей, 3 круглоносых плавунчика, 1 ходулочник, 2 деревенских и 3 береговых ласточки; через час — 2 стайки куликов-воробьев (7,16), 6 круглоносых плавунчиков, 1 морской голубок, 1 малая белая цапля, 5 деревенских и 12 береговых ласточек.

В том же районе на зеленеющей ложбине такыра с лужей 20×15 м и несколькими кустами дерезы днем 5.V держались самка кряквы, 3 кулика-воробья, домовый воробей, 5 западносибирских желтых и 1 желтоголовая трясогузка, степной конек, несколько хохлатых жаворонков, пара пустынных серых сорокопутов, каменка-пleshанка, 4 деревенских ласточки.

Об интенсивном пролете через Мессерианское плато воробьиных птиц косвенно свидетельствуют и найденные в трещинах стен мечети Мешада уже высохшие «запасы» домового сыча: 11 сибирских скворцов, 2 луговых конька, 1 малый жаворонок, 1 пустынная каменка.

Весна 1952 г. в Туркмении была необычной: низкие температуры и обилие осадков вызвали бурную, хотя и запоздавшую вегетацию травянистой растительности (особенно эфемеров). Местами в Заунгузских Каракумах закрепленные барханы и особенно межбарханные понижения в конце апреля зеленели почти как среднерусские луга. Значительные понижения температуры были и в начале мая (11.V в 9 час. утра 6° ; в 15 час. — только $8^\circ,5$). В конце марта — начале апреля в подгорной полосе Копет-Дага шел массовый пролет. 1.V восточнее Ашхабада из окна поезда можно было видеть одновременно до 5—6 стай дроф и

журавлей (серых и красавок), пасущихся по зеленым холмам. В это же время летели джеки, белобрюхие рябки, черные вороны. По опросным данным, пролет водоплавающей и степной дичи у Ашхабада в этом году был небольшой.

6—8.IV мы работали в районе Репетекской песчаной станции. Через поселок и окружающие станцию черносаксаульники и бугристые пески разной степени закрепленности шел пролет желтоголовых, сибирских белых, туркестанских и сибирских желтых трясогузок, пеночек-теньковок, малых мухоловок, обыкновенных горихвосток, тугайных соловьев, варакушек, деревенских ласточек. Утром 7.IV в черносаксауловом лесу за 40 мин. отмечено до 10 теньковок, 3—4 тугайных соловья, 2 варакушки, 5—6 бухарских серых синиц, несколько скотоцеров (последние 2 вида — гнездовые); за час в бугристых полузакрепленных песках с мелкими кустиками черкеза, кандыма, эфедры отмечены (примерно на 3 км) из пролетных птиц: 2 сибирских белых и 1 желтоголовая трясогузка, 7 теньковок и 1 деревенская ласточка.

Как и везде, больше птиц было у воды. На небольшом песчаном карьере площадью 1,5—2 га с лужами воды и кустами петты, джиды, карагача утром 8.IV за 2 часа отмечены 2 черныша, 2 больших улита, 1 травник, 5 куликов-воробьев, самка какого-то луня, до 15 сибирских белых и 7 желтоголовых трясогузок, 1 малая мухоловка, 2 обыкновенные горихвостки, 6 одиночных варакушек, до 15 деревенских ласточек; из местных птиц — 6 воронов, славка-завирушка, каменка-плясунья.

9.IV при переезде на автомашине через пески от Репетека до Чарджоу (около 70 км безводных песков) мы встретили мелкие стайки сибирских белых и туркестанских желтых трясогузок, пеночек-теньковок, деревенских ласточек и одиночных варакушек (их было много), черного чеканчика, полевого луня. Птицы были не только в полузакрепленных песках, но и в грядах сыпучих барханов.

10—24.IV мы познакомились с фауной культурных участков, тугаев и прилегающих участков преимущественно мелкобугристой щебнистой пустыни на маршруте Чарджоу — Дарганата — Хазарасп — Хива — Ташауз — Тахиа-Таш — Куния-Ургенч. Пролет птиц был выражен здесь в общем слабо. С 10 по 16.IV на левобережье Аму-Дарьи от Чарджоу до оз. Балыкчи (Султан-Санджар) отмечено всего 20 серых гусей, 8 крякв, 19 серых журавлей, 8 больших кроншнепов, 6 поручейников, 4 черныша, 10 больших веретенников, 5 бекасов, 158 озерных и 3 серебристых чайки, более, 1100 розовых пеликанов, 42 пустельги (одиночки и стайки до 7 особей), 2 обыкновенных канюка и т. д. Хорошо выраженное скопление гидрофильных видов было лишь на оз. Балыкчи: вечером 16.IV в южной части озера держалось до 50 серых гусей, 50—80 красных уток, 30—40 крякв, 60—70 шилохвостей, 70—80 свистунков, 20—30 красно-головых нырков, до 200—250 лысух (утром 17.IV на всем озере — не менее 700 птиц в 3 больших стаях), до 25 бакланов, 7 белохвостых пугалыц, до 30 морских зуйков, 1 галстучник, 4—5 чернышей, 10 поручейников, 10—15 травников, 15—20 ходулочников, 5 куликов-воробьев, 10—15 круглоносых плавунчиков, 1 бекас, 1 озерная чайка, 14 чайконосых крачек, одиночные степной и болотный луни, до 50 сибирских белых и столько же сибирских желтых трясогузок, несколько мелких стаяк местных желтых и несколько штук желтоголовых трясогузок, до 10 одиночных варакушек, до 5—8 городских и одиночная деревенская ласточки. Значительно меньше, заметные скопления птиц, особенно куликов и отчасти мелких воробьиных (в том числе трясогузок), были на поливах и в местах сброса воды с полей (18.IV — 23.IV).

Пролет мелких воробьиных птиц (белые и желтые трясогузки, лесные и степные коньки, пеночки-теньковки и веснички, малые и серые мухоловки, горихвостки, варакушки, деревенские и городские ласточки и др.) особенно отчетливо был замечен в культурном ландшафте (по садам, в кустарниках, по арыкам и окраинам полей) и в тугаях. В меньшем количестве встречались они в пустынных участках, примыкающих к этим биотопам.

В первую декаду мая пролет мелких воробьиных птиц вдоль Аму-Дарьи продолжался практически с той же интенсивностью, что и в середине апреля. Появились злотиистые и зеленые шурки, сизоворонки, чечевицы и желчные овсянки, больше стало серых мухоловок. Заметно меньше стало куликов, совсем не попадались серые гуси и журавли, прекратился пролет пустельги.

В Заунгузских Каракумах, между Куня-Ургенчем и кол. Чарышлы близ восточного конца Западного Узбою (расстояние около 200 км) и колодец Чарышлы (расстояние около 230 км), с 25.IV по 2.V мы отметили 25 пролетных видов серого журавля (у кол. Чарышлы 26.IV стайка из 14 птиц летела на северо-восток); лысуху (истощенный самец сел в песках у кол. Чарышлы); чирка-свистунка, крякву (2 свистунка и 2 кряквы днем 28.IV подняты с поросшего травой высушенного хака близ Чарышлы; свежие остатки съеденного хищником крякового селезня под чинком в 64 км северо-восточнее); черныша (2 одиночки 26 и 28.IV на хаке с водой в 25 км восточнее Чарышлы); перевозчика (свежий труп кем-то убитого там же 28.IV); круглоногого плавунчика (2 на тех же хаках и 1 поблизости, у лужи на дороге, 26.IV; 7 и 4 там же 28.IV); чайконосую крачку (пару — 26.IV над обширным солончаком в 80 км северо-восточнее Чарышлы); пустельг (всего 24 встречи; часть из них — не менее 12 — несомненно гнездовые, но часть — явно пролетных; утром 28.IV у Чарышлы пролетели на северо-восток 2, вскоре еще одна); степного и полевого луней (11 встреч первого вида в разных пунктах, в том числе и у Чарышлы; самец полевого луня 28.IV у хаков; 3 встречи луней — не определены до вида); удода (25.IV одиночка в мелкобугристых закрепленных песках в 40 км юго-западнее Куня-Ургенча); черного стрижа (одиночка — вечером 29.IV в 64 км северо-восточнее Чарышлы, пара 30.IV в 20 км восточнее); черногорлого воробья (одиночка 25.IV на такыре в 4 км южнее Ярбекир-Калы); западносибирскую белую (всего 22—25 птиц одиночек и стаяк до 6 особей в разных участках пустыни) и туркестанскую белую (одиночка 27.IV у Чарышлы) трясогузок; западносибирскую желтую трясогузку (не менее 14 встреч в разных пунктах; кроме этого, более 60 экз. желтых и белых трясогузок в 7 смешанных стайках); пеночку-теньковку (10 одиночек в разных пунктах); какую-то крупную камышевку (одиночка утром 2.V в Ярбекир-Кала); бормотушку (1.V там же); тугайного соловья (одиночка 28.IV в щебнистой пустыне в 45 км северо-восточнее Чарышлы); обыкновенную горихвостку (2.V одиночки у Ярбекир-Калы и в 10 км восточнее на солончаке); пестрого каменного дрозда (одиночные самцы на хаке 28.IV и в Ярбекир-Кале 1.V); западного соловья (одиночка 30.IV в щебнистой пустыне в 100 км северо-восточнее Чарышлы); деревенскую ласточку (всего 39 одиночек и групп до 4 птиц в разных пунктах вплоть до кол. Чарышлы; стайка из 11 экз. в 25 км южнее Куня-Ургенча 25.IV).

Трудно сравнивать материалы по пролету, собранные и в разных местах и в различные годы. Но все же можно сказать, что весной 1952 г. пролет по Аму-Дарье не отличался резко от пролета по Узбою

весной 1951 г. Общий характер пролета в Заунгузских Каракумах напоминает то, что мы видели в пустынных необводненных участках Западного Узбоя и Мессерианского плато. Малочисленность пролетных птиц в Заунгузских Каракумах отчасти может быть связана с влиянием расположенного поблизости обширного Хивинского оазиса, отчасти — с холодной весной и поздними сроками наблюдений.

Изложенные выше материалы, на наш взгляд, достаточно четко показывают, что в туркменских пустынях пролет идет широким фронтом (как в Кара-Кумах, так и на Мессерианском плато). То, что в более благоприятных местах (закрепленные пески с кустарниковой растительностью, крупные хаки, соленые и пресные озера, окраины культурного ландшафта) наблюдается заметная концентрация птиц, не опровергает этого общего положения, так как в оазисы птицы попадают, также преодолевая значительные участки пустыни.

Указания некоторых авторов (Steinbacher, 1951; Рустамов, 1954) на то, что птицы стремятся пересечь пустыню в кратчайший срок и по прямому направлению (в чем они видят аналогию с перелетом сухопутных птиц через море), нуждаются, как нам кажется, в уточнении. По нашим наблюдениям, мелкие лесные птицы (иволга, пеночки, варакушки, горихвостки) летят не спеша, кормясь и отдыхая. Сходно проходит и пролет ласточек: птицы ловят добычу и постепенно перемещаются на северо-восток. Стаек или одиночек, летящих стремительно в определенном направлении, нам видеть почти не приходилось. На отдых и кормежку останавливаются и более крупные птицы (утки, кулики, хищники и даже такие сильные птицы, как журавли и серые гуси).

Нуждается, видимо, в дополнительном фактическом материале и общепринятое представление о том, что пролет через пустыню сопровождается повышенной гибелью мигрантов. Трупы погибших птиц мы находили весьма редко³ и во всяком случае не на много чаще, чем во время пролета в средней полосе Европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА*

Акопян М. М. Судьба трупов сусликов в степи. Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5, 1953.

Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. Ашхабад, 1952.

Дементьев Г. П., Карташев Н. Н. Фауна наземных позвоночных западного отрезка трассы Главного Туркменского канала и ближайшие перспективы ее изменения. Зоол. журн., т. XXXI, вып. 1, 1952.

Дементьев Г. П., Караев М. Г., Карташев Н. Н. Птицы юго-западной Туркмении. Уч. зап. МГУ, вып. 171, биология, 1955.

Дементьев Г. П., Карташев Н. Н., Ташлиев А. О. Материалы по фауне наземных позвоночных северо-восточной Туркмении. Тр. Ин-та биол. АН ТуркмССР, сер. зоол., вып. IV, 1956.

Караев М. Г. Наблюдения над пролетом птиц на Западном Узбое. Изв. Туркм., фил. АН СССР, № 5, 1950.

Караев М. Г. Птицы Западного Узбоя, Автореф. дис. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Ашхабад, 1952.

Кумари Э. В. К теории пролетных путей и миграций широким фронтом. Тр. II Прибалт. орнитолог. конфер. М., 1957.

Рустамов А. К. Некоторые данные о фаунистических изменениях на Западном Узбое. Докл. АН СССР, т. LV, № 9, 1947.

³ Возможно, здесь сказывается роль хищников как санитаров, о чем свидетельствует интересный эксперимент М. М. Акопяна (1953) по выяснению судьбы трупов сусликов в степи.

Рустамов А. К. Основные черты современного состава и распределения авифауны трассы Главного Туркменского канала и источники заселения его птицами. Зоол. журн., т. XXX, вып. 1, 1951.

Рустамов А. К. Птицы пустыни Каракум. Ашхабад, 1954.

Dorst J. Les migrations des oiseaux. Paris, 1956.

Heim de Balsac H. Biogéographie des mammuères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. Bull. biol. de France et de Belgique, 1936.

Moreau R. E. Migration as seen in Egypt. Ibis, vol. XII, 3, 1927.

Steinbacher J. Vogelzug und Vogelzugforschung, 1951.

Л. С. СТЕПАНЯН

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПЕРЕПЕЛЯТНИКА В ТУРКЕСТАНЕ

Распространение перепелятника в Туркестане в настоящее время недостаточно изучено. Гнездование этих птиц в горных лесах окончательно не доказано; на равнине же они не гнездятся.

За последние годы собран новый материал, свидетельствующий о нормальном гнездовании перепелятника в Тянь-Шане. Нами, в частности, в 1956 г. добыты взрослые птицы у гнезда с кладкой. В Зоологическом музее Московского университета имеются 3 экз. из Таджикистана (взрослый самец, 7.IX 1936 г., оз. Искандер-Куль; молодая самка, 6.IX 1936 г., оз. Искандер-Куль; молодая самка, 15.VIII 1936 г., устье р. Серим), собранные Д. И. Бибиковым; экземпляр из Алайского хребта (молодой самец, 25.IX 1956 г., ущелье Ак-Су), добытый А. А. Кузнецовым; в Зоологическом музее Академии наук Киргизской ССР хранятся 5 экз. из Киргизии (взрослый самец, 27.IX 1954 г., Арслан-Боб, Базар-Курганский р-н, Джалал-Абадская обл.; взрослая самка; 16.V 1943 г., урочище Кичик, Алайский р-н, Ошская обл.; взрослый самец, 28.IX 1955 г., окрестности села Камышановки, 45 км севернее г. Фрунзе; взрослая самка, 2.VI 1954 г., село Средние Урюкты, Иссык-Кульская обл.; молодой самец, 22.VIII 1940 г., Орто-Булак, Джетыогузского р-на, Иссык-Кульская обл.); в Среднеазиатском университете имеется молодой экземпляр с оз. Сары-Чилек в Фергане; наконец, нами добыто 4 экз. в Терской-Алатау, в Центральном Тянь-Шане (взрослый самец, 20.VI 1954 г., ущелье Чон-Кызыл-Су; взрослый самец, 20.V 1956 г., там же; взрослая самка, 16.V 1956 г., там же; самец в наряде первого года, 18.V 1956 г., там же). М. Н. Корелов приводит сведения о гнездовании перепелятника на хребте Кетмень (северо-восточный Тянь-Шань).

Таким образом, по-видимому, верно предположение о гнездовании его во всей лесной зоне Тянь-Шаня и местностях к юго-западу от него. Однако систематическое положение перепелятников, населяющих эти горные области, до последнего времени не было выяснено. Внутривидовая систематика и распространение перепелятника в Туркестане рассматривались в ряде работ (Hartert, 1912; Laubmann, 1913, Мензбир, 1914; Шнитников, 1925; Дементьев, 1937, 1951, 1952). Тем не менее по-

вые материалы позволяют несколько изменить существовавшие представления по этому вопросу.

В последнее время намечается тенденция более осторожно решать вопросы внутривидовой систематики. В связи с этим особенно важное значение приобретает явление так называемой клинальной изменчивости.

Степень морфологической и экологической обособленности отдельных популяций перепелятника в разных частях ареала выражена неодинаково. Как известно, у этого вида существуют оседлые островные расы с узкими ареалами. В то же время огромное пространство Евразии занято популяциями, образующими типичную клину и в настоящее время рассматриваемыми как два подвида — *Accipiter nisus nisus* и *A. p. nisusimilis*. Номинальная форма занимает европейскую часть ареала (кроме Средиземноморья) и Западную Сибирь. Далее к востоку от средней Сибири до Японии и Северного Китая обитает подвид *nisosimilis* (Дементьев, 1951). В пограничной области между этими подвидами нет резких переходов, и их выделение, а также установление границы между ними носит условный характер (Дементьев, 1951). Изменчивость здесь проявляется в постепенном возрастании величины птицы и в посветлении окраски — в направлении с запада на восток. Птицы из крайних частей этого обширного ареала заметно различаются, но между ними имеется целый ряд переходов, между которыми различия практически неувловимы.

Помимо группы европейско-североазиатских перепелятников и отдельных подвигов с узкими ареалами, существует вторая группа популяций — горных, населяющая хребты Центральной и Средней Азии. До сих пор эта группа рассматривалась как один подвид *A. p. melaschistos*, распространенный к северу до Таджикистана. Характерные признаки азиатских горных перепелятников — крупная величина и темная окраска, что хорошо отличает их от группы *nisus — nisosimilis*. Птицы, населяющие горную часть ареала, представляют заметно обособившуюся и в сущности изолированную группу популяций. Здесь так же, как и в случае северной группы, ярко выражено явление клины, но особой, отличной от северной. С северо-запада на юго-восток наблюдается постепенное возрастание величины птицы и слабое увеличение интенсивности окраски.

Нами изучен материал из Центрального Тянь-Шаня (11 экз. коллекций Зоологического музея Московского университета и Зоологического музея Академии наук Киргизской ССР), районов к югу и юго-западу от него (7 экз.), а также от проф. Г. П. Дементьева получены данные о 10 экз. из Ладака, Сиккима, Ганьсу и других частей Высокой Центральной Азии, хранящихся в Берлинском музее.

Анализ географической изменчивости внутри популяций горной группы выявил вполне уловимые морфологические различия у птиц северо-западной и основной частей ареала. Как и в случае европейско-северо-азиатской группы, в признаках наиболее расходятся особи из противоположных частей ареала. Птицы из Тянь-Шаня и местностей к юго-западу от него несколько обособлены от популяций, населяющих горы Центральной Азии, но, по всей видимости, здесь так же, как и в случае группы *nisus — nisosimilis*, нельзя наметить резкой границы между ними.

На основании проведенного анализа мы считаем необходимым разделить азиатских горных перепелятников на две формы. Оставляя имя *melaschistos* за птицами горных областей Центральной Азии (Гималаи,

Тибет), группу популяций, населяющих северо-западную часть горного ареала, следует выделить в самостоятельную форму. Новый подвид — *Accipiter nisus dementjevi* subsp. nov. мы называем в честь проф. Г. П. Дементьева.

Новая форма отличается от *melaschistos* более мелкими размерами. Окраска сходна с *melaschistos* — спинная сторона очень темная, верх головы черноватый, но брюшная сторона несколько светлей. От *nisosimilis* она отличается несколько более крупными размерами и заметно более темной окраской. У самцов новой формы интенсивность ржавчатой окраски низа заметно больше, чем у *nisosimilis*, причем на боках она так же, как и у *melaschistos*, сливается в сплошное поле. Самка нового подвида по размерам занимает промежуточное положение между *melaschistos* и *nisosimilis*. Окраска спинной стороны приближается к *melaschistos*, брюшная сторона несколько светлей, напоминает *nisosimilis*.

Таблица 1

Длина крыла *Accipiter nisus nisosimilis, dementjevi melaschistos* (в мм) *

Подвиды	♂ ♂			♀ ♀		
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
A. n. <i>nisosimilis</i>	200	213	206	240	260	245
A. n. <i>dementjevi</i>	205	210	208	240	256	250
A. n. <i>melaschistos</i>	212	219	—	245	260	—

* Средние размеры для самцов *dementjevi* даны по 7 экз., для самок — по 6 экз.; для самцов и самок *nisosimilis* — по 24 экз. Размеры *melaschistos* даны по Бекеру (1928).

Тип. Самец, 20.VI 1954 г., Тянь-Шань, хр. Терскей-Алатау, ущелье Чон-Кызыл-Су. Л. С. Степанян.

Распространение. Экземпляры. Гнездовые: ♀ ad., 16.V 1956 г., ущелье Чон-Кызыл-Су, хр. Терскей-Алатау, Тянь-Шань; ♂ 18.V 1956 г., там же; ♂ ad., 20.V 1956 г., там же; ♂ ad., 20.VI 1954 г., там же; ♂ ad., 2.VI 1954 г., с. Средние Урюкты, Иссык-Кульская котловина; ♀ juv., 22.VIII 1940 г., Орто-Булак, Джеты-Огузский р-н, Иссык-Кульская обл.; juv., 23.VII 1925 г., оз. Сары-Чилек, Фергана; ♀ ad., 16.V 1943 г., урочище Кичик, Алайский р-н, Ошская обл.; ♀ juv., 15.VIII 1936 г., устье р. Серим, Таджикистан. Добытые во внегнездовое время: ♀ juv., 23.IX 1910 г., долина р. Тюп, Иссык-Кульская котловина; ♀ juv., 24.IX 1910 г., там же; ♀ ad., 10.X 1910 г., там же; ♂ ad., 28.IX 1955 г., окрестности с. Камышановки, 45 км севернее г. Фрунзе; ♀ ad., сентябрь 1936 г., с. Сосновка, Киргизский хребет; ♂ ad., 27.IX 1954 г., Арслан-Боб, Джалал-Абадская обл.; ♂ juv., 25.IX 1956 г., ущелье Ак-Су, Алай; ♀ juv. 6.IX 1936 г., оз. Искандер-Куль, Гиссарский хребет; ♂ ad., 7.IX 1936 г., оз. Искандер-Куль, Гиссарский хребет. Ареал — Центральный Тянь-Шань от Кетменя до Киргизского хребта, Ферганский хребет, Алай, Гиссарский хребет и, по-видимому, несколько далее

к югу и юго-востоку. Как было отмечено выше, вследствие клинальной изменчивости всей азиатской горной группы перепелятников провести резкую границу между *dementjevi* и *melaschistos*, так же как и в случае северной клины, не представляется возможным.

Общее распространение перепелятника в Туркестане в свете вышеизложенного можно представить следующим образом. На гнездовые сюда этот ястреб проникает с противоположных концов страны. На крайнем западе в Больших Балханах и частично в Копет-Даге (Туркмения) гнездится *nisus* (Дементьев, 1951), ареал которого захватывает Кавказ и огибает с юга Каспий. Восточная часть Туркестана в пределах Тянь-Шаньской и Памиро-Алайской горных систем населена *dementjevi* — формой, теснейшим образом связанной с центральноазиатской группой *melaschistos*.

Таким образом, в Туркестане между ареалами *nisus* и *dementjevi* существует полный разрыв, и зоогеографически эти подвиды тяготеют к совершенно разным фаунам. Туркменский *nisus* — к европейско-кавказской, *dementjevi* — к центральноазиатской. Так как перепелятник вообще очень широко распространен, то такой характер размещения его в Туркестане представляет несомненный зоогеографический интерес. *A. n. nisosimilis* в Туркестане бывает только на пролете.

Наши наблюдения над *Accipiter nisus dimentjevi* относятся к хребту Терской-Алатау (Тянь-Шань). В пределах этого хребта перепелятник населяет исключительно лесной пояс (2—3 тыс. м над уровнем моря). Гнездовый биотоп — горные ельники; гнездиться предпочитает в средней наиболее сомкнутой части леса. Отсюда совершает охотничьи вылеты вверх и вниз от пояса леса. Охотившиеся самцы наблюдались вплоть до верхних частей альпийского пояса и в то же время в области перехода предгорий в подгорную равнину. В обоих случаях ястребов привлекает легко доступная добыча: в альпийском поясе — преимущественно малоосторожные гималайские выюрки (*Leucosticte nemoricola*), в области предгорий — богатая фауна речных долин. Летом в исследованном районе численность перепелятника была невысокой и в общем постоянной (в 1953, 1954, 1956 и 1957 гг.).

К кладке ястребы приступают довольно рано. Так, в ущелье Чон-Кызыл-Су на высоте около 2700 м над уровнем моря гнездо было найдено 16.V 1956 г. Оно располагалось на старой ели, у ствола, приблизительно в 8 м от земли. Основной материал — сухие еловые ветки и прутья, более толстые снаружи и тонкие и нежные в выстилке лотка. Судя по небрежности постройки и отсутствию всякого другого материала, помимо еловых прутьев, гнездо, по всей вероятности, было построено самими ястребами. В нем находилось 3 свежих яйца. Самка насиживала, она была добыта в этот же день. В ее яичнике обнаружено еще 3 крупных фолликула (диаметром в 17, 20 и 25 мм). Таким образом, кладка должна была состоять из 5—6 яиц. Самка была хорошо упитана, имела значительный слой подкожного жира и сильно развитые наседные пятна. В это же время добыто 2 самца. Экземпляр в первом годовом наряде от 18.V из ущелья Кара-Баткак имел семенники 12 мм длиной, у второго старого самца от 20.V из ущелья Текели-Тер семенники по 16 мм. Очевидно, вторая декада мая — период массовой кладки.

Форма яиц из осмотренной кладки — овальная с нерезко выраженным острым концом. Основной фон светлый, зеленовато-голубоватый, на просвет изнутри — изумрудно-зеленый. Степень опятненности различна. У 2 яиц пятна крупные, сосредоточены у тупого конца, у тре-

того — мелкие пятна неправильной формы равномерно распространены по всей поверхности скорлупы. Цвет пятен — насыщенный ржавчато-коричневый. Размеры яиц в миллиметрах: $42,4 \times 34,8$; $43,7 \times 34,9$; $43,7 \times 34,9$. Размеры яиц этой кладки заметно больше, чем у кладок из Гималаев (максимальные размеры там $40,3 \times 33$. Baker, 1928), но в то же время уступают размерам яиц тибетских птиц ($44,1 \times 34,8$; $45,5 \times 34,1$; 46×34 . Schäfer, 1938).

Приведенные сравнения любопытно сопоставить с вертикальным расположением ареала ястребов. Самые высокогорные популяции населяют Тибет (в пределах около 3 тыс. м над уровнем моря — Бианки, 1907), затем следует туркестанская часть ареала (2—3 тыс. м над уровнем моря) и, наконец, в Гималаях перепелятник обитает преимущественно в пределах 1800—2400 м над уровнем моря (Baker, 1928).

Таким образом, здесь как будто намечается некоторая зависимость величины яиц от абсолютной высоты, занимаемой данной популяцией на гнездовье. Однако вследствие известной фрагментарности наших знаний по этому вопросу делать окончательный вывод преждевременно, особенно если учесть большие индивидуальные колебания в размерах яиц у этого вида.

Следов линьки у упомянутых выше экземпляров не отмечено. Оперение у самца от 20.VI 1954 г. из ущелья Кара-Баткак заметно обношено, но также без признаков линьки.

В питании этого перепелятника, во всяком случае в весенне-летний период, существенную роль играют горные выюрки, особенно *Leucosticte nemoricola* и *Serinus pusillus*.

ЛИТЕРАТУРА

Бианки В. Л. Материалы для авифауны Монголии и восточного Тибета. Тр. экспедиции Русск. геогр. о-ва, совершенной в 1899—1901 гг. под рук. П. К. Козлова, 1907.

Дементьев Г. П. Птицы Туркменистана. Ашхабад, 1952.

Зарудный Н. А. и Кореев Б. П. Орнитологическая фауна Семиреченского края. Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., отд. зоол., вып. 7, 1905.

Кашкаров Д. Н. Результаты экспедиции Главного среднеазиатского музея в районе оз. Сары-Чилек, ч. I. Изв. Среднеазиатского комитета по делам музеев и охраны памятников старины, искусства и природы, вып. 2, 1927.

Мензбир М. А. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. Врем. о-ва содействия успехам опытных наук им. Леденцова, приложение № 4, 1914.

Птицы Советского Союза. Под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 1. М., 1951.

Шнитников В. П. Животный мир Джетысу. Естественно-историческое описание края, 1925.

Baker E. C. St. The fauna of British India including Ceylon and Burma Birds., vol. V. London, 1928.

Dementiev G. P. On the Sparrow-Hawk in Turkestan. The Ibis, October, 1937.

Hartert E. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd. II, Berlin, 1912—1921.

Laubmann A. Vögel. Wissenschaftliche Ergebnisse der Reise von Dr. G. Merzbacher im zentralen und östlichen Tian-Schan. 1907—1908. Abhandl. Königl. Bayer. Akad. Wissenschaft. math.-phys. Klasse XXVI, 1913.

Schäfer E. Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. Journ. Ornithol., 86 Jahrgang, Sonderheft. Berlin, 1938.

В. Г. ГЕПТНЕР

ИНТЕНСИВНОСТЬ ПЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПТИЦ

Предлагаемые ниже материалы представляют собой краткое изложение некоторых наших наблюдений по гнездовой территории, размножению и другим чертам биологии некоторых видов среднерусских птиц. Они собраны на Звенигородской биологической станции Московского университета (Московская обл.) в 1950—1954 гг.

В настоящей статье приводятся в сущности лишь цифровые материалы, почти без обсуждения их. Хотя подобного рода данные в печати появлялись, однако их мало, а в нашей литературе нет почти совсем. Поэтому можно надеяться, что приводимые сведения, несмотря на всю их неполноту, окажутся полезными и, может быть, стимулируют дальнейший сбор и разработку материала по этому вопросу. Помимо самостоятельного значения, этот вопрос имеет отношение и к ряду других проблем, в частности к разработке методики учета птиц по пению.

Все цифры получены в результате наблюдений с 2 час. ночи и до 10 час. вечера. Записи велись по 5-минутным отрезкам времени, в некоторых случаях отмечалось число песен в минуту. Материал суммировался по получасам и часам. Здесь приводятся данные только по часовым отрезкам. Для определения продолжительности одной песни использовался секундомер.

Непосредственные наблюдения вели студенты В. Внучкова, Н. Обручева, М. Свешникова (зяблик), К. Гофман, А. Претель, Г. Шарфшвердт (теньковка), М. Максимова, Е. Карташева, Т. Бобкова (малая мухоловка), Ю. Мойкин, Ю. Каменский, Л. Лиштван (лесной конек). Они, таким образом, являются соавторами этой статьи.

Теньковка — *Phylloscopus collybitus* Vieill. Учетно пение самца у гнезда с 6 птенцами в возрасте 5—6 дней (одному 6 дней, остальным — 5), 12.VI 1953 г. Самец все дни наблюдений никакого участия в кормлении птенцов не принимал и около гнезда почти не появлялся, однако защищал гнездовой участок. В предыдущие дни пение было несколько интенсивнее, в последующие самец пел немного реже.

Продолжительность песни изменяется довольно сильно, имея M ($n = 20$) 5,55 сек., минимум 2,2 сек. и максимум 8,3 сек. В виде исключения максимум был равен 17 сек., т. е. максимум превышал минимум

в норме в 3,8 и даже в 7,7 раза. Длительность следующих друг за другом песен сильно варьирует. Так, измерение 20 песен дало следующие цифры: 2,8; 7,6; 5,4; 8,3; 2,2; 4,0; 5,8; 5,6; 17,0; 4,2; 5,4; 4,8; 5,2; 4,4; 4,4; 5,0; 4,0; 5,0; 6,8; 3,6 (12 час. 11.VI). Разницы в длине песни в разные часы дня не отмечено.

12.VI первая песня была спета в 3 час. 50 мин., последняя в 20 час. 40 мин., т. е. продолжительность активности составила 16 час. 50 мин.

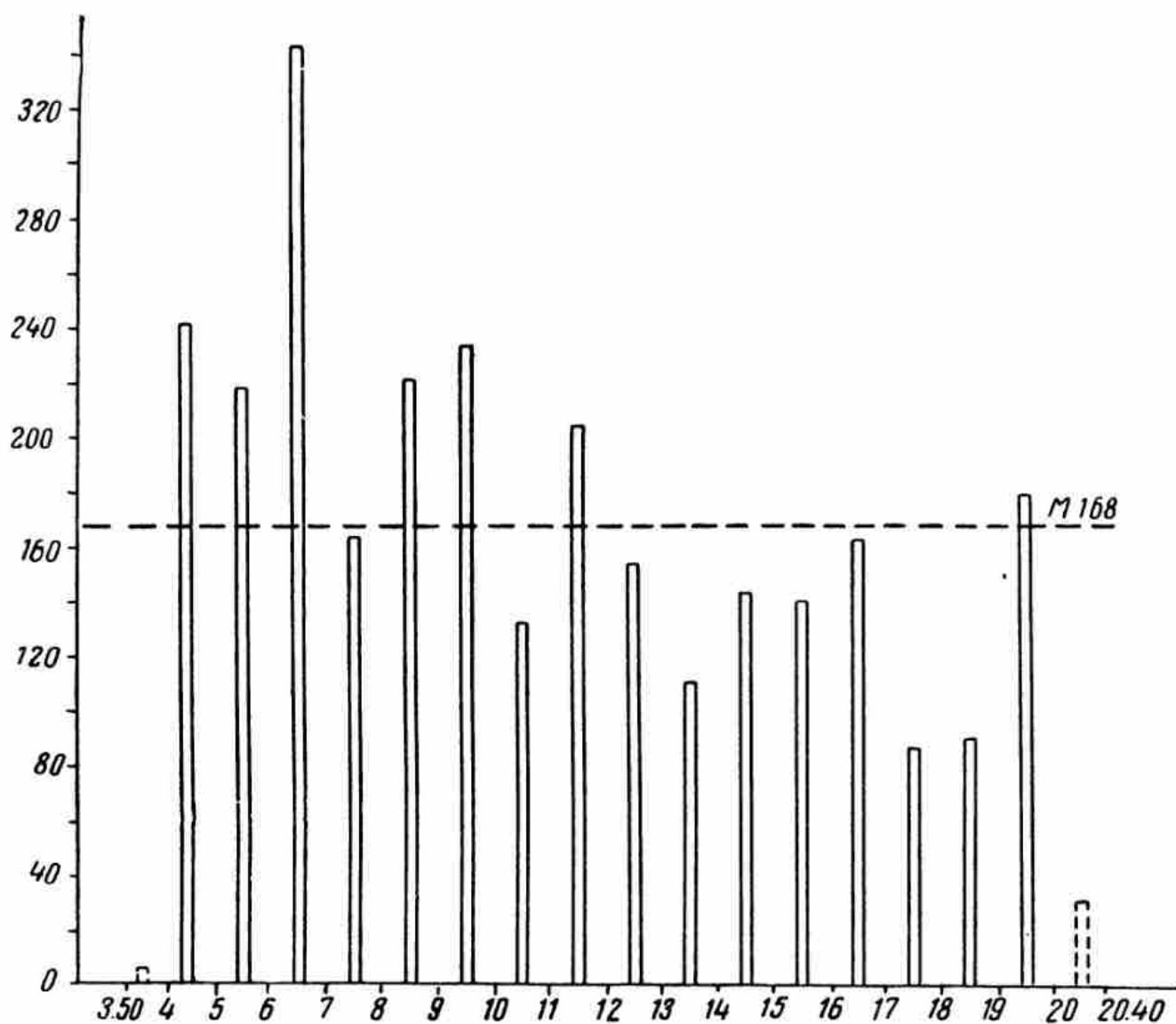


Рис. 1. Суточный график интенсивности пения пеночки-теньковки (за день по часам). Пунктиром очерчены столбики, обозначающие число песен за неполные часы (первый и последний)

За это время спето 2860 песен; в среднем 1 песня за каждые 21,2 сек. активного времени, или 168 песен в час. В час наиболее интенсивного пения (от 6 до 7) самец пропел 344 песни, или 1 песню за 11,9 сек. В этот час птица пела, если взять среднюю продолжительность песен, в общей сложности 31 мин. 42 сек., т. е. больше пела, чем молчала. В час наименее интенсивного пения (с 17 до 18) (пение после 20 час. не принято во внимание, так как час был неполный) спето 85 песен; 1 песня — за 42,3 сек. В этот час птица пела в общей сложности 7 мин. 48 сек.

Если суммировать продолжительность всех песен, взяв среднюю

продолжительность 1 песни, то окажется, что самец за день пел 4 час. 24 мин. 30 сек., или 26,2% от всего времени дневной активности.

По часам интенсивность пения распределяется следующим образом: 3 час. 50 мин.—4 час. = 5; 4—5 час. = 242; 5—6 час. = 218; 6—7 час. = 344 (максимум); 7—8 час. = 164; 8—9 час. = 222; 9—10 час. = 234; 10—11 час. = 192; 11—12 час. = 205; 12—13 час. = 155; 13—14 час. = 110; 14—15 час. = 143; 15—16 час. = 141; 16—17 час. = 161; 17—18 час. = 85 (минимум); 18—19 час. = 90; 19—20 час. = 179; 20 час.—20 час. 40 мин. = 30 (рис. 1).

Интересно, что самец начинает петь приблизительно на 30 мин. позже, чем самка начинает кормить, и кончает пение раньше, чем она заканчивает кормление.

Зяблик — *Fringilla coelebs* L. Под наблюдением находился одиночный самец, занимавший небольшой гнездовой участок в ельнике-зеленомошнике. Площадь участка 1040 кв. м, диаметр около 32,5 м. Самец энергично пел и защищал свой участок от соседних зябликов. За несколько дней наблюдений, начавшихся 4.VI 1951 г., самки не обнаружено; она появилась значительно позже. Типичная картина поведения зафиксирована 5.VI 1950 г. при ясной, теплой и тихой погоде.

Песня зяблика очень короткая и постоянная. Продолжительность ее меняется очень мало — от 1,8 до 2,4 сек. Таким образом, самая длинная песня всего на треть длиннее самой короткой. Средняя длина песни равна 2,16 сек. Фактически в большинстве случаев одна песня длится 2,2 сек. В течение дня длина песни не меняется.

5.VI первая песня отмечена в 3 час. 27 мин. (другие зяблики начали на 7—10 мин. раньше); последняя — в 20 час. 50 мин., т. е. продолжительность времени активности равнялась 17 час. 23 мин. Всего за день спето 2904 песни, в среднем 1 песня за каждые 21,5 сек. активного времени (около 2,8 песен в минуту). На час в среднем приходится 168 песен.

В час наиболее интенсивного пения (с 4 до 5 час.) зяблик спел 282 песни, или 1 песню за 12,4 сек. Таким образом, в этот час зяблик пел 10 мин. 6 сек. Как показывает рис. 2, во время особенно интенсивного пения перерывы между отдельными песнями еще короче.

В час наименее активного пения (с 17 до 18 час.; пение после 20 час. не принято во внимание) зяблик спел 15 песен, или 1 песню за 4 мин., что, однако, не характерно. В другой час малой интенсивности пения (с 6 до 7 час.) спето 73 песни, или 1 песня за 49,3 сек. В этот час птица пела всего 2 мин. 37 сек.

Если иногда птица подолгу поет без перерыва песню за песней, то, с другой стороны, даже в часы наиболее интенсивного пения бывают перерывы по 5 мин., при менее интенсивном — даже по 10—15 мин. Понятно, что эти перерывы чаще и более продолжительное время отмечаются в периоды средней и особенно пониженной активности. Некоторое представление о характере пения в час высокой, средней и малой интенсивности дают рис. 3, 4, 5.

Если суммировать продолжительность всех песен, взяв среднюю

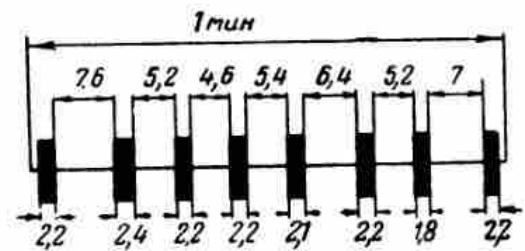


Рис. 2. Схема пения зяблика за 1 мин. в час интенсивного пения. Зачерченные отрезки и цифры внизу обозначают продолжительность отдельных песен, пространства между этими участками и цифры сверху — продолжительность перерывов между песнями (в сек.)

продолжительность одной песни (2,16 сек.), то окажется, что зяблик пел в день 1 час 44 мин. 33 сек. Это составляет почти 10% всего времени активности.

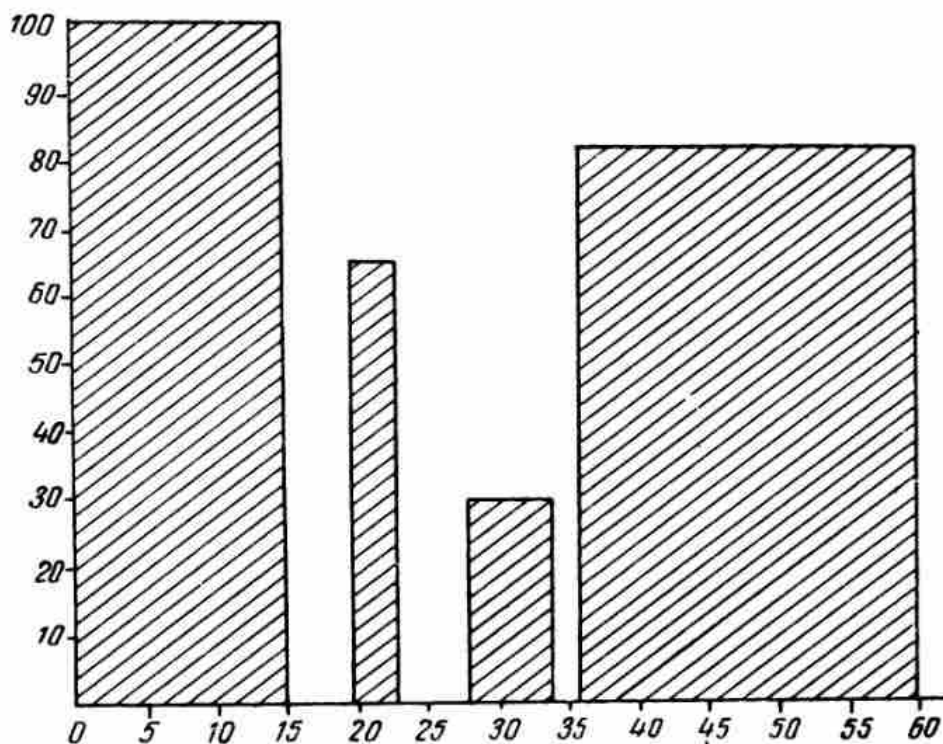


Рис. 3. График пения зяблика за 1 час в период высокой интенсивности пения. На оси абсциссы отложены минуты

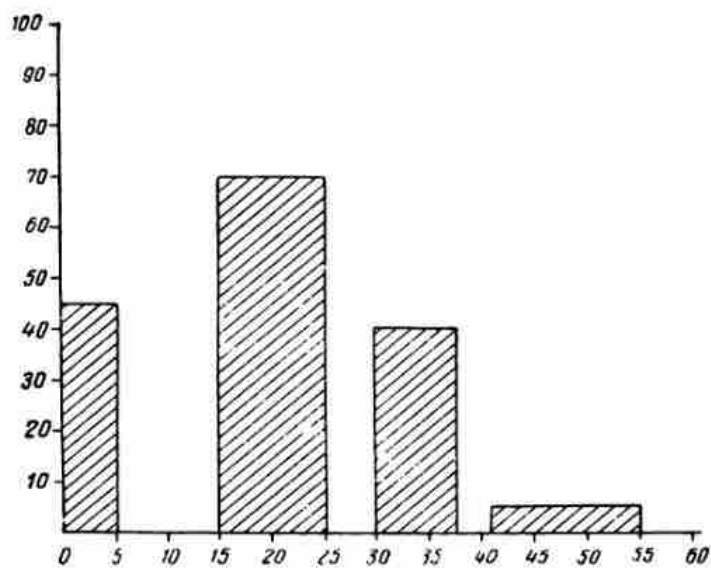


Рис. 4. График пения зяблика за 1 час в период средней интенсивности пения

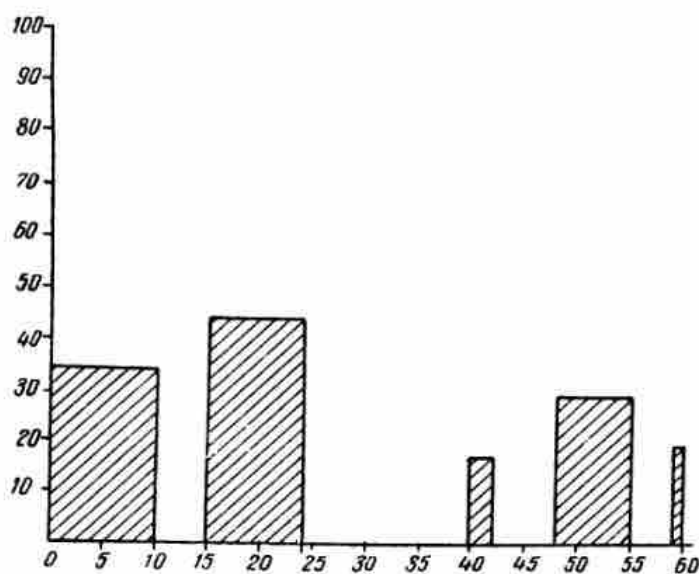


Рис. 5. График пения зяблика за 1 час в период малой интенсивности пения

По часам интенсивность пения распределялась следующим образом: 3 час. 27 мин.— 4 час. = 55; 4—5 час. = 282 (максимум); 5—6 час. = 208; 6—7 час. = 73 (минимум); 7—8 час. = 76; 8—9 час. = 74; 9—10 час. = 248; 10—11 час. = 201; 11—12 час. = 147; 12—13 час. = 105; 13—14 час. = 113; 15—16 час. = 96; 16—17 час. = 126; 17—18 час. = 15 (ненормально низкое число); 18—19 час. = 132; 19—20 час. = 130; 20 час.— 20 час. 50 мин. = 66 (рис. 6).

Таким образом, пение наиболее интенсивно — момента пробуждения и приблизительно до 6 час., т. е. около 3,5 час. Между 6 и 9 час. интенсивность пения резко падает — птица больше кормится; и с 9 до 11 час. снова увеличивается, хотя и в не такой степени, как рано утром. Затем идет дальнейшее понижение интенсивности пения, с новым небольшим подъемом перед самым концом периода активности.

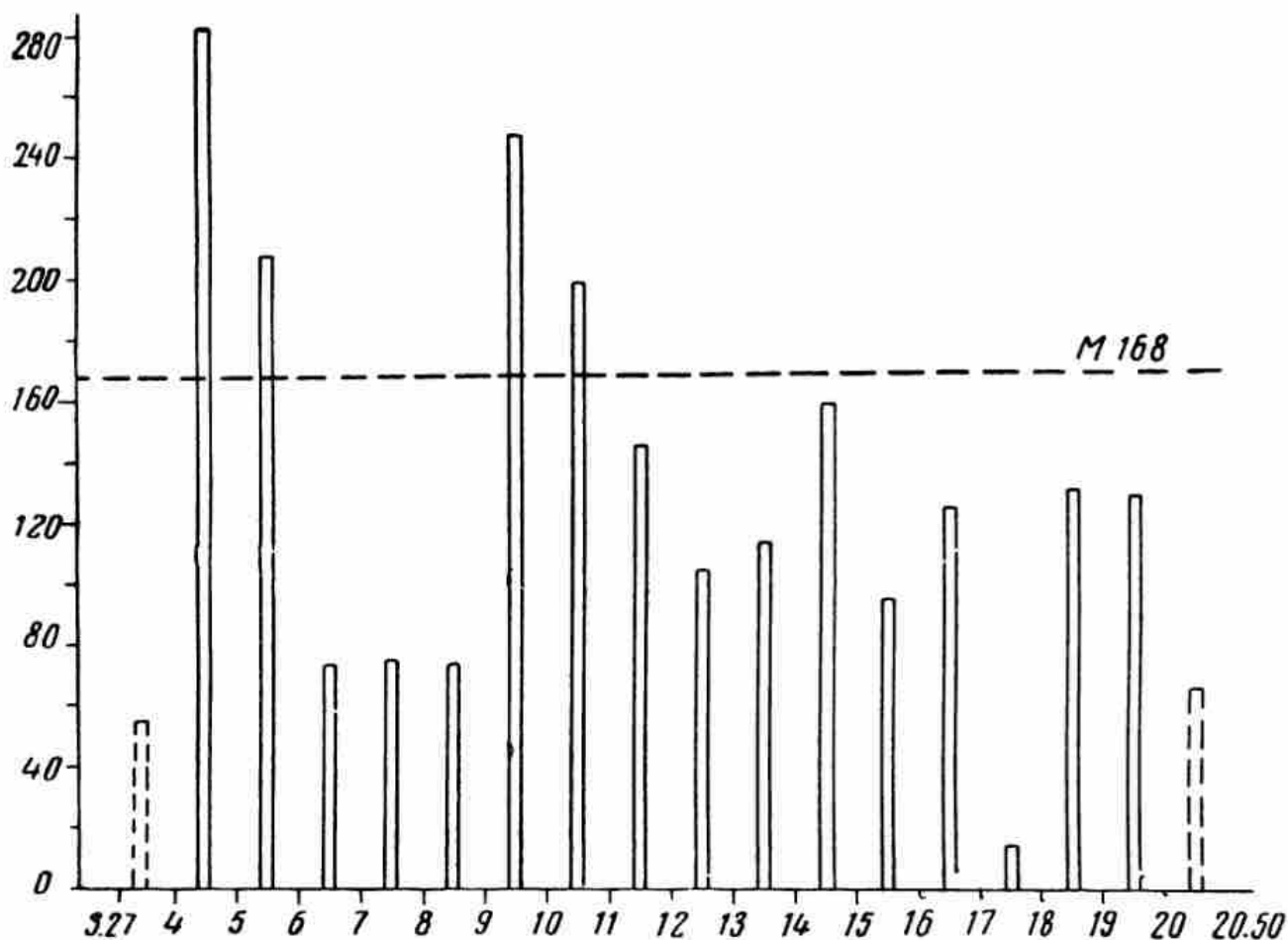


Рис. 6. Суточный график интенсивности пения зяблика по часам. Пунктиром очерчены столбики, обозначающие число песен за неполные часы (первый и последний)

Общее число песен у зяблика почти такое же, как у теньковки, а средние показатели для одного часа даже равны. Тем не менее суммарная длительность пения у теньковки на 2,5 час., или более чем в 2 раза, больше.

Все приведенные данные, как указано, относятся к холостому самцу. Он таким оставался еще долго, продолжая упорно держаться своего участка. В последней декаде июня у него появилась самка. Пение самца стало гораздо более интенсивным; он пел приблизительно 4000 раз в день, т. е. на 1000—1100 песен (на 33%) больше.

Наблюдения над зябликом и теньковкой показывают, что интенсивность пения наиболее высока утром и падает к вечеру, однако перед окончанием периода активности отмечается заметный подъем. Таким образом, интенсивность пения в конце дня больше, чем в середине его. Это наблюдалось нами и для некоторых других видов. Характерно, что падение интенсивности пения идет не постепенно, а как бы волнообраз-

по: после понижения имеет место новое, часто довольно сильное повышение, которое, однако, ниже предыдущего высокого уровня, и т. д. Та же картина наблюдается и у лесного конька. У малой мухоловки картина, по-видимому, несколько иная.

Малая мухоловка — *Muscicapa parva* B e c h s t. Наблюдения начались 3.VI 1950 г. за хорошо певшим самцом, охранявшим участок площадью в 1250 кв. м. Приведенные ниже подсчеты сделаны в день «нормального» поведения 5.VI. Это был, по-видимому, один из последних дней насиживания (гнездо не обнаружено), так как через несколько

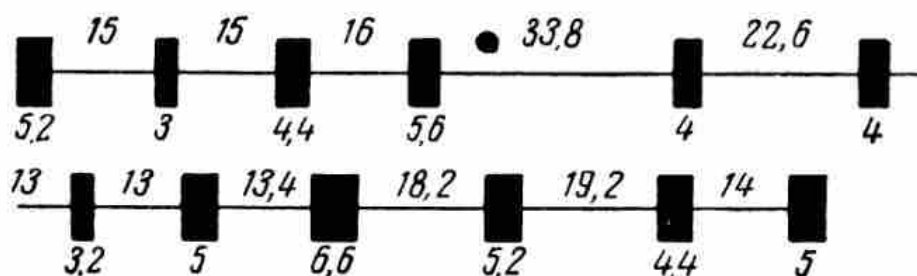


Рис. 7. Схема пения малой мухоловки за 4 мин. 10 сек. в час интенсивного пения. Зачерченные участки и цифры внизу обозначают продолжительность отдельной песни, промежутки между ними и цифры вверху — перерывы между песнями (в сек.)

дней поведение птицы и интенсивность пения резко изменились.

Продолжительность песни довольно изменчива и колеблется между 3 и 6,6 сек., т. е. наибольшая продолжительность превышает самую короткую более чем в 2 раза. Фактически отмечены величины — 5,5; 3,0; 4,4; 5,6; 4,0; 4,0; 3,2; 5,0; 6,6; 5,2; 4,4; 5 сек. и т. п. Средняя продолжительность песни 4,7 сек.

Первая песня пропета в 2 час. 48 мин., последняя в 21 час. 55 мин., т. е. продолжительность активности равна 19 час. 7 мин. Она больше, чем у зяблика и теньковки. За это время птица пела 2007 раз; в среднем 1 песню за 34,5 сек. активного времени, или 1,7 песни в минуту. На 1 час приходится в среднем 105,6 песни. Это значительно меньше, чем у зяблика и теньковки.

В час наиболее интенсивного пения (от 4 до 5) мухолов пел 181 раз, или 1 песню за 20 сек. В этот час он пел в общей сложности 14 мин. 11 сек. Наименьшее число песен, пропетых за час (с 20 до 21), равно 15, т. е. 1 песню за 4 мин., или всего 1 мин. 15 сек пения за час. Характерно, что за день было 2 часа полного молчания — с 14 до 15 и с 19 до 20. В часы высокой активности мухолов поет одну песню за другой, причем перерывы между ними изменялись от 13 до 33,2 сек. (рис. 7).

Продолжительность всех песен за день равна 2 час. 37 мин. 12 сек., что составляет 13,5% всего времени активности за день. Эта цифра в 2 раза меньше, чем у теньковки, но несколько больше, чем у зяблика.

В течение дня интенсивность пения менялась следующим образом: 2 час. 48 мин. — 3 час. = 14; 3—4 час. = 157; 4—5 час. = 181; 5—6 час. = 179; 6—7 час. = 168; 7—8 час. = 170; 8—9 час. = 175; 9—10 час. = 142; 10—11 час. = 136; 11—12 час. = 152; 12—13 час. = 98; 13—14 час. = 90; 14—15 час. = 0; 15—16 час. = 100; 16—17 час. = 74;

17—18 час. = 36; 18—19 час. = 57; 19—20 час. = 0; 20—21 час. = 15; 21—22 час. 55 мин. = 35 (рис. 8).

Таким образом, утром часов до 9 мухолов поет очень интенсивно (до 170—180 песен в час). Далее, часов до 12, перерывы между песнями увеличиваются, число песен падает до 130—150, а потом и до 100. Затем следует часовой перерыв (между 14 и 15) и небольшое повышение интенсивности пения между 15 и 16 час. После этого кривая пения неуклонно идет вниз. Характерно, что рассмотренная кривая падает в общем довольно постепенно и в процессе падения не дает волнообразных подъемов, как у теньковки и особенно у зяблика.

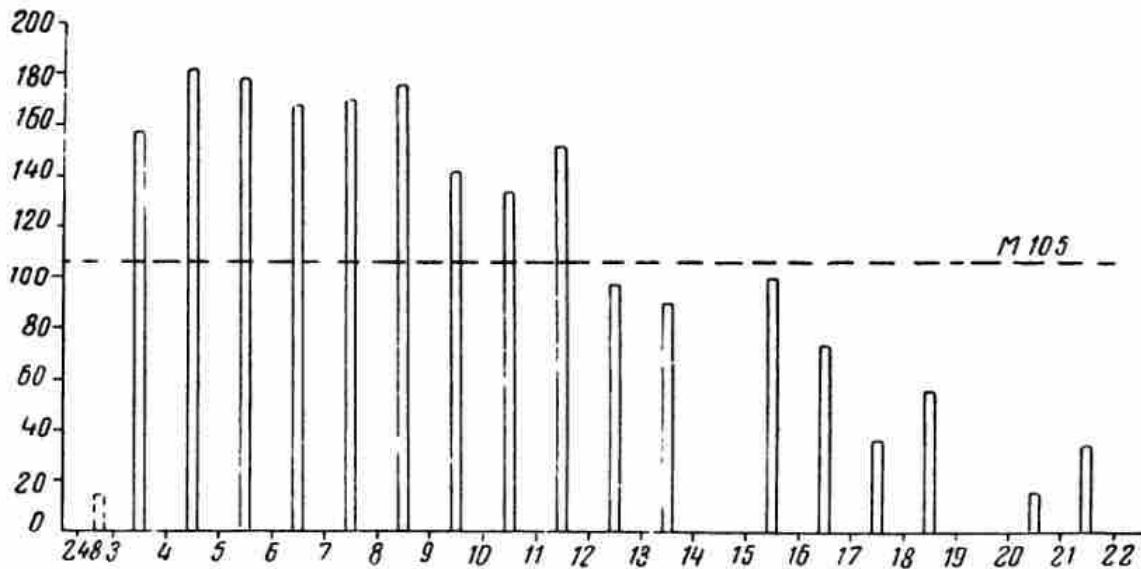


Рис. 8. Суточный график интенсивности пения малой мухоловки по часам. Пунктиром очерчен столбик, обозначающий число песен за неполный час (до 3 час. утра)

В последующие дни характер пения изменился в связи с изменением погоды. С одной стороны, при дождливой погоде число песен уменьшается (например, 57 и 81 за то же время), с другой — среди дня при более низкой температуре оно, наоборот, больше, чем в жару (например, 73 и 31 за тот же срок). Причины некоторых резких изменений (64 и 6 песен) неясны. В последующие дни общая интенсивность пения резко упала. Так, 9.VI между 12 и 14 час. мухолов вообще молчал, тогда как 5.VI в эти часы он пел 188 раз. Кроме того, птица пела не так громко и часто обрывала песню, не доводя строфы до конца. Возможно, что стали вылупляться птенцы.

Лесной конек — *Anthus trivialis* L. Под наблюдением (июнь 1950 г.) находился хорошо певший и активный конек, занимавший гнездовый участок в 3700 кв. м и энергично защищавший его. На участке находилось несколько десятков высоких (до 25 м) елей.

Поведение лесного конька во время пения отличается некоторыми существенными особенностями. Конек поет, только находясь на самой вершине высокого дерева, и не имеет возможности, устраивая краткие перерывы, кормиться тут же. Обычно он должен на более или менее значительный срок прерывать пение и спускаться на землю.

Кроме обычной песни, которую поет птица, сидя на вершинных веточках дерева, у конька имеется еще хорошо известный токовый полет, сопровождаемый особой песней: птица, сорвавшись с ветки, высоко,

почти вертикально взмывает кверху и затем планирует, опускаясь на ту же или соседнюю вершину. Сам токовый полет и сопровождающая его песня длятся дольше, чем обычная песня¹. Несомненно, что при этом птица тратит гораздо больше энергии, чем когда она поет, неподвижно сидя на месте.

Комбинация песен и токов характеризует высшую активность конька, хотя связь между количеством тех и других не всегда прямая.

Так, если количество песен максимально в самом начале дневной активности конька (между 3 и 4 или 4 и 5 час.), то количество токов в это время небольшое. Первый ток бывает лишь через 40—60 мин. после первой песни. Повышение интенсивности токования начинается часов с 5 утра — с того времени, когда интенсивность пения после максимума несколько понижается. Наиболее высокой точки кривая токов достигает между 6 и 7 и даже между 7 и 8 час.

Более или менее независимый ход кривых пения и тока иллюстрирует процент токов от числа песен и токов в разные часы. Так, 5.VI максимальное число токов составляло 35% (между 6 и 7 час.), минимальное — 2,8% (между 4 и 5 час.), 6.VI эти цифры были 24,8% (между 15 и 16 час.) и 1,3% (между 17 и 18 час.), а 7.VI — 17,8% (между 11 и 12 час.) и 0,9% (между 3 и 4 час.). Одновременно эти цифры характеризуют очень резкое изменение самого числа токовых полетов в час.

Замечается, по крайней мере в ранние утренние часы, определенная связь между током и солнечным освещением. Петть конек начинает до восхода солнца, но первый ток бывает только после того, как оно взойдет и осветит вершину, на которой сидит птица. Максимум токов, очевидно, совпадает с наибольшей интенсивностью освещения. Новое незначительное повышение числа токов наблюдается иногда среди дня или перед вечером. В это время, однако, в противоположность тому, что имеет место утром, связь числа токов и числа песен прямая, т. е. число токов растет с увеличением числа песен, и наоборот. Иногда интенсивность токования несколько увеличивается, когда после пасмурного времени начинает ярко светить солнце (15—16 час. 6.VI).

Средняя продолжительность песни конька равна приблизительно 3 сек.; в отдельных случаях песня длится 5—6 сек. (точных определений недостаточно). Перерывы между песнями во время интенсивного пения обычно равны 5—10 сек., иногда несколько больше.

Интенсивность пения конька полностью фиксировалась в течение 3 дней — 5, 6 и 7.VI 1950 г. 5.VI день был ясный и теплый, однако с ветром и в конце дня с небольшим дождем; 6.VI днем стояла пасмурная погода, нередко шел дождь; 7.VI погода снова улучшилась, но была неровной. Продолжительность активного времени 5.VI равнялась 17 час. 5 мин. (с 3 час. 45 мин. до 20 час. 50 мин.), 6.VI — 16 час. 35 мин. (с 3 час. 10 мин. до 19 час. 45 мин.), 7.VI — 15 час. 53 мин. (с 3 час. 7 мин. до 18 час. 51 мин.). Значительное сокращение активности птицы 7.VI не совсем понятно. Уменьшение числа песен 6.VI объясняется ненастной погодой, которая отразилась на всех сторонах поведения конька.

Вообще же дождь влияет на активность и пение конька гораздо меньше, чем можно было бы предполагать относительно птицы, держащейся на самых вершинах, открытых ненастью. Конек нередко поет и

¹ В дальнейшем током условно будем называть каждый отдельный токовый полет конька.

в дождливую погоду, и только сильный дождь заставляет его покинуть излюбленное место. Однако токования во время дождя обычно не наблюдается. Больше, чем дождь, видимо, влияет сильный и резкий ветер, который иногда просто срывает птицу с вершины и заставляет ее опуститься на землю. Но как только дождь и резкие порывы ветра затихают, конек снова появляется на своем месте, на вершине ели. В течение всех 3 дней конек полностью промолчал из-за дождя только полчаса (5.VI между 19 и 20 час.).

Общее количество песен и токов по дням составляло: 5.VI — 3772; 6.VI — 3125; 7.VI — 3233. Из них было: 5.VI песен — 3229, токов — 543; 6.VI песен — 2789, токов — 336; 7.VI песен — 2883, токов — 350.

Таким образом, песни с токовым полетом составляют по дням 14,4 (5.VI); 10,7 (6.VI) и 10,8% (7.VI) от общего числа песен и токов. Замечено, что в день с ясной и солнечной погодой относительное число токов гораздо меньше.

Среднее число песен и токов в час (в разные дни) характеризуют следующие цифры:

5.VI песен и токов	220,	песен ок.	188,	токов	31,8;		
6.VI »	»	180	»	»	160	»	20,4;
7.VI »	»	204	»	»	182	»	21,6.

Таким образом, в среднем одна песня и ток приходились 5.VI на 16,2 сек. активного времени; 6.VI — на 19,1 сек. и 7.VI — на 17,7 сек. Иными словами, 5.VI за 1 мин. было 3,7 тока и песни, 6.VI — 3,1 и 7.VI — 3,4.

Цифры, характеризующие максимальную и минимальную интенсивность пения (песни и ток) за один час следующие²: 5.VI максимум 352 (от 4 до 5 час.), минимум 139 (от 12 до 13 час.); 6.VI максимум 293 (от 4 до 5 час.), минимум 119 (от 12 до 13 час.); 7.VI максимум 422 (от 3 до 4 час.), минимум 130 (от 17 до 18 час.).

Если суммировать время, затраченное коньком на песни и ток, приняв среднюю продолжительность песни в 3 сек., то по дням оно выражается в таких цифрах: 5.VI — 2 час. 41 мин. 27 сек.; 6.VI — 2 час. 19 мин. 27 сек.; 7.VI — 2 час. 24 мин. 9 сек.

В час наиболее интенсивного пения конек в сумме затратил на пение: 5.VI (от 4 до 5 час.) — 17 мин. 35 сек.; 6.VI (от 4 до 5 час.) — 14 мин. 39 сек.; 7.VI (от 3 до 4 час.) — 21 мин. 6 сек.

В час минимальной интенсивности пения: 5.VI (с 12 до 13 час.) — 6 мин. 57 сек.; 6.VI (с 12 до 13 час.) — 5 мин. 57 сек.; 7.VI (с 17 до 18 час.) — 6 мин. 30 сек.

При оценке этих цифр надо иметь в виду, что действительные показатели, касающиеся времени пения, выше, чем указано. Средняя продолжительность 1 песни (3 сек.) определена недостаточно точно и

Цифры за неполные первый и последний часы активности не приняты во внимание. Исключение сделано лишь для 7.VI, когда до 4 час. утра конек был активен почти весь час. Учет по астрономическим часам в некоторых случаях дает несколько иную картину сравнительно с тем, что было бы при учете по часам, отмечаемым с начала активности. Различия, однако, едва ли велики. Так, например, 5.VI за 15 мин. между 3 час. 45 мин. (первая песня) и 4 час. утра конек спел 113 песен. При пересчете на часовую интенсивность пения мы получаем 452 песни, т. е. несколько больше, чем фактически отмеченный максимум за астрономический час. Такого темпа пения в течение полного часа, т. е. с 3 час. 45 мин. до 4 час. 45 мин., вообще за все дни не было отмечено. Лишь один раз 7.VI в период максимальной интенсивности пения за полчаса (с 3 час. 30 мин. до 4 час.) было спето 234 песни. Таким образом, можно думать, что при другом способе учета числа песен, спетых за час, существенных отличий не было бы получено.

Интенсивность пения лесного конька

5.VI Часы	3 час. 45 мин. — 4 час.												20 час. — 20 час. 50 мин.				
	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17-18	18-19	19-20*	
Число песен и токов	352	240	220	198	183	210	172	185	139	200	296	205	299	168	229	131	153
Число песен	342	182	143	155	147	156	143	161	111	183	254	172	258	158	179	123	141
Число токов	10	58	77	43	36	44	29	24	20	18	40	33	32	10	50	8	12
Число спусков на землю	2	—	3	4	—	—	3	2	2	1	3	1	3	2	—	3	3
6.VI Часы	3 час. 10 мин. — 4 час.												20 час. — 20 час. 50 мин.				
Число песен и токов	293	253	282	222	186	208	174	187	119	167	174	250	152	153	120	233	—
Число песен	273	227	241	198	172	184	164	171	114	160	144	188	146	147	112	214	—
Число токов	20	26	41	24	14	24	10	16	5	7	30	62	6	2	18	19	—
Число спусков на землю	—	2	—	—	2	3	3	3	4	2	1	3	3	2	1	2	—
Время, проведенное на земле (в мин.)	70	69	1	—	—	15	33	30	—	—	17	7	46	44	28	8	—

по-видимому, несколько больше. Главное, впрочем, заключается в том, что средняя продолжительность песни во время токового полета тоже принята в 3 сек., а она, несомненно, больше.

Отдельно показатели для песен и токов будут следующие: песни: 5.VI максимум 342 (от 4 до 5 час.); минимум 111 (от 12 до 13 час.); 6.VI максимум 273 (от 4 до 5 час.), минимум 102 (от 18 до 19 час.); 7.VI максимум 418 (от 3 до 4 час.), минимум 32 (от 18 до 19 час.). Токи: 5.VI максимум 77 (от 6 до 7 час.), минимум 10 (от 4 до 5 и от 17 до 18 час.); 6.VI максимум 62 (от 15 до 16 час.), минимум 2 (от 16 до 17 час.); 7.VI максимум 46 (от 7 до 8 час.), минимум 4 (от 3 до 4 и от 18 до 19 час.)

В табл. 1 приведены случаи, когда конек покидал излюбленную вершину ели и спускался на землю. Он спускался не чаще 5 раз в час, а в некоторые часы вообще не покидал своего места тока. В отдельных случаях конек не спускался на землю по 2 час. 6.VI с 3 час. 10 мин. до 8 час., т. е. почти за 5 час., конек спустился на землю всего 2 раза.

Некоторые цифры по отдельным дням таковы: 5.VI — общее число спусков 33, на 1 час приходится в среднем около 2 спусков, максимум — 4, минимум — 0, чаще всего 3—4 час. птица не спускалась; 6.VI — общее число спусков 31, на 1 час приходится в среднем около 2 спусков, максимум — 4, минимум — 0, чаще всего 2 и 3. 4 час. птица не спускалась; 7.VI — общее число спусков 51, на 1 час в среднем около 3, 8, максимум — 5, минимум — 1; чаще всего 5 и 3. Птица спускалась каждый час. Хотя поведение конька более сходно 5 и 6.VI, условия погоды были более сходны 5 и 7.VI.

Длительность пребывания конька на земле различна. В некоторых случаях птица, слетев вниз, сразу же или через несколько минут возвращается на вершину ели, в других — она проводит на земле много времени и, вероятно, кормится. Время длительного пребывания на земле равно 12, 16, 17, 21, 22, 23, 28 и даже 30 и 31 мин. Более краткое пребывание — 8, 7, 6, 4, 3, 2, 1 мин. В течение часа (в общем) конек может провести на земле как до 10—12, так и до 30, 40 и даже 44 и 46 мин. Такая сумма складывается из очень различных отрезков, например: 30 и 16; 13 и 31; 3 и 23; 20 и 13; 2, 3 и 30, или 3, 4, 6, 8 и 4, 8, 1, 6, 1 и 6; 6, 1, 7, 8 и 11 мин. и т. п. Так же различна продолжительность пребывания на земле и при одном спуске в час — 22, 17, 1, 19 мин.

В общей сложности за 7.VI, когда наиболее полно был проведен учет времени пребывания конька на земле, он здесь провел 5 час. 19 мин., т. е. почти 33,4% всего времени активности. Можно считать, что по крайней мере большую часть этого времени птица кормилась. Все остальное время (около 64% времени активности, или 10 час. 34 мин.) конек находился на своем токовом месте, т. е. на вершине ели. Из этих 10 час. 34 мин. он пел 2 час. 24 мин. 9 сек. В этом отношении конек заметно отличается от некоторых других наших воробьиных птиц.

Объединяя цифровые данные с визуальными наблюдениями, суточное поведение конька можно характеризовать следующим образом. Наиболее интенсивно конек поет в первый час после пробуждения, причем в пасмурный день интенсивность ниже, чем в ясный. Первый ток наблюдается через 40—60 мин. после начала пения. Понижение интенсивности пения начинается часов с 5 утра и одновременно повышается интенсивность токования. В 7 час. или немного позже начинается общее понижение интенсивности пения и активности вообще, длящееся приблизительно до 12 час. дня. В пасмурную погоду понижение активности около полудня менее резко, чем в ясную, и вообще активность конька

в такую погоду распределяется по часам более равномерно. С 13 час. начинается новое повышение активности, которое достигает максимума между 15 и 17 час. С 17 час. опять идет понижение интенсивности пения, которая иногда снова повышается в последний час. Среди дня количество спусков и время, проведенное на земле, увеличиваются (рис. 9).

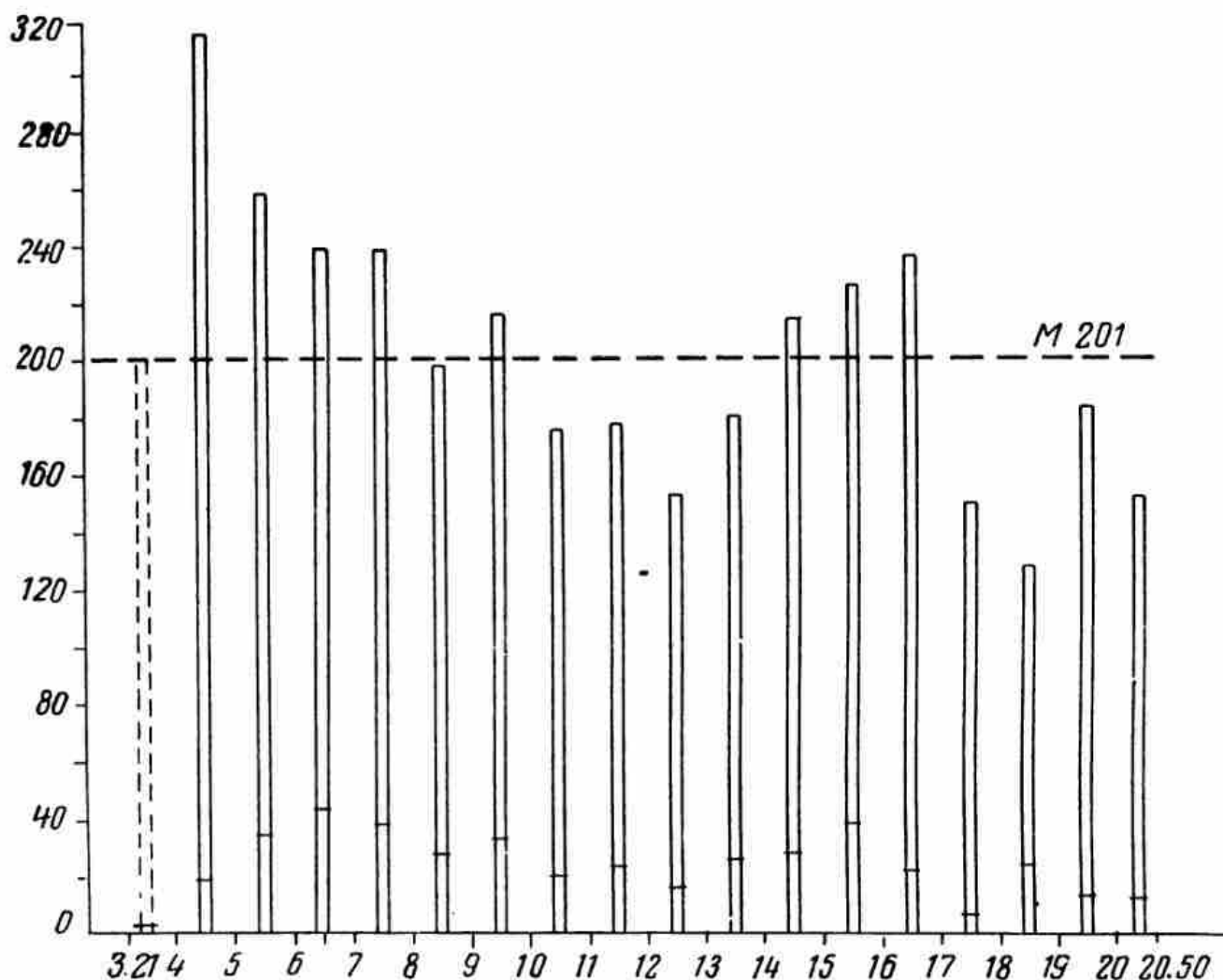


Рис. 9. Суточный график средней интенсивности пения лесного конька по часам. Отделенная чертой нижняя часть каждого столбика обозначает число токов, верхняя — число песен. Пунктиром очерчен столбик, обозначающий число песен за неполный час (утро)

В заключение приводим некоторые цифры, представляющие средние показатели за 3 дня.

Число часов активности — 16 час. 31 мин. Общее число песен и токов за день — 3377. Общее число песен за день — 2967. Общее число токов за день — 410. Сумма времени, затраченного на песни и ток, — 2 час. 28 мин. 21 сек. Сумма времени, затраченного на песни и ток в процентах от всего времени активности — 12. Максимальное число песен и токов в час — 356. Минимальное число песен и токов в час — 129. Среднее число песен и токов в час — 208. Максимальное число песен в час — 344. Минимальное число песен в час — 82. Максимальное число токов в час — 62. Минимальное число токов в час — 5,3. Максимальный процент токов от общего числа песен и токов в час — 28,8. Минимальный процент токов от общего числа песен и токов в час — 1,8.

Л. В. КРУШИНСКИЙ

ЭКСТРАПОЛЯЦИОННЫЕ РЕФЛЕКСЫ У ПТИЦ

Введение

И. П. Павлов выделил два типа рефлексов, лежащих в основе поведения животных: безусловные рефлексy, составляющие врожденный фонд поведения, и условные рефлексy, составляющие всю массу индивидуально приобретенных рефлекторных актов поведения. Несмотря на то, что в основе условных и безусловных рефлексов лежат различные физиологические механизмы (в основе безусловных рефлексов — механизм проведения, в основе условных рефлексов — механизм замыкания) и каждый тип рефлекторной деятельности характеризуется своими специфическими чертами, в то же время они находятся в постоянном неразрывном взаимодействии и единстве, образуя сложные категории нервной деятельности: биоконплексы активности (Промптов, 1956), унитарные реакции и биологические формы поведения (Крушинский, 1948), формирующиеся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов.

Несмотря на глубокое изучение условно- и безусловнорефлекторной деятельности и возможность объяснить многие стороны поведения животных только этими двумя типами элементарных рефлексов, постановка вопроса о наличии других более сложных механизмов рефлекторной деятельности вполне законна.

Хотя мы убеждены, что вся деятельность мозга является всецело рефлекторной, однако считаем, что она не исчерпывается только элементарной условно- и безусловнорефлекторной деятельностью. Мы считаем, что существует по крайней мере еще третий тип рефлексов, формирующихся на основе врожденных и индивидуально приобретенных рефлекторных механизмов, которые во взаимодействии с условными и безусловными рефлексами приспособливают животных к неожиданным изменениям внешнего мира, давая возможность к предуготовлению наступления элементарных событий будущего.

Постановка вопроса

Физиологический эксперимент требует помещения животного в условия, ограничивающие все многообразие его поведения. В этих искусственных условиях наиболее четко выявляется тот тип рефлекторной деятельности, который изучается экспериментатором. Такое ограничение поведения совершенно неизбежно при объективном изучении высшей нервной деятельности. Однако наблюдение за животными в естественных условиях их существования является также чрезвычайно полезным методом при изучении поведения животных.

Многолетние наблюдения автора за поведением животных не только в условиях физиологического эксперимента, но и в условиях свободного их существования показали, что поведение животных трудно объяснить только условными и безусловными рефлексам. Основное, что казалось нам трудным понять, исходя только из безусловно- и условнорефлекторных механизмов нервной деятельности, в их обычном определении, сводилось к следующему: создавалось впечатление, что животные могут реагировать не только на местоположение находящегося в данный момент раздражителя, но и на то место, в котором этот раздражитель будет находиться через определенное время при его закономерном движении.

Наблюдение № 1. Поперек шоссе с одной его стороны на другую переходит ворона. В это время по шоссе проезжает легковая автомашина, идущая со скоростью 80 км/час. Ворона ускоряет свой бег, однако эта скорость недостаточна, и если бы движение птицы продолжалось с той же скоростью, ворона неизбежно попала бы под машину; тогда за 30—40 шагов от машины ворона делает несколько взмахов крыльями и перелетает в том же направлении на обочину шоссе; машина проскакивает в 1,5—2 м от птицы.

Ускорение движения вороны было вызвано не близостью автомашины, так как птица, достигнув обочины дороги, подпустила ее на 1,5—2 м, а направлением движения раздражителя.

Наблюдение № 2. Автор идет на лыжах по полю, на котором (на небольшом бугре) сидит ворона. Направление движения берется таким образом, что оно направлено мимо вороны (ближайшая точка положения автора от вороны — 36 шагов). Птица вытягивает шею, но продолжает сидеть. Тогда автор (пройдя 45 шагов) удаляется еще на 50 шагов под углом от птицы и направляется прямо на птицу. Ворона слетает, когда автор находится на расстоянии 49 шагов от нее.

Из этого, как и из предыдущего примера, многократно подтвержденного на врановых птицах, видно, что для проявления оборонительной реакции имеет значение не столько близость раздражителя, сколько направление его движения. На один и тот же раздражитель, в зависимости от направления его движения, птицы могут реагировать по-разному.

На основании многократных наблюдений мы пришли к выводу, что различные животные обладают способностью к реакции на направление движения раздражителя и используют ее в повседневной жизни. Это дало нам основание допустить, что животные обладают рефлексом, направленными не только непосредственно на определенные раздражители, но и на то место, где этот раздражитель будет на-

ходиться при его закономерном движении через определенный интервал времени. Мы считаем, что в основе подобных актов поведения лежит одно и то же элементарное явление — способность животных к экстраполяции¹ направления движения определенной точки.

Реакция животных на направление движения раздражителя является закономерным ответом нервной системы на внешний раздражитель и поэтому должна рассматриваться как своеобразный рефлекс. Мы называем эти рефлексы экстраполяционными, или прогнозирующими.

Задача настоящей работы заключается в изложении некоторых результатов проводимого нами физиологического изучения экстраполяционных рефлексов у птиц.

Материал и метод

Опыты были проведены на голубях, курах, врановых (вороны, сороки, грач) и хищных птицах (черный коршун, осоед). Большинство диких птиц воспитано в лаборатории.

Принцип опытов заключается в следующем. Пищевой раздражитель двигается прямолинейно с постоянной скоростью; первоначально его движение происходит на виду у птицы, которая имеет возможность подкармливаться отдвигающегося пищевого раздражителя. Продвинувшись определенный отрезок пути, раздражитель уходит из поля зрения животного, что достигается тем, что какой-нибудь предмет (ширма, туннель, надвигающаяся крышка) предотвращает возможность последующего зрительного восприятия пищевого раздражителя. Задача опыта — выяснить, могут ли животные экстраполировать направление движения пищевого раздражителя, когда они перестают воспринимать его своим рецепторным аппаратом.

Экспериментальная часть

Опыты с коридором

Кормушка с кормом двигается по рельсу со скоростью 5—10 см в 1 сек. Животное имеет возможность кормиться из нее. Продвинувшись на 1,5 м, кормушка ввозится в закрытый со всех сторон коридор (туннель). Как только кормушка въезжает в коридор, его входное отверстие закрывается клапаном, и животное перестает видеть кормушку. Коридор состоит из двух половин, длиной по 1,5 м каждая. В опытах с некоторыми птицами между обеими половинами коридора оставалась щель (3—5 см), через которую животное имело возможность видеть продвигающуюся мимо щели кормушку с кормом.

Перед тем как поставить опыты с движением кормушки с кормом, с каждой птицей проводились опыты с движением пустой кормушки. Различие в поведении птицы по отношению к пустой кормушке и кормушке с кормом показывает, действительно ли птица ищет кормушку с кормом,двигающуюся по коридору, или проявляет ориентировочную реакцию на шумдвигающейся кормушки по коридору.

Опыты с голубями. Результаты опытов, проведенных с 7 голубями, оказались весьма однородными. Во всех 14 опытах голуби шли за дви-

¹ Экстраполяция — определение на основании знания закономерности изменения некоторой величины в прошлом закономерности изменения ее в будущем.

гающейся по рельсам кормушкой и клевали корм. Как только корм исчезал в коридоре, голуби сразу отходили от коридора и шли назад вдоль рельса, по которому только что двигалась кормушка с кормом. Только в 2 опытах после исчезновения кормушки с кормом голуби на 1 и 3 сек. задержались около начала коридора.

Пример. Голубь № 5, опыт 14.V, 14 час. 22 мин. Скорость движения кормушки с кормом 10 см/сек. Кормушка двигается по рельсу 1,5 м, после чего скрывается в коридоре. Голубь идет и клюет корм из кормушки. Как только кормушка исчезает в коридоре, голубь сразу отходит от коридора, перескакивает на другую сторону рельса и идет вдоль него назад (в противоположную сторону движения корма).

Проведенные опыты, весьма однородные по своим результатам, показали, что у голубей после исчезновения кормушки с кормом в коридоре нет никаких попыток к его поиску по направлению движения корма.

Опыты с курами. Поведение кур после исчезновения кормушки с кормом в коридоре характеризуется кратковременным поиском корма около начальной части коридора. Из 24 подопытных кур у 18 наблюдался поиск корма (с максимальным временем в течение 70 сек.) около начала коридора. Причем у некоторых особей поиск корма был направлен вдоль коридора на расстояние до 50 см.

Пример. Опыт с курицей № 1724, 19.X, 18 час. 25 мин. Скорость движения кормушки 9 см/сек. Курица идет за кормушкой с кормом и клюет из нее. Когда кормушка исчезает в коридоре, птица вытягивает шею, идет вдоль коридора 50 см, пытается все время заглянуть через верх коридора, возвращается к началу коридора, обходит его с другой стороны, идет до 25—30 см, все время стараясь заглянуть через верх коридора, возвращается опять к началу коридора и после этого отходит от коридора и идет назад вдоль рельса. Поиск корма продолжался в течение 18 сек.

Опыты с врановыми птицами. Опыты, проведенные с воронами и сороками (этот вариант опыта с грачом не проводился), показали, что, после того как корм продвинулся в коридор, все 8 бывших под опытом птиц в течение нескольких десятков секунд активно искали корм вдоль коридора. В 2 случаях птицы, увидев продвигающийся мимо щели корм, бросались вдоль второго колена коридора к его концу и задерживались, ожидая там корм.

Пример. Опыт с сорокой «Жюлей», 11.II, 12 час. 45 мин. Скорость движения корма 10 см/сек. Щель между обоими коленами коридора — 4 см. Как только кормушка с прикрепленным в ней мясом начинает двигаться, сорока бежит за кормом и клюет его. Когда корм исчезает в коридоре, «Жюля» сразу бросается бежать вдоль коридора; пробежав 60—70 см, возвращается к началу коридора и быстро бежит к щели, заглядывает в нее, делает короткий бросок назад, снова подбегает к щели. В это время мимо щели продвигается корм, сорока сейчас же бросается вперед вдоль второго колена коридора, пробежав 50—60 см, быстро возвращается к щели, заглядывает в нее и быстро бежит к концу коридора, где и останавливается; голова «Жюли» обращена к концу коридора, птица вся «напряжена» и «насторожена». Сорока стоит здесь до тех пор, пока из коридора появится корм² (рис. 1).

Проведенные опыты показывают хорошо выраженную способность

² Птица не видит двигающегося по коридору корма, так как выход коридора закрыт клапаном.

к экстраполяции направления исчезнувшего в коридоре корма у врановых птиц.

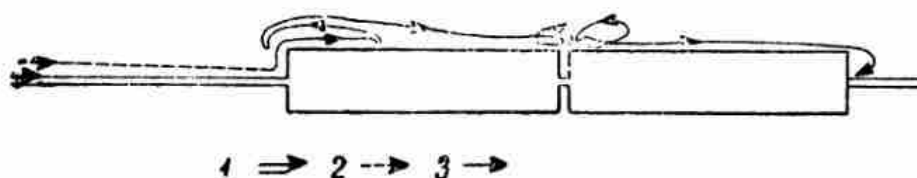


Рис. 1. Реакция сороки надвигающийся корм, исчезающий в коридоре: 1 — направление движения корма; 2 — путь сороки до исчезновения корма в коридоре; 3 — путь сороки после исчезновения корма в коридоре

Опыт с коршуном. Опыт, проведенный с коршуном, показал способность птицы к экстраполяции направления корма, исчезающего в коридоре.

Пример. Опыт с коршуном, 17.VI, 17 час. 05 мин. Кормушка с кормом (мясом) двигается по рельсу со средней скоростью 7 см/сек. Коршун идет и клюет (вяло) мясо. Продвинувшись 1,5 м, кормушка исчезает в коридоре. Птица останавливается около начала коридора на 3 сек. Затем быстрым броском идет на расстояние 30 см вдоль коридора; останавливается на несколько секунд и снова идет вдоль коридора на расстояние 220 см. После этого идет в обратном направлении и уходит от коридора.

Таким образом, проведенные опыты показали большое различие в реакции различных птиц на раздражитель, отодвигающийся из поля зрения птицы в замкнутый коридор. Голуби не проявили никаких попыток к поиску раздражителя. У кур есть элементы кратковременного поиска раздражителя около начала коридора. У врановых птиц наблюдается упорный поиск раздражителя вдоль всего коридора. Коршун, видимо, также обладает способностью к поиску исчезнувшего из поля зрения раздражителя по направлению его движения.

Опыты сдвигающейся платформой

Опыт заключался в том, что на металлической платформе (18,5 × 37,5 см) сдвигающейся в пазах крышкой находится кормушка с кормом. В нужный момент крышка может быть надвинута на кормушку, после чего корм делается невидимым для птицы.

Цель опыта — выявить способность изучаемых видов птиц к поиску закрываемого корма надвигающейся или останавливающейся в этот момент платформе.

Опыты с голубями. В опытах, в которых двигающаяся платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом в момент закрывания корма останавливалась, голуби или сразу отходили от остановившейся платформы, или они на 4—8 сек. задерживались около нее³.

В опытах, когда корм закрывался крышкой, а платформа продолжала двигаться, голуби обычно сразу отходили от двигающейся платформы. Из 19 проведенных опытов только

³ Только один голубь в течение 80 сек. то отходил, то снова подходил к остановившейся платформе.

в 2 случаях птицы прошли небольшую часть пути за закрывшимся кормом.

Пример. Голубь № 6, 2.IV, 13 час. 15 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой с кормом движется со скоростью 5 см/сек. Голубь идет и клюет из кормушки корм. Продвинутый на 1,5 м корм закрывается крышкой и одновременно останавливается. Голубь в течение 3 сек. стоит около остановившейся платформы, затем отходит на несколько шагов от нее, снова возвращается, вытягивает шею, как бы пытаясь заглянуть через надвинувшуюся на корм крышку, и отходит от платформы. Реакция на остановившуюся платформу с закрытым кормом — 8 сек.

13 час. 25 мин. Платформа со стоящей на ней кормушкой движется со скоростью 4,5 см/сек. Птица идет за ней и клюет корм. Продвинутый на 1,5 м корм закрывается крышкой, но платформа продолжает двигаться. Как только кормушка оказалась закрытой, голубь сразу отходит от платформы.

Проведенные опыты с голубями показали, что способность к поиску исчезающего из поля зрения корма развита у них чрезвычайно слабо. Голуби почти не сохраняют след от подействовавшего и прекратившего действовать раздражителя.

Опыты с курами. В опытах, в которых двигающаяся платформа в момент закрывания корма останавливалась у всех подопытных кур (21) наблюдался активный поиск скрывшегося из поля зрения птицы корма; среднее время поиска — 33,4 сек. (пределы 8—80 сек.). Куры, как правило, ходили около остановившейся платформы, обходили ее со всех сторон, делая попытки заглянуть под надвинувшуюся на кормушку с кормом крышку; при этом некоторые особи клевали крышку.

В тех опытах, когда платформа после закрывания корма продолжает двигаться, куры или сразу отходили от платформы, или в течение 6—9 сек. продолжали стоять на том месте, в котором корм был закрыт крышкой, и только очень немногие особи продолжали идти за двигающейся платформой с закрытым кормом.

Таким образом, у кур, по сравнению с голубями, наблюдается более выраженная способность к удержанию следов действовавших раздражителей. Однако поиск корма приурочен в основном к тому месту, в котором пищевой раздражитель исчез из поля зрения птицы, а не по направлению его движения.

Опыты с врановыми птицами. У всех врановых птиц после закрывания кормушки с кормом, вне зависимости от того, останавливается или продолжает двигаться платформа, наблюдается активный поиск закрытого крышкой корма. Все они стремились проникнуть под надвинувшуюся на кормушку крышку. Среднее время поиска корма около остановившейся платформы с закрытым кормом — 68 сек., около продолжавшей двигаться платформы с закрытым кормом — 23 сек.

Пример. Сорока «Безымянка», 28.IV, 14 час. 22 мин. Платформа со стоящим на ней кормом движется со скоростью 6,5 см/сек на расстояние 4 м. Сорока бежит и клюет мясо. Продвинувшись на расстояние 1,5 м, корм закрывается крышкой, но платформа продолжает двигаться. Сорока продолжает бежать за платформой, обегая ее то с одной, то с другой стороны, все время пытаясь заглянуть под надвинувшуюся на мясо крышку. Один раз клонула крышку. Бежит в течение всего вре-

мени движения платформы. Когда платформа остановилась, обожала ее с двух сторон, после чего отошла от нее.

Проведенные опыты указывают на способность нервной системы врановых птиц к длительному удержанию следов от действовавшего раздражителя и на возможность использования этой способности в поиске раздражителя.

Опыт с коршуном. На платформу с закрытым (в момент остановки) кормом коршун реагировал в течение 85 сек. Он обходил платформу с разных сторон, делая попытки заглянуть под крышку. В случае продолжения движения платформы, после того как корм был закрыт, птица в течение 8 сек. простояла на том месте, где был закрыт корм; затем побежала за закрытым кормом; пробежала 50 см и ушла в обратном направлении платформы.

Проведенные опыты с изучением реакции надвигающийся корм, исчезающий из поля зрения птицы в коридоре или закрывающийся крышкой, показали, что птицы обладают элементарной способностью не только к сохранению следов от действовавших раздражителей, но некоторые из них обладают способностью к поиску этого раздражителя и в направлении его движения, после того как раздражитель перестал оказывать непосредственное влияние на рецепторы птицы. Это указывает на наличие у птиц экстраполяционных рефлексов.

Однако указанные рефлексы выражены у разных птиц в разной степени. Чрезвычайно слабо выражены они у голубей. У них наблюдаются только очень короткие задержки на месте исчезновения корма из поля зрения птицы. У кур и коршуна экстраполяционные рефлексы выражены уже достаточно ясно. И, наконец, у изученных врановых птиц ясно выражена способность к экстраполяции. Эти птицы активно ищут исчезнувший из поля их восприятия раздражитель в направлении его движения и способны к элементарному предуготовлению того места, куда этот раздражитель двигается.

ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ЭКСТРАПОЛЯЦИОННЫМИ И УСЛОВНЫМИ РЕФЛЕКСАМИ

Методика

Нами разработана методика, позволяющая изучить взаимоотношение между экстраполяционными и условными рефлексами. Она заключается в том, что животное кормят через поперечную щель ширмы из одной из двух рядом стоящих кормушек (одна с кормом, другая пустая). Щель находится в центре ширмы. Длина ширмы 2 м, высота 75 см. После того как животное в течение некоторого времени поело из кормушки, обе кормушки начинают двигаться вдоль ширмы в разных направлениях. Для того чтобы достигнуть отодвинувшийся корм, животное должно вынуть голову из щели и обогать ширму со стороны направления движения кормушки с кормом. В том случае, если оно обогает ширму со стороны направления движения пустой кормушки, оно к корму не подпускается (рис. 2).

В этом опыте первоначальное направление движения животного (КО) идет параллельно направлению движения корма ($A A_1$). После начала движения корма птице предоставлялись для его поиска 1—3 мин. В тех случаях, когда птица обогала ширму со стороны направле-

ния движения кормушки с кормом, задача усложнялась. К ширме около щели ставилась приставка (рис. 3).

В этом варианте опыта птица, для того чтобы добежать до корма, должна, повернувшись на 180° , первоначальный отрезок своего пути бежать в перпендикулярном (KL) направлении к направлению движения корма (AA_1).

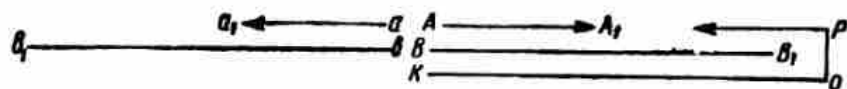


Рис. 2. Схема опыта с ширмой: B_1, B_1 — ширма; в B — щель; A — положение кормушки с кормом; a — положение пустой кормушки; AA_1 — направление движения кормушки с кормом; aa_1 — направление движения пустой кормушки; K — местонахождение животного при еде корма через щель, KOP — путь движения животного до того момента, когда оно может увидеть корм

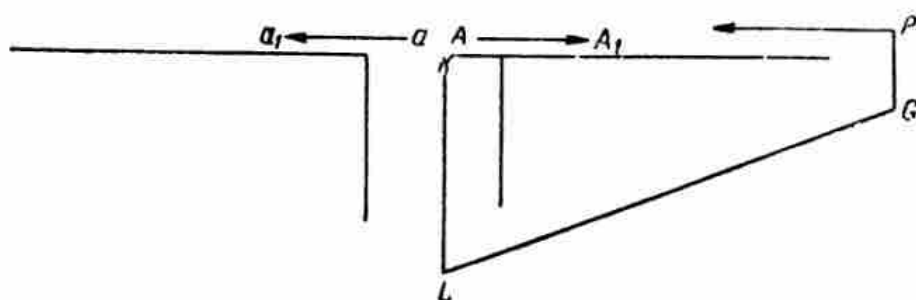


Рис. 3. Схема опыта с ширмой с приставкой (объяснение см. в тексте)

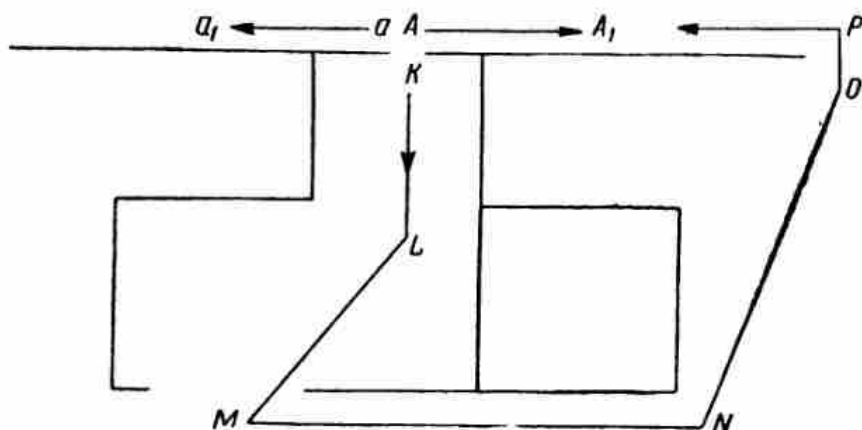


Рис. 4. Схема опыта с ширмой со сложной приставкой (объяснение см. в тексте)

Если и в этом опыте птица делала правильные пробежки, задача усложнялась еще больше. К ширме приставлялась «сложная» приставка (рис. 4).

В этом варианте опыта, помимо удлинения всего пути (KP), отрезок пути животного (LM) направлен в сторону, противоположную (под углом) направлению движения корма (AA_1).

Таким образом, в указанных трех вариантах опыта, для того чтобы обежать ширму и подбежать к корму, птица должна удерживать не только след от действовавшего раздражителя, но и направление его

движения по отношению к положению самой птицы. В каждом последующем варианте опыта нервная система птицы должна удерживать след направления движения корма по отношению ко все усложняющемуся изменению направления пути своего движения. Направления движения кормушки с кормом и пустой кормушки всякий раз в течение опыта менялись. Опыты с каждой птицей проводились по 2 раза в неделю.

Работа по этой методике дала возможность выявить путь, при помощи которого птица достигает корм за ширмой: при помощи ли экстраполяции направления движения корма или при помощи выработки условного рефлекса к обходу ширмы с одной из ее сторон.

Экспериментальная часть

Опыты с голубями. При достижении корма, двигающегося за ширмой, можно выделить три периода реакции по отношению к двигающемуся корму. В первый очень короткий период у некоторых голубей проявляются поисковые движения, направленные в сторону движения кормушки с кормом за ширмой, У 4 из 7 бывших под опытом голубей наблюдались движения на 10—13 см в направлении движения кормушки с кормом. При этом голуби делали «проникающие» движения головой и всем туловищем через ширму. Эти поисковые движения были очень кратковременными (2—10 сек). Они ни в одном случае не привели к обходу ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом. Поисковые движения у голубей, как правило, угасают в течение первого опыта, т. е. после 4—6 раз движения корма за ширмой.

Второй период в поведении голубей характеризуется отсутствием какого-либо направленного поиска корма. Этот период продолжается обычно в течение нескольких опытов, во время которых голуби, вынув голову из щели (после того как отодвинулась кормушка с кормом), беспорядочно ходят перед ширмой. Случайно обходя ширму, они рано или поздно доходят до кормушки с кормом. После нескольких таких случайных обходов ширмы с одной из ее сторон у голубей вырабатывается условнорефлекторный обход ширмы с какой-либо одной из ее сторон.

Третий период в поведении голубей является весьма шаблонным. Каждый раз, в какую бы сторону ни двигался корм, голубь, вынув голову из щели, сразу обходит ширму с той стороны, на обход которой у него выработался условный рефлекс. Несмотря на то, что голуби только в половине случаев при этом подкармливаются за ширмой, условнорефлекторные обходы ширмы чрезвычайно стойки. Они с большим трудом угасаются. Каждый раз при движении кормушки в сторону, противоположную той, на обход которой у голубя выработался условный рефлекс, требуются многие десятки движений, чтобы голубь перестал обходить ширму с той стороны, на которую у него выработался условнорефлекторный обход ширмы.

Так, например, один из наших голубей (выращенный в лаборатории сизарь), несмотря на 132 раза движения кормушки с кормом только в сторону, противоположную той, на обход которой у голубя выработался условный рефлекс, продолжал упорно обходить ширму каждый раз со стороны движения пустой кормушки.

После угашения условнорефлекторного обхода ширмы с одной из ее сторон у них вообще прекращаются поисковые движения; после того

как корм отодвигался за ширмой от щели, голуби вынимали голову из щели и начинали беспорядочно ходить по помещению лаборатории.

Опыты с голубями показали, что в течение первого опыта удается обнаружить элементы быстро угасающих экстраполяционных рефлексов, направленных в сторону движения кормушки с кормом.

Однако эти поисковые движения, не доводящие голубя до обхода ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом, очень быстро гаснут. И в дальнейшем, в результате случайных обходов ширмы, вырабатывается прочный условный рефлекс к ее обходу с одной из сторон, независимо от того, в каком направлении двигается корм.

Таким образом, в поведении голубей экстраполяционные рефлексy играют чрезвычайно небольшую роль; основное приспособительное значение имеют условные рефлексy.

Опыты с курами. В первых опытах в поведении кур характерным является следующее. Во-первых, в подавляющем большинстве случаев они обходят ширму и подходят к кормушкам в течение 1,5 мин. от начала их движения. Так, в первом опыте, проведенном с 24 курами, во время которого корм двигался за ширмой по 4—8 раз, птицы обошли ширму и подошли к кормушкам (с кормом или пустой) 125 раз, в 2 случаях они перелетели через ширму, 4 раза пролезли через щель и только в 24 случаях не дошли до кормушек.

Во-вторых, после того как куры вынут голову из щели, не будучи в состоянии дотянуться до кормушки с кормом, в большинстве случаев они идут в сторону направления движения кормушки с кормом. Так, первое движение, направленное в сторону движения кормушки с кормом, было в 106 случаях, в сторону движения пустой кормушки — в 38 случаях и в 11 случаях птицы сразу отошли от ширмы. Однако, несмотря на то, что первое движение в большинстве случаев направлено у кур в сторону движения корма, оно существенно не увеличивает частоту обхода ширмы со стороны направления движения корма. В первом опыте из 125 случаев обходов ширмы обход со стороны движения кормушки с кормом был в 66 случаях, а со стороны движения пустой кормушки — в 59.

Эти поисковые движения, которые так ясно проявляются в первом опыте с курами, в течение 2 следующих опытов обычно исчезают, и у большинства птиц начинается условнорефлекторный обход ширмы с какой-либо одной из ее сторон, независимо от направления движения корма. Из 24 кур у 19 выработался условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон и только у 5 сохранялись движения, направленные в сторону движения корма за ширмой.

После угашения выработавшегося условного рефлекса обходить ширму с одной из ее сторон (что достигалось движением корма только в сторону, противоположную той, на обход которой у птицы выработался условный рефлекс), у кур устанавливалось два типа поведения: 1) у одних начинался условнорефлекторный обход ширмы со стороны, противоположной той, обход которой был угашен; 2) у других опять появлялись поисковые движения, направленные в сторону движения кормушки с кормом, которые приводили к обходу ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом. У этой группы кур после угашения условнорефлекторного обхода образовался наиболее адекватный способ нахождения корма — обход ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом.

Обходы ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом осуществились после нескольких опытов у 5 кур, у которых не образовалось условнорефлекторных обходов ширмы с одной из ее сторон. В конечном счете эти 5 особей оказались в состоянии обходить со стороны направления движения корма не только ширму, но и ширму с приставкой, и даже ширму со сложной приставкой. Однако для этого им понадобился многонедельный индивидуальный опыт.

Таким образом, проведенные опыты показали большую индивидуальную изменчивость среди кур. В то время как одни куры оказываются не в состоянии к адекватному для условий проводимого опыта обходу ширмы (со стороны направления движения корма), а обходили ее только с какой-либо одной стороны (вне зависимости от направления движения корма), другие куры после длительного индивидуального опыта обходили даже ширму со сложной приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом.

Опыты с врановыми птицами. Уже в первом опыте с врановыми птицами выявляется их резкое отличие от голубей и кур. Из 44 случаев движения кормушек за ширмой в первом опыте с 9 врановыми птицами обходы ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом отмечены в 38 случаях, с противоположной стороны — в 5 и в 1 случае ширма вообще не была обойдена. Со второго же опыта ошибочные обходы ширмы практически совершенно исчезают. Только у 1 вороны наблюдались условнорефлекторные обходы ширмы с одной из ее сторон.

Обходы ширмы с приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом оказались уже более трудной задачей. Из 32 раз движения кормушки с кормом в первом опыте с ширмой с приставкой обходов со стороны кормушки с кормом было 22, а с противоположной стороны — 10. Однако в последующих опытах появились правильные, безошибочные обходы ширмы с приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом.

В опытах с наиболее трудной задачей — обход ширмы со сложной приставкой — у врановых птиц наблюдались значительные трудности при ее решении. Эти трудности проявились в следующем. Во-первых, для правильного обхода ширмы со сложной приставкой, т. е. со стороны направления движения корма, требовался определенный индивидуальный опыт. Правильные обходы появлялись только с 2—6-го опыта. Правильные обходы имели тенденцию к замене односторонними условнорефлекторными обходами ширмы с какой-либо одной из ее сторон.

Во-вторых, у 3 ворон в результате правильного решения этой, очевидно предельно трудной, задачи развилась патологическая боязнь обстановки опыта. Эта боязнь проявлялась в основном по отношению к корму, отодвинувшемуся от щели. Птицы клевали корм через щель, но, после того как он отодвигался, они, обежав ширму со стороны направления движения корма, не подходили к нему или подходили с чрезвычайно большой осторожностью; клюнув его, сейчас же отскакивали и убегали. Применение бромистого натрия способствовало излечению птиц от невроза, проявляющегося в виде боязни корма за ширмой.

Таким образом, опыты с врановыми птицами показали, что они без всякого индивидуального опыта обходят ширму со стороны направления движения кормушки с кормом уже в первом опыте. Последующее усложнение опыта (ширма с приставкой) затрудняет обходы ширмы со стороны направления движения кормушки с кормом. Наибольшие труд-

ности возникают при самом сложном варианте опыта (ширма со сложной приставкой); при решении этой задачи у птицы развивается боязнь обстановки опыта и наблюдаются односторонние обходы ширмы.

Опыты с хищными птицами. *Коршун «Сари».* В первом опыте коршун в 5 из 6 раз движения кормушек обошел ширму: в 3 случаях — со стороны движения пустой кормушки и в 2 — со стороны движения кормушки с кормом. Со второго опыта птица начала обходить ширму преимущественно только с одной левой ее стороны. Однако эти односторонние обходы ширмы с левой стороны постепенно заменились обходами ширмы только с правой ее стороны. После того как птица 18 раз подряд обошла ширму с одной правой стороны, было произведено угашение одностороннего обхода ширмы (корм начал двигаться только на левую сторону ширмы). Угашение произошло довольно быстро: после 26 раз движения кормушек на левую сторону коршун 3 раза подряд обошел ширму с левой стороны и подошел к корму. Но теперь оказалось, что у птицы начались упорные обходы ширмы только слева, независимо от направления движения корма. Условнорефлекторные обходы с одной стороны ширмы заменились условнорефлекторным обходом ее с другой стороны.

Таким образом, опыты показали, что экстраполяционные рефлексы при решении предложенной задачи не играли существенной роли в поведении коршуна. Поиск корма производился в основном при помощи одностороннего условнорефлекторного обхода ширмы.

Осоед «Арно». Основное, чем характеризовалось поведение этой птицы по сравнению со всеми остальными бывшими у нас под опытом птицами, — это чрезвычайная медленность реакции. После того как корм отодвигался от щели, осоед, как правило, в течение нескольких десятков секунд продолжал стоять около щели, затем очень медленно шел, делая постоянные остановки. Обычно осоед шел в направлении движения кормушки с кормом. Так, суммарно в 24 опытах, во время которых кормушка 98 раз двигались за ширмой, осоед шел в сторону движения кормушки с кормом 65 раз, в сторону пустой кормушки — 28 и 5 раз птица уходила от ширмы или продолжала стоять около щели.

Результаты опытов показали, что осоед в состоянии экстраполировать направление движения кормушки с кормом, двигающейся за ширмой. Последующие опыты показали, что в большинстве случаев он обходит и ширму с приставкой со стороны направления движения кормушки с кормом.

Так, из 52 случаев движения кормушки с кормом птица шла в сторону движения кормушки с кормом 36 раз; в сторону движения пустой кормушки — 12 и не пошла ни в ту, ни в другую сторону 5 раз.

Эти опыты показали, что осоед в состоянии экстраполировать направление движения кормушки с кормом, если птице для ее достижения необходимо идти первоначальный отрезок пути в перпендикулярном направлении к движению раздражителя. В решении предельной по своей сложности задачи — обходе ширмы со сложной приставкой — у птицы был, видимо, достигнут предел возможности для ее нервной системы. Из 26 раз движения кормушек птица 15 раз направилась в сторону движения кормушки с кормом и 11 — в сторону движения пустой кормушки.

Таким образом, опыты показывают, что способность к экстраполяции, видимо, развита у осоеда достаточно хорошо. Птица способна к

длительному удержанию следа от подействовавшего и исчезнувшего из поля зрения раздражителя и использованию этой способности для нахождения его.

Результаты исследования показали различный удельный вес условных и экстраполяционных рефлексов у изученных видов птиц.

Голуби, у которых почти совершенно не развита способность к экстраполяции, достигают корм только в результате условнорефлекторной автоматизации случайных обходов ширмы с одной из ее сторон. Угашение одностороннего обхода ширмы устраняло поиск корма.

Поведение кур существенно отличается от поведения голубей. У тех особей, у которых экстраполяционные рефлексy развиты достаточно хорошо, поиск корма за ширмой осуществляется по направлению движения корма. Такие куры, правда после длительного индивидуального опыта, в состоянии обходить не только ширму, но и ширму с приставкой и ширму со сложной приставкой. Куры с менее выраженными экстраполяционными рефлексами обходят ширму в результате условнорефлекторной автоматизации ее обходов лишь с одной стороны. В отличие от голубей после угашения одностороннего обхода ширмы у кур могут появиться поиски, направленные в сторону движения корма за ширмой. Однако этот способ достижения корма в большинстве случаев заменяется опять односторонними условнорефлекторными обходами ширмы с одной из ее сторон.

У коршуна достижение корма за ширмой осуществлялось путем односторонних обходов ширмы. После угашения обхода ширмы с одной стороны появился обход ее с противоположной стороны.

У осоеда способность к экстраполяции выражена значительно лучше. Он оказался способным (хотя и со значительным числом ошибок) обходить не только ширму, но даже ширму с приставкой. Можно думать, что экстраполяционные рефлексy играют существенную роль в жизни этого вида птиц.

Врановые птицы, у которых экстраполяционные рефлексy развиты наиболее ярко, с успехом используют их для поиска раздражителя, исчезающего из поля зрения птицы. Однако чрезмерное напряжение экстраполяционных рефлексов (при решении наиболее трудных задач) может привести у этих птиц к развитию невротической фобии обстановки опыта или переходу на условнорефлекторный обход ширмы с одной из ее сторон.

Таким образом, проведенные опыты показывают, что у различных видов птиц, в зависимости от степени развития экстраполяционных рефлексов, приспособление к изменяющимся условиям внешней среды осуществляется различными путями: у одних — путем использования в основном условнорефлекторной деятельности, у других — экстраполяционных рефлексов.

Заключение

Проведенное исследование показало, что птицы способны реагировать не только непосредственно на раздражители, но и на направление их движения. Это дает основание говорить о наличии у птиц элементарных способностей к предвидению возникновения простейших событий будущего, причина которых лежит в пределах физиологических возможностей восприятия данного индивидуума. В основе этой способности нервной системы лежит, безусловно, чисто физиологический процесс, который, являясь закономерным ответом нервной

системы на определенный раздражитель (направление его движения), должен быть определен как рефлекторный процесс. Мы считаем возможным говорить о рефлексах, лежащих в основе предвидения событий будущего, как об особой группе рефлексов, которые мы называем экстраполяционными. Что характеризует собой различная степень развития экстраполяционных рефлексов?

Мы считаем, что экстраполяционные рефлексы, являясь физиологической основой возможности предвидения наступления событий будущего, являются зачатками разумной деятельности у животных. Стоя на позициях рефлексологического изучения высшей нервной деятельности, нет основания отрицать, что животные обладают зачатками разумной деятельности.

Л. Г. Воронин (1957) после многолетних и детальных исследований сравнительной физиологии высшей нервной деятельности четко указал: «Да, у животных есть мышление и ум, но это есть не что иное, как следствие высшей нервной деятельности, специфичной для животных: это — животный ум, животное мышление».

Если подойти с такой точки зрения, то наши сравнительно-физиологические исследования поведения птиц показали различные зачатки разумной деятельности у различных птиц.

Голуби обладают чрезвычайно слабой способностью к предвидению возможности наступления событий будущего в условиях постоянного изменения внешних условий. У кур, коршунов и особенно у осоеда эта способность развита лучше. У них уже ясно выражены экстраполяционные рефлексы, дающие возможность предвидеть наступление событий будущего. И особенно хорошо развита эта способность у врановых птиц. Можно говорить о паличии у них элементов разумной деятельности, дающей возможность этим птицам лучше приспособляться к постоянно изменяющимся условиям внешнего мира.

Причины различий в поведении изученных видов птиц, несомненно, лежат в условиях их обитания. Видимо, для голубей (прежде всего по условиям их питания — зерноядность) нет необходимости в наличии выраженной рефлекторной деятельности, обеспечивающей возможность приспособления к сложным постоянно меняющимся условиям добывания пищи. Реакция на непосредственно действующие раздражители, выработка условных рефлексов на простые и комплексные раздражители обеспечивает возможность их существования. У кур, постоянно сталкивающихся в своей жизни с более сложными изменениями отношений между раздражителями (постоянная возможность попасть под различные виды транспорта, конкуренция между петухами за спаривание с курами, которых перед спариванием нередко приходится упорно преследовать, и т. д.), выработались элементы экстраполяционных рефлексов, обеспечивающих возможность простейших реакций на направление движения раздражителей.

У коршуна с относительно простыми формами добывания пищи, при которой непосредственная визуальная реакция на раздражитель (птицы, мелкие млекопитающие, падаль, рыба) имеет ведущее значение, удается обнаружить, правда не особенно ярко выраженные, экстраполяционные рефлексы. Эти рефлексы более ярко выражены у осоедов. Очевидно, причина этого — опять-таки в способе добывания пищи. Для выслеживания ос по направлению движения отдельных особей и обнаружения места расположения их гнезд, несомненно, нужна способность к длительному удержанию следа от действующего раздражителя и способность к элементарным формам экстраполяции направления движения раздражителя.

Ярко выраженные экстраполяционные рефлексy, дающие врановым птицам возможность предусмотреть наступление элементарных событий будущего, обязаны тем чрезвычайно сложным и многообразным условиям жизни, в которых живут эти птицы, и многообразным способам добывания пищи. Столетиями врановых птиц (особенно ворон) за приносимый ими вред уничтожают люди и тем не менее они живут в непосредственной близости от человеческого жилья, приспособляясь к самым разнообразным способам добывания пищи, и искусным образом избегают преследования человеком. Для этого нужна, конечно, нервная система, адекватно реагирующая на любые, самые неожиданные изменения внешнего мира. Этим и объясняется, как мы полагаем, столь резко выраженное развитие экстраполяционных рефлексов, обеспечивающих возможность врановым птицам предусматривать наступление разнообразных событий будущего.

Проведенная нами работа является первым шагом в изучении экстраполяционных или прогнозирующих рефлексов, лежащих в основе одной из наиболее сложных форм поведения животных, приспособляющей их к непрерывно изменяющимся условиям внешнего мира.

ЛИТЕРАТУРА

Воронин Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности, М., 1957.

Крушинский Л. В. Некоторые этапы интеграции в формировании поведения животных. Успехи соврем. биологии, т. XXVI, № 2 (5), 1948.

Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.—Л., 1938.

Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Л., 1926.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.—Л., 1956.

Н. В. БЕЛЬСКИЙ

О БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ЗОЛОТИСТОЙ ЩУРКИ

Для изучения особенностей размножения и развития птиц золотистая щурка (*Merops apiaster* L.) является благоприятным объектом, сочетающим признаки, развитие которых хорошо отражает влияние условий обитания особи на развитие вида.

Так, при довольно поздних сроках размножения (средние широты) эмбриональные стадии развития золотистой щурки оказываются относительно растянутыми, а эмбриогенез — значительно замедленным. По-видимому, и постэмбриональное развитие у них протекает в течение более длительного срока по сравнению с другими экологически близкими видами. Развитие пропорции тела у птиц этого вида также отчетливо отражает влияние условий обитания, что проявляется, например, в более сильном отставании в процессе роста общей длины задних конечностей и в слиянии 3 средних пальцев, придающем им форму конечности роющего животного.

В настоящем сообщении приведены данные только по общему росту золотистой щурки в постэмбриональный период. Эти данные сопоставлены с результатами изучения развития оперения как признака, наиболее полно характеризующего степень общего развития организма птицы.

В связи с тем, что район наших наблюдений выходит за границу известного распространения золотистой щурки на север, возникла необходимость дополнить данные о северной границе гнездования вида. Как указывает А. М. Судилова (Птицы Советского Союза, 1951), северная граница распространения золотистой щурки на гнездовании в средней полосе Европейской части СССР проходит по районам Тамбовской обл. до Тамбова. Лишь изредка отдельные пары встречаются на гнездовании в более северных пунктах, например в Окском заповеднике в Рязанской обл.

Наблюдения проводились в районе нижнего течения р. Цны (приток реки Мокши), в Рязанской обл., в 7 км от с. Борки, Шацкого р-на, приблизительно на 160 км севернее Тамбова. Золотистая щурка гнездится здесь постоянно и в довольно большом числе, устраивая гнезда в крутых берегах реки, часто поблизости от многочисленных колоний береговых ласточек.

Общее представление о численности гнездящихся золотистых щурок в этом районе может дать подсчет гнезд, который был проведен нами на протяжении 2 км по течению реки в местах с крутыми берегами. На этом участке найдено 15 гнезд. Из 12 гнезд, обследованных во второй половине июня и в июле 1957 г., только 2 оказались пустыми, что указывает на довольно высокую плотность заселения района гнездящимися птицами. По опросным данным, до 30-х годов золотистая щурка в этом и ближайших районах не встречалась. Появление ее здесь в начале 30-х годов некоторые натуралисты связывают с возникновением в районе крупных колхозных пчеловодческих хозяйств. По другим, также устным, но достаточно достоверным данным, золотистая щурка в значительном числе гнездится по берегам р. Тырницы, на 70—80 км северо-западнее места наших наблюдений. Тем самым обозначается путь расселения вида на север в направлении к Окскому заповеднику.

Северное расположение района наших наблюдений, может быть, отчасти объясняет довольно поздние сроки гнездования золотистой щурки, сравнительно с данными из других мест. По нашим наблюдениям, в 6 гнездах кладка яиц началась 12—18.VI. Количество яиц в кладке было от 3 до 7 (эти и последующие данные — по 10 гнездам). 7 яиц из одного гнезда были взвешены. Вес их варьировал от 6,32 до 7,73 г. Вывод птенцов во всех гнездах проходил с 14 по 16.VII. Лишь в одном из гнезд птенцы вывелись 11.VII. Сжатые сроки вывода исключают наличие повторных кладок, которые, возможно, встречаются в случае разорения гнезд во время кладки или раннего насиживания. Таким образом, длительность инкубации и периода эмбрионального развития золотистой щурки следует считать в среднем около 25 дней с возможными колебаниями в 2 дня в ту или другую сторону.

Внешние условия, надо полагать, оказывают значительное влияние на продолжительность насиживания. В 10 просмотренных нами гнездах было отложено 51 яйцо. Одно гнездо брошено по неизвестной причине; в 9 гнездах из 47 яиц вывелись 32 птенца (68%). Низкий процент вывода птенцов — результат неблагоприятных внешних условий, а также частых посещений района гнездования птиц.

Данных по развитию птенцов золотистой щурки, по-видимому, очень мало. О. Хайнрот (Heinroth, 1926), проводивший наблюдения за ростом и развитием в искусственных условиях многих видов птиц Средней Европы, ограничивается лишь кратким описанием взрослых форм золотистой щурки в ювенальном, брачном и осеннем оперении, поскольку он не относит их к собственно средневропейским видам.

В настоящем исследовании был изучен постэмбриональный рост более 20 птенцов золотистой щурки, выведенных в 5 гнездах. Вес только что вылупившегося птенца варьировал от 4,15 до 5,55 г.

Общий рост птенцов в достаточно полной мере характеризуется изменением их веса по возрастам. Из табл. 1 видно, что к 14—16-дневному возрасту птенцы золотистой щурки уже достигают веса взрослой птицы. Однако к этому возрасту еще далеко не закончено общее развитие птиц. Если в дальнейшем рост птенцов замедляется и прекращается или наступает, вероятно, обычное уменьшение веса птенцов перед вылетом их из гнезда (последующие изменения веса в естественных условиях не были прослежены), формирование оперения молодых птиц продолжается еще довольно долгое время.

Птенцы золотистой щурки, вылупившиеся из яйца, лишены пухового покрова. Развитие оперения у них, как и у других птиц, начинается только со времени активации эмбриональных закладок крупных и кон-

турных перьев. Появление зачатков перьев (пеньков) на поверхности покровов наблюдается только в 8-дневном возрасте, развертывание же опахала перьев — в 14-дневном.

Данные таблицы показывают, что развитие оперения шурки продолжается и после окончания общего роста птицы и заканчивается только к 28—30-дневному возрасту. Эти данные хорошо согласуются с указанием, что птенцы золотистой шурки покидают гнездо в 30-дневном возрасте (Птицы Советского Союза, 1951).

Внешние условия и в этом периоде, должно быть, оказывают заметное влияние на развитие. В наших наблюдениях, при благоприятной погоде и при обилии корма постэмбриональное развитие птенцов закончилось, видимо, несколько раньше. Вылет птенцов из гнезда наблюдался 3—10.VIII, что соответствует 25—27-дневному возрасту птиц. Приве-

Таблица 1

Постэмбриональный рост и развитие оперения золотистой шурки

Возраст в днях	Вес в г	5-е маховое		6-е рулевое	
		общая длина в мм	длина опахала в мм	общая длина в мм	длина опахала в мм
0	4,8	—	—	—	—
2	8,2	—	—	—	—
4	12,8	—	—	—	—
6	21,3	—	—	—	—
8	31,5	3	—	3	—
10	40,9	7	—	7	—
12	52,7	17	—	14	—
14	56,8	26	2	20	3
16	61,5	36	8	28	7
18	—	45	15	32	10
20	—	50	26	37	16
22	—	55	35	40	20
26	—	65	50	48	32

денные данные по развитию оперения после 19-дневного возраста получены при содержании птенцов в неволе. В естественных условиях развитие оперения, вероятно, протекало более интенсивно, что и могло быть причиной более раннего вылета птенцов из гнезда.

Таким образом, в развитии золотистой шурки более выражено, по сравнению с другими исследованными в этом отношении птицами, разделение во времени основных процессов онтогенеза на постэмбриональных стадиях. Это касается процессов собственно роста и дальнейшей дифференцировки организма, выраженной, в данном случае, в форме образования тончайшей структуры в развивающемся оперении.

По мере появления дифференцированной структуры в зачатках птериев, что контролируется началом разворачивания опахала, общий рост организма приостанавливается (см. табл. 1). Процесс образования тонкой структуры в тканях обеспечивается значительным расходом пластического материала и энергии, которое на этой стадии пониженного питания птицы осуществляется, видимо, за счет трансформации накопленных запасов. Потеря в весе птенцов в поздние стадии их постэмбрионального развития, дающая им возможность более легко подняться на крыло, является результатом не только голодания, но и значительного расхода запаса пластической энергии на процессы дифференцировки организма, особенно в его перообразующей ткани. В ранее проведенных исследованиях на голубях (Бельский, 1945) подобные соотношения только намечались или, в исследованиях на стрижах, были слабо выражены (Бельский, 1948). В данном случае они проявляются в более полной мере главным образом благодаря особенностям условий развития — целиком закрытому гнездованию.

ЛИТЕРАТУРА

Heinroth O. Die Vögel Mitteleuropas. Berlin, 1926.

Птицы Советского Союза. Под. ред. Г. П. Деметьева и Н. А. Гладкова, т. 1, (Отряд сизоворонки, или ракши). М., 1951.

Бельский Н. В. Соотношение роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии голубя. Докл. АН СССР, т. 49, № 9, 1945.

Бельский Н. В. Постэмбриональный рост и дифференцировка у птенцовых птиц в природе. Докл. АН СССР, т. 61, № 3, 1948.

М. Н. ДЕНИСОВА

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПТЕНЦОВЫХ, ПОЛУВЫВОДКОВЫХ И ВЫВОДКОВЫХ ПТИЦ

На отличия в развитии выводковых и птенцовых птиц указывает ряд авторов. Так, А. Портман (Portmann, 1938; 1950; 1955) подчеркивает, что для выводковых характерен изометрический рост, а для птенцовых аллометрический, выражающийся прежде всего в угнетении развития центральной нервной системы и оперения наряду с прогрессивным развитием пищеварительного аппарата. Отставание в развитии центральной нервной системы у птенцовых отмечали также Э. Зуттер (Sutter, 1950) и Шиферли (Schifferli, 1948). Преимущественное развитие пищеварительного тракта у птенцовых превращает их, по мнению Портмана, в своего рода «машину» большой продуктивности роста, оканчивающегося быстрее, чем у выводковых.

На сокращение продолжительности роста птенцовых есть указания в работе А. М. Сергеева (1939), а большая энергия роста этой группы птиц подчеркивается и Л. П. Шульпиным (1940).

Б. Г. Новиков (1934) отмечает у птенцовых не только более быстрое нарастание веса, но и более энергичный рост оперения, несмотря на сравнительно позднее его появление.

О. Хейнрот (1947) отличительной особенностью выводковых считает более раннее развитие у них задних конечностей по сравнению с передними.

В настоящей статье на основании собственных наблюдений и литературных материалов сравнивается рост выводковых, полувыводковых и птенцовых птиц (табл. 1, 2 и 3). Кроме указанных источников, использованы также неопубликованные материалы, любезно предоставленные в наше распоряжение: А. Г. Ромашевой — по росту пеликанов, М. А. Кузьминой — по росту гималайского улара, Е. Т. Бровкиной — по росту дроздов, З. Н. Хохловой — по росту скворца и Н. Н. Скоковой — по росту ряда голенастых птиц.

Нами нарастание веса прослежено у 23 видов (416 птенцов), относящихся главным образом к мелким птенцовым формам.

Всего использован материал по 93 видам, из них 24 — выводковые, 24 — полувыводковые и 45 — птенцовые.

Прирост веса (в %) выводковых птиц в постэмбриональном периоде (по неделям)

Недели	I Г р у п п а										II Г р у п п а															
	A n s e r i f o r m e s										C h a r a d r i - f o r m e s		O t t i d o r - m e s		G r u s m e s		G a l l i f o r m e s						C h a r a d r i f o r m e s			
	Alectoris graeca	Anser anser	Anas crecca	Anas platyrhynchos	Anas strepera	Anas clypeata	Aythya ferina	Aythya nyroca	Somateria mollissima	Limosa limosa	Numenius arguata	Fulica atra	Otis tarda	Grus grus	Lagopus lagopus	Tetrao urogallus	Coturnix coturnix	Tetraogallus himalayensis	Perdix perdix	Burhinus oedicnemus	Charadrius dubius	Vanellus vanellus	Gallinago gallinago	Rallus aquaticus		
I	144,1	36,8	76,9	40,9	76,9	50	49,0	9,8	33,8	29,8	41,4	74,3	73,9	52,7	77,4	72,5	91,7	103,8	92,2	92,4	75,0	83,3	91,4	100		
II	53,5	93,2	94,1	82,5	86,6	91,5	70,6	70,5	67,0	85,1	82,0	81,3	91,2	100,2	51,5	70,0	71,0	29,6	75	68,9	73,6	60,6	70,7	73,6		
III	64,3	74,9	42,2	58,3	74,5	43,2	52,2	63,0	15,4	41,3	53,9	63,8	45,5	47,7	51,0	57,3	56,3	44,5	46,1	47,6	36,9	44,6	25,0	40		
IV	61,9	45,4	21,2	32,8	37,3	24,6	41,2	42,0	—	10,5	24,1	47,3	32,8	36,3	63,9	40,3	31,7	42,2	29,0	24,9	10,1	18,6	16,6	19,7		
V	11,7	30,9	12,8	31,7	22,8	12,9	21,0	28,3	—	13,0	—	26,4	14,1	31,4	29,6	63,8	20,1	18,1	33,5	9,4	2,1	12,9	0	11,9		
VI	29,3	17,7	2,6	16,7	9,6	22,8	20,8	39,1	—	—	—	7,2	29,7	13,8	21,5	19,8	26,2	—	19,2	2,9	0	2,2	0	11,5		
VII	22,5	10,6	—	7,7	8,9	—	17,9	—	—	—	—	6,7	20,3	12,1	16,0	—	0	—	18,9	3,1	0	0	0	8,8		
VIII	14,7	6,0	—	8,2	0	—	8,2	—	—	—	—	6,4	38,8	10,8	—	—	0	—	18,5	2,5	0	0	0	0		
IX	16,5	0	—	5,0	0	—	1,8	—	—	—	—	6,0	0	9,7	—	—	—	—	12,4	0	0	0	0	0		
X	—	0	—	—	0	—	—	—	—	—	—	13,4	6,0	6,0	—	—	0	—	2,6	0	0	0	0	0		

Примечание. Подчеркнуты цифры максимального относительного прироста (то же и в следующих таблицах).

К полувыводковым мы отнесли Alciformes, Lariformes, Falconiformes, Strigiformes, Ciconiidae и Caprimulgus europaeus. По степени развития птенцов к моменту вылупления они образуют ряд постепенных переходов от выводковых к птенцовым, а по биологическим особенностям постэмбрионального периода примыкают к птенцовым, так как их птенцы выкармливаются родителями.

При сопоставлении особенностей роста выводковых, полувыводковых и птенцовых как показатель скорости этого процесса использован относительный прирост. Вычисление его проводилось за каждую неделю постэмбрионального развития по формуле Броди.

Обращаясь к анализу особенностей роста выводковых птиц (табл. 1), прежде всего надо отметить, что особого внимания заслуживают первые недели постэмбрионального развития, в течение которых нарастание веса у разных видов идет по-разному.

В одних случаях относительный прирост возрастает от первой недели ко второй, а затем постепенно падает до полного окончания. Иными словами, максимальная интенсивность роста приходится на вторую неделю жизни. Так растут *Alectoris graeca*, *Anser anser*, *A. crecca*, *A. platyrhynchos*, *A. strepera*, *Anas clypeata*, *Aythya ferina*, *Aythya nyroca*, *Somateria mollissima*, *Limosa limosa*, *Numenius arquata*, *Fulica atra*, *Otis tarda* и *Grus grus*.

Alectoris graeca отличается тем, что максимальный прирост веса у птенцов приходится на третью неделю развития.

Все перечисленные виды объединены в первую группу, охватывающую 58% видов выводковых птиц.

Г. Г. Штрайх и Е. А. Светозаров (1935, 1936) также наблюдали, что у домашних гусей и уток в течение первых двух декад постэмбриональной жизни нарастание веса идет медленно, а затем величина константы роста резко возрастает.

Незначительный абсолютный прирост веса в первые недели жизни у *Cygnus* и *Colymbus* описывает О. Хейнрот (1947); у *Tetrastes bonasia* то же явление отмечает С. С. Донауров (1947); у *Lagopus lagopus* — А. В. Михеев (1948); у *Tetrao urogallus*, *Tetrastes bonasia* и *Lyrurus tetrix* — В. Ф. Гаврин (1956). Однако, поскольку речь идет об абсолютном увеличении веса, по этим сведениям нельзя судить, имеем ли мы дело со специфическим для перечисленных видов свойством или лишь с известной общей закономерностью, которая выражается в том, что чем больше растущая масса, тем больше и прирост.

У других видов выводковых — *Lagopus lagopus*, *Tetrao urogallus*, *Coturnix coturnix*, *Tetraogallus himalayensis*, *Perdix perdix*, *Burchinus oedienemus*, *Charadrius dubius*, *Vanellus vanellus*, *Gallinago gallinago* и *Rallus aquaticus* — наиболее энергичен рост в первую неделю постэмбриогенеза. В дальнейшем прирост постепенно снижается до полного прекращения. Эти виды составляют вторую группу, объединившую 42% выводковых, из тех, рост которых изучен.

Таким образом, у выводковых первая группа численно преобладает над второй.

Интересно, что тот или иной тип роста, видимо, не связан с систематическим положением вида, так как среди *Charadriiformes*, *Ralliformes* и *Galliformes* есть представители как первой, так и второй группы. *Anseriformes* растут по одному типу, а для *Gruiformes* и *Otidiformes* сравнительные данные отсутствуют.

Среди полувыводковых (табл. 2) выделяются те же два типа роста, которые наблюдаются и у выводковых. Соответственно этому *Ciconia*

Прирост веса (в %) у полувыводковых птиц в постэмбриональном периоде (по неделям)

Неделя	I группа										II группа																		
	Lariformes					Falconiformes					Strigiformes	Ciconiiformes	Alciformes					Lariformes					Accipitres					Strigiformes	Caprimulgiformes
	Rissa tridactyla	Larus marinus	Larus canus	Larus ridibundus	Sterna albifrons	Falco peregrinus	Accipiter gentilis	Haliaeetus albicilla	Tyto alba	Ciconia ciconia	Alca torda	Uria aalge	Uria lomvia	Cephus grylle	Fratercula arctica	Stercorarius parasiticus	Larus argentatus	Sterna hirtundo	Falco subbuteo	Falco tinnunculus	Accipiter nisus	Milvus korschun	Strix aluco	Caprimulgus euro-paeus					
I	93,7	94,4	81,7	76,8	68,0	95,7	101,3	96,2	96,1	73,4	69,4	62,7	69,7	82,0	103,8	102,3	89,3	99,2	110,8	112,7	110,9	105,2	121,1	126,2					
II	101,9	95,5	92,7	82,5	76,0	108,6	112,6	103,2	107,2	125,6	47,1	47,3	42,5	80,4	45,8	90,1	81,1	94,7	96,3	98,2	87,3	96,4	68,0	37,7					
III	28,7	32,1	54,6	52,6	32,3	59,2	57,3	76,0	53,7	80	—	9,2	—	40,6	27,5	32,9	40,8	17,2	24,4	31,9	22,2	57,5	22,1	18,5					
IV	21,6	18,1	16,4	11,9	3,6	23,0	24,5	6,5	28,2	32,2	—	—	8,5	20	19,6	36,4	0	0	7,2	0	0	2,8	10,4	0					
V	0	23,5	1,2	—	1,1	5,6	—	2,3	20,4	—	—	—	14,5	0	—	5,4	0	0	0	0	0	4,9	11,5	0					
VI	0	9,9	0	—	—	0	—	2,7	0	—	—	—	—	0	—	0,9	0	0	0	0	2,6	6,0	0						
VII	0	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	—	—	0	—	0	0	0	0	0	1,6	10,8	0						
VIII	0	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	—	—	0	—	0	0	0	0	0	1,6	—	0						
IX	0	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	—	—	0	—	0	0	0	0	0	1,6	—	0						
X	0	—	0	—	—	0	—	—	0	—	—	—	—	0	—	0	0	0	0	0	—	—	0						

Прирост веса (в %) у птенцовых птиц в постэмбриональном периоде (по неделям)

Неделя	II группа																					
	I группа	Steganopodes				Ciconiiformes				Piciformes			Coraciiformes			Passeriformes						
		Phalacrocorax aristotelis	Phalacrocorax carbo	Pelecanus onocrotalus	Pelecanus crispus	Platalea leucorodia	Plegadis falcinellus	Ardea cinerea	Ardea ralloides	Nycticorax nycticorax	Cypselurus apus	Dendrocopos major*	Lynx torquilla*	Alcedo atthis*	Colomba livia	Corvus corone	Corvus glandarius	Sturnus vulgaris*	Coccothraustes coccothraustes	Chloris chloris	Erythrura erythrura*	Emberiza citrinella*
I	84,2	134,3	154,3	157,2	153,4	134,7	126,9	157,1	122,3	142,8	145,0	145,0	145,4	148,3	153,2	153,5	138,7	153,7	150,0	148,7	149,5	148,3
II	123,9	84,6	68,4	95,4	—	75,1	103,1	35,5	77,8	48,0	72,8	58,5	76,9	77,8	58,0	58,2	52,8	—	41,1	—	—	—
III	85,2	52,1	26,8	37,5	—	29,4	42,7	26,3	51,6	25,1	11,8	0	13,5	34,4	40,2	—	—	—	0	—	—	—
IV	39,7	28,8	12,2	—	—	0	36,0	—	12,8	0	0	0	0	7,8	0	—	—	—	0	—	—	—
V	28,8	11,8	3,7	—	—	0	14,7	—	5,4	0	0	0	0	1,4	0	—	—	—	0	—	—	—
VI	22,9	3,4	0,6	—	—	0	0	—	2,5	0	0	0	0	—	0	—	—	—	0	—	—	—
VII	0	0	—	—	—	0	0	—	2,5	0	0	0	0	—	0	—	—	—	0	—	—	—
VIII	0	0	—	—	—	0	0	—	2,4	0	0	0	0	—	0	—	—	—	0	—	—	—
IX	0	0	—	—	—	0	0	—	—	0	0	0	0	—	0	—	—	—	0	—	—	—
X	0	0	—	—	—	0	0	—	—	0	0	0	0	—	0	—	—	—	0	—	—	—

* Материалы автора.

Hedem	P a s s e r i f o r m e s																	Cuculi- formes					
	Motacilla alba *	Parus major *	Lanius cristatus *	Muscicapa striata *	Muscicapa atricapilla *	Phylloscopus trochilus *	Acrocephalus palustris *	Acrocephalus schoenobaenus *	Acrocephalus dumetorum	Hippolais icterina *	Turdus pilaris	Turdus ericetorum	Turdus muscus	Turdus merula	Oenanthe	Saxicola rubetra *	Phoenicurus *		Luscinia luscinia *	Luscinia svecica	Hirundo rustica *	Delichon urbica	Riparia riparia *
I	145,4	153,4	143,1	148,5	133,3	147,5	148,0	143,7	142,6	134,8	146,8	145,7	147,5	137,7	145,0	154,3	138,2	150,4	150,7	147,2	144,3	156,9	160,4
II	22,8	44,7	50,8	30,7	34,7	25	—	10,3	—	28,6	57,2	39,1	—	—	—	—	13,7	—	—	61,8	68,4	36,3	80,8
III	—	5,8	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	16,8
IV	—	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0
V	—	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0
VI	—	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0
VII	—	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0
VIII	—	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0
IX	—	0	0	0	0	0	—	—	—	0	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0
X	—	0	0	0	0	0	—	—	—	9	—	—	—	—	—	—	0	—	—	0	0	0	0

ciconia, Rissa tridactyla, Larus marinus, L. canus, L. ridibundus, Sterna albifrons, Falco peregrinus, Accipiter gentilis, Haliaeetus albicilla и Tyto alba представляют среди полувыводковых первую группу, а Alca torda, Uria aalge, Uria lomvia, Cepphus grylle, Fratercula arctica, Stercorarius parasiticus, Larus argentatus, Sterna hirundo, Falco tinnunculus, Accipiter nisus, Milvus korschun и Strix aluco — вторую.

Как видно из приведенного перечня, тип роста и у этих видов не связан с принадлежностью к тому или иному отряду. Доказательством этому служит то, что среди Lariformes, Falconiformes и Strigiformes есть виды, относящиеся и к первой и ко второй группам.

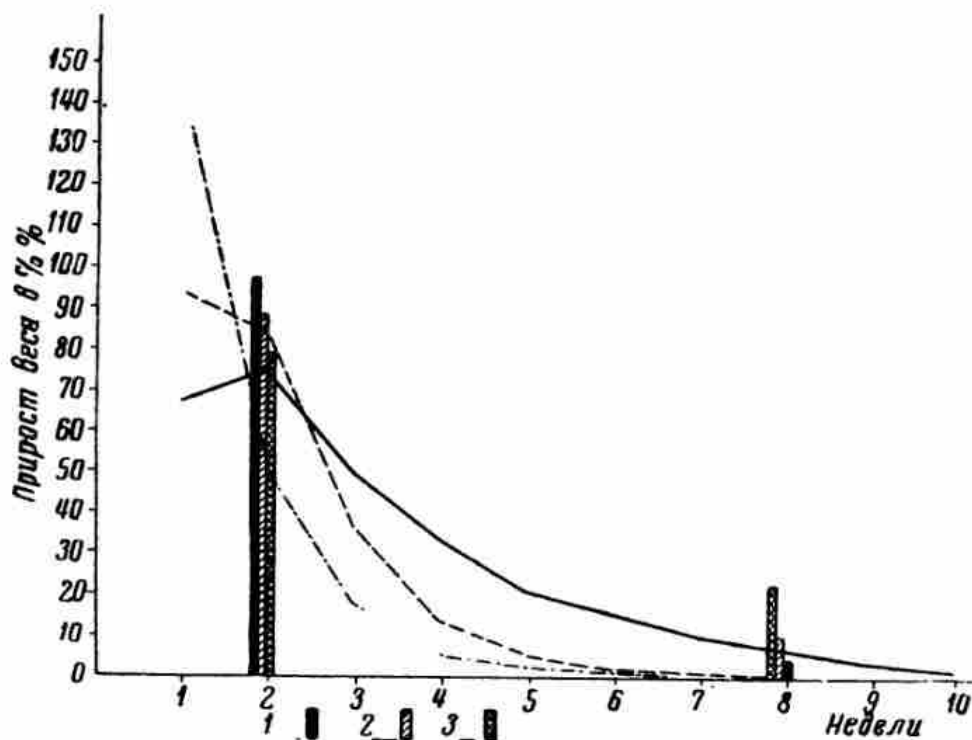


Рис. 1. Изменение среднего относительного прироста веса в постэмбриональном периоде у птенцовых (1), полувыводковых (2) и выводковых (3) птиц

Полувыводковые отличаются от выводковых только тем, что первая группа у них малочисленнее второй и охватывает 42% всех изученных видов.

Из птенцовых (табл. 3) к первой группе относится только один вид — *Phalacrocorax aristotelis*, составляющий всего 2% от общего числа птиц этой группы, сведениями о росте которых мы располагаем. У всех остальных птенцовых, в том числе и у *Phalacrocorax carbo*, максимальное увеличение веса отмечается в первую неделю развития птенцов, т. е. по типу роста они принадлежат ко второй группе.

Тип роста, характерный для первой группы и отличающийся тем, что максимальная его скорость приходится на вторую неделю постэмбриогенеза, будем называть первичным. Свойственный второй группе тип роста, характеризующийся тем, что максимальная его скорость достигается в первую неделю постэмбриогенеза, обозначим как вторичный тип роста.

Пользуясь табл. 1, 2 и 3, трудно сравнивать скорость роста в разные периоды постэмбрионального развития одновременно у всех приведенных видов. Чтобы облегчить анализ материала, нами вычислен от-

носительный прирост за каждую неделю для всех выводковых, полувыводковых и птенцовых в отдельности. Величина этого прироста является средней из показателей относительной скорости роста видов, входящих в ту или иную группу.

На рис. 1 даны обобщенные кривые изменения относительного недельного прироста веса, позволяющие схематически представить течение процесса в разных биологических группах птиц. Приведенные кривые еще раз подчеркивают, что у выводковых преобладает такой тип роста, когда максимальная его скорость развивается во вторую неделю постэмбриональной жизни. Для полувыводковых, и особенно птенцовых, напротив, типично, что наибольшая скорость роста приходится на первую неделю.

В первые две недели быстрее всех растут птенцовые, затем следуют полувыводковые и, наконец, выводковые (рис. 1). Особенно резки различия в первую неделю развития, когда птенцовые увеличиваются в весе в 2 раза быстрее выводковых и в 1,5 раза быстрее полувыводковых.

Чем быстрее первоначальный рост, тем резче он тормозится в последующем. В силу этого птенцовые, которые в первые 2 недели развития по скорости нарастания веса стоят впереди других птиц, в остальное время отличаются наиболее медленным ростом. Несколько быстрее их на этом этапе растут полувыводковые, а на первом месте оказываются выводковые (см. рис. 1). Если в первые недели птенцовые идут впереди, а выводковые занимают последнее место, то в последующие недели наблюдается обратная картина. Полувыводковые по скорости роста на всех этапах занимают промежуточное положение.

Важно отметить, что скорость роста выводковых никогда не достигает такой большой величины, которая характерна для птенцовых в первую неделю постэмбрионального развития.

У птенцовых скорость роста вначале велика, затем уменьшается. В итоге рост птенцовых оказывается очень неравномерным, что отличает их от полувыводковых и особенно выводковых.

Разные биологические группы птиц отличаются друг от друга не только по скорости, но и по продолжительности роста. Известно, что крупные птицы растут дольше, чем мелкие (Stresemann, 1927—1934; Шмальгаузен, 1935; Дементьев, 1940; Бельский и Быкова, 1946; Познанин, 1946). Поэтому сравнивать продолжительность роста птиц, отличающихся по биологии, можно только в том случае, если они одинаковых размеров.

Из птенцовых *Apus apus*, *Jynx torquilla* и *Alcedo atthis*, имеющие вес около 40 г, заканчивают рост в 3 недели, а не отличающийся от них по размерам *Charadrius dubius*, который принадлежит к выводковым, — в 5 недель.

Cuculus canopus и *Dendrocopos major*, относящиеся к птенцовым, прибавляют в весе в течение 3 недель, а *Coturnix coturnix* — 6, несмотря на то, что названные виды почти не отличаются друг от друга по размерам (90—110 г).

По сообщению А. Г. Ромашевой, самые большие среди птенцовых — *Pelecanus* — достигают веса взрослых за 8 недель, а самцы *Otis tarda* — наиболее крупных выводковых — продолжают расти и после 20-недельного возраста.

Cogrus cogone, принадлежащая к птенцовым и имеющая вес около 500 г, достигает окончательных размеров за 3 недели; полувыводковые *Rissa tridactula*, *Larus canus* и *Tyto alba* весят 300—450 г, но растут

дольше, чем *Corvus corone*, — 4—5 недель; представитель выводковых *Burhinus oedicnemus*, вес которого равен 400 г, растет 9 недель.

Ardea cinerea из птенцовых и *Larus argentatus* из полувыводковых весят примерно одинаково (1100—1500 г). Однако первая растет на протяжении 5, а вторая — 6 недель.

Итак, наиболее продолжительный рост характерен для выводковых. Несколько скорее он заканчивается у полувыводковых, и особенно быстро — у птенцовых.

Быстрый рост в первую неделю постэмбрионального развития у птенцовых определяет не только его неравномерное течение, но и малую общую продолжительность. Следовательно, характер роста разных биологических групп птиц в основных чертах определяется его интенсивностью в первую неделю развития.

На значение первого периода в росте птиц впервые указали Г. Г. Штрайх и Е. А. Светозаров (1937), которые заметили, что у домашних утят, получающих недостаточное количество корма, рост замедляется. При этом решающее значение для конечных размеров имеет снижение интенсивности роста в первом периоде развития, когда различия между голодающими и контрольными особями оказываются максимальными. Этот факт, вскользь отмеченный при изучении влияния питания на увеличение веса, видимо, следует считать закономерным явлением в процессе роста, проявляющимся при всех условиях.

Представление о том, что выводковые вообще растут медленнее птенцовых, требует уточнения, так как это верно только для первых недель постэмбриогенеза.

Представление о том, что выводковые растут медленнее птенцовых, после того как у птенца исчерпывается запас желтка (Дементьев, 1940), не соответствует действительности.

Из сопоставления средней относительной скорости роста за первые 2 недели постэмбрионального развития выводковых, полувыводковых и птенцовых, характеризующихся первичным типом роста, следует, что и в этом случае птенцовые растут быстрее всех, за ними следуют полувыводковые и, наконец, выводковые.

Та же картина наблюдается, если сравнить среднюю относительную скорость роста за первые две недели в разных биологических группах птиц, которые отличаются вторичным типом роста.

Объяснить это явление можно тем, что интенсивность нарастания веса зависит от той стадии, на которой находится развивающийся организм. Так, птенцовые, вылупляющиеся на более ранних стадиях, прибавляют в весе энергичнее выводковых, которые появляются на свет более сформированными.

Зависимость интенсивности роста от стадии развития хорошо видна при сравнении полувыводковых, относящихся к разным систематическим группам. Известно, что *Alciformes* и *Lariformes* стоят ближе к выводковым, чем *Falconiformes*, *Strigiformes* и *Ciconiidae* (Шульпин, 1940).

Средняя относительная скорость прироста веса за первую неделю постэмбрионального развития для представителей разных отрядов полувыводковых, обладающих вторичным типом роста, неодинакова. У *Alciformes* и *Lariformes*, которые выклевываются на более поздних стадиях развития, она оказалась меньшей, чем у *Falconiformes* и *Strigiformes*. Судя по большой интенсивности роста у *Caprimulgus europaeus*, птенцы выходят из яйца на еще более ранних стадиях, чем у *Falconiformes* и *Strigiformes*.

Представители разных отрядов полувыводковых, которых отличает первичный тип роста, также увеличиваются в размерах с разной скоростью (рис. 2). Lariformes растут медленнее, чем мало отличающиеся друг от друга в этом отношении Strigiformes и Falconiformes, а Ciconia ciconia опережает всех остальных.

Однако скорость нарастания веса зависит не только от стадии развития, но и от типа роста.

На рис. 3 А, Б и В сравнивается средняя относительная скорость нарастания за первые две недели развития у выводковых птиц, принадле-

жащих к одному и тому же отряду и, следовательно, появляющихся на свет на сходных стадиях развития. Однако среди представителей этих отрядов встречаются и первичный и вторичный типы роста. Во всех отрядах, и среди Ralliformes, и среди Charadriiformes, и среди Galliformes, птицы, обладающие вторичным типом роста, прибавляют в весе более интенсивно, чем те, которые растут по первичному типу.

Среди полувыводковых сходная закономерность наблюдается у Lagus, однако разница между двумя группами птиц, отличающимися по типу роста выражена у них менее резко, чем у выводковых.

Falconiformes и Strigiformes, обладающие первичным типом роста, несколько быстрее нарастают в весе, чем те из них, которые отличаются вторичным типом.

Птенцовые, растущие по первичному типу (*Phalacrocorax aristotelis*), обладают меньшей энергией роста, чем его родичи из того же отряда, характеризующиеся вторичным типом роста (рис. 4).

Таким образом, скорость роста (увеличения веса) птиц за первые две недели постэмбриогенеза зависит не только от возраста развивающегося организма, но и от типа его роста. Те,

которые обладают вторичным типом роста, прибавляют в весе интенсивнее тех, которые растут по первичному типу. Отклонение от этого правила, наблюдающееся у Falconiformes и Strigiformes, может быть, свидетельствует о том, что сравниваемые птицы вылупляются на разных стадиях развития. Последнее требует дальнейшего исследования.

Какие же причины определяют тип роста у птиц?

Известно, что изменение скорости роста зависит от процессов дифференцировки, происходящей в организме. В постэмбриональном развитии у птиц она зависит в первую очередь от интенсивности развития оперения. В связи с этим естественно предположить, что затормаживание роста в первую неделю постэмбрионального развития связано у

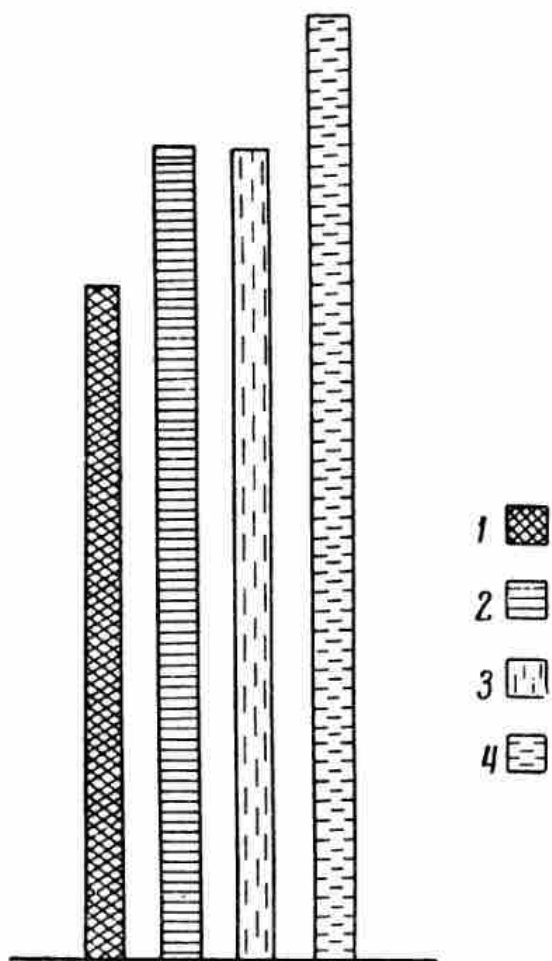


Рис. 2. Средний относительный прирост веса за вторую неделю постэмбриогенеза у Lariformes (1), Accipiters (2), Striges (3) и Ciconia ciconia (4), обладающих первичным типом роста

выводковых с бурным развитием у них в это время оперения. Именно так и объясняют это явление А. В. Михеев (1948) и Д. В. Поярков (1955). Однако, как будет показано ниже, такое предположение лишено оснований.

У Galliformes развитие оперения начинается в эмбриональном периоде или в первые дни постэмбриогенеза (Dunn and Landauer, 1930, Gericke and Platt, 1932; Лекторский и Кузьмина, 1934; Михеев, 1948; Зверев, 1948; Кузьмина, 1955).

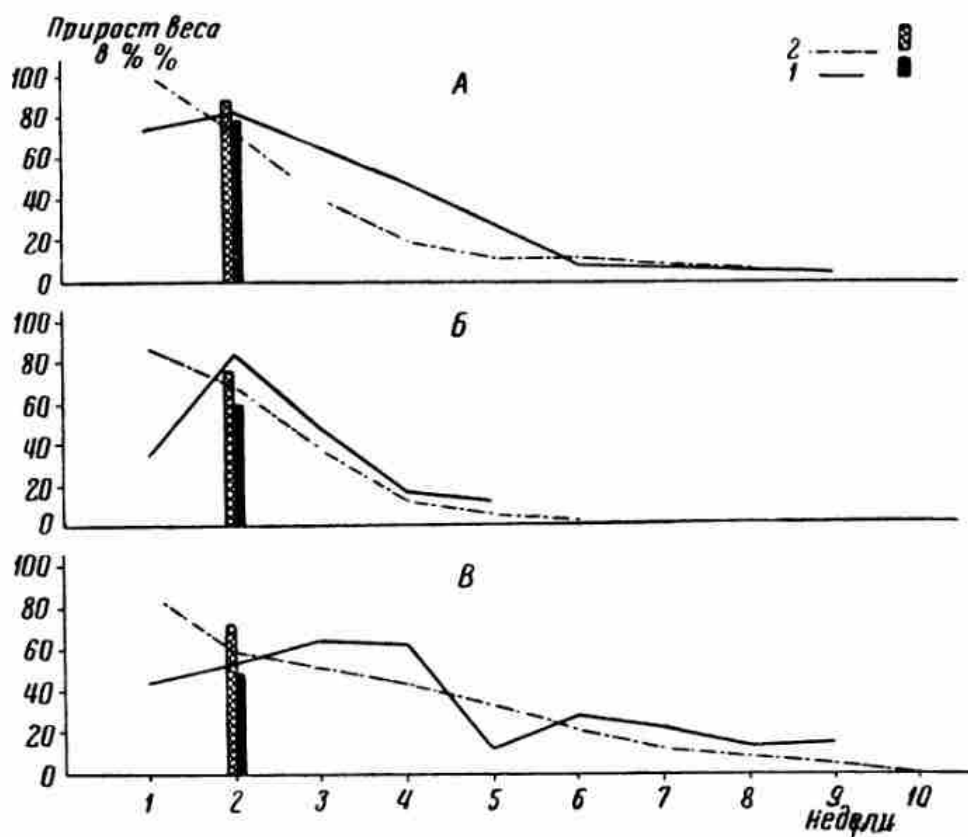


Рис. 3. Изменение среднего относительного прироста веса в постэмбриональном периоде. А—у Ralliformes; Б—у Charadriiformes, В—у Galliformes; 1—растущие по первичному типу, 2—растущие по вторичному типу

У Anseriformes перо начинает развиваться поздно, между 16 и 20-м днем (Котова, 1936; Штрайх и Светозаров, 1935, 1936; Veselovsky, 1953; Герасимова, 1954). У Lariformes маховые появляются на 7—8-й день (О. и М. Heinroth, 1934).

У Lariformes маховые появляются на 2—10-й день (Модестов, 1941; Горчаковская, 1945; Исаков и др., 1947; Успенский, 1956; Дюнин, 1948).

У Alciiformes маховые обнаруживаются на 3—10-й день (Кафтановский, 1951; Герасимов, 1951).

По нашим наблюдениям, а также по данным А. С. Мальчевского и И. А. Нейфельд (1955), у Caprimulgus europaeus пеньки маховых заметны уже на 3-й день, у Falco tinnunculus они появляются на 9-й, а у Ciconia ciconia — на 13-й день (О. и М. Heinroth, 1934).

Из птенцовых Phalacrocorax aristotelis начинает оперяться поздно. Его 12-дневный птенец имеет маховые длиной всего 9 мм, а рулевые— 5 мм. Опахало рулевых и маховых разворачивается в это время лишь на 4 мм. На 40-й день маховые увеличились до 70, рулевые до 46 мм, а на теле пера еще совсем не было (Модестов, 1941).

У *Ardea cinerea* и *Egretta garzetta* первое перо показывается на плечевой птерилии на 4-й день (Скокова, 1954), у *Platylea leucorodia* перо начинает расти на 3-й, а у *Plegadis falcinellus* на 4-й день длина маховых достигает уже 16 мм (Скокова — личное сообщение).

У домашнего голубя, *Apus apus*, *Dendrocopus major*, *Alcedo atthis*, *Cuculus canopus* и *Passeriformes*, по нашим данным, а также по наблюдениям ряда авторов (Динесман, 1940; Бельский, 1945; Божко, 1955; Величко, 1956; Бровкина, Хохлова — личное сообщение), перо начинает развиваться на 3—8-й день.

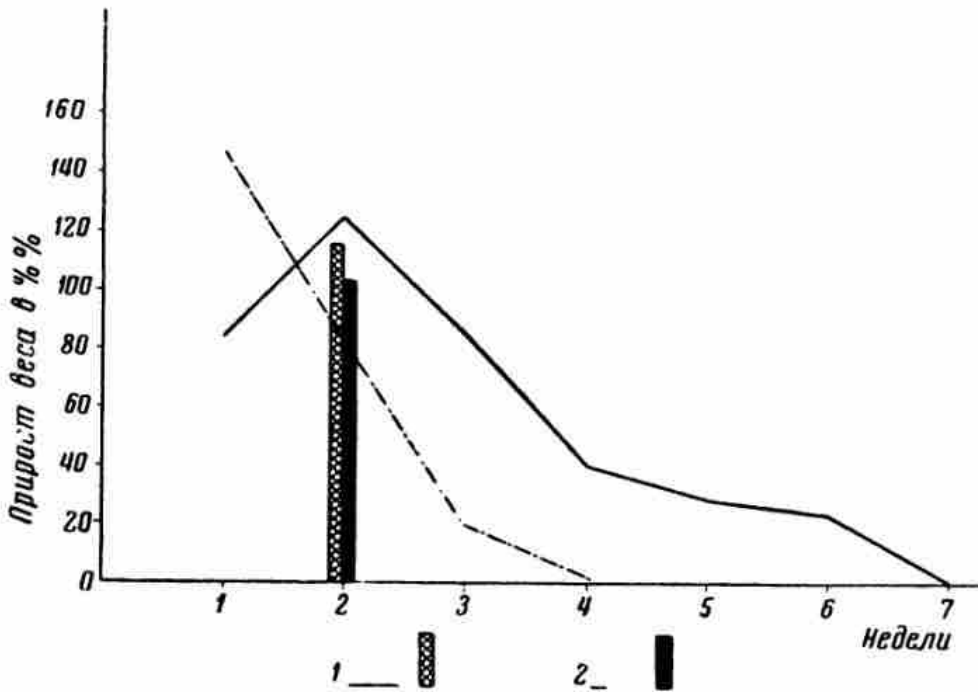


Рис. 4. Изменение среднего относительного веса в постэмбриональном периоде у *Steganopodes*; 1 — растущие по первичному типу; 2 — растущие по вторичному типу

Приведенные материалы убеждают нас в том, что характер нарастания веса в первую неделю постэмбриогенеза не связан с особенностями развития оперения.

Так, в это время медленный рост наблюдается у *Anseriformes*, *Ciconia ciconia*, *Phalacrocorax aristotelis*, для которых характерно позднее появление пера (13—20-й день). Так же медленно растут и *Limosa limosa*, и *Larus ridibundus*, и *Rissa tridactyla*, и *Larus marinus*, у которых перо показывается на 15—20 дней раньше, чем у перечисленных выше видов. С другой стороны, у куриных, начинающих оперяться очень рано (0—4-й день), максимальная интенсивность роста приходится именно на первую неделю постэмбрионального развития.

Относительно раннее развитие оперения (2—9-й день) свойственно не только куриным, но другим птицам, отличающимся наиболее энергичным ростом в первую неделю жизни.

Существует мнение, что увеличение скорости роста во вторую неделю развития, наблюдающееся, например, у некоторых хищных птиц, связано с установлением постоянной температуры тела птенцов (Simpson, 1953). Однако это не соответствует действительности, так как у выводковых, для которых в типе характерно увеличение скорости роста во вторую неделю развития, терморегуляция развивается значительно

раньше, уже в 1-й день вылупления (Mitchel, Card and Haines, 1927; Модестов, 1941; Рольник, 1948). У Lariformes и Alciformes температура становится постоянной между 1 и 7-м днем (Модестов, 1941; Рольник, 1948; Кафтамовский, 1951). У Phalacrocorax aristotelis терморегуляция устанавливается между 13 и 25-м днем (Модестов, 1941; Рольник, 1948), у пенички-пересмешки — на 13-й день, у серой мухоловки — на 15-й, у соловья и лесного конька постоянство температуры тела не достигается еще и при вылете из гнезда (на 10-й день) (Банников и Денисова, 1942).

Из приведенных данных следует, что в первые недели постэмбрионального развития быстрее растут те птенцы, которым еще свойственна пойкилотермия. Причем рост идет тем интенсивнее, чем дольше не устанавливается постоянная температура тела. Следовательно, можно предположить, что именно колебания температуры тела птенца служат стимулом, ускоряющим рост.

С. Л. Самарский (1954) показал, что при переменной температуре индюшата растут быстрее, чем при постоянно высокой. А. Бент (Bent, 1942), изучавший рост деревенской ласточки, указывает, что высокая температура окружающей среды, вызывающая повышение температуры тела птенца, тормозит рост.

Однако решающее значение для увеличения скорости роста, как нам кажется, имеет питание птенцов. На это указывает и ряд исследователей (O. und M. Heinroth, 1934; Штрайх и Светозаров, 1937; Бельский, 1947, 1948; Мальчевский и Нейфельд, 1955; Михеев, 1948; Чмутова, 1953).

Условия питания птенцов выводковых и птенцовых значительно различаются. Птенцовые начинают кормить молодых сразу же после того, как они появляются на свет. Птенцы выводковых сразу после вылупления кормятся самостоятельно. Однако, как отмечает Хейнрот (1947), птенцы *Cygnus* первые дни скорее упражняются в поисках корма, нежели поедают его в действительности. Несомненно, что в большей или меньшей степени подобное явление имеет место не только у *Cygnus*, но и вообще у всех выводковых. В связи с этим интересны наблюдения З. Веселовского (Veselovsky, 1953) над развитием утят 7 диких видов, установившие, что приспособления для процеживания кормов (пластинки в клюве) развиваются только на 6—7-й день после вылупления.

Таким образом, птенцовые начинают питаться с первых же дней жизни, а выводковые, только тренируясь в отыскании и поедании корма, некоторое время еще продолжают существовать за счет желтка, составляющего у них значительно больший запас, чем у птенцовых (Хейнрот, 1947). Как известно, желток полностью рассасывается на 6—7-й день жизни, и птенец переходит на самостоятельное, активное питание. К этому времени и навыки птенца добывать корм значительно совершенствуются. Все это, естественно, сопровождается увеличением скорости роста, которое и наблюдается на второй неделе постэмбрионального развития. Е. Штресман (Stresmann, 1927—1934) и Л. М. Шульпин (1940) указывают, что птенцовые растут быстрее выводковых, потому что получают большее количество корма. Однако правильнее было бы сказать, что птенцовые отличаются энергичным ростом потому, что, в отличие от выводковых, получают большее количество корма в первые дни жизни.

Прекрасным подтверждением решающего влияния питания на тип роста служат работы А. Портмана (Portmann, 1938, 1950, 1955), установившие, что у птенцовых в ущерб развитию нервной системы, органов

чувств и опущения в момент выклева мощно развиты органы пищеварения.

Следовательно, нельзя предполагать, что если выводковым обеспечить достаточный приток пищи с первых дней развития, то они будут расти так же быстро, как и птенцовые. Воздействие разного характера питания, видимо, заключается в том, что, влияя на развитие органов пищеварения, оно определило формирование разных типов роста в процессе исторического развития организмов.

Необходимо понять также причину того, почему скорость роста выводковых не достигает такой величины, как у птенцовых, даже тогда, когда птенец начинает кормиться нормально. Это, быть может, связано с тем, что молодая птица, самостоятельно разыскивающая пищу, не может добыть ее в таких количествах, в каких приносят корм родители для своих птенцов, воспитывающихся в гнезде.

Однако решающим фактором здесь, по-видимому, оказывается возраст, в котором развивающийся организм переходит к использованию новых источников питания. У птенцовых выкармливание молодых начинается на более ранних стадиях развития, когда потенциальные возможности роста еще велики. У выводковых организм получает обильный корм на более поздних стадиях развития, когда энергия роста несколько ослабевает. Естественно, что при таких условиях у птенцовых переход к интенсивному питанию извне, взамен или в дополнение к желточному, сопровождается более бурной вспышкой роста, чем у выводковых.

С точки зрения выяснения роли питания в формировании того или иного типа роста очень интересны особенности нарастания веса у полувыводковых птиц. Полувыводковые, подобно выводковым, выклеваются на более поздних стадиях развития, значительно более сформированными, чем птенцовые. Однако, в отличие от выводковых, их птенцы не могут питаться самостоятельно, их выкармливают родители. Иными словами, по морфологическим признакам птенцы полувыводковых в большей или меньшей степени примыкают к выводковым, а биологически мало отличаются от птенцовых.

Если тип роста птенцовых, характеризующийся наибольшей интенсивностью в первую неделю, определяется выкармливанием птенцов родителями, то полувыводковые должны расти так же, как и птенцовые. Именно такой тип роста и преобладает у полувыводковых, несмотря на то что морфологически их птенцы значительно отличаются от птенцов гнездарей.

Однако полувыводковые, так же как и птенцовые, вскармливаемые родителями, растут все-таки медленнее последних. Это объясняется главным образом тем, что полувыводковые выклеваются из яйца на более поздних стадиях развития. Возможно, здесь сказывается и степень интенсивности кормления родителями своего потомства.

Подводя итоги сказанному, отметим следующее.

У птиц существует два типа роста — первичный, характеризующийся наибольшим относительным приростом веса во вторую неделю развития, и вторичный, когда максимальный относительный прирост приходится на первую неделю постэмбриогенеза.

Разный тип роста в филогенезе определился характером питания птенцов. Для птенцов, которые начинают кормиться с первых дней существования, характерен вторичный тип роста; те же птенцы, которые после появления на свет некоторое время живут почти исключительно за счет желтка, обладают первичным типом роста.

Первичный и вторичный типы роста встречаются в разных биологических группах птиц, но первый преобладает у выводковых, а второй у полувыводковых и особенно птенцовых.

Птенцовые в первые недели постэмбрионального развития растут быстрее выводковых. Вследствие этого их рост резче затормаживается и оказывается менее продолжительным и более неравномерным, чем у выводковых. Полувыводковые по скорости, равномерности и продолжительности роста занимают промежуточное положение между птенцовыми и выводковыми.

Интенсивность роста разных биологических групп птиц зависит от той стадии развития, на которой находится птенец при вылуплении, и от типа его роста.

Большинство исследователей сходятся во мнении о том, что особенности развития и биологии, характеризующие выводковых, надо считать более древними, исходными для птиц. В чем же заключается адаптивное значение, биологический смысл появления птенцового типа развития? Мы полагаем, что все характерные черты роста птенцовых направлены к сокращению сроков развития, а следовательно, к уменьшению смертности (так как наибольшей величины она достигает в детском возрасте) и увеличению численности вида.

Все другие особенности, отличающие птенцовых от выводковых, имеют, по-видимому, подчиненное значение. Они обеспечивают тот или иной тип роста.

Выяснение сущности различий выводкового и птенцового типов развития и факторов, определяющих эти различия, позволяет в общих чертах представить себе возможный путь эволюции выводковых в птенцовых.

В связи с дивергенцией питания у взрослых форм стала использоваться такая пища, которая оказалась недоступной для птенцов, развивающихся по выводковому типу. Так могло обстоять дело, например, у рыбацких, хищников, у птиц, ловящих насекомых на лету, и т. п.; у них добыча корма требует значительной специализации и не по силам птенцу. Из создавшегося положения можно представить два выхода: либо птенцы должны употреблять пищу, отличную от родителей; либо родители принуждены выкармливать птенцов, пока они смогут самостоятельно добывать корм. Первый путь, вероятно, биологически мало целесообразен. Второй получил широкое распространение, так как освоение новых пищевых ресурсов заканчивается для вида только тогда, когда не только взрослые, но и молодежь получает возможность использовать новый источник корма. Следовательно, новый тип развития птенцов — результат перехода к питанию кормами, требующими известной специализации для их добывания, недоступной птенцам.

Группу полувыводковых можно рассматривать как промежуточную. Птенцы выклевываются на более или менее поздних стадиях развития, хорошо сформированы, подобно птенцам других выводковых, но выкармливаются родителями, так как неспособны добывать корм, свойственный виду. Не случайно, что все полувыводковые относятся к формам, высоко специализированным в добывании пищи.

Выкармливание птенцов взрослыми не только завершило дивергенцию птиц по типам питания, сделав новые источники корма доступными и для молодняка, но и повысило выживание последнего, так как сократился срок развития.

Формирование птенцового типа развития закончилось возникновением морфологических особенностей птенцов, связанных сдвижением

выклева на более ранние стадии эмбриогенеза и мощным развитием пищеварительной системы.

Выдупление на ранних стадиях развития в сочетании с выкармливанием птенцов родителями значительно увеличило скорость их роста, сократило постэмбриональный период развития и тем самым способствовало сокращению гибели молодых.

Появление птенцового типа развития, кроме того, позволило птицам освоить новые биотопы для гнездования, порвать связь с землей. А это сопровождалось совершенствованием гнездостроения.

ЛИТЕРАТУРА

Аскарлов Г. Материалы по биологии каравайки. Тр. Астраханск. заповедника, вып. II, 1938.

Банников А. Г. Материалы к постэмбриональному изменению веса некоторых представителей отр. Passeriformes. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 1, 1939.

Банников А. Г. Материалы к описанию гнездовых колоний береговой ласточки. Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. Потемкина, т. XXVIII, вып. 2, 1954.

Банников А. Г. и Денисова М. Н. Температурные условия гнездования некоторых Passeriformes. Зоол. журн., т. XXI, вып. 4, 1942.

Бельский Н. В. Соотношение роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии голубя. Докл. АН СССР, т. 49, № 9, 1945.

Бельский Н. и Быкова А. Постэмбриональное развитие и размеры тела у голубей. Докл. АН СССР, т. LI, № 5, 1946.

Бельский Н. В. Значение питания в росте и развитии птиц. Докл. АН СССР, нов. сер., т. 58, № 7, 1947.

Бельский Н. В. Постэмбриональный рост и дифференцировка у птенцовых птиц в природе. Докл. АН СССР, т. LXI, № 3, 1948.

Божко С. И. Материалы по биологии размножения дубоноса и зеленушки в условиях искусственных насаждений Савальской лесной дачи. Уч. зап. Ленингр. ун-та, № 181, сер. биол., вып. 38, 1955.

Бровкина Е. Т. К биологии зимородка. Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. Потемкина, т. 65, Зоология, вып. 6, 1957.

Величко М. А. Материалы по биологии размножения обыкновенной каменки на Карельском перешейке. Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та, т. 19, 1956.

Войткевич А. А. Рост и дифференцировка тиреоидэктомированных птенцов *Phalacrocorax carbo* L. и *Pelecanus onocrotalus* L. Бюл. эксперим. биологии и медицины, т. XVI, вып. 6, № 12, 1943.

Гаврин В. Ф. Экология тетеревиных птиц Беловежской пуши. Автореферат, 1956.

Герасимова Т. Д. Материалы по экологии тупика. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. XVIII, вып. 1, 1951.

Герасимова Т. Д. Экология гаги Мурманского побережья и методы рационализации гагачьего хозяйства. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. XXVIII, вып. 2, 1954.

Горчаковская Н. Н. Птицы «Семи островов» (диссертация), 1945.

Дементьев Г. П. Руководство по зоологии, т. VI, Птицы, 1940.

Динесман Л. Г. Материалы к гнездовому периоду постэмбрионального роста некоторых видов птиц отряда Passeriformes. Сб. научн. студ. работ МГУ, вып. 12, 1940.

Донауров С. С. Рябчик в Печерско-Ыльчском заповеднике. Тр. Печерско-Ыльчского госуд. заповед., вып. 4, ч. I, 1947.

Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала. Материалы к познанию фауны и флоры СССР Моск. о-ва испыт. природы, вып. 4, 1941.

Дюнин А. Г. Чайка-хохотунья на юго-западном Каспии, 1948.

Зверев М. Д. Заметки по биологии некоторых диких животных в Алма-Атинском зоопарке. К вопросу о размножении кекликов. Тр. Алма-Атинск. зоопарка, вып. 1, 1948.

Исаков Ю. А., Крумина М. К. и Распопов М. П. Материалы по экологии обыкновенной чайки. Сб. Очерки природы Подмосковья и Московской области, 1947.

Кафтановский Ю. М. Чистиковые птицы восточной Атлантики. М., 1951.

Котова О. Д. Развитие оперения и рост цыплят и утят. Усп. зоотехн. наук, т. 2, вып. III, 1936.

Кузьмина М. А. Джунгарский кеклик, его экология и хозяйственное значение. Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, т. IV, 1955.

- Лекторский И. Б. и Кузьмина Н. А. Связь развития оперения с ростом у леггорнов, род-айландов и плимутров. Тр. Ин-та эксперим. морфогенеза, т. 3, 1931.
- Мальчевский А. С., Нейфельд И. А. Материалы по биологии размножения и питанию обыкновенного козодоя. Уч. зап. Ленингр. ун-та, № 181, сер. биол. вып. 38, 1955.
- Михеев А. В. Белая куропатка. М., 1948.
- Модестов В. М. Экология колониально гнездящихся птиц. Дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук, 1941.
- Новиков Б. Г. Закономерности развития оперения у голубей. Зоол. журн., т. XIII, вып. 2, 1934.
- Познанин Л. П. Постэмбриональный рост некоторых лесных птиц в связи с особенностями их экологии. Докл. АН СССР, т. 54, № 3, 1946.
- Поярков Д. В. К экологии серой куропатки в степных районах Европейской части СССР. Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. Потемкина, т. XXXVIII, вып. 3, 1955.
- Рольник В. В. Развитие терморегуляции некоторых птиц Севера. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 6, 1948.
- Самарский С. Л. Значение температурного режима и развитие зародыша выводковых и птенцовых птиц. Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук, 1954.
- Сергеев А. М. Материалы по постэмбриональному росту рептилий (2). Зоол. журн., т. XVIII, вып. 5, 1939.
- Скокова Н. Н. Очерк экологии серой цапли в районе Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. XXVIII, 1954.
- Успенский С. М. Птичьи базары Новой Земли, 1956.
- Хейнрот О. Из жизни птиц, М., 1947.
- Чмутова А. П. Особенности развития и размножения птиц (серая ворона) в разных географических зонах СССР. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LVIII, вып. 6, 1953.
- Чмутова А. П. Постэмбриональное развитие серой вороны. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. LX, вып. 4, 1955.
- Шеварева Т. П., Бровкина Е. Т. Материалы к сравнительной экологии гнездования ласточек. Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. Потемкина, т. XXVIII, вып. 2, 1954.
- Шмальгаузен И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. Рост животных, 1935.
- Штрайх Г. Г. и Светозаров Е. А. Константа роста и формообразование, сообщ. I. Связь общего роста с развитием оперения гусей. Усп. зоотехн. наук, т. I, вып. 2, 1935.
- Штрайх Г. Г. и Светозаров Е. А. Константа роста и формообразование. Усп. зоотехн. наук, т. II, вып. 1, 1936.
- Штрайх Г. Г. и Светозаров Е. А. Закономерности общего роста птиц в связи с некоторыми внешними и внутренними факторами. Биол. журн., т. 6, № 2, 1937.
- Шульпин Л. М. Орнитология, 1940.
- Bent A. C. I. Life histories of North American Flycatchers, Larks, Swallows and their allies. Washington, 1942.
- Gericke A. N. and Platt C. S. Feather development in Banded Plymouthrock chicks. Bull. N. Y. Agr. Exp. Stat., N 543, 1932.
- Heinroth O. und M. Die Vögel Mitteleuropas, 1934.
- Dunn L. C. and Landauer W. Studies on the plumage of the silver spangled fowl. I. The expression of the spangled pattern during growth. Bull. Stor. Agr. Exp. Stat., N 163, 1930.
- Mitchell, Card and Haines. The effect of age, sex and castration on the basal heat production of chickens. Journ. Agric. Res., vol. XXXIV, N 10, 1927.
- Portmann A. Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. Rev. Suisse de Zool., vol. 45, 1938.
- Portmann A. Le développement. Traité de Zool., t. XV. Oiseaux, 1950.
- Portmann A. Die postembryonale Entwicklung der Vögel als Evolutionsproblem. Acta XI Congr. Internat. Ornithol., 1955.
- Schifferli A. Über Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star. Rev. Suisse Zool., vol. 55, 1948.
- Sumner E. L. The Growth of some young Raptorial birds. Univers. Californ. Public. in Zool., N 40, 1953.
- Sutter E. Growth and differentiation of the brain in nidifugous and nidicolous birds. Proc. X, Internat. Ornithol. Congr. Uppsala, 1950.
- Stresemann E. Handbuch der Zoologie. Aves., Bd. 7, 2 Hälfte, 1927—1934.
- Veselovsky Z. Postembryonalni vyvoj nasich divokych kachen. Sylvia. Sb. ornithol., XIV, 1953.
- Vietinghoff—Riesch A. Die Rauchschnalbe, 1955.

В. Ф. ЛАРИОНОВ

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЗЕРКАЛЬЦА УТИНЫХ

Многие утиные обладают отчетливым половым диморфизмом. Разница между самцами и самками нередко хорошо выражена и в оперении крыла благодаря так называемому «зеркальцу». Последнее образуется металлически-блестящей окраской наружных опахал второстепенных маховых перьев (будучи ограничено полосами иного цвета, зеркальце резко выделяется на крыле птицы).

Окраска зеркальца в общих чертах известна, ее описание приводится в орнитологических сводках. В некоторых из них отмечается изменчивость величины зеркальца, однако она требует дальнейшего более детального анализа, тем более, что наряду с диморфными имеются и мономорфные виды уток с одинаковым развитием зеркальца у обоих полов.

Цель настоящей работы заключалась в количественном изучении зеркальца у трех видов речных уток: у кряквы, широконоска и свиязи. Эти виды выбраны потому, что соотношение в развитии зеркальца самцов и самок у них различно. Так, у кряквы широкая фиолетовая, металлически-блестящая полоса на крыле, окаймленная спереди и сзади узкими черными и белыми полосками, свойственна как самцу, так и самке. У широконоска и свиязи, напротив, у самцов — зеленое металлически-блестящее зеркальце, а у самок оно отсутствует (по литературным данным). Изучение последних двух видов также интересно, поскольку степень развития зеркальца у них различна: у самцов широконоска оно развито сильно, почти как у кряквы, а у свиязи — относительно слабо.

На этом материале имелась возможность проанализировать, хотя и в предварительной форме, вопрос об эволюции интересующего нас признака. Этот анализ на примере утиных представляет особый интерес, поскольку для них в общих чертах известен механизм развития признаков полового диморфизма, в том числе и зеркальца (Heinroth, 1910; Goodale, 1911; Завадовский, 1922; Régnier et Caridroit 1930, 1932; Светозаров и Штрайх, 1936, 1938). В результате появляется возможность анализировать эволюцию не только внешнего выражения признака, но и механизма его формирования.

Неизвестно, изменяется ли величина зеркальца с возрастом птицы. Однако, поскольку не исключено, что этот фактор имеет значение, предстояло позаботиться о том, чтобы изменчивость зеркальца изучалась на одновозрастном материале. Вот почему исследование производилось исключительно на сеголетках, добытых осенью, после подъема на крыло. В это время, пользуясь устойчивым возрастным признаком — особым строением рулевых перьев (Ларионов, 1953), — можно подобрать весь материал только из молодых птиц данного года вывода. Изучение зеркальца на этом материале вполне оправдано, так как у уток первая линька не распространяется на крыло, и молодые птицы носят его всю следующую весну, пока не приступят к размножению.

Изученные нами утки добыты в течение осенних сезонов — с августа по октябрь 1944 и 1945 гг. Возраст птиц определяется по рулевым перьям, пол — вскрытием.

О географической вариации величины зеркальца утиных, как и о возрастных изменениях, ничего не известно. Однако, поскольку эта возможность не исключена, материал собирался в одной и той же местности — в районе массового гнездования уток, в южной части Тюменской обл. (Западная Сибирь).

Величина зеркальца определялась по числу перьев, несущих металлическую окраску. Полученные результаты (с учетом индивидуальной изменчивости) сведены в табл. 1.

Таблица 1

Изменчивость величины зеркальца у уток

Вид и пол	Число перьев с металлической окраской											Общее число птиц	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Кряква	♂♂	—	—	—	—	—	—	1	10	140	149	—	300
	♀♀	—	—	—	—	—	—	6	84	167	78	—	335
Широко- носка	♂♂	—	—	—	—	—	—	8	15	38	28	2	91
	♀♀	31	3	7	7	16	11	9	4	1	—	—	89
Связь	♂♂	17	1	—	2	6	7	8	10	5	—	—	56
	+ ♀♀	56	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	56

Из табл. 1 видно, что у кряквы зеркальце хорошо развито у обоих полов, причем размеры его варьируют незначительно — от 6 (единичные случаи) до 9 перьев. Самцы и самки близки друг к другу, но все же не идентичны. Действительно, большинство самцов имеет зеркальце на 8 и 9 перьях, тогда как у самок вершина вариационной кривой приходится на 8 перьев. Меньшее по размеру зеркальце (на 6 и 7 перьях) имеет значительное число самок (90), тогда как среди самцов число таких случаев невелико (11). Таким образом, вариационные ряды, отражающие изменчивость величины зеркальца у самцов и самок кряквы, хотя и сильно трансгрессируют, но полностью все же не совпадают. Это обстоятельство заставляет предполагать, что в данном случае мы имеем

определенный этап эволюции зеркальца. Это подтверждают и данные по изменчивости величины зеркальца у других видов уток.

Как видно из табл. 1, самцы широконоски по степени развития зеркальца близки к крякве. Но у самок того же вида наблюдается совсем иное: одна треть из них (31 из 89) совершенно не имеет зеркальца, как это обычно и принимается в литературе. Но оставшиеся две трети имеют ясно выраженное зеркальце. Величина его сильно колеблется (от 1 до 8 перьев), но большинство птиц имеет среднее по величине зеркальце (на 4—5 перьях). Таким образом, в отличие от кряквы, от самцов того же вида самки широконоски отчетливо подразделяются на две группы: одна — совсем без зеркала (типичные самки), другая — с небольшим зеркальцем, т. е. с частично самцовым признаком. Сильная изменчивость величины зеркальца ясно указывает на то, что этот признак (зеркальце) у самок широконоски еще не установился.

В отличие от рассмотренных двух видов, у свиязи все самки лишены зеркальца. Замечательно, однако, то, что зеркальца нет и у части самцов (у 17 из 56). Следовательно, эти самцы не отличаются от самок, у них самцовый признак (зеркальце) еще не сформировался. Оставшаяся часть самцов имеет небольшое, опять-таки сильно варьирующее зеркальце. Таким образом, по этому признаку самцы свиязи близки к самкам широконоски.

Из приведенных выше фактов можно сделать вывод, что величина зеркальца у самцов и самок уток отражает последовательные ступени эволюции полового диморфизма.

Наиболее ранний этап этого процесса свойствен, по-видимому, свиязи: зеркальце отсутствует не только у всех самок, но и у некоторых самцов.

Следующая стадия наблюдается у широконоски: у самцов зеркальце выражено «в полную силу» и относительно постоянно. Но что особенно замечательно и что раньше не было отмечено, это то, что зеркальце появляется и у некоторых самок; остальные же самки не имеют зеркальца, т. е. сохраняют типичное самочье состояние.

Кряква представляет, по-видимому, заключительный или близкий к нему этап эволюции зеркальца. Самцы и самки этого вида по величине зеркальца практически идентичны, переход самцового признака на самку почти полностью завершился, незначительная разница сохранилась лишь в среднеарифметических показателях величины зеркальца.

Дальнейшая интерпретация полученных результатов возможна на основе экспериментальных данных, позволяющих судить о механизме развития интересующего нас признака. О. Хейнротом (Heinroth, 1910), Г. Гудалем (Goodale, 1911) и М. М. Завадовским (1922) было показано, что самочий наряд у уток, как и у многих других птиц, определяется наличием в организме самки женского полового гормона. Об этом убедительно говорят опыты кастрации: при удалении гонад наряд самки пропадает и (при ближайшей линьке) развивается «нейтральный» самцовый (видовой) наряд. В последний включается и зеркальце, развивающееся у кастрированных особей обоего пола.

Когда в норме зеркало отсутствует, как например у самок свиязи или у части самок широконоски, это обуславливается, очевидно, тем, что в период линьки, во время развития маховых, женского полового гормона в организме достаточно, чтобы подавить развитие металлически-блестящих цветов зеркала. Этот факт свидетельствует о том, что чувствительность тканей, в данном случае — перьевых сосочков, к действию гормона здесь еще достаточно велика.

Иное дело у обладающих зеркальцем некоторых самок широконоски и у самок кряквы, постоянно имеющих его. Естественно допустить, что в этих случаях чувствительность перообразующей ткани к действию гормона упала, произошло местное понижение реактивности тканей к половому гормону. Что это действительно так, показывает опыт В. Ренье и Д. Каридруа (Regnier et Caridroit, 1930, 1932), а также Е. А. Светозарова и Г. Г. Штрайха (1936, 1938). Оказывается, при регенерации маховых перьев у уток в период половой активности (в период яйцекладки), т. е. в условиях высокой концентрации полового гормона в крови, зеркальце не развивается. Если проделать такой опыт на самках кряквы, можно наблюдать восстановление отсутствующего (в норме) у этого вида диморфизма по зеркальцу.

Из приведенных опытов вытекает, что у самок мономорфных видов зеркальце развивается только потому, что имеющееся в период линьки, т. е. в период угнетенного состояния яичника, количество полового гормона не достигает порога реактивности перьевых сосочков. Следует допустить, что различия в этом отношении между отдельными видами уток связаны с процессом местного изменения (понижения) реактивности перьевых сосочков к действию гормона. Этот процесс идет, видимо, постепенно, от пера к перу, чем и определяется значительная индивидуальная изменчивость величины зеркальца в тех случаях, когда последнее только образуется.

Итак, интересующий нас признак возник в результате формообразовательной реакции в периферических тканях (перьевых сосочках) благодаря половым гормонам.

В этой связи прежде всего следует принять во внимание, что плодовитость исследованных нами уток примерно одинакова. Очевидно, одинакова у них и гормональная активность яичника (особенно в период линьки, когда она вообще значительно понижается). Если это так, отмеченные нами эволюционные изменения величины зеркальца следует поставить в связь с изменением свойств не активатора (яичника), а самих реагирующих тканей, с понижением их чувствительности к действию гормона. В пользу такого предположения говорит прежде всего отсутствие зеркальца у самок одних видов и постепенное, сопровождающееся значительной индивидуальной изменчивостью, увеличение размеров зеркальца у других.

Характерно далее, что и в случаях ясно выраженного мономорфизма по зеркальцу, как например у кряквы, полного тождества в его развитии у самцов и самок все же нет. Следует вспомнить и тот факт, что у птиц некоторых других отрядов, например у воробьиных (Новиков, 1935), чувствительность оперения к действию полового гормона полностью утеряна.

Имевшееся ранее первоначально слабое, а затем прогрессирующее понижение чувствительности тканей к действию гормона достигло у воробьиных завершения, что привело к появлению самостоятельного, независимого от полового гормона механизма формообразования. В исследованном нами случае, мы могли наблюдать следующие друг за другом стадии этого замечательного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

Завадовский М. М. Пол и развитие его признаков. М., 1922.

Ларионов В. Ф. Возрастные признаки у кряквы и их использование для оценки размножения. Докл. АН СССР, т. ХСIII, № 3, 1953.

Светозаров Е. А. и Штрайх Г. Г. Факторы, определяющие половой и сезонный диморфизм в оперении уток. Докл. АН СССР, т. IV, (XIII), № 3, 1936.

Светозаров Е. А. и Штрайх Г. Г. Экспериментальный анализ полового и сезонного диморфизма в оперении уток. Биол. журн., т. VII, № 2, 1938.

Caridroit F. et Régnier V. Conditionnement de la forme et de la pigmentation des rémiges secondaires de la cane de Ponen. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, vol. 109, 1932.

Goodale H. D. Some results in castration in ducks. Biol. Bull., vol. 20, 1911.

Heinroth O. Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Ber. V. Intern. Ornith. Congress. Berlin, 1910.

Nowikow B. G. Die Analyse der sekundären Geschlechtsunterschiede in der Gefiederfärbung bei den Sperlingsvögeln. I. Mitt. Biol. Zbl. Bd. 55, Heft 8, 5/6, 1935.

Régnier V. et Caridroit F. Changement de forme et de pigmentation des rémiges secondaires de la cane de Rouen. Compt. Rend. Sec. Biol. Paris, vol. 105, 1930.

Б. К. ШТЕГМАН

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА ГОЛУБЕЙ И РЯБКОВ

Несмотря на большие различия в образе жизни, голуби и рябки по внутренней морфологии строения черепа и позвоночника очень близки между собой. Менее близкое, но все-таки значительное сходство наблюдается у вышеуказанных птиц с ржанками, которые в большинстве случаев сохранили признаки меньшей специализации и более близкие к исходному типу. Что касается двух первых групп, то голуби по большинству признаков менее изменились, чем рябки, которые в наибольшей степени удалились от ржанок.

В дальнейшем будут описаны особенности строения некоторых частей скелета указанных птиц, ранее не изучавшихся. Несомненный интерес представляет сравнительное изучение грудины, обладающей значительной изменчивостью в размерах и строении. В пределах изучаемых групп изменчивость в строении грудины тоже значительна, но наиболее глубокие различия намечаются в форме заднего ее края. Кулики и родственные им группы птиц имеют, как правило, 4 вырезки на заднем крае грудины, по 2 с каждой стороны. Однако величина и форма вырезов сильно варьируют даже в пределах группы куликов.

Так, у ржанок внутренние вырезки лишь незначительно меньше внешних (рис. 1), у травников и веретенников они совсем маленькие, внешние вырезки раза в 2—3 длиннее их (рис. 2), у вальдшнепов внутренние вырезки превратились в фонтанели, которые иногда совсем затягиваются (рис. 3), у бекасов даже внешние вырезки могут превратиться в небольшие фонтанели. У ржанок задний край грудины более или менее ровный, у травников внешние отростки заметно короче середины заднего края, у вальдшнепа и бекасов задний край клиновидный, внешние отростки еще короче. У чаек и крачек, наоборот, внешние отростки имеют тенденцию к удлинению и выдаются за среднюю часть заднего края грудины (рис. 4). У чистиков грудина сильно удлинена, задний край ее клинообразный, как у бекасов, и сохранились лишь совсем маленькие внешние вырезки (рис. 5).

Итак, несмотря на значительность изменчивости, форма грудины в пределах группы *Lago — Limicolae* сохраняет один тип строения. Бо-

лее резкие отличия мы наблюдаем у голубей. У них внутренние вырезки довольно большие, причем ограничивающие их отростки заметно короче середины заднего края грудины. Глубина внешних вырезок настолько значительна, что основание их расположено ближе к переднему краю грудины, чем к заднему; ограничивающие их внешние отростки на одну треть грудины не доходят до ее заднего края и сильно дивергируют (рис. 6). Таким образом, можно сказать, что внешние отростки заднего края грудины у голубей практически превратились в боковые.

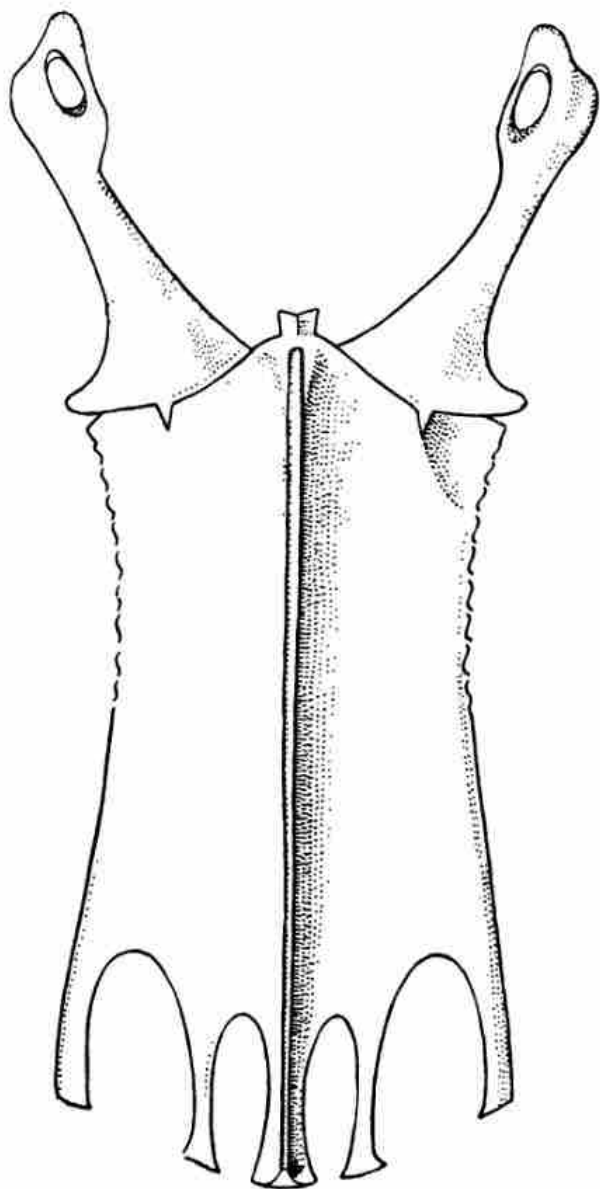


Рис. 1. Грудина золотистой ржанки

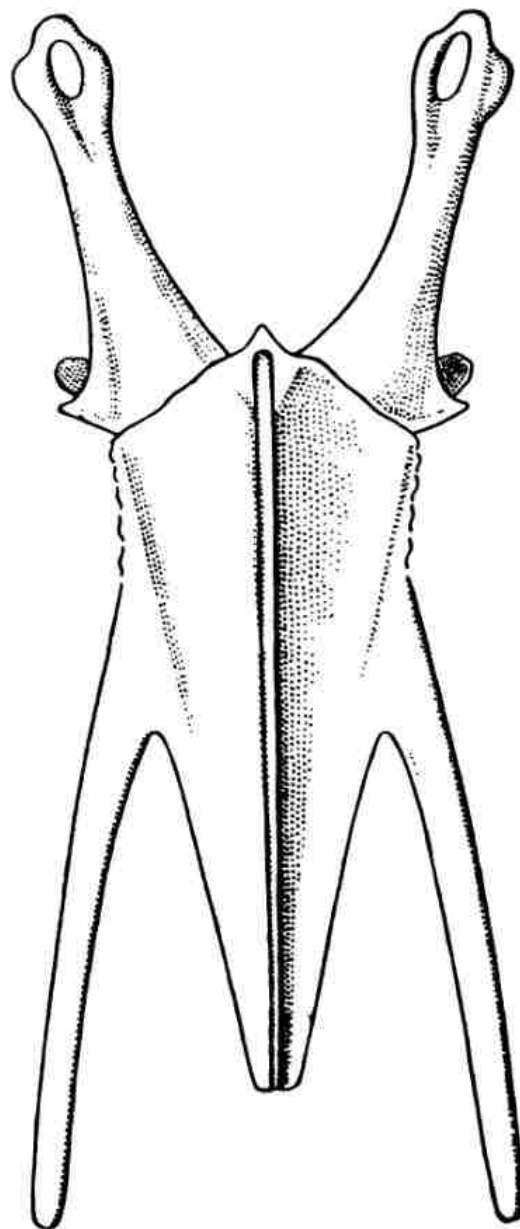


Рис. 2. Грудина большого улиты

Грудина рябков имеет те же особенности, но еще более развитые (рис. 7). У этих птиц внешние вырезки еще ближе подходят к переднему краю грудины и внешние отростки более длинные. Задняя часть грудины, расположенная между внешними вырезками, более узкая, чем у голубей, однако перечисленные различия незначительны и в общем, по комплексу данных признаков, грудины голубей и рябков очень сходны. Конечно, различия между этой группой (*Pteroclo* — *Columbae*) и предыдущей по указанным признакам очень резки, но они менее важны, поскольку у травников и бекасов внешние вырезки заднего края грудины значительно углублены. В еще большей степени эта тенденция за-

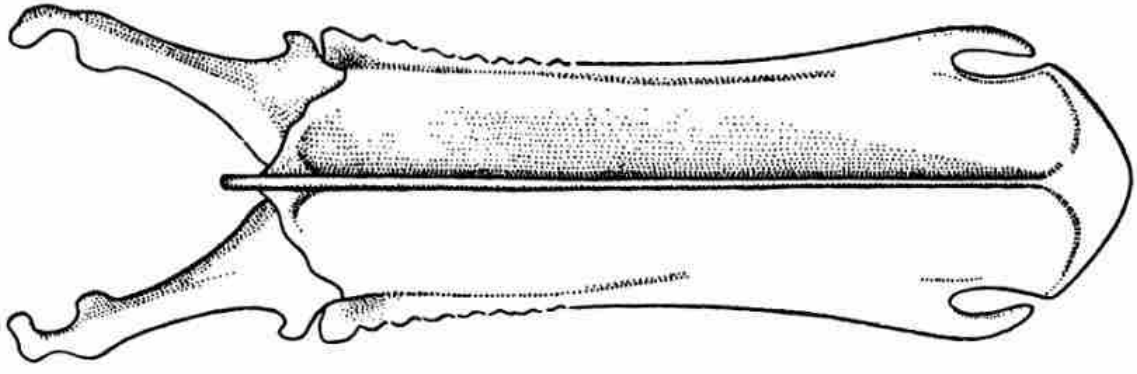


Рис. 5. Грудина кайры

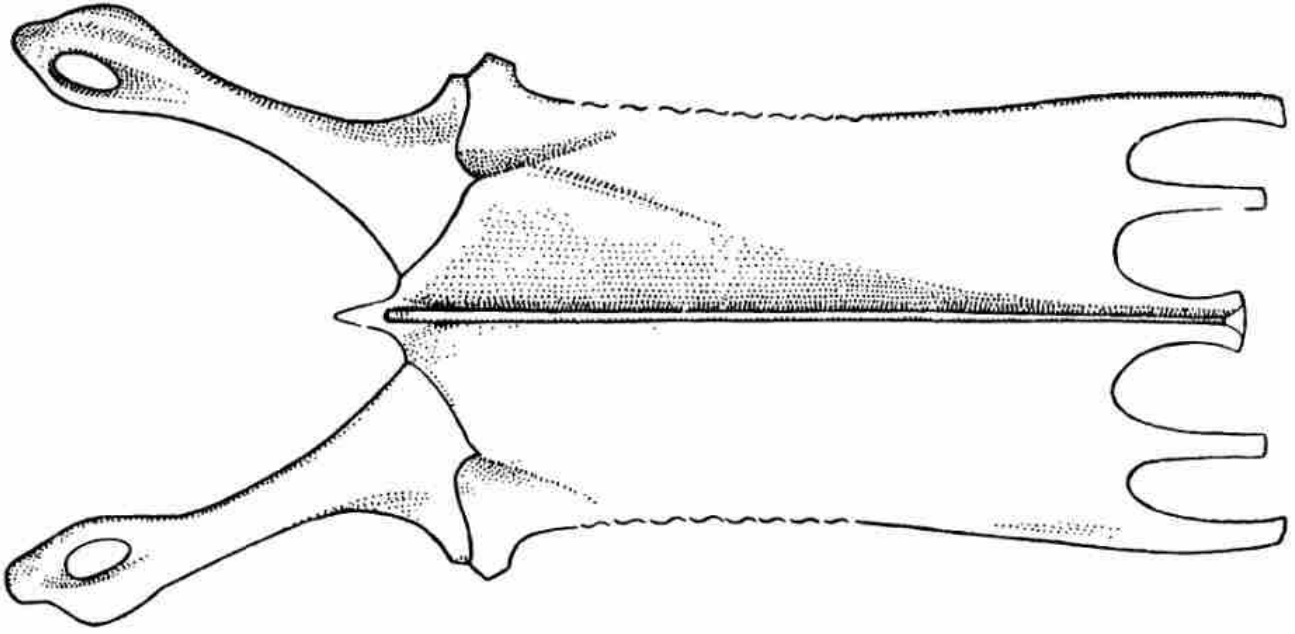


Рис. 4. Грудина чайки

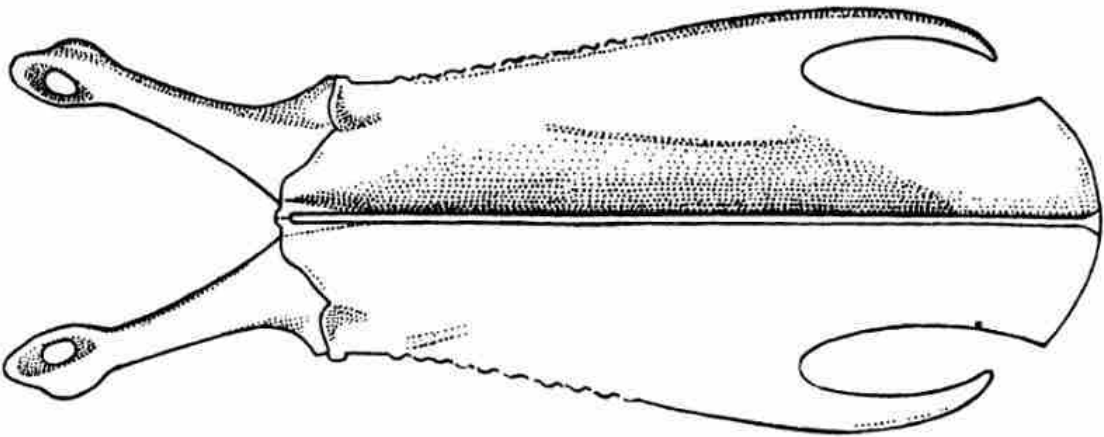


Рис. 3. Грудина вальдшнепа

метна у крошшегов, у которых глубина внешней вырезки составляет примерно одну треть длины грудины, а внешние отростки явно дивергируют, хотя и далеко не в такой степени, как у голубей и рябков (рис. 8). Следовательно, ход эволюции строения грудины от куликов голубям вполне ясен.

Вопрос о функциональном значении особенностей строения грудины у голубей и рябков разрешается тоже довольно определенно. У назем-

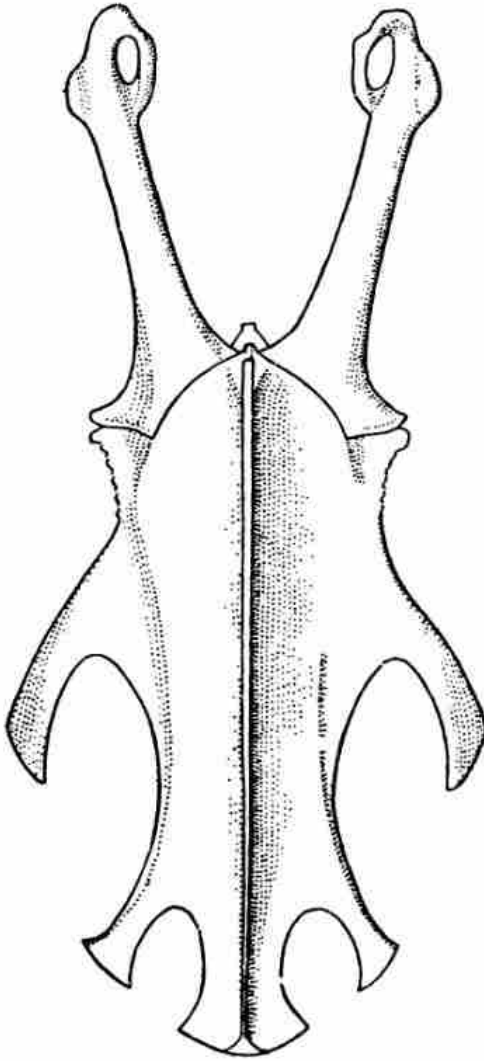


Рис. 6. Грудина голубя

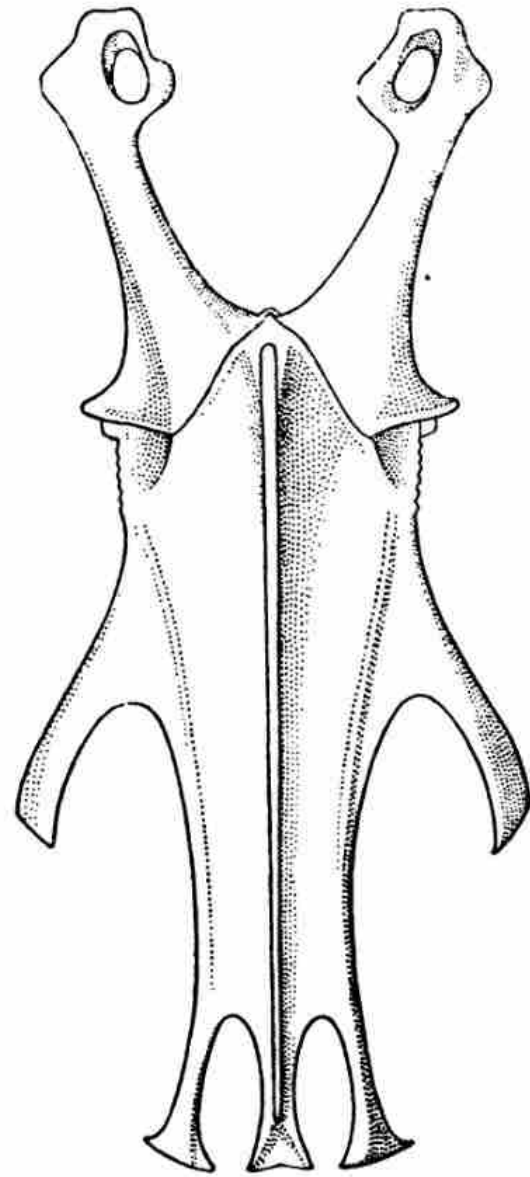


Рис. 7. Грудина рябка

ных птиц, проводящих значительную часть времени на ногах, при выдохе затрачивается больше энергии, чем при вдохе. Объясняется это тем, что у птицы, стоящей на ногах, таз находится в фиксированном положении; следовательно, дыхательные движения происходят за счет подъема и опускания грудины — при вдохе она опускается, при выдохе подымается. Если иметь в виду, что к грудине прикреплены самые мощные летательные мускулы и, кроме того, на нее налегают внутренности, то вполне понятно, что, отвисая, грудина значительно способствует вдоху и в такой же степени препятствует выдоху. Таким образом, у наземных птиц мускулы, производящие выдох, должны быть развиты сильнее, чем мускулы, производящие вдох.

Следует иметь в виду, что у птиц из специальных респираторных мускулов большая часть служит для вдоха, а именно: *mm. intercostales externi*, *mm. levatores costarum* и *mm. costo-sternales*. Этим мускулам противопоставляются при выдохе только *mm. intercostales interni*. Но выдоху содействуют некоторые мускулы, не связанные непосредственно с ребрами, в первую очередь косые брюшные мускулы, передней своей частью прикрепленные к боковым краям грудины. Подтягивая при со-

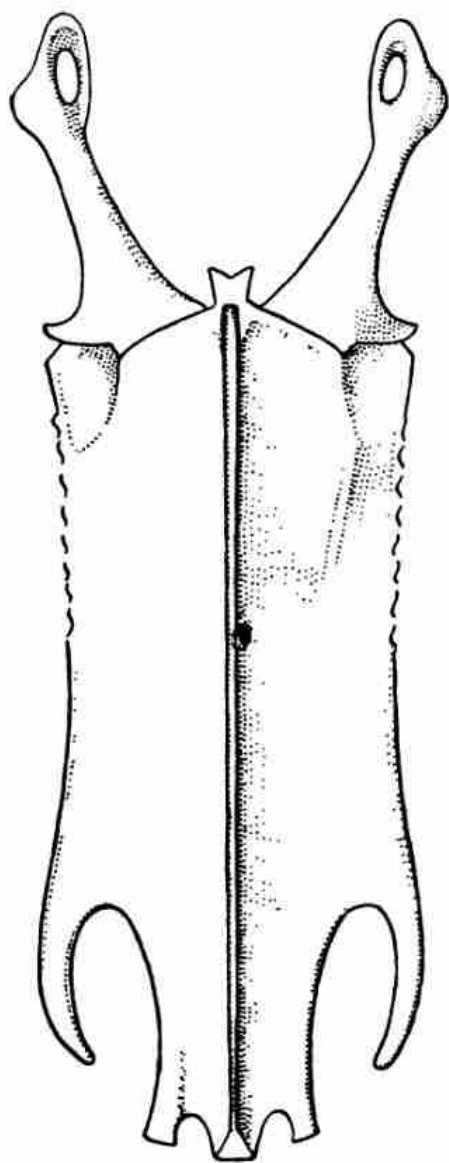


Рис. 8. Грудина кроншнепа

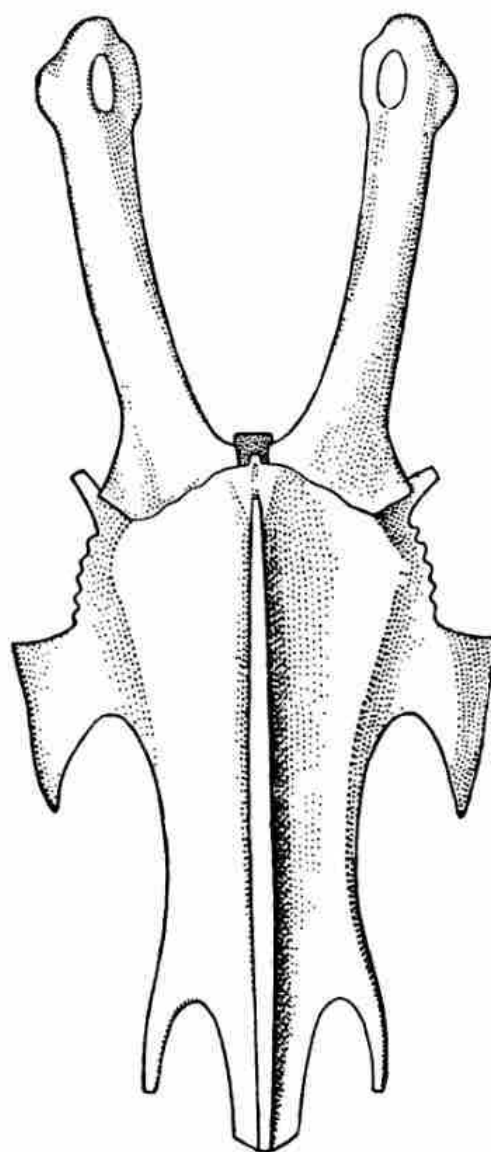


Рис. 9. Грудина венечного голубя

кращении грудину кверху, они содействуют выходу (Zimmer, 1935). В тех случаях, когда грудина узкая, эти мускулы взаимно дивергируют и производят тягу в дорзальном и латеральном направлениях, между тем как грудина подтягивается в дорзальном направлении. Следовательно, данные мускулы имеют относительно небольшой коэффициент полезного действия. Если же грудина достаточно широка, то косые брюшные мускулы расположены более или менее дорзовентально, т. е. непосредственно в направлении движения грудины, в связи с чем потеря энергии при их работе значительно уменьшается. Для птиц, проводящих значительную часть времени на ногах, экономичное использование действия

мускулов, содействующих выходу, имеет большое практическое значение.

Из вышесказанного видно, что для птиц, ведущих наземный образ жизни, широкая грудина — явное преимущество. У голубей и рябков расширение грудины достигнуто путем разрастания внешних отростков и превращения их из задних в боковые; таким образом, достигнута значительная экономия в затрате костного вещества и в весе грудины, так как при данной форме большая часть ее площади приходится на гро-

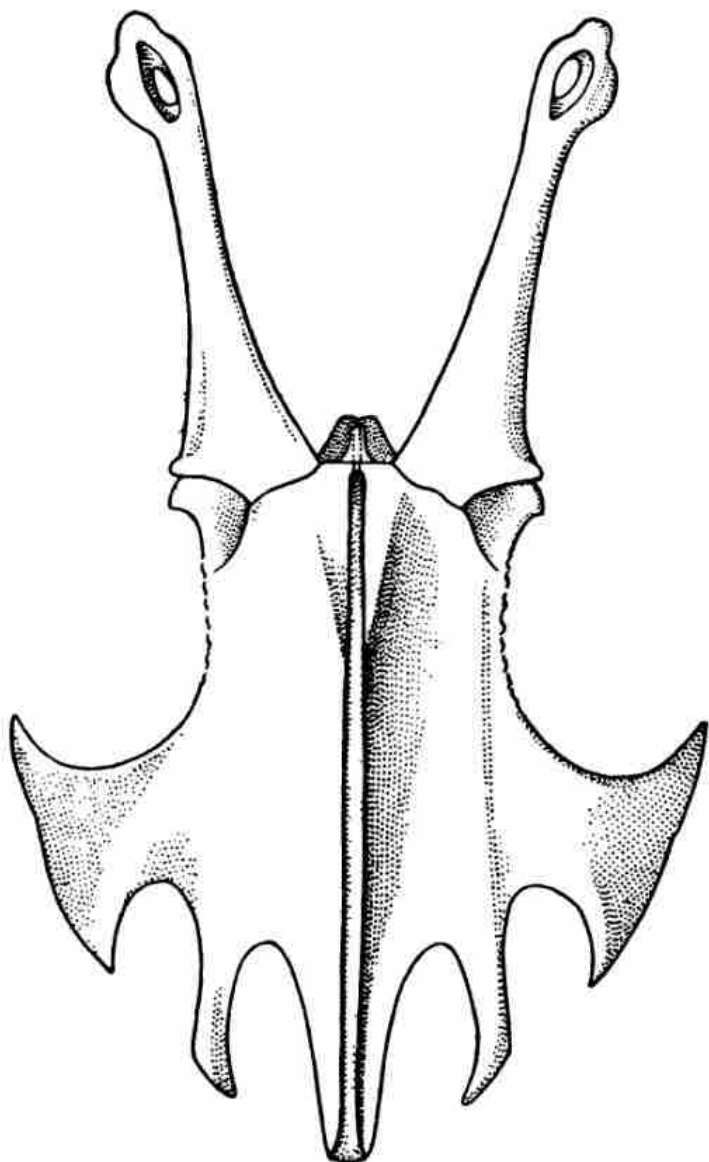


Рис. 10. Грудина сорной куры

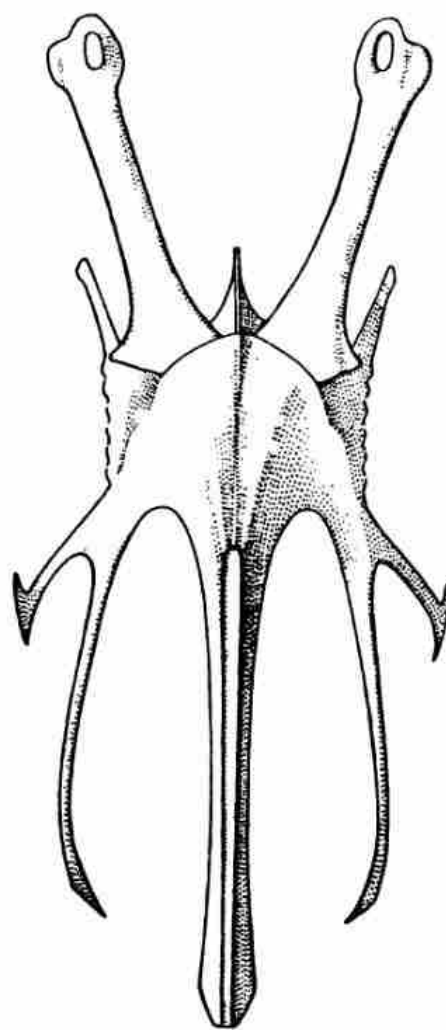


Рис. 11. Грудина фазана

мальные вырезки, затянутые лишь прочной перепонкой. В наибольшей степени боковые отростки развиты у венценосных голубей (*Couga*). Они направлены латерально и имеют значительные расширения в вершинной части (рис. 9), служащие для лучшего прикрепления косых брюшных мышц, несущих большую нагрузку.

Интересно отметить, что у примитивных куриных (*Megapodiidae*, *Scacidae*) грудина по форме вырезок сильно напоминает таковую у венценосных голубей: приспособление к сходным условиям породило сходные морфологические особенности (рис. 10). У более молодых групп куриных отростки еще длиннее, они приняли иную форму (рис. 11), но

функциональное значение их не изменилось. Уменьшение толщины отростков и почти полное исчезновение костной пластинки основного тела грудины, связанное с экономией веса, для куриных оказалось доступным благодаря тому, что эти птицы летают лишь на короткие расстояния. У голубей и рябков, приспособленных к дальним и длительным перелетам, сохранилась необходимость в крепкой, массивной груди.

При сравнении грудины венценосного голубя с таковой примитивных куриных (см. 9 и 10) мы замечаем, кроме общего сходства, и принципиальные различия. У венценосного голубя внешние вырезки настолько глубоки, что вершина их значительно ближе к переднему краю грудины, чем к заднему; внутренние вырезки неглубокие. У сорной курицы (*Megascerphalum*) внутренние вырезки по глубине мало отличаются от внешних. В дальнейшем у куриных внутренние вырезки углубились настолько, что отделили от тела грудины оба отростка вместе с находящейся между ними внешней вырезкой (см. рис. 11).

Таким образом, ход развития вырезок грудины куриных иной, чем у голубей. Из этого можно сделать вывод, что вышеописанные особенности строения грудины у каждой из сравниваемых групп были приобретены независимо друг от друга.

Третий случай расширения грудины — путем развития глубоких вырезок — мы видим у пастушковых птиц (рис. 12). У них с каждой стороны грудины имеется по одному длинному отростку, отделенному от грудины глубокой клинообразной вырезкой. Можно не сомневаться, что расширение грудины возникло у пастушковых независимо.

Наконец, говоря о грудинах с глубокими вырезками, нельзя не упомянуть о тинаму. У этих птиц парная вырезка занимает почти все тело грудины, отделяя от нее длинный и тонкий отросток (рис. 13). Но этот отросток направлен назад, и вся грудина остается узкой. Таким образом, сильное разрастание вырезок грудины у тинаму можно расценивать только как приспособление для облегчения скелета, возможно по той же причине, что и у куриных: тинаму мало летают.

Итак, нам удалось показать, что расширение грудины у различных групп птиц происходило путем сильного разрастания вырезок заднего ее края. Возникает вопрос, почему данное приспособление отсутствует у других птиц, ведущих наземный образ жизни? Несомненно, что приспособление к одной и той же функции может быть достигнуто разными путями. Так, например, усиление выдоха может произойти и вышеописанным способом (путем увеличения коэффициента полезного действия косых брюшных мышц) и путем увеличения мощности самих мышц. Кроме того, у различных птиц (например, цапли, кулики), тело в большей или меньшей степени сжато с боков. В таких случаях работа косых брюшных мышц должна быть достаточно экономичной и без специального расширения грудины. Но это лишь предположения; в каждом отдельном случае необходимо исследовать особенности строения и расположения мускулов и их функцию.

Изменение строения грудины и перемещение внешних отростков заднего края далеко вперед (превращение их в боковые отростки) привело у голубей и рябков к сужению места прикрепления ребер к груди. У куликов ребра прикрепляются к груди на отрезке, занимающем не менее $1/3$ ее, между тем как у голубей и рябков место прикрепления ребер занимает не более $1/6$ длины грудины. Эта особенность указанных птиц привела к тому, что число ребер, скрепленных с грудиной, у них сократилось. В пределах группы чаек и чистиков с грудиной скреплены 7 или 6 пар ребер, и это можно считать нормальным для птиц вообще.

У куликов тоже либо 7 пар ребер прикреплены к грудшке, либо 2 последних ребра в вентральной части соединены между собой, так что грудины достигают всего 6 пар. У рябков только 5 пар ребер соединяются с грудиной, причем у саджи 2 последних ребра настолько сближаются, что у места прикрепления к грудине соприкасаются между собой. У голубей, как правило, последнее ребро соединяется с предыдущим, так что лишь 4 ребра скреплены с грудиной.

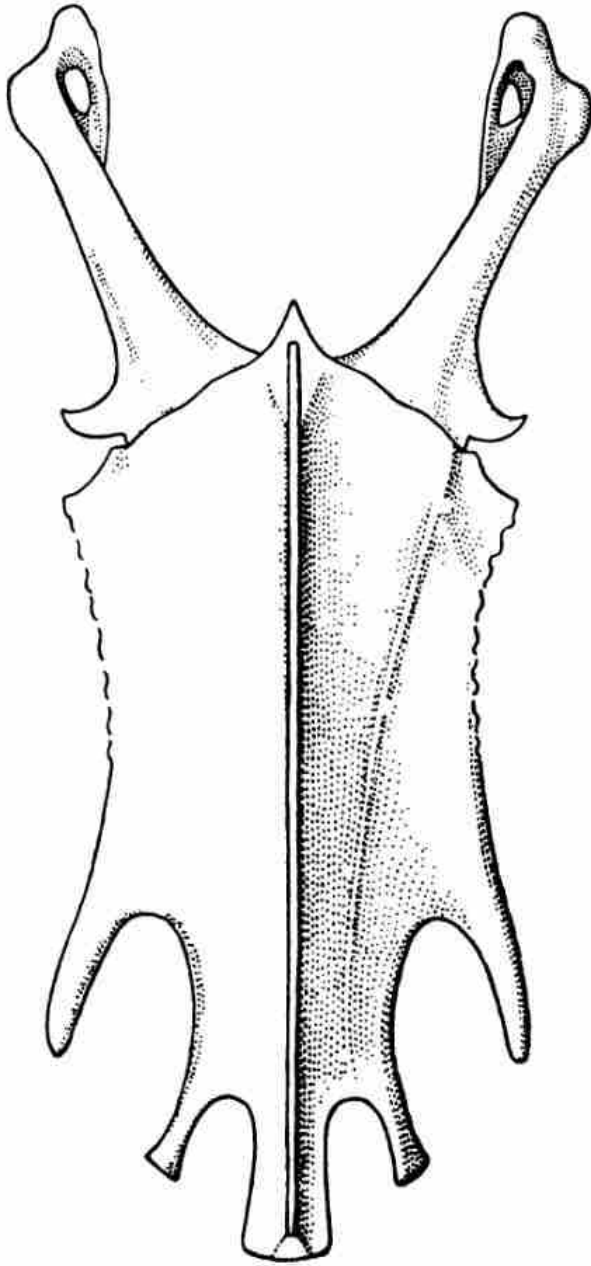


Рис. 12. Грудина лысухи

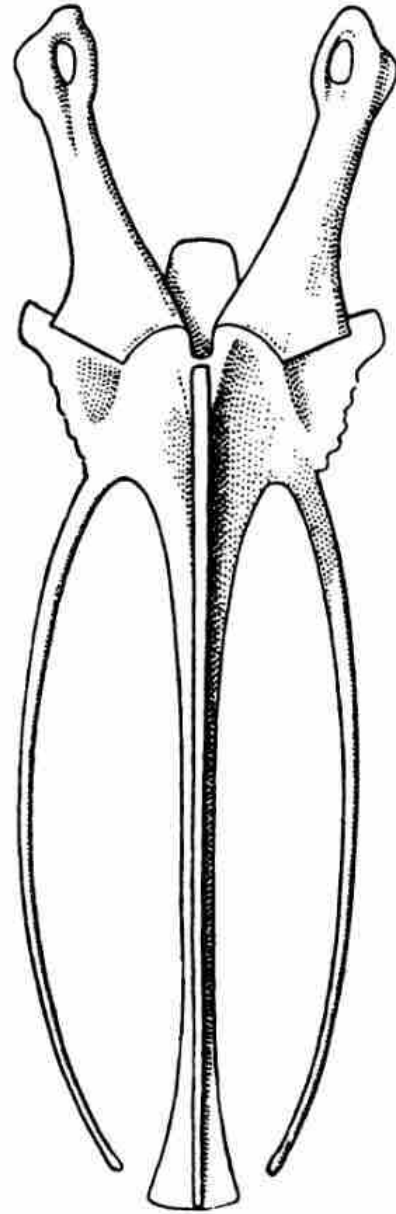


Рис. 13. Грудина тинаму

Таким образом, у голубей и рябков особенности строения грудины и связанные с этим особенности соединения с нею ребер отражают происшедшие значительные морфологические изменения. Кулики же и в этом отношении близки к исходному типу. Между тем голуби и рябки по комплексу указанных морфологических особенностей сходны между собой.

Коракониды у голубей и рябков очень сходны по форме. Боковой отросток (*proc. lateralis*) у них хорошо развит и нижним краем примыкает к месту прикрепления кораконида к грудине (см. рис. 6, 7). У куликов указанный отросток тоже хорошо развит, но расположен выше, и

нижний край его отделен от места прикрепления коракоида к грудине резким уступом (см. рис. 1, 2, 3). К этому отростку прикреплен *m. coraco-brachialis posterior*, супинирующий плечо. Перенесение отростка к основанию коракоида связано с увеличением длины вышеуказанного мускула.

Относительная длина коракоида в пределах различных групп птиц значительно изменяется. У голубей длина их (от внешней точки места прикрепления к грудине) составляет 64—69% длины грудины (измеренной от этой же точки до заднего края). У чернобрюхого рябка длина коракоида составляет 52,4% длины грудины, у саджи — всего 47,6, у различных куликов — 47—50, у кайры — 36,6, у поморника — 59,5, у крачки — 65,9, у чайки — 70%.

Известная закономерность в изменчивости длины коракоидов намечается, но она в значительной мере затушевывается изменчивостью длины грудины. Так, например, у кайры индекс длины коракоида особенно мал не только из-за укорочения этого последнего, но и в связи с сильным удлинением грудины, что вообще свойственно многим водоплавающим птицам. У чайки и крачки грудина, наоборот, короткая, что приводит к увеличению индекса длины коракоида. Все же удастся подметить, что среди сухопутных птиц более длинными коракоидами обладали лесные формы, более короткими — формы открытого ландшафта. В частности, такая закономерность отчетливо намечается у врановых птиц (Штегман, 1955). Исходя из этих наблюдений, можно высказать предположение, что и у голубей по сравнению с рябками коракоиды более длинные в связи с приспособлением этих птиц к маневренному полету, необходимому для жизни в лесу или среди скал.

По-видимому, изменение длины коракоидов в результате изменения образа жизни происходит относительно легко, что видно на примере семейства врановых. Даже различия между чернобрюхим рябком и саджей в этом отношении значительны. Поэтому не следует данному признаку придавать большое значение при определении филогенетического родства: изменения длины коракоидов в эволюции любой группы могли идти последовательно в разных направлениях, в зависимости от изменения образа жизни этой группы.

Интересные результаты дает сравнение относительной длины скелета крыла у голубей и рябков с представителями других родственных групп. В работе Б. К. Штегмана (1957а) о летных качествах голубей было отмечено, что скелет крыла у этих птиц заметно короче, чем у исходной для них группы куликов и у их ближайших родственников — чаек. Это сокращение связано с приспособлением к длительному и усиленному трепещущему полету, к стремительному взлету, к вертикальному подъему в узких ущельях и к резким поворотам при полете среди древесной чащи.

У рябков, населяющих открытую пустыню, ряд особенностей летательного аппарата сохранился от исходной для них голубиной стадии, в частности относительно короткий скелет крыла. В новых жизненных условиях трепещущий полет сохранил для них биологическое значение в виде способности к стремительному взлету с ровной поверхности (Штегман, 1957б).

Посмотрим, каковы соотношения длины разных частей скелета крыла у голубей, рябков и их ближайших родственников. Как известно, эти соотношения в пределах класса птиц очень изменчивы. У многих птиц, например у уток, куриных и пастушков, самая длинная часть скелета — плечо. Эти птицы летают с мало отведенным от тела плечом,

как бы прижимая локти к корпусу, и поэтому длина плеча у них не столько увеличивает практическую длину крыла, сколько регулирует положение его относительно центра тяжести тела. Так как у юрских первоптиц плечо было тоже длиннее других частей крыла, то такое соотношение для вышеуказанных птиц, относящихся к древним группам, можно считать исходным. Это, конечно, не исключает возможности вторичного приобретения этих особенностей другими птицами.

У современных птиц, способных летать, наиболее часто встречается соотношение, при котором самой длинной частью крыла является предплечье. Сюда относятся лесные птицы, парители и многие виды, летающие на дальние расстояния активным полетом. При этом, в зависимости от типа полета, кисть бывает то длиннее, то короче плеча. Видимо, этот тип крыла возник из предыдущего путем удлинения предплечья, что привело к увеличению площади той части крыла, которая является несущей во время горизонтального полета.

Менее часто встречается тип крыла, у которого кисть — самый длинный отдел скелета крыла. Такое соотношение частей крыла характерно для скоростных летунов, к которым относятся сокола, стрижи, ласточки, а также к «мастерам» трепещущего полета, каковы, например, колибри. Оно развилось не только в результате удлинения кисти, но во многих случаях и путем сокращения длины плеча и предплечья (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение длины частей скелета крыла *

Название вида	Кисть	Плечо
Сизый голубь	82,7	115,6
Скалистый голубь	86,1	118,8
Бурый голубь	78,8	111,3
Большая горлица	80,4	111,3
Кольчатая горлица	83,3	109,1
Чернобрюхий рябок	82,1	107,9
Саджа	86,5	121,7
Золотистая ржанка	89,1	104,0
Хрустан	90,1	102,4
Чибис	81,0	85,7
Кулик-черныш	88,0	104,9
Большой веретенник	86,1	90,4
Большой кроншнеп	87,7	86,2
Дупель	93,4	104,5
Вальдшнеп	85,6	104,2
Тиркушка	78,8	103,8
Чайка обыкновенная	87,1	94,6
Крачка речная	81,1	105,4
Поморник	90,0	95,4
Кайра	119,0	119,5

* За 100% принимается длина предплечья.

Как видно, у большинства куликов кисть длиннее предплечья, что характерно для скоростных летунов. Только у крупных видов, как, например, кроншнепа, веретенника, чибиса, кисть короче предплечья; по своей длине она приближается к плечу. Несомненно, что это изменение соотношений связано не с укорочением кисти, а с удлинением предплечья. Видимо, по той же причине у чайки и поморника кисть короче предплечья, хотя последний вид, безусловно, является скоростным летуном. Между тем крачка, обладающая более спокойным полетом, чем поморник, имеет такое же соотношение частей скелета крыла, как у куликов: кисть у нее явно длиннее предплечья. У кайры кисть длиннее предплечья, но в отличие от других сравниваемых птиц предплечье значительно короче плеча. Так как у кайры, птицы плавающей и ныряющей, крылья вообще очень маленькие и узкие, мы здесь видим приспособление, аналогичное приспособлению у уток. Разница заключается лишь в том, что у уток это соотношение является первичным, а у кайры и чистиков вообще, представляющих своеобразно специализированных родственников чаек, оно возникло вторично.

У голубей кисть значительно длиннее предплечья; если у куликов она составляет менее 105% длины предплечья, то у голубей она большей частью превышает 110% его длины. Видимо, такое изменение соотношений связано с укорочением прочих частей крыла, являющимся у голубей приспособлением к трепещущему полету. У рябков показатели не совсем одинаковы. В то время как у чернобрюхого рябка кисть относительно предплечья короче, чем у голубей, у саджи она длиннее, чем у голубей. По-видимому, эта разница связана с изменчивостью длины предплечья в пределах группы рябков.

Таким образом, мы видим, что табл. 1 не дает достаточного материала для полного понимания значения различий в соотношении между частями скелета крыла у сравниваемых птиц. Необходимо еще рассмотреть длину скелета по отношению к размеру птицы. В качестве стандартной величины мы берем длину таза, измененную по *synsacrum*, с 6 прилегающими к нему грудными позвонками. Конечно, этот «стандарт» лишь относительный, но все-таки данное измерение у птиц, по крайней мере в пределах отдельных групп, довольно постоянно и в определенной степени отражает длину корпуса (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что у куликов скелет крыла довольно длинный, так как предплечье в среднем составляет свыше 90% длины таза с позвонками. У чибиса и тиркушки предплечье значительно превышает эту величину и лишь у вальдшнепа и дупеля оно меньше 90%, видимо в связи с тем, что первый из них является лесной птицей, второй населяет густо заросшие болота. Как и следовало ожидать, у чайки предплечье очень длинное, так же как и у поморника; у крачки заметно короче, но все же длиннее, чем у большинства куликов. У кайры предплечье короткое.

Очень интересный результат дает рассмотрение относительной длины кисти. Принято считать, что длинная кисть крыла — признак скоростного полета. Между тем у «скоростных» куликов, в частности у ржанок, известных стремительностью своего полета, индекс кисти близок к 90 и только у сравнительно медленно летающего чибиса, а также у очень длиннокрылой тиркушки превышает 100. У еще более длиннокрылой, спокойно летящей чайки индекс кисти достигает 120, у крачки с еще более длинными крыльями — 125. Наконец, у поморника, имеющего крылья такой же длины, как и у чайки, но более активного в полете, индекс кисти достигает 128.

Соотношение длины частей крыла и длины таза *

Название вида	Предплечье	Кисть
Золотистая ржанка	90,1	93,7
Хрустан	90,0	92,0
Чибис	122,4	106,0
Кулик-черныш	97,4	102,4
Большой веретенник	99,5	89,9
Дупель	87,6	91,7
Вальдшнеп	87,7	91,3
Тиркушка	105,9	110,0
Чайка обыкновенная	134,0	120,3
Крачка речная	118,0	125,1
Поморник	134,1	128,0
Кайра	63,2	95,3
Сизый голубь	73,4	84,3
Скалистый голубь	77,3	91,9
Бурый голубь	82,8	92,2
Большая горлица	77,8	86,5
Кольчатая горлица	73,2	79,8
Чернобрюхий рябок	74,4	77,7
Саджа	65,9	78,3

* За 100% берется длина таза.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы. Несомненно, активный скоростной полет требует удлинения кисти крыла (Юдин, 1950). Сильные взмахи увеличивают нагрузку особенно на вершинную часть крыла, т. е. на маховые кисти, которые в связи с этим нуждаются в особенно крепком соединении со скелетом крыла. Но чем длиннее кисть крыла, тем больше места имеется для прикрепления маховых. В качестве примера можно привести быстрого поморника, у которого кисть крыла длиннее, чем у более медленной чайки.

С другой стороны, сама длина первых маховых тоже является фактором, влияющим на длину кисти. Чем длиннее первые маховые, тем более длинный рычаг действует на место их прикрепления, тем большая нагрузка падает на это место. Следовательно, при одинаковых прочих данных с увеличением длины первых маховых должна увеличиться и длина места их прикрепления, т. е. кисти. Этим вполне объясняется то, что у длинокрылой тиркушки кисть крыла длиннее, чем у более стремительно летающих ржанок. У очень длинокрылой чайки она еще значительно длиннее, но наибольшей длины достигает у крачки, самой длинокрылой из всех сравниваемых птиц. Таким образом, определяя значение длины кисти крыла для той или иной птицы, приходится учитывать оба вышеизложенных принципа.

У голубей предплечье заметно короче, чем у куликов. Между тем длина кисти сохранилась у них почти такой же, как у куликов, чем и объясняется то обстоятельство, что кисть оказалась по сравнению с предплечьем более длинной, чем у последних. Мощное развитие летательной мускулатуры и очень активный полет с резкими, сильными взмахами крыльев не привели к удлинению кисти. Что же касается уменьшения длины предплечья (а также и плеча), то это является результатом приспособления голубей к трепещущему полету. У голубей индекс предплечья колеблется примерно от 70 до 80, тогда как у куликов в громадном большинстве случаев он не меньше 90.

У чернобрюхого рябка индекс предплечья находится в пределах величин, характерных для голубей (74,4). У саджи он еще меньше. Таким образом, в этом отношении рябки несколько не приближаются к куликам и не составляют переходной ступени между куликами и голубями. Более того, развиваясь из голубино типа, крыло рябков в связи с приспособлением этих птиц к открытому ландшафту приобрело специфические качества, не возвращаясь к типу крыла куликов (Штегман, 1957). В частности, укорочение предплечья и плеча, происшедшее в связи с приспособлением голубей к жизни среди скал и в лесу, не оказалось вредным в условиях открытого ландшафта, приспособление к которому выразилось в увеличении скорости полета. Оно даже оказалось полезным в связи с необходимостью для рябков сохранить способность к быстрому крутому взлету с горизонтальной поверхности. Исходя из этих соображений, можно представить, что у саджи, ушедшей в отношении приспособления крыльев к скоростному полету дальше рябков р. *Pterocles*, и предплечье с плечом укоротились по тем же причинам.

Что касается кисти, то она у рябков в среднем короче, чем у голубей, несмотря на то, что эти птицы летают быстрее голубей и, во всяком случае, машут крыльями не менее интенсивно, чем последние. Видимо, в данном случае решающее значение имеет относительная длина крыла и первых маховых. У чернобрюхого рябка длина крыла примерно такая же, как у кольчатой горлицы (Штегман, 1957); сходна у этих птиц и относительная длина кисти. У саджи крыло несколько длиннее, чем у чернобрюхого рябка, в связи с чем и длина кисти у нее слегка увеличилась.

Таковы выводы, которые можно сделать в результате рассмотрения соотношений частей скелета крыла голубей, рябков и ближайших родственных групп. Следует еще отметить, что у голубей и рябков все кости крыла отличаются относительно большой толщиной и массивностью. У куликов они значительно тоньше. А так как скелет крыла у куликов, кроме того, еще и более длинный, то разница в облике его между этими птицами, с одной стороны, и голубями и рябками—с другой, бросается в глаза. Большая толщина костей крыла голубей и рябков связана с большой нагрузкой крыла во время полета. Кроме того, у рябков и голубей локтевая кость более сильно изогнута, чем у куликов. Эта особенность является следствием укорочения крыла у голубей и рябков.

Цевка у голубей и рябков значительно короче, чем у куликов, но общая конфигурация ее у всех упомянутых птиц в значительной степени сходна. Различие наблюдается в форме сочленовной поверхности голеностопного сустава. У куликов, как правило, передний край сочленовной поверхности выше заднего, у голубей более или менее ровный, у рябков задний край значительно выше переднего. При рассмотрении сбоку эта разница хорошо заметна (рис. 14, А, Б, В).

Значительно изменчив у птицы *hypotarsus*, бугор, находящийся на задней стороне проксимального конца плюсны и служащий местом прикрепления разгибателей голеностопного сустава. Этот бугор наиболее крупный и сильнее всего выдается у видов, ведущих древесный образ жизни; у наземных он ниже и более сглаженный. В соответствии с этим у голубей *hypotarsus* выдается более резко, чем у куликов и рябков (см. рис. 14). Однако и у двух последних групп вид *hypotarsus*'а в профиль значительно различается.

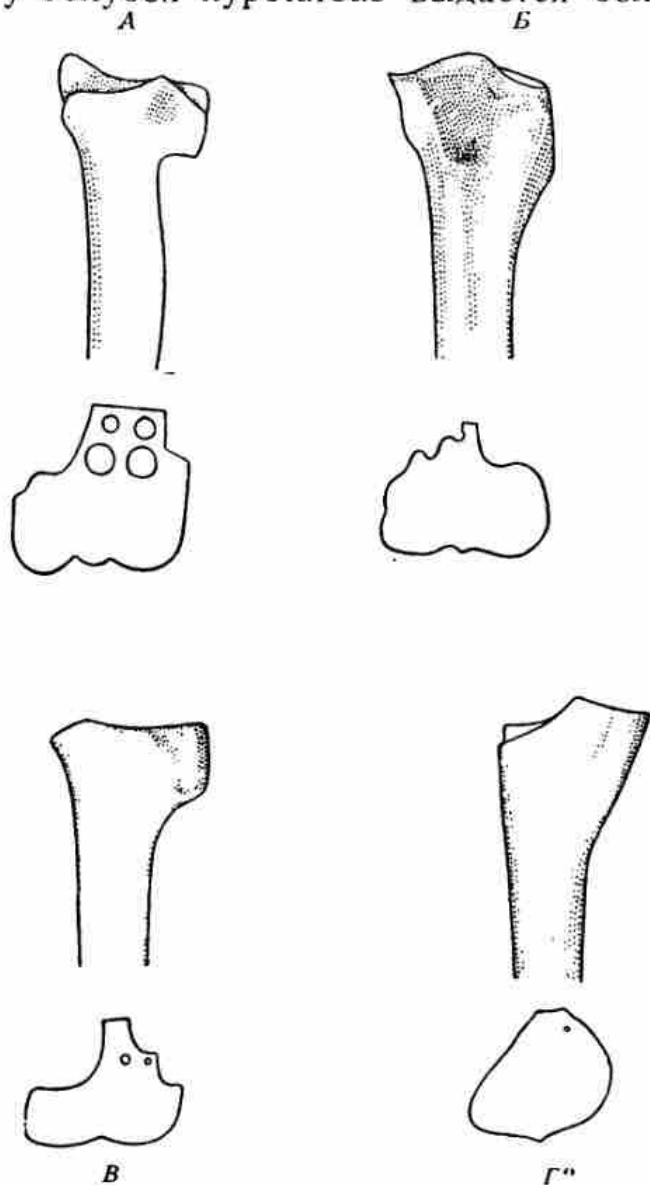


Рис. 14. *Hypotarsus* с латеральной и проксимальной сторон: А — ворона, Б — кулик-сорока, В — голубь, Г — саджа

Так, у голубей *hypotarsus* имеет 2 хорошо заметных отверстия, у рябков одно, у куликов либо одно, либо ни одного. К первой группе куликов относятся вальдшнеп, бекасы, крошнелы, песочники, ржанки, чибис; ко второй — веретенники, ходулочник, шилоклювка, кулик-сорока; у последних имеются открытые желобки на гребне *hypotarsus*'а. Такое разнообразие становится понятным, если сравнить изучаемых птиц с другими группами. Оказывается, наибольшее число каналов в *hypotarsus*'е имеется у древесных птиц, приспособленных к крепкому обхватыванию пальцами ветвей, например у певчих (см. рис. 14А). Голубь, имеющий 2 канала, в меньшей степени приспособлен к жизни на деревьях, а кулики и рябки, будучи наземными птицами, имеют либо один канал, либо вовсе лишены их. К последней группе, т. е. без каналов,

Расположение *hypotarsus*'а на задней поверхности плюсны у разных птиц тоже неодинаково. У голубей он расположен ближе к внешней стороне и ограничен глубокими выемками. До некоторой степени сходное расположение его мы видим у ржанок, но в пределах всей группы куликов оно варьирует: у одних видов этот гребень может быть ближе к внешнему, у других — к внутреннему краю. У рябков *hypotarsus* расположен почти симметрично, причем не ограничен глубокими выемками (рис. 14).

Как уже было указано, *hypotarsus* является местом прикрепления сухожилий разгибателей плюсны. Но по задней стороне плюсны проходят еще сухожилия сгибателей пальцев, расположены они у различных птиц различно: у одних видов эти сухожилия проходят в выемках рядом с основанием *hypotarsus*'а, у других — в бороздках вершины самого гребня, т. е. перекинуты через него, у третьих — через отверстия в гребне. Имеются многочисленные переходы между этими типами.

относятся те виды куликов, которые никогда не садятся на деревья. Что же касается вполне наземных рябков, то наличие у них одного канала в *hypotarsus*'е можно считать рудиментом, сохранившимся от исходного для них голубинового типа.

Дистальная часть *tarsometatarsus*'а у разных птиц различается в зависимости от образа жизни: у дендрофильных видов суставные бугры 2—4-го пальцев находятся приблизительно на одной высоте, и оси вращения этих суставов не дивергируют; у наземных средний бугор (3-го пальца) выдается, крайние (2 и 4-го пальцев) заметно короче, и оси вращения суставов дивергируют. Пример дендрофильного вида — ворона (рис. 15 А). Бугры 2, 3 и 4-го пальцев находятся почти на одной высоте; кроме того, все 3 бугра имеют одну общую ось вращения (рис. 16 А), из этого следует, что пальцы при своем движении не должны дивергировать. Это хорошо видно и при рассмотрении плюсны в профиль.

В качестве примера приведем кулика-сороку (см. рис. 15 Б). У него средний бугор плюсны далеко выдается за крайние, причем внутренний бугор (2-го пальца) короче наружного (4-го пальца). При взгляде с торца видно, что оси вращения пальцев разные, поставлены так, что при разгибании (положение, соответствующее ходьбе) 2 и 4-й пальцы должны сильно дивергировать (см. рис. 16 Б). Кроме того, бугор 2-го пальца устроен асимметрично:

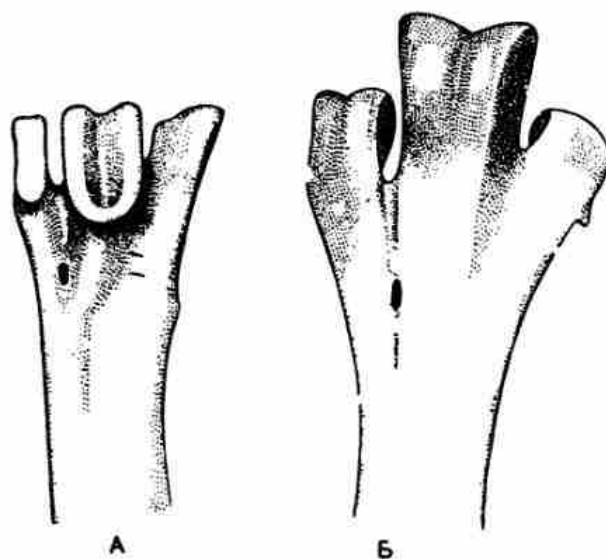


Рис. 15. Дистальная часть плюсны с фронтальной стороны: А — ворона; Б — кулик-сорока

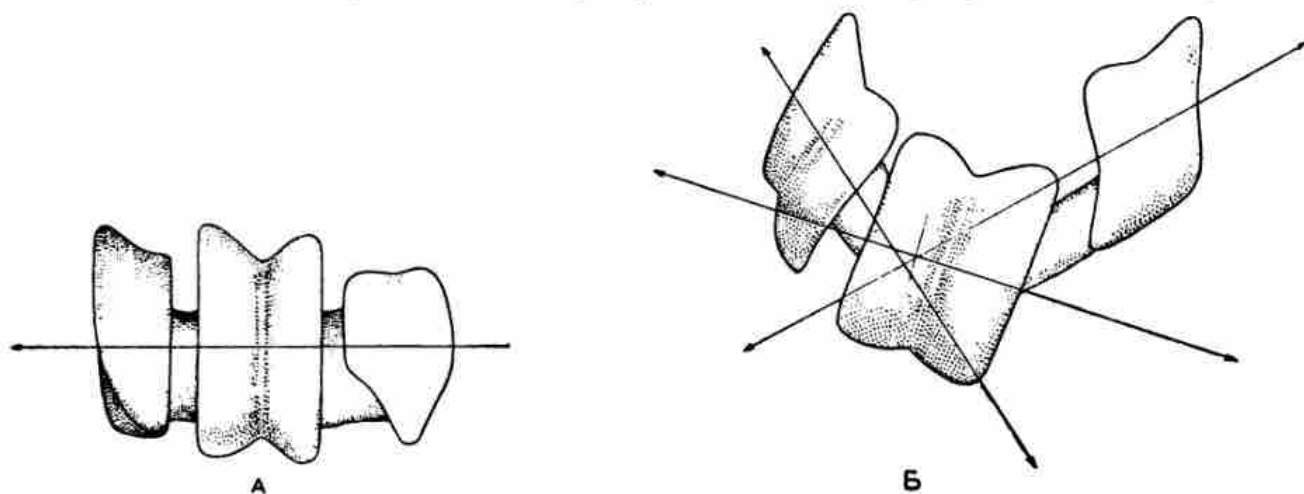


Рис. 16. Дистальная часть плюсны с дистальной стороны: А — ворона; Б — кулик-сорока

с внутренней стороны он куполообразный и только с внешней стороны имеет до некоторой степени цилиндрические очертания. Видимо, эта форма бугра дает возможность менять ось движения 2-го пальца, т. е. изменять степень дивергирования его с 3-м.

Наблюдения в природе вполне подтверждают вышеприведенные

предположения. Действительно, ворона ходит по земле с мало разведенными пальцами, между тем как у кулика-сороки пальцы расходятся очень сильно. Эти особенности указанных птиц хорошо видны по их следам.

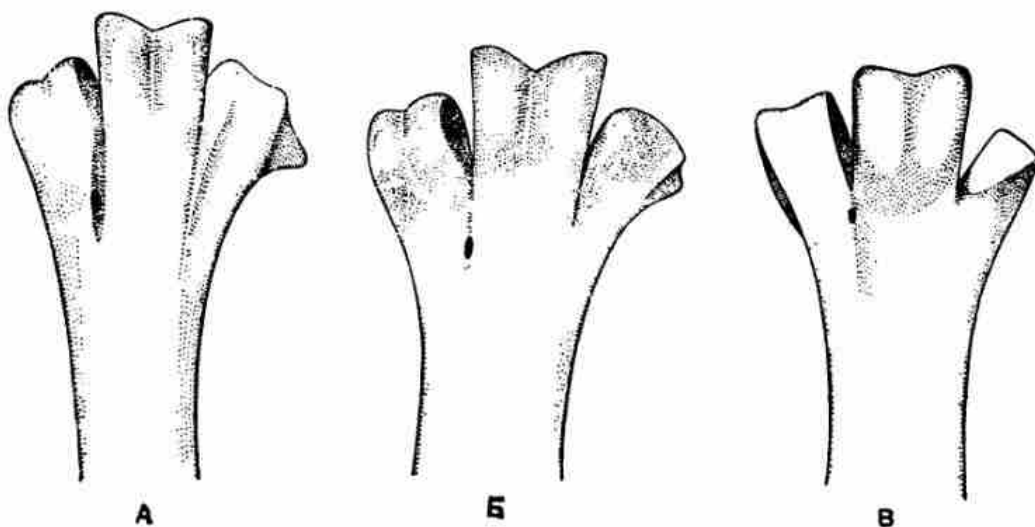


Рис. 17. Дистальная часть плюсны с фронтальной стороны: А — голубь, Б — рябок, В — саджа

Сравнение различных видов куликов показало, что по конфигурации дистальной части плюсны они мало отличаются от кулика-сороки. В большинстве случаев бугор сочленения с 3-м пальцем выдается не меньше, чем у кулика-сороки; у некоторых видов — даже еще больше. В ряде случаев (*Charadrius*, *Recurvirostra*, *Himantopus*) бугор 2-го пальца еще значительно короче бугра 4-го пальца.

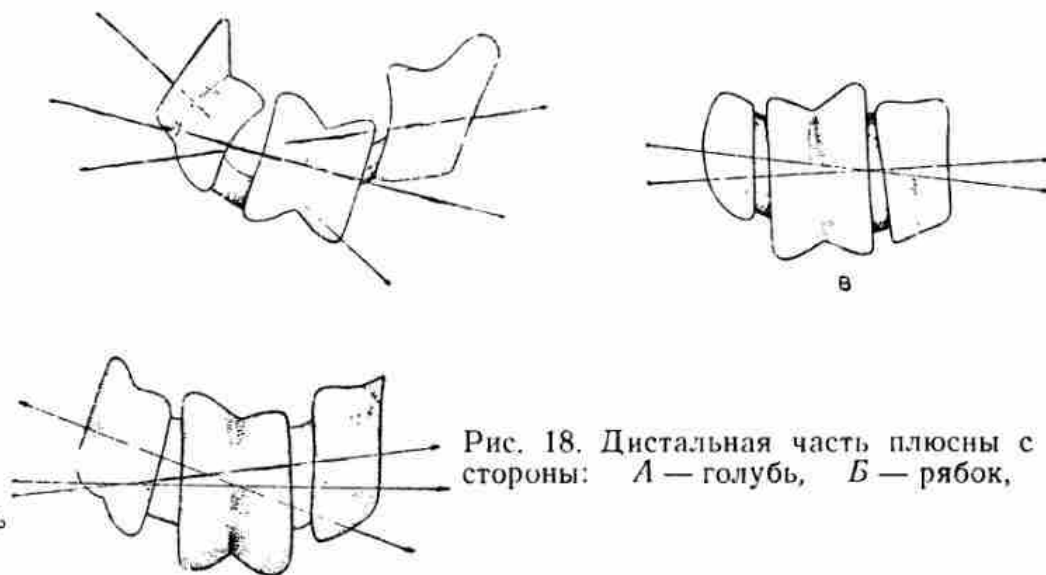


Рис. 18. Дистальная часть плюсны с дистальной стороны: А — голубь, Б — рябок, В — саджа

У голубей в связи с их приспособленностью к посадке на деревья и скалы можно было ждать устройства бугров дистального конца плюсны по типу дендрофильных птиц. На самом же деле средний бугор у них явно выдается за крайние, хотя и не так сильно, как у куликов (рис. 17 А). Кроме того, оси вращения бугров не одинаковы, и пальцы при отведении должны расходиться, хотя и не так сильно, как у куликов (рис. 18 А). Наблюдения над птицами подтверждают эти предположения. Принципиальные морфологические отличия от куликов заключают-

ся в том, что бугор 2-го пальца не куполообразный, а более или менее цилиндрический, с кольцевой вдавленностью, которой соответствует гребень на суставной поверхности основной фаланги 2-го пальца. Таким образом, движение этого пальца (в отличие от куликов) фиксируется в одной плоскости, как это всегда бывает у 3 и 4-го пальцев.

Итак, у голубей приспособление к сидению на ветках в данной части скелета выражено слабо. У разных видов птиц нашей фауны бугры расположены одинаково; несмотря на разницу в образе жизни, роды *Columba* и *Streptopelia* в этом отношении не различаются между собой. Из тропических видов удалось исследовать только венценосного голубя (*Coccyz*). И у него бугры расположены, как у других голубей; лишь бугор 2-го пальца приобрел куполообразную форму, как у куликов, очевидно, в связи с более наземным образом жизни этого крупного вида. Таким образом, форма бугра 2-го пальца — признак, легко изменяющийся при изменении образа жизни.

У чернобрюхого рябка соотношения почти такие же, как у голубей, только средний бугор выдается немного сильнее (см. рис. 17 Б). Дивергирование пальцев не больше, чем у голубей, что хорошо видно как по расположению осей бугров (см. рис. 18 Б), так и по следам птиц на песке и по движению птиц в зоопарках. У саджи бугор 3-го пальца выдается значительно меньше, даже меньше, чем у голубей (см. рис. 17 В); лишь бугор 2-го пальца несколько укорочен (как у голубей). Направление движения пальцев по буграм почти не дивергирует (см. рис. 18 В). Таким образом, саджа по этому признаку отличается от рябка больше, чем последний от голубей и куликов. Вероятно, эта особенность связана с тем, что у саджи пальцы соединены общей подошвой, ограничивающей расхождение их во время бега. Из этого следует, что и данный признак легко может меняться в зависимости от изменения образа жизни и функций ноги.

У птиц число фаланг (кроме 1-го) обычно очень постоянно и меняется лишь в пределах самых крупных групп. Куликам свойственна формула пальцев 2—3—4—5, которая в пределах класса птиц встречается наиболее часто. Варьирует лишь длина первого пальца, число фаланг которого меняется от 2 до 0. У голубей тоже сохраняется пальцев 2—3—4—5, но у рябков в связи с общим укорочением пальцев число фаланг распределяется следующим образом: 1—3—4—4. У саджи обычно бывает формула 0—3—4—4, но строение скелета 4-го (внешнего) пальца не всегда одинаково. Чаще 2 и 3-я фаланги одинаковой длины, и тогда сочленение между ними — обычного типа и подвижность его не нарушена. Но бывают случаи, когда предконцевая фаланга вдвое короче 2-й. Тогда сочленение между этими фалангами становится мало подвижным и, возможно, практически даже полностью теряет подвижность. Это вполне понятно, так как внешние покровы ступни у этой птицы настолько толстые и жесткие, что сковывают ее, и делают подвижность пальцев ненужной. Недаром садже дано второе, характерное название — копытка.

В результате вышеприведенных исследований мы приходим к следующим выводам. По особенностям строения грудины, коракоидов и относительной длине скелета крыла голуби и рябки сходны между собой, резко отличаются от ржанок и вообще от всех представителей группы *Lago — Limicolae*. Эти особенности связаны с особенностями функции данных частей скелета и обусловлены спецификой образа жизни и движений птиц.

Кроме того, в каждом случае удалось установить пути эволюции

от ржанок к голубям и рябкам. Иначе говоря, и по данным особенностям строения скелета более изменены последние, между тем как первые более близки к исходному состоянию. По особенностям строения плюсны голуби мало удалились от ржанок, значительное разнообразие строения плюсны в пределах группы рябков связано с разнообразием строения скелета пальцев и их внешних покровов.

ЛИТЕРАТУРА

- Штегман Б. К. К вопросу об адаптивных особенностях и филогенетических соотношениях вороновых птиц. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 6, 1955.
Штегман Б. К. О летных качествах голубей. Зоол. журн., т. XXXVI, 1957а.
Штегман Б. К. О летных качествах рябков. Зоол. журн., т. XXXVI, 1957б.
Юдин К. А. Морфологические адаптации сем. Falconidae в связи с вопросами классификации. Сб. памяти акад. Сушкина, 1950.
Zimmer K. Beiträge zur Mechanik der Athmung bei den Vögeln in Stand und Flug. Zoologica, N. 8. Stuttgart, 1935.
-

А. М. СУДИЛОВСКАЯ

СЛУЧАИ ПОЛИПОДИИ И ПОЛИДАКТИЛИИ У ПТИЦ

Различные уродства животных и их происхождение с давних времен привлекали внимание ученых. Начиная с XVII в., ведется регистрация и изучение отклонений от нормального строения животного, описание их и выявление причин появления. Ж. С. Илер в 1832 г. в своем классическом труде, посвященном описанию различных случаев отклонений от нормального строения у человека и домашних животных, дает классификацию уродств, распределяя их на классы, отряды и т. д., которые, конечно, не соответствуют классификации, принятой в зоологии.

В коллекциях Зоологического музея Московского университета имеется несколько спиртовых экземпляров птиц с ненормально развитым скелетом. Большинство из них принадлежат домашним птицам и только два диким — сизой чайке и глухарю.

Приводим описание этих отклонений.

1. Птенец сизой чайки, в возрасте одного дня, добытый 17.VII 1938 г. на о. Харлов (Восточный Мурман) Н. Н. Горчаковской.

Весь скелет развит нормально, за исключением левой ноги, которая имеет 6 пальцев (рис. 1 и 2). От внутренней стороны интертарзального сочленения отходят 2 пальца, из которых 1 состоит из 2, а другой из 3 фаланг. От пальца, состоящего из 3 фаланг, отходит еще один палец, имеющий всего 1 фалангу. Палец с 2 фалангами можно считать за 1-й палец, но место его отхождения сдвинуто по отношению к нормальному строению ноги — вместо дистальной части цевки палец отходит от интертарзального сочленения.

2. Молодой глухарь. Правая нога его имеет 7 пальцев (рис. 3 и 4). На скелете ясно видно, что проксимальные предплюсневые кости состоят из *fibulare* и *tibiale*. К последней снизу и снаружи примыкает маленькая округлая косточка, соответствующая 4-й *centrale*. Дистальные предплюсневые кости состоят из *basale commune*, 5 — *centrale*, 5 — *metatarsalia*, причем 2 последние кости расположены не на наружной стороне ноги, а на внутренней и не сливаются с тремя первыми *metatarsalia*. 5-я *metatarsalia* заходит изогнутым концом на внеш-

ную поверхность цевки в ее верхней части. От этой кости отходят 2 пальца, состоящие из 5 фаланг каждый. Пальцы лежат на верхней части внешней стороны цевки и пересекают ее. От внутренней стороны основной половины цевки отходит 1-я metatarsalia, неясно разделенная на две части. К ее верхней части прикрепляется палец, состоящий из 3 фаланг, а к нижней — палец, состоящий из 2 фаланг. Этот палец,



Рис. 1. Левая нога птенца сизой чайки



Рис. 2. Скелет левой ноги птенца сизой чайки

по-видимому, и есть I палец. Цевка в вершинной части с внешней стороны ясно делится на два раздела, а с внутренней — на три. Конечная часть цевки развита нормально и к ней прикрепляются 3 пальца: II, состоящий из 3 фаланг, III — из 4 фаланг и IV — из 5 фаланг.

3. Птенец домашней утки в возрасте около 2 дней. Утенок имеет три ноги, две отходят нормально и третья — с правой стороны — позади правой ноги. При отпрепарировке таза выяснилось, что от соединительной ткани, соединяющей дистальные концы подвздошной, седалищной и лобковой костей, отходит плоская

треугольная кость (рис. 5). Она своей удлиненной вершиной направлена назад, и к ней прикрепляется при помощи сочленения тонкая, трубчатая палочковидная кость. Эта кость, очевидно, соответствует бедру. К другому концу этой кости прикрепляются две маленькие кости и цевка. Она, по сравнению с нормальной, несколько укорочена и в ее дистальной части ясно видно разделение на четыре отдельных косточки, от каждой из которых отходит палец. Два крайних пальца имеют по 4 фалан-



Рис. 3. Правая нога глухаря (вид с внешней стороны)

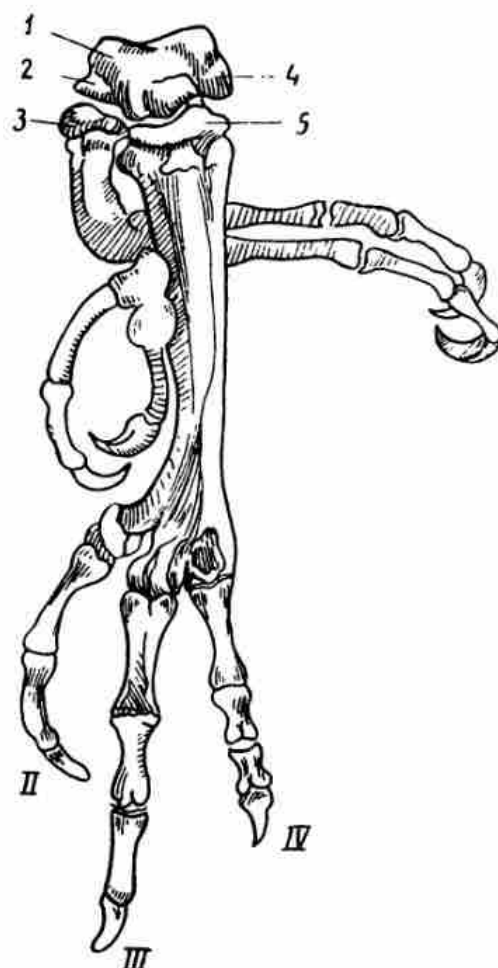


Рис. 4. Скелет правой ноги глухаря: 1 — os. tritibiale; 2 — IV — centrale; 3 — V — centrale; 4 — os. fibulare; 5 — os. basale commune

ги и два — внутренних по 3 фаланги. Между двумя средними пальцами, непосредственно от плавательной перепонки, отходит добавочный 5-й палец, состоящий из 2 фаланг.

4. Цыпленок домашней курицы в возрасте около 3 дней с 3 лапами и 16 пальцами (рис. 6). Правая нога имеет 5 пальцев, 4 отходят от дистального конца цевки, а 5-й — от середины цевки.

Левая сторона таза имеет недоразвитую подвздошную кость. Над сочленовой ямкой расположен сильный трехгранный вырост, по-видимому, соответствующий *рг. rectinealis*. У основания этого отростка, близ сочленовой ямки, имеется вторая сочленовная ямка. Бедро состоит из двух костей, соединяющихся вместе на концах, но имеющих в верхней

части две сочленовные головки, которые входят в две сочленовные ямки таза. Голень в верхней части представлена одной округлой формы костью; следов второй кости — малой берцовой — нет. Начиная приблизительно от половины, большая берцовая кость делится на две равномерно развитые части. Каждая из них на дистальном конце имеет продольную впадину, как бы границу между слившимися костями, и

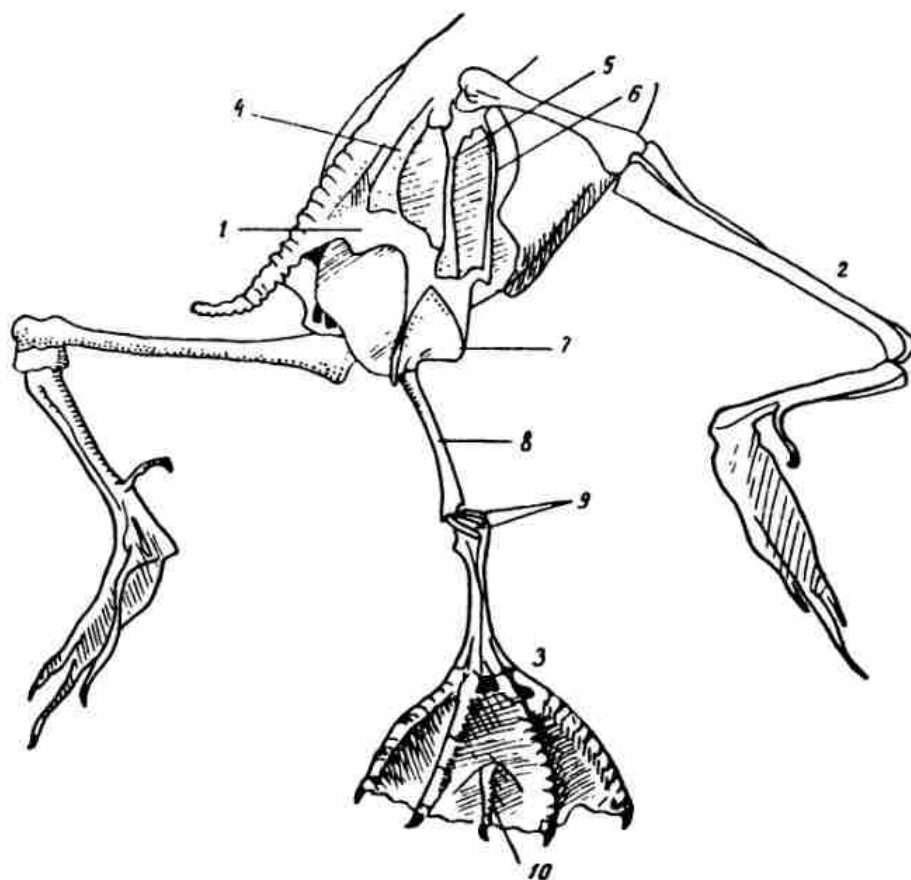


Рис. 5. Таз и задние конечности птенца домашней утки: 1 — соединительная ткань; 2 — голень; 3 — пальцы; 4 — os. ilium; 5 — os. ischium; 6 — os. pubis; 7 — костная пластинка; 8 — бедро; 9 — отдел голени; 10 — 5-й дополнительный палец

от этих концов отходят две цевки. Крайняя цевка представляет удлиненную, резко трехгранную кость. Близ ее дистального конца имеется небольшая кость, соответствующая, по-видимому, 1-й metatarsale, соединенная с цевкой соединительной тканью. От этой косточки отходит палец, состоящий из 2 фаланг, а от цевки — 3 пальца. Внутренняя цевка — ясно выраженной трехгранной формы, образованной 3 metatarsalie (2, 3, 4-й). К 2-й metatarsale прикрепляются 3 пальца; к 3-й metatarsale — 2 пальца и к 4-й metatarsale — 1 фаланга, от которой отходят направленные в разные стороны еще 2 фаланги. Таким образом, на двух левых лапах имеется 11 пальцев: на одной — 4 и на другой — 7.

5. Цыпленок домашней курицы в возрасте 3—4 дней. Весь цыпленок развит нормально за исключением правой ноги, которая имеет 3 недоразвитых пальца (рис. 7). Большая берцовая кость удлинена и массивна, малая берцовая — очень незначительных размеров. Цевки (как таковой) нет. Кости плюсны и предплюсны частично редуцированы и образуют два вытянутых не соединенных между

собой костных образования. К первому выросту, образующему изогнутую палочковидную кость, присоединяется при помощи сочленения третья косточка, оканчивающаяся ногтевой фалангой. Второй вырост так же изогнутой формы, но слабее первого; он заканчивается 2 отдельными фалангами, несущими на концах ногтевые фаланги.

6. Молодая домашняя курица имеет два таза и две пары задних конечностей. Один таз и отходящая от него пара задних

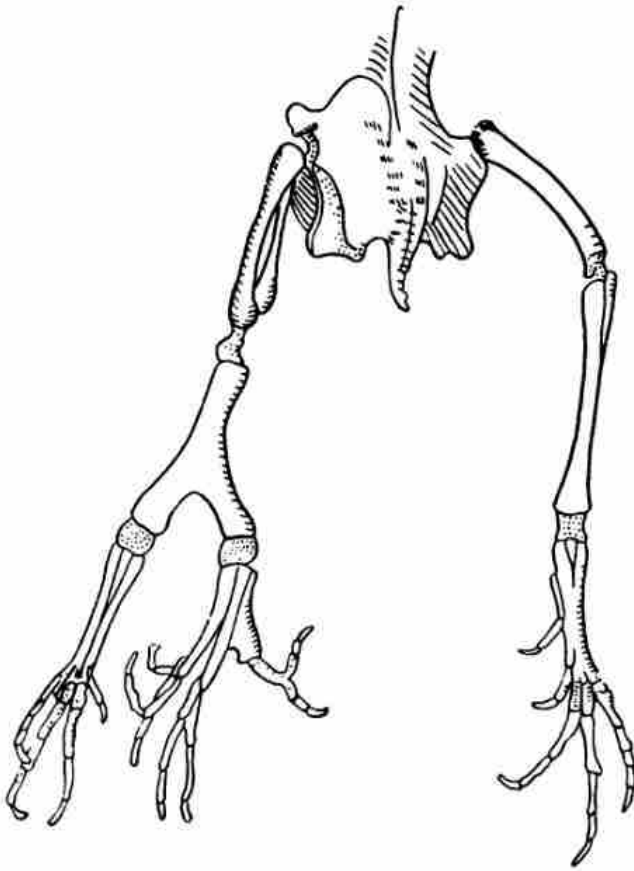


Рис. 6. Таз и задние конечности цыпленка домашней курицы

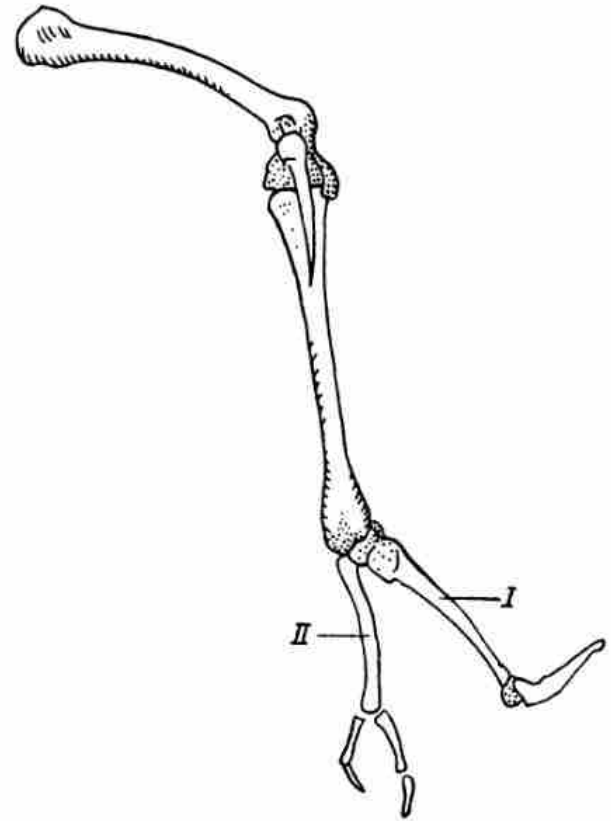


Рис. 7. Нога цыпленка домашней курицы

конечностей развиты нормально, за исключением того, что хвостовые позвонки и пигостиль сдвинуты несколько влево. Второй таз и вторая пара задних конечностей сильно изменены и редуцированы (рис. 8 и 9). Второй таз срастается верхней частью с дистальным концом первого таза. Срастание происходит именно в том месте первого таза, где хвостовые позвонки первого таза сдвинуты влево; второй таз прирастает частично к ним и к дистальному концу подвздошной кости.

Второй таз состоит из двух неправильной треугольной формы пластинок, разделенных округлым большим отверстием, соответствующим *for. ischiadicum*. Наружная пластинка, по-видимому, является подвздошной костью; она срастается с одноименной костью другой стороны. К нижней части этих костей неподвижно прикрепляется вторая пара задних конечностей. Внутренняя и в то же время нижняя костная пластинка, вероятно, представляет сросшиеся лобковые и седалищные кости. Бедренные кости очень слабы и тоньше нормальных. В дистальной части они образуют вздутие из деформированного костного вещества. Дистальные концы их сращены. Большая берцовая кость короче нормальной, но сильно утолщена и не имеет на концах ясно выраженных головок. Малая берцовая прирастает к большей на протяжении всей

своей длины. Цевка округлой формы, постепенно суживающаяся по направлению к дистальному концу, который заканчивается 3 ясно различимыми metatarsalia. Пальцев 4 с нормальным количеством фаланг, но развиты они слабо.

7. Цыпленок домашней курицы в возрасте 4 дней. Здесь, как и в предыдущем случае (молодая курица), мы имеем 2 таза

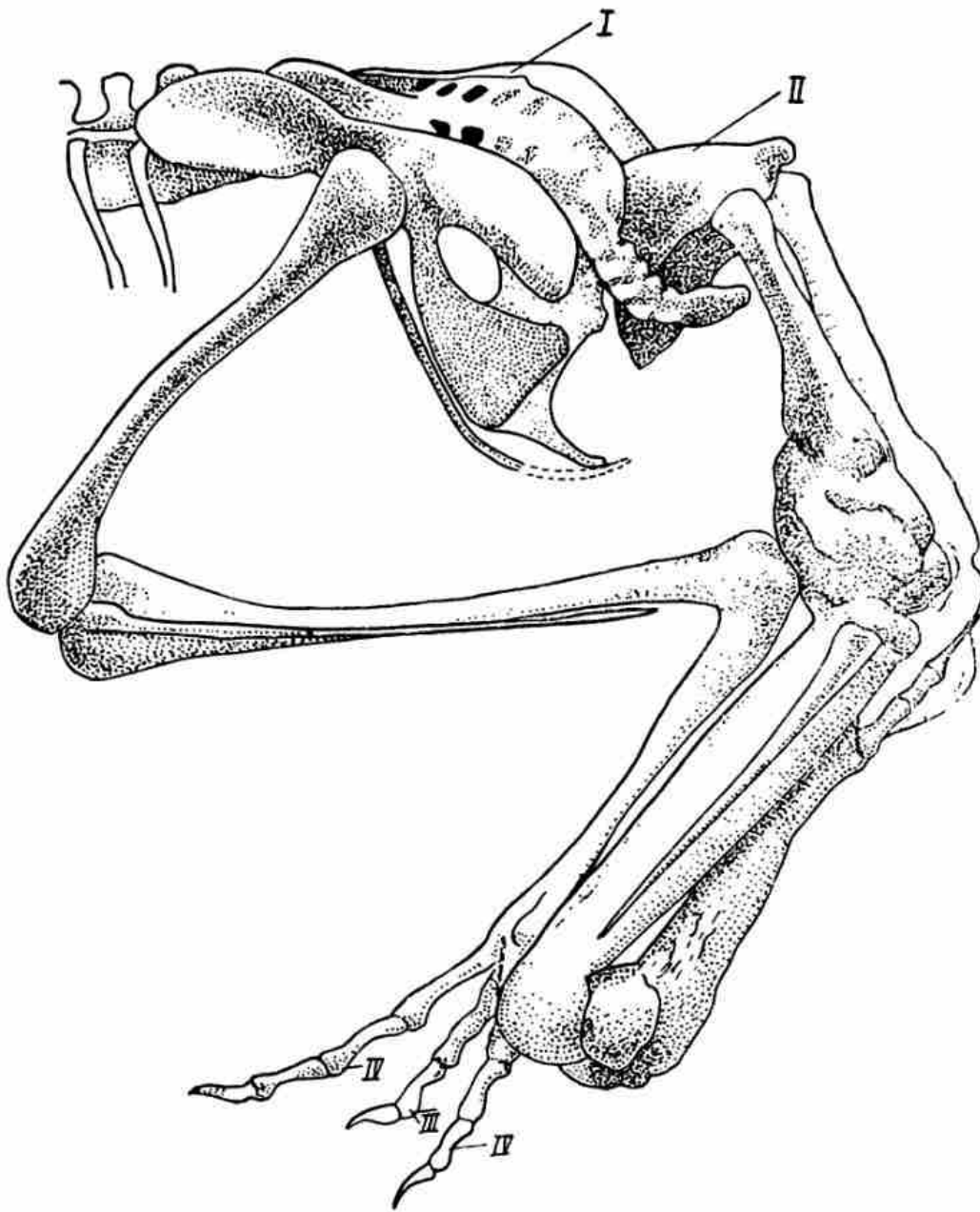


Рис. 8. Таз и задние конечности молодой домашней курицы:
I — нормальный таз; II — добавочный таз

и 2 пары задних конечностей. После вылупления цыпленок первые 2 дня бегал нормально, на 3-й день передвигался не более одного часа, причем с трудом и часто падал. При передвижении пользовался только передней парой задних конечностей, вторая пара лишь касалась земли, но не двигалась.

При вскрытии выяснилось, что значительная часть желтка не резорбирована и занимает большую область в брюшной полости, оттесняя кишечник и желудок глубоко в грудную полость. На брюшной поверхности имеется 2 пальца, выходящие наружу через отверстие в коже;

они берут свое начало непосредственно из желточной массы, наполняющей брюшную полость.

Один таз развит нормально, только хвостовые позвонки и пигостиль сдвинуты влево (как и у молодой курицы). Нормально развита и отходящая от него пара задних конечностей. Второй таз очень небольшого размера и по строению и прикреплению сходен с устройством такового у молодой курицы. Бедро нормальной длины, но несколько тоньше, и сочленовные головки развиты слабее нормальных. Большая берцовая кость короче, слабее нормальной и несколько изогнута в своей срединной части. Имеется и малая берцовая кость. Цевка изогнута, к ней прикрепляются 4 пальца, 3 пальца имеют по 3 фаланги каждый и задний палец — 2.

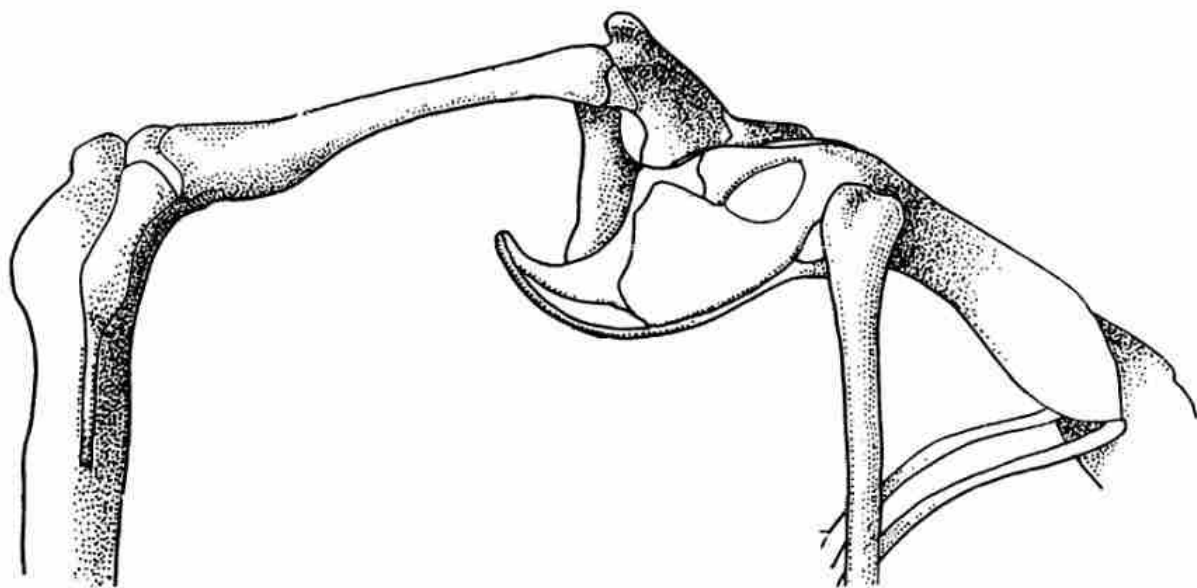


Рис. 9. Таз и задние конечности молодой домашней курицы (вид сбоку)

Кроме того, необходимо отметить самца кряквы с двумя парами задних конечностей, жившего в 1940 г. в Московском зоопарке.

На основании изученного коллекционного материала и литературных данных можно сделать некоторые выводы о типах ненормальностей строения скелета, в каких группах птиц они чаще встречаются, какие элементы чаще отклоняются от нормы и т. д.

Наибольшее количество особей с ненормально развитым скелетом, описанных в литературе, приходится на долю домашних животных, в частности на домашних птиц и в особенности кур (Barfurth, 1909; Cooper, 1889; Ghigi, 1901; Grönberg, 1894; Inchelder, 1905; Mattias, 1912; Oka, 1926; Payne, 1930; Кузнецов, 1954 и др.). Указаний на случаи полиподии и полидактилии среди диких птиц мало. Так, Биб (Beebe, 1910) отмечает их у *Buteo brachypterus*, Рейхенау (Reichenau, 1880) — у *Buteo lagopus*, Дементьев (Dementieff, 1935) — у *Aquila nipalensis*, Гадо-де-Кервилль (Gadeau de Kerville, 1892) — у *Larus canus*, Ньюмен (Newman, 1885) — у *Larus*, sp.?, Эстер (Esther, 1937) — у *Falco tinnunculus*, Куммерлеве (Kumerloeve, 1952) — у *Accipiter nisus*, Коль — у *Buteo platypterus*.

Отмеченное различие в количестве зарегистрированных случаев с ненормально развитыми задними конечностями среди домашних и ди-

ких птиц можно объяснить прежде всего тем, что домашние птицы находятся под присмотром человека и все ненормальности скорее у них выявляются, чем у диких птиц. Кроме того, особи с очень сильными изменениями в скелете, подобно описанным под № 6 и 7, должны погибнуть в природных условиях в первые же дни их существования, в то время как у домашних существование таких птиц может быть искусственно продлено человеком.

Так, например, в Московском зоопарке в течение 3 лет жил самец кряквы с двумя парами задних конечностей, при этом он (несмотря на свободу содержания) не совершал перелетов, даже не перелетал с одного пруда зоопарка на другой. По земле он передвигался с трудом, употребляя для хождения одну пару ног, вторая пара свободно свисала. И, конечно, если бы ему самому необходимо было добывать корм, то он давно бы погиб.

Наиболее часто встречаются птицы с ненормальным, обычно увеличенным, числом пальцев — полидактилия; но иногда, гораздо реже — с меньшим числом пальцев. Фишер фон Вальдгейм (Fischer, 1812) описал трехпалую неясыть *Strix tridactyla*, которая, вероятно, есть не что иное, как *Strix nebulosa* (Dementieff, 1935) с 3 пальцами на ноге.

В настоящей статье также приводится описание экземпляра домашней курицы с уменьшенным количеством пальцев. Довольно часты случаи увеличения числа задних конечностей — полиподия. И, как указано выше, особи с ненормально развитыми задними конечностями, особенно в сторону увеличения количества пальцев, встречаются чаще у домашних птиц, в частности у кур. У последних даже выведены особые пятипалые породы (фавероль, доркинг, гуданы и др.), у которых это уродство передается уже по наследству и является признаком определенных пород.

Среди описанных нами случаев полидактилии можно отметить, что у сизой чайки, глухаря, домашней утки и домашней курицы увеличение числа элементов образует интертарзальное сочленение.

Увеличение числа задних конечностей (полиподия) в вышеописанных случаях произошло за счет появления добавочного тазовидного образования, которое отходит от дистального конца нормального таза.

Из этого видно, что цевка, интертарзальное сочленение и дистальная часть таза чаще дают отклонения от нормы с образованием добавочных частей скелета, но из каких именно элементов происходит образование добавочных частей или же они имеют самостоятельную закладку без эмбриологического исследования, сказать невозможно.

Кроме того, можно отметить, что среди описанных нами случаев полиподии и полидактилии имеются сходные уродства, например образование добавочного таза и второй задней конечности. Но, по-видимому, птицы с 3 ногами и 3 лапами встречаются довольно редко. Особенно часты случаи увеличения числа пальцев на I—7 и даже более добавочных пальцев. Количество фаланг устойчиво и нормально только в 3 пальцах, которые соответствуют II, III и IV пальцам. Количество фаланг на других пальцах изменчиво, чаще всего 2—3 и реже 1.

Случаи нахождения птиц с ненормально развитыми передними конечностями крайне редки. В литературе имеется описание двух случаев: Говард (Howard, 1930) — крыла шилохвосты и Л. А. Зенкевич (1922) — крыла домашней утки. В литературе особенно много приводится случаев отклонений от нормального строения клюва птиц (Jäckel, 1886; 1907; Schäff, 1890—1891). В литературе приводится один случай нахождения лугового конька с двумя головами (Jäckel, 1905).

ЛИТЕРАТУРА

- Зенкевич Л. А. Случай уродства крыла домашней утки. Русск. зоол. журн. т. III, вып. 1 и 2, 1922.
- Кузнецов Ю. И. Уродство цыпленка. Природа, № 9, 1954.
- Barfurth W. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der Hyperdaktylie bei Hühnern. Archiv Entwicklungs Mech., vol. 26, 1908—1911.
- Beebe C. W. Three cases of a supernumerary toe in the Broad—Winged Hawk (*Buteo brachypterus*). Zoologica, vol. 1, N 6, 1910.
- Cowper B. J. Hexadactylism with special referense to the significance of its occurrence, in a variety of the *Gallus domesticus*. Journ. Anat. Physiol., vol. 23, 1889.
- Dementieff G. P. Sur la synonymie de certains Striges palearctiques. Alauda, VII, 1935.
- Escher H. Grund von Lebendbeobachtung und morphologischer Untersuchung eines Turmfalken (*Falco t. tinnunculus*). Mitt. Ver. sächs. Ornith., vol. 5, 1937.
- Fischer G. Notice de deux chouettes nouvelles des environs de Moscou. Mémoires Soc. Imp. Natural. Moscou, vol. 3, 1812.
- Gadéau de Kerville. Description d'un poisson et d'un oiseau monstreaux (*Larus canus*). Journ. Anat. Phys., vol. 28, 1892.
- Ghigi A. Sulla significato morfologico della palidactilia nei Gallinacci. Ric. Labr. Anat. Roma, vol. 8, 1901.
- Ghigi A. Sulla polidactilia dei Gallinacci. Rendic. seconda assemblea ordin. Univ. Zool. Ital. Napoli, 1901.
- Grönberg H. Beiträge zur Kenntnis der polydaktylen Hühnerrassen. Anat. Anz. Bd. 9, 1894.
- Howard H. E. An abnormal wing development in a pintail Duck (*Dafila acuta*). The Condor, vol. 32, 1930.
- Inhelder A.—Über Hyperdaktylia. Jahrb. St. Gallischen Naturw. Ges., 1905.
- Jäckel A. J. *Anthus pratensis* mit zwei Köpfen. Naumannia, 1857.
- Jäckel A. J. Deforme Fussbild eines zahmen Gänserichs. Naumannia, 1867.
- Kumerloeve H. Ein weiterer Fall von Hyperdaktylie bei einem Tagraubvogel. Beitr. zur Vogelkunde, Bd. 2, 1952.
- Landois H. Eine Hausgans mit drei Beinen. Jber. westf. Prov. Ver. Wiss. Kunst., 3, 1875 (1874).
- Matias K. Die Varianten der Hyperdaktylie beim Huhn. Diss. med. Rostock, 1912.
- Newman J. Curious malmformelion in a Gull's leg. Zoologist, 1865.
- Oka H. Ein abnormes Hühnchen mit zwei Becken und vier Füßen. Annot. Zool. Japan, vol. 11, 1926.
- Payne L. F. Malmformed leg bones in young chickens. Science, vol. 71, 1930.
- Reichenau W. Ein fünfzehiger Raubvogel (*Archibuteo lagopus*). Kosmos, vol. 4, 1880.
- Schäff E. Demonstratio: eines Rebhuhns mit zw. überzähligen Extremitäten. Journ. f. Ornith., 1898.

С. П. КИРПИЧЕВ

О ПОМЕСЯХ МЕЖДУ ОБЫКНОВЕННЫМ ГЛУХАРЕМ И КАМЕННЫМ

В лесной полосе СССР обитают два вида глухаря — обыкновенный (*Tetrao urogallus* L.) и каменный (*Tetrao parvirostris* Br.) В Заенисейской Сибири и, в частности, в северо-восточном Прибайкалье области распространения глухарей совпадают.

Помеси глухаря с другими видами семейства тетеревиных — с тетеревом и белой куропаткой—известны (Котс, 1937); это заставило нас провести исследование глухарей вблизи Баргузинского заповедника, где находятся крайние восточные пункты распространения обыкновенного глухаря. Собранные здесь в 1956 г. материалы и послужили основой для настоящего сообщения.

Всего добыто и исследовано 39 самцов обыкновенного глухаря, относящегося к подвиду *Tetrao urogallus taczanowskii*, и 4 самца каменного глухаря *T. parvirostris parvirostris*. Кроме того, удалось добыть и исследовать 5 самцов глухарей, которые по внешнему виду отличались как от обыкновенного, так и от каменного. Эти 5 экз. составили особую группу (ниже они условно обозначаются как «темно-серые» глухари). Детально сравнивались вес добытых птиц, размеры клюва, строение черепа и окраска оперения. Птицы были подобраны по возрасту; исследовались только взрослые глухари, хорошо отличимые от молодых (Кириков, 1939).

Средний вес «темно-серого» глухаря оказался промежуточным и приближался к среднему весу глухаря обыкновенного (табл. 1).

По величине клюва «темно-серые» глухари также занимали промежуточное положение между глухарями обыкновенными и каменными (табл. 2).

Сравнение строения клювов и черепов глухарей показало, что форме черепа обыкновенного и «темно-серого» наблюдается большое сходство, а клюв «темно-серых» в увеличенном виде копирует форму каменного (рис. 1). У обыкновенного глухаря клюв белый, с зеленоватыми тонами, с сильно загнутой книзу рамфотеккой, у «темно-серого» — темно-коричневый со светлыми участками, клюв каменного — черный рамфотеккой, загнутой менее, чем у обыкновенного.

Таким образом, по величине клюв «темно-серых» глухарей стоит ближе к обыкновенному; по форме — к каменному; по цвету занимает

Таблица 1

Вес обыкновенных, «темно-серых» и каменных глухарей

Глухари	Вес (в г)		
	максим.	миним.	средн.
Каменный	4000	3280	3633
«Темно-серый»	4900	4700	4750
Обыкновенный	6450	4800	5460

Таблица 2

Средняя длина клюва обыкновенного, «темно-серого» и каменного глухарей (в мм)*

Длина клюва	Обыкновенные глухари	«Темно-серые» глухари	Каменные глухари
От ноздри	33	28	23
От угла рта	52	49	44

* Использован материал табл. 1.

промежуточное положение. Следует добавить, что темно-коричневая окраска клюва «темно-серых» глухарей не говорит о том, что они могут являться возрастной группой обыкновенного. У молодого обыкновенного глухаря клюв светлеет полностью в начале первой осени его жизни (Сабанеев, 1876).

Табл. 3 показывает, что в оперении глухарей удается выделить одинаковые по окраске партии; партии, типичные для обыкновенного и каменного, и партии с промежуточной окраской, у «темно-серых»; отдельные части оперения «темно-серых» сходны по цвету как с обыкновенным так и с каменным глухарями.

Таким образом, беря оперение в целом, мы видим, что у «темно-серых» глухарей в определенной степени наблюдается промежуточная окраска перьев. «Темно-серые» глухари имеют темную переливающуюся окраску перьев головы и шеи, темную почти черную окраску брюха — сходный с каменным, а также цвет и форму рулей хвоста последнего. Наряду с этим отмечается характерная для обыкновенного, правда более темная, окраска и струйчатость перьев задней части спины, поясницы, кроющих хвоста и сходная, но более темная окраска плечевых и верхних кроющих крыла. Интересно, что у всех «темно-серых» глухарей на фоне окраски, характерной для одного вида, наблюдается чуть выраженная «рудиментарная» окраска перьев другого вида.

Например, плечевые у каменного глухаря имеют ряд перьев с белыми каплевидными вершинами, у обыкновенного таких пятен нет, а

у «темно-серых» имеются перья с белыми наствольями, и белая окраска вершин, образующих у каменного своеобразную «перевязь», рудиментирована. У обыкновенного глухаря, как известно, белая «перевязь» на верхних кроющих крыла отсутствует, но всегда на рулях хвоста развиты белые пятна, которых нет у каменного глухаря, обитающего в

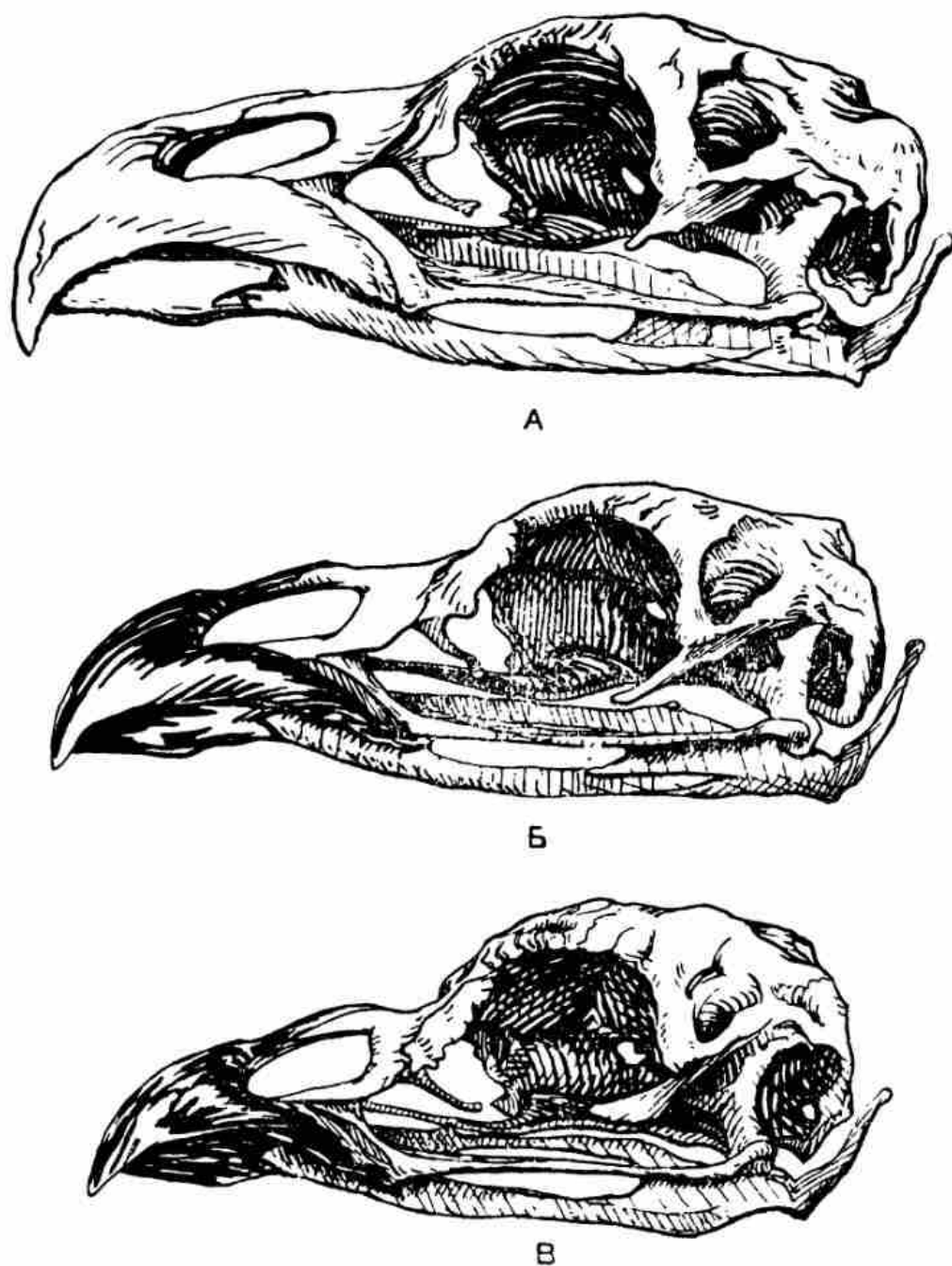


Рис. 1. Черепи взрослых глухарей: А — обыкновенного, Б — «темно-серого», В — каменного

северо-восточном Прибайкалье. Они встречены лишь у 1 экз. «темно-серого» на трех крайних рулях.

Помимо вышеприведенных морфологических признаков, выделяющих «темно-серых» глухарей в обособленную группу, необходимо отметить их некоторые экологические особенности, которые усиливают и подчеркивают эту обособленность. Весной 1956 г. на 11 обследованных токовищах нами учтено более 140 токовавших обыкновенных глухарей.

Особенности окраски оперения обыкновенных, «темно-серых» и каменных глухарей

Партии перьев	Обыкновенный	„Темно-серый“	Каменный
Лоб	темные и черные, переходят в серые	сходные с каменным	черные
Шея	серые струйчатые	сходные с каменным	темные без струйчатости
Передняя часть спины	коричневые	сходные с обыкновенным	черные
Задняя часть спины	серые струйчатые	промежуточные по цвету	черные
Поясница	серые струйчатые	промежуточные по цвету, темно-серые струйчатые	черные с различным развитием белого на вершинах
Брюхо	черные с различным развитием белого цвета к вершине гребня: килевой кости	сходные с каменным	черные перья с белыми вершинами разбросаны по всему брюху
Плечевые	коричневые струйчатые	промежуточные по цвету с рядом белых настовьев у вершин	коричневые с рядом перьев треугольными белыми вершинами
Верхние кроющие хвоста	серые струйчатые с узкими беловатыми вершинами	промежуточные по цвету, темные	черные, с большими белыми вершинами
Верхние кроющие крыла	коричневые и серые	промежуточные по цвету коричневые и более темные серые	черные с белыми «перевязями», образованными белыми вершинами
Третьестепенные маховые	коричневые со слабо выраженными белыми вершинами	сходные с обыкновенным	черные с белыми вершинами
Второстепенные маховые	коричневые с белыми вершинами	сходные с обыкновенным	черные с большими белыми вершинами
Первостепенные маховые	темно-коричневые с белой передней частью опахала	сходные с обыкновенным	сходные с обыкновенным
Подхвостье	контрастные черные с яркими белыми вершинами	сходные с обыкновенным	сходные с обыкновенным
Хвост	черные с различным развитием сгруппированных к середине хвоста белых пятен	сходные с каменным	черные без белых пятен с более длинными средними рулями

На 6 токовищах зарегистрировано присутствие 16 «темно-серых» глухарей, что составляет 12% общего числа обыкновенных.

Песня «темно-серых» глухарей состоит из измененных в трель громких щелчков, похожих на щелчки каменного, с более звучной концовкой, напоминающей глухое «креканье» обыкновенного (Кириков, 1937). Во время каждой песни «темно-серый» глухарь «глохнет» подобно обыкновенному (табл. 4).

Таблица 4

Особенности весеннего токования глухарей

Глухари	Место, где чаще всего токуют		Характерная поза токовика при пении	Состояние слуха поющей птицы
	вечером	утром		
Обыкновенный	в кроне деревьев	вершины сосен, почва	вертикально вверх вытянутая шея, которой птица «трясет»	глохнет на 2—3 сек.
«Темно-серый»	в кроне деревьев	на земле	вытянутая шея, наклоняющаяся при пении «второго» колена	глохнет на 1 сек.
Каменный	—	на земле	вертикально вверх вытянутая шея	не глохнет

Таким образом, на южном побережье Баргузинского залива, в месте стыка ареалов каменного и обыкновенного глухарей, впервые найдены глухари, как бы промежуточные между обыкновенным и каменным. Есть все основания предполагать, что «темно-серые» глухари представляют помеси между каменными и обыкновенными. В пользу этого предположения говорят также экологические и зоогеографические данные. Известно, что межвидовые гибриды встречаются там, где один вид находится у границы распространения или в области распространения близкого вида (это например, известно для дятлов *Dendrocopus syriacus* и *D. major* в Средней Европе и т. д.).

ЛИТЕРАТУРА

- Кириков С. В. Сравнительно-экологический очерк южноуральского дубражного и борového глухарей. Изв. АН СССР (биол.), № 3, 1937.
 Кириков С. В. О возрастных изменениях глухарей и возрастном составе их на токах. Н.-метод. зап. Комитета по заповедникам, вып. II, 1939.
 Котс А. Ф. О гомологических рядах в окраске оперения Tetraonidae и Phasianidae. Сб. памяти М. А. Мензбира, 1937.
 Сабанеев Л. П. Глухой тетерев. М., 1876.

М. Н. КОРЕЛОВ

О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ СОЛОНЧАКОВОГО ЖАВОРОНКА

Систематическое положение солончакового жаворонка (*Calandrella leucorphaea* Sev.) до последнего времени остается неясным. Н. А. Северцов в 1873 г. подробно описал эту птицу; были указаны признаки, отличающие ее от близких видов (малого — *C. cinerea* и серого — *C. pispoletta*): окраска, строение клюва, хвоста и крыловая формула. Н. А. Северцов указал и ареал этого вида. Признаки, указанные им, действительно характерны для этого вида и отличают его от остальных, но особенности строения хвоста и крыла хорошо заметны лишь в том случае, когда исследуются птицы в совершенно свежем перье.

В дальнейшем реальность существования солончакового жаворонка как самостоятельного вида была поставлена под сомнение, потому что диагностические признаки его, указанные Н. А. Северцовым, оказались недостаточными для отличия солончакового жаворонка от морфологически близкого к нему серого жаворонка (*Calandrella pispoletta* Pall.), тем более что ареал солончакового жаворонка целиком лежит в пределах ареала серого.

Действительно, даже наиболее существенные признаки, указанные Н. А. Северцовым, не давали возможности всегда с полной уверенностью отличить по шкуркам солончакового жаворонка от серого. Так, разницу в глубине вырезки хвоста и особенности формулы крыла у птиц в обношенном перье заметить обычно не удается. Форма и размеры клюва варьируют до такой степени, что крайние варианты перекрываются. Остается один признак, действительно очень характерный — окраска. Однако степень различия в окраске, конечно, может рассматриваться как признак подвидового ранга.

Если на основании морфологических признаков можно было рассматривать солончакового жаворонка как подвид серого, т. е. как *Calandrella pispoletta leucorphaea* Sev., то географический критерий, которому в подобных случаях принадлежит решающее значение, вносил новые затруднения. Действительно, как же можно считать солончакового жаворонка подвидом серого, если их ареалы не только частично, но в сущности полностью совпадают. По своему распределению внутри

ареала эти птицы экологически четко разграничены. Ясно, что географическое распространение двух жаворонков не дает возможности рассматривать их как подвиды одного вида.

Выход из этого затруднительного положения был найден. В. Л. Бианки (1905) предложил считать солончакового жаворонка цветовой формой серого. Такая точка зрения впоследствии была поддержана, в частности, И. Б. Волчанецким (1954). Некоторые орнитологи не только не выделяют солончакового жаворонка как вид, но и как подвид. Другие, считавшие его подвидом, невольно давали неверные данные о его распространении, пытаясь разграничить их ареалы (Hartert, 1903, 1933).

Как один, так и другой путь не дали правильного решения вопроса о систематическом положении солончакового жаворонка. Два разных вида оказались искусственно объединенными в один.

Найти правильное решение попытались Е. П. Спангенберг и В. С. Стаханов (Stachanov und Spangenberg, 1931). Однако и они не привели новых доказательств самостоятельности солончакового жаворонка как вида. Мы тщательно изучили небольшие коллекционные материалы, имеющиеся в главнейших музеях Советского Союза: в музее Института зоологии Академии наук Казахской ССР, в Зоологическом музее Московского университета и в Зоологическом институте Академии наук СССР. Кроме того, Р. Н. Мекленбурцев любезно взял на себя труд просмотреть и промерить все экземпляры в коллекции Среднеазиатского университета. В общей сложности в перечисленных коллекциях оказалось около 150 экз. солончакового жаворонка, в том числе 67 взрослых из пределов Советского Союза и примерно столько же из Центральной Азии. Были просмотрены большие серии серого жаворонка. В их числе представлены почти все подвиды последнего. Результаты обработки сводятся к следующему.

У солончакового жаворонка крыло более тупое, что, вероятно, связано с оседлым образом жизни птицы, в отличие от остальных видов этого рода, представленных в фауне Советского Союза и Центральной Азии. Формула крыла у птиц в свежем пере: $2 >$ или $= 3 > 1 > 4$. Вершину крыла образуют 3, 2 и 1-е маховые. Конец 4-го махового отстоит от вершины крыла на 2—4 мм. (У серого жаворонка вершину крыла образуют 2 и 1-е маховые, а 4-е отстоит от вершины более, чем на 5 мм, в результате чего крыло получается острым.) У птиц в обношенном пере соотношения трудно определить. Кроме того, нами, по-видимому, впервые, установлено, что у солончакового жаворонка на внешнем опахале 4-го махового имеется вырезка (рис. 1)¹. У взрослых птиц эта вырезка хорошо выражена, но у молодых она лишь намечается и поэтому слабо заметна. (У серого жаворонка вырезки на внешнем опахале 4-го махового нет совсем; может быть лишь слабо заметное сужение у особей южных подвидов — *S. p. seistanica* S a g. et L o u d o n и *S. p. persica* S h a g r e.) Этот признак постоянный; он позволяет безошибочно отличать взрослых солончаковых жаворонков от серых.

Хвост у солончакового жаворонка выемчатый и, что характерно, боковые рули на внешних опахалах имеют широкое белое поле (см. рис. 2). Однако этот последний признак сильно варьирует и не может быть диагностическим. Клюв короче и несколько вздут, поэтому он кажется меньшим, но более массивным, чем у серого (рис. 3).

Общий тон оперения солончакового жаворонка светлый, белесый.

¹ Рисунки выполнены Ю. Б. Софийским.

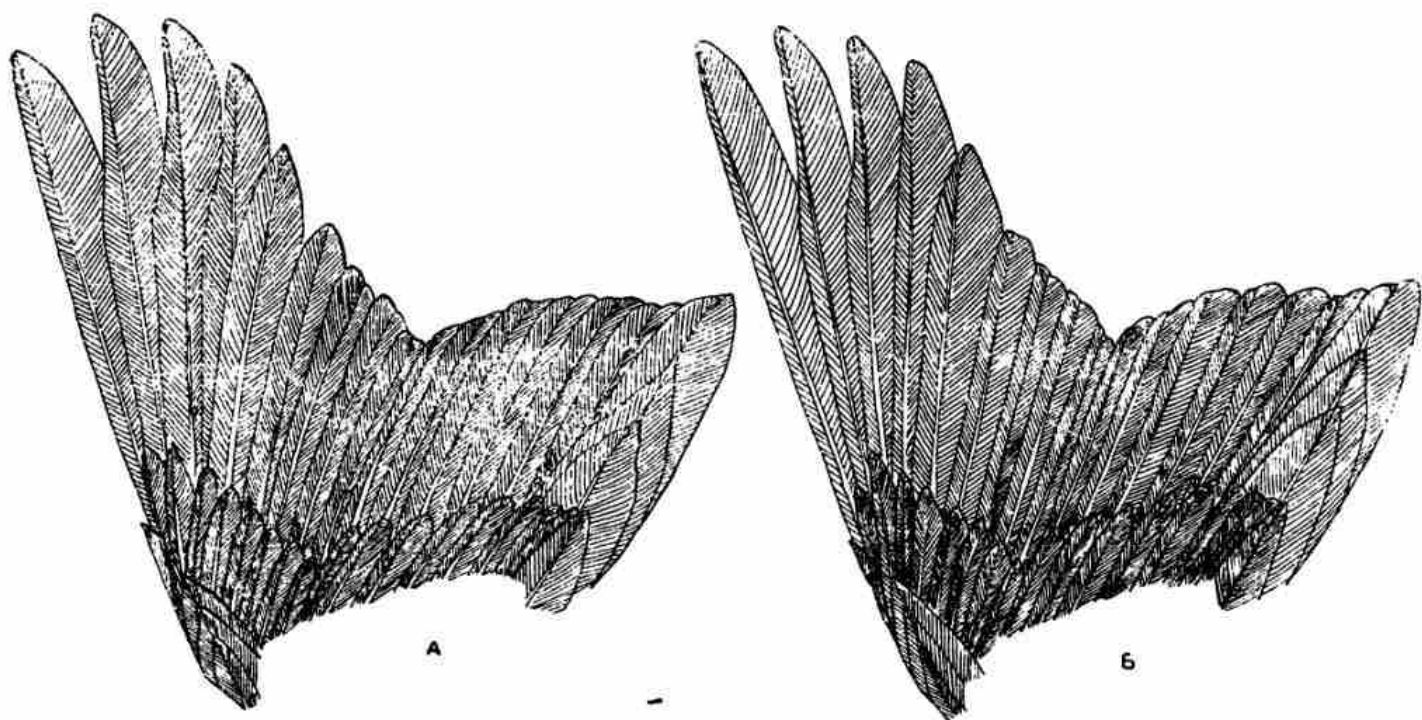


Рис. 1. Крылья жаворонков: А — серого, Б — солончакового

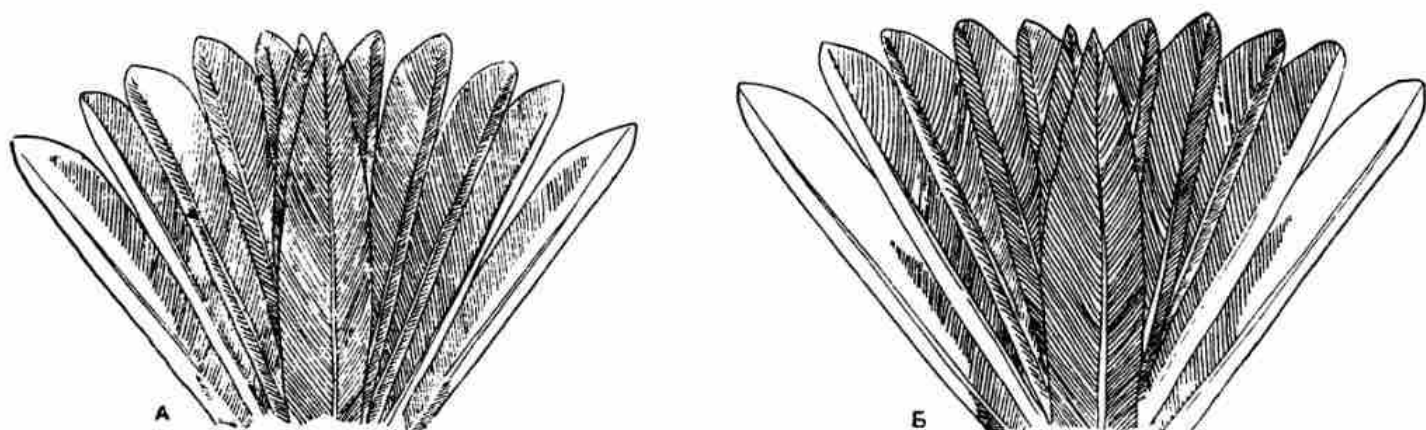


Рис. 2. Хвосты жаворонков: А — серого, Б — солончакового



Рис. 3. Клювы жаворонков: I — серого, II — солончакового

Молодые в ювенальном перье имеют характерную светло-охристую окраску, причем на перьях всегда хорошо видны белые концевые пятна.

Как известно, систематическое значение разных признаков неодинаково. Именно у жаворонков, и в частности у видов родов *Calandrella* и *Alauda*, видовые различия обычно особенно слабо выражены, и неслучайно жаворонки являются трудной группой в систематическом отношении.

В данном случае у солончакового жаворонка в связи с особенностями его образа жизни произошли изменения не только в форме крыла, но и форме отдельных перьев, имеющих первостепенное значение при полете. Итак, анализ морфологических признаков свидетельствует о том, что солончаковый жаворонок — безусловно, хорошо обособленный самостоятельный вид.

Учитывая весь комплекс описанных выше признаков, характеризующих солончакового жаворонка, мы просмотрели имевшихся в коллекциях жаворонков этой группы из Центральной Азии. Выяснилось, что все экземпляры, определенные как *C. p. seebohmi* и *C. p. kukipoogensis*, имеют тупое крыло с типичной для солончакового жаворонка формулой, вырезку на 4-м маховом, выемчатый хвост с развитием широкого белого поля на внутреннем опахале крайних рулей, несколько вздутый укороченный клюв и характерно бледную окраску. Как известно (Бианки, 1905), эти жаворонки обитают в солончаках, живут оседло, предпринимая осенью и зимой лишь незначительные кочевки; по-видимому, в году имеют одну кладку; очень поздно линяют и вообще по образу жизни ничем существенно не отличаются от солончакового жаворонка и в то же время резко отличаются в этом отношении от серого. Не случайно Н. М. Пржевальский, описавший *C. p. kukipoogensis*, назвал его «солончаковым жаворонком».

Словом, все признаки, как морфологические, так и экологические, свидетельствуют о том, что это один вид, солончаковый жаворонок, который на основании приоритета должен называться *Calandrella leucorhaea* Se v., 1873. Но при этом солончаковые жаворонки из Центральной Азии хорошо отличаются от солончаковых жаворонков из Средней Азии и Казахстана более крупными размерами и присутствием в окраске спинной стороны бледно-охристых тонов.

Солончаковый жаворонок, с нашей точки зрения, населяет солончаки Средней Азии, южной части пустынь Казахстана, Монголии и Китая. Н. А. Северцов (1873) нашел его в низовьях Эмбы и Иргиза, в Кара-Кумах у северного и западного берегов Аральского моря, по Устиурту и южнее, на восточном берегу Каспия. В коллекции Зоологического института Академии наук СССР имеются экземпляры, добытые у Нукуса (Богданов). Далее жаворонок добыт в гнездовое время в мае в Кара-Кумах на такыре близ Шииха (экземпляр не сохранился). А. К. Рустамов (1954) сообщил о 2 экз., добытых осенью в Туркмении (самка — 26.X 1937 г., Ильджик, и самка — 15.X 1911 г., Геок-Тепе). Е. П. Спангенберг (1941) добыл несколько птиц в нижней части долины Сыр-Дарьи, в Кызыл-Кумах, на восточном побережье Аральского моря, в районе озер Тили-куль, в степях Бике-сары. Н. А. Северцовым птица добыта в Фергане, но где именно, не известно (экземпляр в Зоологическом институте Академии наук СССР), и Н. А. Зарудным добыта в Сардабе (коллекция Средне-азиатского университета). В. А. Селевин (1935) добыл ряд экземпляров этого вида между Сыр-Дарьей и Кара-тау по дороге от ст. Баугакум к Биль-Кудуку, в пустыне у оз. Ащиккуль, в восточной части пустыни Бет-Пак-Дала у г. Джамбула, у ключа

Коктас, у русла Джартынын-Карасу, у ключа Чакчагайлы и в долине р. Чу у 6-го участка и у с. Новотроицкого.

Кроме того, из долины р. Чу имеется еще 2 экз.— один добыт Марковским в 30 км к востоку от колодца Кокуй-куль (Долгушин, 1939) и второй — М. И. Исмагиловым в 40 км к востоку от Уланбея (хранится в Академии наук Казахской ССР). Жаворонок обычен в некоторых местах Иссык-Кульской котловины. Из юго-западной части котловины имеется 4 экз.— 1 (неизвестно кем добыт) был в коллекции Тугаринова (хранится в музее Зоологического института Академии наук СССР), 2 добыты Л. С. Степаняном (в музее Московского университета) и 1 добыт мной (в Институте зоологии Академии наук Казахской ССР). Кроме того, был добыт у Пржевальска (Иоганзен, 1908). Из низовий Или в коллекции Института зоологии Академии наук Казахской ССР имеется ряд экземпляров, добытых разными лицами за последние десятилетия. В средней части долины Или, по левобережью, серия этих жаворонков собрана нами от района Соленых озер (западнее Чилика) к востоку почти до государственной границы. В правобережной части добыты нами у Басчи и у Джаркента. Добывался он здесь же Н. А. Северцовым. Выше по Или в пределах Китайской Народной Республики обычен во всяком случае до Кульджи, откуда имеются экземпляры в музее Зоологического института Академии наук СССР. В. Н. Шнитников (1949) указывает, что этот жаворонок обычен в низовьях Каратала и в Алакульской котловине, но в коллекциях экземпляров из этих мест не оказалось; мы его в Алакульской котловине не встречали.

Следовательно, в пределах Советского Союза солончаковый жаворонок распространен от восточных берегов Каспия и Устюрта до Ферганы, Иссык-Кульской котловины, верхней части долины Или и, может быть, до Алакульской котловины. К северу он доходит до южных частей пустыни Бет-Пак-Дала, а к югу — до низовий Аму-Дарьи, Сардабы (Голодная степь) и Ферганской долины. В горных районах солончаковый жаворонок не живет, но по широким межгорным долинам при наличии в этих долинах обширных площадей, занятых солончаками, может проникать довольно высоко. Так, в Иссык-Кульской котловине он живет на высоте более 1700 м.

Что касается восточной части ареала вида, то здесь нет необходимости давать перечень экземпляров, собранных русскими исследователями в Центральной Азии, так как все они подробно описаны В. Л. Бианки (1905, 1915) и А. М. Судиловской (1936); новых же материалов нет. Солончаковый жаворонок населяет всю Кашгарию, Джунгарию, котловину озер Убса-нур и Хара-усу-нур, Гоби к северо-востоку до Улан-Батора, пустыню Алашань и пустынное нагорье Цайдама к востоку до Кукунора.

Всю западную часть ареала на восток до верхней части долины Или населяет типичный подвид *Calandrella leucorhaea leucorhaea* Se v., отличающийся мелкими размерами и белесой окраской. Его размеры: крыло самцов — 89—99 мм, чаше 93—95, самок — 87—97; хвост самцов — 62—70 мм, самок — 60—69; клюв 7—9 мм, большинство самцов имеет клюв 8—9 мм, самок — около 8. Вес самцов (4 экз.) — 20—24 г, самок (2 экз.) — 21,8 и 24,2 г.

Как уже говорилось, этот жаворонок живет оседло, но по окончании гнездового периода кочует небольшими группами. Больших стай он никогда не образует. Весной на местах гнездования жаворонок начинает летать уже с начала марта. Летные молодые в массе появляются с конца мая и держатся группами по 3—4 вместе, по-видимому, выводками, ко-

торые в сентябре иногда сбиваются вместе, образуя небольшие стайки до 10 особей. Когда молодые вылетят из гнезд и станут вполне самостоятельными, взрослые птицы покидают их и кочуют обычно отдельными парами.

Линька у солончакового жаворонка начинается после окончания гнездового периода. Уже с конца мая в большом количестве встречаются самостоятельные молодые, что свидетельствует об окончании гнездования у большинства птиц, но старые в это время еще не линяют. Весь июнь и начало июля встречаются птицы в сильно изношенном пере, но еще без следов линьки. Только с 10-х чисел июля линька мелкого пера становится ясно заметной. Смена пера начинается в начале июля с головы и быстро распространяется по верхней и нижней сторонам тела. У экземпляров, добытых с 11 по 19.VIII, все мелкое перо было новое; частью к этому времени успевают смениться рулевые и маховые. Следовательно, процесс смены всего пера, покрывающего тело птицы, занимает около месяца. Птицы с недоросшими первыми маховыми добывались еще в октябре (экземпляр от 13.X). Линька полностью заканчивается только в середине октября.

Центральноазиатскую часть ареала населяют более крупные и более охристые по окраске солончаковые жаворонки (*Calandrella leucorphaea kukipoogensis* Przewalski, 1876).

Обитает центральноазиатский солончаковый жаворонок в солончаках, живет оседло, кочуя зимой в пределах гнездовой области. Пищу его, по данным Н. М. Пржевальского, составляют семена солянок, чия и отчасти тростника. Разгар линьки — в августе.

Итак, солончаковый жаворонок *Calandrella leucorphaea* Se v. безусловно представляет самостоятельный вид, состоящий по меньшей мере из двух хорошо дифференцированных подвидов: солончакового среднеазиатского (*C. l. leucorphaea*) и солончакового центральноазиатского (*C. l. kukipoogensis*). Обоим подвидам свойственны общие черты биологии, которые отличают их как единый вид от ближайшего к ним вида — серого жаворонка (таблица).

Т а б л и ц а

Биологические особенности солончакового и серого жаворонков

Биологические особенности	Солончаковый жаворонок	Серый жаворонок
Отношение к территории	оседлый	в области совмещения ареалов-перелетный
Места обитания	только солончаки и такыры в пустынях	разнообразные биотопы в пустынях и сухих полынных степях
Срок размножения	апрель — май	апрель — июль
Количество кладок	одна	по-видимому, две
Сроки линьки	поздние — с июля до октября	ранние — с июня, разгар — в июле
Стайность	стай не образует	образует больше стай

Из таблицы видно, что эти виды хорошо различаются между собой не только морфологически, но и по образу жизни.

В заключение попытаемся выяснить генетические связи солончакового жаворонка. По количеству общих признаков этот жаворонок ближе всего стоит к серому. Им свойственны общие черты габитуса: они крупнее остальных, у них не удлинены внутренние второстепенные маховые, они имеют в принципе одинаковый характер рисунка.

Однако, если сравнивать отдельные признаки солончакового и серого жаворонков, то можно видеть, что серому жаворонку свойственны черты более примитивные.

Так, крыло серого жаворонка проще по своему устройству, чем у солончакового. Увеличение количества первостепенных маховых с вырезкой в крыле солончакового жаворонка есть уже усложнение. Если у солончакового жаворонка 4 первые маховые имеют вырезки на внешних опахалах, обеспечивающих лучшее пропеллирование, то у серого вырезки имеются только на 3 первых маховых.

Интересно отметить одну деталь в обнашивании перьев у серого жаворонка. К середине лета, т. е. к концу гнездового периода, во время которого он, как и солончаковый, привязан к гнездовому участку, у него особенно сильно обнашиваются наружные опахала именно 4-х маховых и как раз там, где у солончакового имеются вырезки. Весной это еще не заметно. Обнашивание опахал маховых первого порядка, происходящее летом у серого жаворонка структурно очень приближает его крыло к типу, который выработался и закрепился у солончакового. Однако это только деталь. В общем же, как видно из изложенного, и по строению крыла, и по другим признакам серого жаворонка можно считать более примитивным. Это позволяет считать, что он появился значительно раньше солончакового.

Далее, сопоставляя признаки среднеазиатского подвида солончакового жаворонка с признаками центральноазиатского, можно отметить следующее. Во-первых, центральноазиатский солончаковый жаворонок, хотя и имеет светлую окраску, но не белесую, столь характерную для среднеазиатского, а более темную. У него еще сохраняются охристые тона, приближающие его к серому, что свидетельствует о меньшей приспособленности его к солончакам. Во-вторых, птенцы среднеазиатского солончакового жаворонка имеют общий тон окраски не светло-серый, как взрослые, а охристый, более темный, как у взрослых солончаковых жаворонков центральноазиатского подвида. В этом отношении птенцы среднеазиатского солончакового жаворонка, более приспособленного к солончакам, сохраняют еще черты менее приспособленного к солончакам центральноазиатского солончакового жаворонка.

Эти факты дают основание предполагать, что солончаковый жаворонк первоначально выделился на территории Центральной Азии, а затем, расселившись в прилежащих частях пустынь Средней Азии и Казахстана, образовал здесь другую, более приспособленную форму.

ЛИТЕРАТУРА

Б и а н к и В. Л. Научные результаты путешествия Н. М. Пржевальского по Центральной Азии. Отд. зоол., т. II. Птицы. СПб, 1905.

Б и а н к и В. Л. Материалы для авифауны восточной Монголии и северо-восточного Тибета по данным Монголо-Сычуанской экспедиции 1907—1909 гг. под начальством Н. К. Козлова. Ежегодн. Зоол. музея АН, т. XX, 1915.

- Волчанецкий И. Б. Птицы Советского Союза, т. V Семейство жаворонковых. М., 1954.
- Долгушин К. А. К орнитофауне низовий реки Чу. Изв. Казахск. фил. АН СССР, № 1, 1939.
- Иоганзен Г. Э. Птицы Семиречья и Туркестана, собранные экспедицией проф. В. В. Сапожникова, 1908.
- Козлова Е. В. Птицы юго-западного Забайкалья, северной Монголии и Центрального Гоби. Материалы комиссии по иссл. Монгольской и Тувинской Народных Республик и Бурят-Монгольской АССР, вып. 12, 1930.
- Корелов М. Н. Материалы по позвоночным левобережья реки Или (междуречье Чилика и Чарына). Изв. АН КазССР, сер. зоол., вып. 9, 1948.
- Рустамов А. К. Птицы пустыни Кара-Кум, 1954.
- Северцов Н. А. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. М., 1873.
- Селевин В. А. Результаты Бетпакдалинской экспедиции Среднеазиатского государственного университета, вып. II, фаунистические материалы. Тр. Среднеазиатск. ун-та, сер. VIIA, зоол., вып. 21, 1935.
- Спангенберг Е. П. Птицы нижней Сыр-Дарьи и прилегающих районов. Сб. трудов Зоол. музея Моск. ун-та, т. VI, 1941.
- Судиловская А. М. Птицы Кашгарии преимущественно по сборам М. Н. Дивногорского. М., 1936.
- Шнитников В. М. Птицы Семиречья, 1940.
- Hartert E. Die Vögel der paläarktischen Fauna. Bd 1, 1903; Ergänzungsband. H. 2. Berlin, 1933.
- Stachanov W. S. und Spangenberg E. P. Über einige Momente der Bildung der Vögelspezies. Rocsg, 2, IV, 1931.
-

Р. Л. НАУМОВ

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ЗАКЛЕЩЕВЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ ОВСЯНКИ

В последние годы в связи с увеличением количества заболеваний клещевым энцефалитом повысился интерес к изучению взаимоотношений клещей (переносчиков этого заболевания) и их «прокормителей». Для поддержания численности клещей в очагах весенне-летнего энцефалита большое значение имеют не только млекопитающие, но и птицы. Особенно увеличивается их роль в годы депрессии мышевидных грызунов — важнейших прокормителей личинок и нимф клещей *Ixodes persulcatus* P. Sch.

Так, по нашим наблюдениям, в Куйбышевской обл. в 1955 г. зараженность птиц (основных клещеносителей) личинками и нимфами уменьшилась по сравнению с 1954 г. в 4—9 раз, а численность мышевидных грызунов возросла в 10 раз (2,2 на 100 ловушко-суток в 1954 г. и 22,5 на 100 ловушко-суток в 1955 г.). Величина зараженности птиц клещами значительно колеблется, в отдельных случаях достигая огромных цифр.

По данным А. В. Козловой и П. Е. Грачева, на рябчике находили до 352 клещей, на дроздах — до 84 и на овсянках — до 25. По нашим данным, максимальное количество клещей составляло на обыкновенной овсянке — 43, на лесном коньке — 57, на белобровике — 71, на восточном соловье — 14, на рябчике — 28, на дрозде-рябиннике — 29 и т. д.

Среднее количество клещей за сезон, приходящееся на одну птицу, в разные годы и в разных местах также колеблется. Нами зарегистрирована следующая степень «заклещевания» птиц: рябчика — 6,8; лесного конька — от 1,3 до 6,2; рябинника — от 0,8 до 6,7; обыкновенной овсянки — от 2,0 до 8,1 клеща на птицу и т. д.

Как видно из приведенных цифр, птицы являются важной группой, ответственной за поддержание численности клещей в очагах весенне-летнего энцефалита.

Однако это утверждение относится не ко всем птицам, обитающим в очагах, а только к тем, которые тесно связаны с нижним ярусом леса, с лесной подстилкой (Кучерук и др., 1947). Но и среди этой группы ви-

дов нами обнаружен один (обыкновенная овсянка), который не может считаться прокормителем личинок и нимф таежного клеща.

По нашим наблюдениям, в Куйбышевской обл. в 1954 и 1955 гг. и в Кемеровской обл. в 1956 г. большинство личинок и нимф клещей, паразитирующих на обыкновенной овсянке, погибает, не напившись крови. Так, в Куйбышевской обл. сухими найдено 80% личинок и 88% нимф, а в Кемеровской обл.— 88% личинок и 83% нимф. Среди остальных клещей не найдено ни одного напитавшегося (табл. 1).

Таблица 1

Результаты исследования важнейших видов птиц на зараженность клещами

Виды птиц	Куйбышевская обл.			Кемеровская обл.		
	кол-во добытых птиц	кол-во личинок	кол-во нимф	кол-во добытых птиц	кол-во личинок	кол-во нимф
Обыкновенная овсянка	73	$\frac{40^*)}{32}$	$\frac{115}{101}$	20	$\frac{65}{57}$	$\frac{77}{64}$
Овсянка-ремез	—	—	—	3	7	4
Лесной конек	84	$\frac{56}{2}$	$\frac{126}{1}$	19	25	93
Дрозды	32	64	57	84	$\frac{33}{1}$	$\frac{224}{1}$
Соловьи	25	26	15	26	3	41
Рябчик	1	—	1	21	4	$\frac{136}{1}$

* Знаменатель — количество сухих клещей, числитель — общее количество собранных клещей (живых и сухих), целые числа — живые клещи, собранные на птицах.

Таким образом, обыкновенную овсянку нельзя причислить к разряду прокормителей, хотя количество клещей на птицах этого вида достигает значительных размеров. В Куйбышевской и Кемеровской областях он занимал первое место по заклещевению среди птиц.

Насколько велик удельный вес обыкновенной овсянки среди видов птиц-клещеносителей, легко можно представить, сравнив ареалы распространения паразита и хозяина. Так, в Европе ареал распространения таежного клеща целиком перекрывается ареалом распространения обыкновенной овсянки, а в Сибири их ареалы совпадают на восток до Енисея. И почти на всей этой территории, кроме глухих таежных районов, овсянка является, если не самым многочисленным, то очень обычным видом. Дальше к востоку, до низовьев Амура, обыкновенная овсянка заменяется близким видом — белошапочной овсянкой (*Emberiza leucoserphalos*), которая встречается и на запад от Енисея в лесной зоне почти до Урала (Птицы Советского Союза, 1954; Сердюкова, 1956). О генетической близости этих видов говорят неоднократные случаи обнаружения гибридных форм (Зарудный, 1913; Сушкин, 1914, 1938). Нами в Кемеровской обл. также добыт экземпляр обыкновенной овсянки с признаками, переходными к белошапочной. Возможно даже, что два указанных вида являются подвидами, разошедшимися благо-

даря обитанию в разных стадиях и разных географических районах и дающими переходные формы в местах их контакта.

Мы не располагаем материалом по заклещиванию белошапочной овсянки, но может оказаться, что и у этого вида обнаружится явление, аналогичное тому, которое характерно для обыкновенной овсянки.

Что касается других видов овсянок, то по крайней мере на некоторых из них клещи нормально прокармливаются. Так, сильно заражены клещами *Emberiza spodocephala* и *E. tristrami* (Павловский и Алфеева, 1949); *Emberiza spodocephala* и *E. cioides* (Кучерук и др., 1953); *E. gutta*, *E. tristrami*, *E. spodocephala*, *E. aureola* (Сердюкова, 1956). По нашим данным, среди 11 клещей, собранных с 3 экземпляров *E. rustica*, не оказалось ни одного погибшего, а 5 из них уже хорошо напитались. Сведениями о паразитировании таежного клеща на других видах овсянок мы пока не располагаем.

Факт гибели клещей только на обыкновенной овсянке может иметь и теоретическое значение. Такая своеобразная защита у этого вида от клещей могла выработаться только в процессе его длительного контакта с клещом. Об этом говорит тот факт, что клещи гибнут как на взрослых птицах, так и на молодых, только что покинувших гнездо. Стало быть, это свойство вырабатывается не в онтогенезе, а передается по наследству.

Агентами, губительно действующими на клещей, могут быть особенности реакции кожи и особенности обмена веществ этого вида.

Для выяснения реакции кожи овсянки на укус клеща были изготовлены серии гистологических препаратов из кусочков кожи с впившимися нимфами. Кожа была взята на ранней, средней и поздней стадиях, поэтому мы можем проследить картину последовательных изменений в районе укуса клеща.

Но прежде чем рассматривать процессы, происходящие в коже обыкновенной овсянки при питании таежного клеща, остановимся на явлениях, протекающих в коже птиц и млекопитающих при питании на них клещей семейства Ixodidae.

Судя по литературным данным (Павловский, Алфеева, 1941, 1949; Hoerrli and Fend, 1933) и исследованиям, проведенным Г. А. Сидоровой, вокруг погружившихся в кожу ротовых частей клеща в подавляющем большинстве случаев наблюдается утолщение рогового слоя эпидермиса, сопровождающееся увеличением числа зернистых клеток мальпигиева слоя. В районе укуса появляется клеточный воспалительный инфильтрат. Процесс инфильтрации идет в глубину и часто сопровождается разрежением центральных частей инфильтрата и даже соединительнотканной основы кожи. Кожа в районе укуса в большинстве случаев гиперемирована. В межклеточном пространстве обнаруживаются эритроциты, лежащие вне сосудов. В кишечнике клеща заметно много ядер и форменных элементов крови.

Различия в питании разных видов клещей сводятся к различию в остроте протекающих реакций, причем намечается следующая зависимость: воспалительные процессы тем интенсивнее, чем длиннее хоботок паразита. Реакция кожи птиц на укус клеща отличается от таковой у млекопитающих большей остротой и скоростью. Процессы, происходящие в коже обыкновенной овсянки при питании клеща, отличаются от обычных некоторыми существенными чертами.

На ранней стадии в месте проникновения хоботка в кожу наблюдается значительное уплотнение клеточных элементов рыхлой соединительной ткани. Среди этого уплотнения возможно присутствие моноци-

тов. Мальпигиев слой утолщен до 2—3-рядного. Роговой слой утолщен слабо. Вокруг основной половины хоботка развивается кольцо плотной соединительной ткани типа коллагеновой. Кожа в целом утолщается в 2—3 раза по сравнению с нормальной. Эритроцитов в районе хоботка, лежащих вне сосудов, не обнаружено. Сосуды концентрируются на

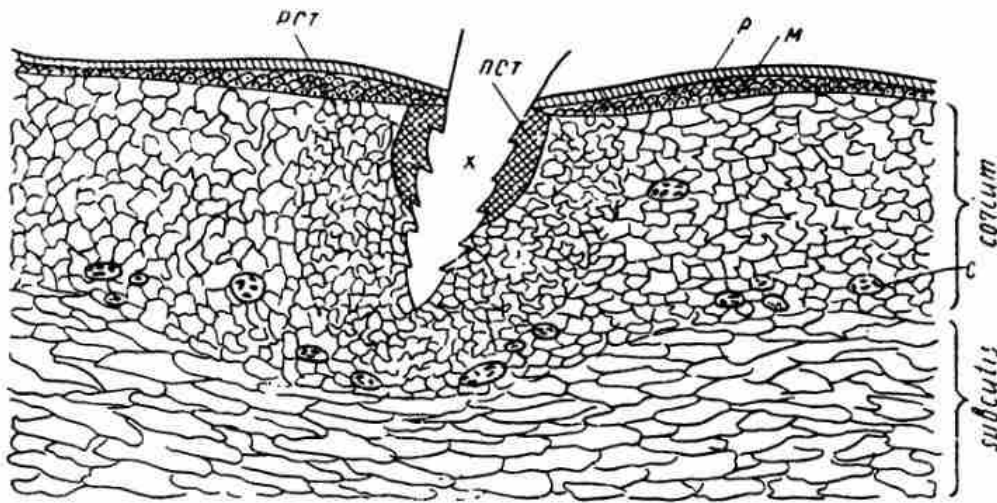


Рис. 1. Схема изменений в строении кожи обыкновенной овсянки на ранней стадии паразитирования таежного клеща: *x*—хоботок клеща; *p*—роговой слой кожи овсянки; *м*—мальпигиев слой кожи; *с*—кровоносные сосуды; *рв*—рогоподобное вещество; *рст*—уплотнение рыхлой соединительной ткани; *пст*—плотная соединительная ткань коллагенового типа

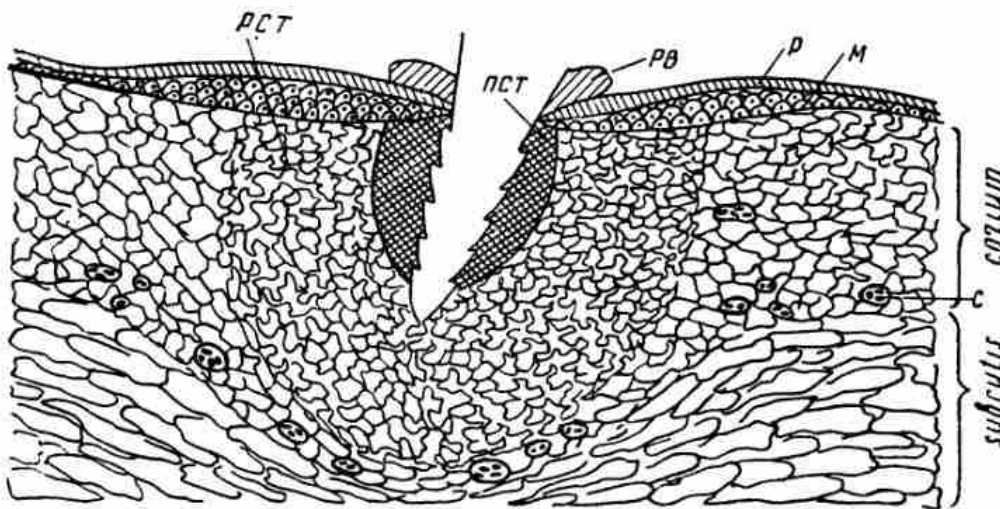


Рис. 2. Схема изменений в строении кожи обыкновенной овсянки на средней стадии паразитирования таежного клеща (условные обозначения см. рис. 1)

периферии уплотнения рыхлой соединительной ткани (рис. 1 и 2).

Затем продолжается разрастание мальпигиева слоя, и начинается утолщение рогового слоя кожи. Продолжается и разрастание плотной соединительной ткани вдоль хоботка в глубь кожи, причем волокна плотно обрастают зубцы гипостома. Уплотнение рыхлой соединительной ткани увеличивается, оттесняя сосуды еще дальше от места укуса. К этому времени, вероятно, либо ослабевает, либо прекращается тоksi-

ческое действие слюны клеща, так как нимфы погибают, и секреция не может продолжаться (рис. 2 и 5).

На поздней стадии (рис. 3 и 6) заметно бурное развитие рогового и мальпигиева слоев. Плотная соединительная ткань обрастает весь хоботок. Район уплотнения рыхлой соединительной ткани заметно сужается. Сосуды остаются по-прежнему на периферии уплотнения. На этой стадии наблюдается интенсивное замещение плотной соединительной ткани вокруг хоботка роговым (или рогоподобным) веществом или же проникновение этого вещества в кольцо плотной соединительной

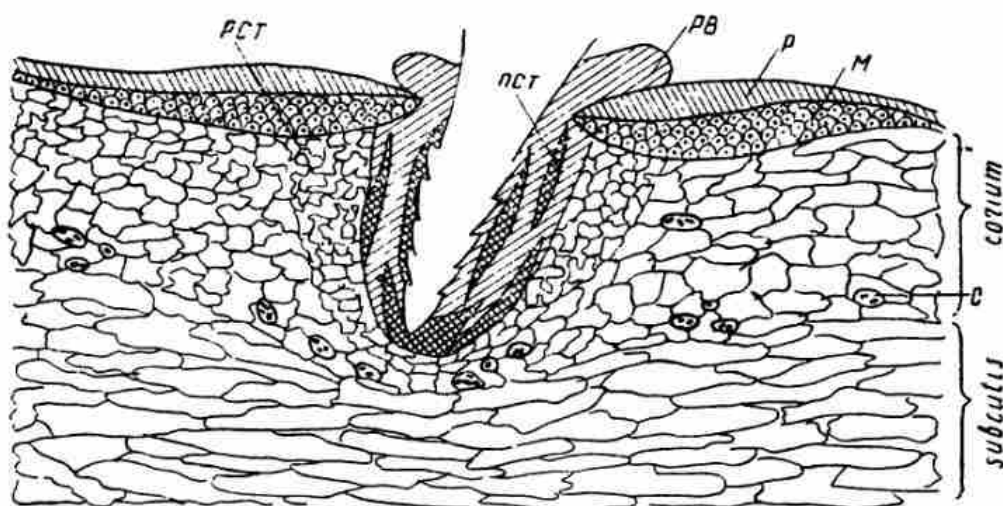


Рис. 3. Схема изменений в строении кожи обыкновенной овсянки на поздней стадии паразитирования таежного клеща (условные обозначения см. рис. 1)

ткани. Такое явление, вероятно, развилось как приспособительная реакция на внедрение инородного тела. Возможно, что в дальнейшем рогоподобное вещество окружает хоботок со всех сторон и сдувается, освобождая кожу овсянки. Такое же вещество скапливается и на поверхности кожи у основания хоботка, преимущественно с брюшной стороны. Интересен и тот факт, что утолщения рогоподобного вещества появляются и на некотором расстоянии от места внедрения хоботка, вероятно в тех местах, где клещ удерживался лапками перед и во время укуса.

Таким образом, на основании изучения серий срезов кожи обыкновенной овсянки с присосавшимися нимфами таежного клеща можно отметить следующие основные моменты.

Утолщение рогового и мальпигиева слоев, а также образование роговидного гомогенного вещества очень напоминают явления, отмеченные у млекопитающих (Павловский, Алфеева, 1941; Hoerpli and Fend, 1933). Правда, у обыкновенной овсянки роговидное вещество вырастает в кольцо плотной соединительной ткани, или же сама ткань преобразуется в это вещество, а у млекопитающих, судя по литературным данным, кольцо плотной соединительной ткани вообще не образуется вокруг хоботка.

Новым, по сравнению с явлениями, описанными для млекопитающих и птиц, является образование кольца плотной соединительной ткани вокруг хоботка и его разрастание в глубину кожи, уплотнение рыхлой соединительной ткани и оттеснение кровеносных сосудов на периферию уплотнения. Интересно отметить и отсутствие воспалительной клеточной

инфильтрации (хотя возможно, что некоторое количество лейкоцитов-моноцитов в районе уплотнения присутствует), а тем более лизиса инфильтрата или окружающих тканей. Не обнаружено также и гиперемии тканей и эмиграции эритроцитов в межклеточное пространство в районе укуса. Клеточные элементы или ядра в кишечнике клеща также не обнаружены.

Таким образом, вопрос о том, питается ли клещ на обыкновенной овсянке, может быть решен отрицательно (во всяком случае кормиться клещ может очень непродолжительное время, сразу же после укуса ли-

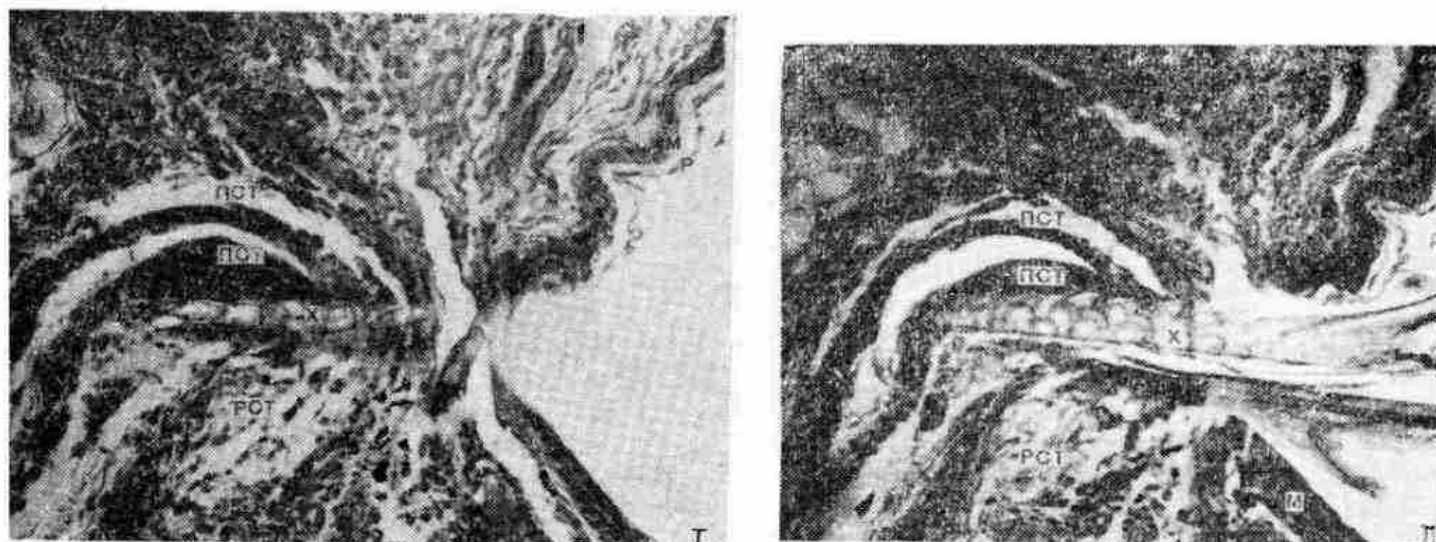


Рис. 4. Кожа обыкновенной овсянки на ранней стадии паразитирования таежного клеща: I — продольный срез через боковые части хоботка; II — продольный срез через центр хоботка (условные обозначения см. рис. 1)

чинки и нимфы питаются межклеточной жидкостью — транссудатом).

Окончательный ответ относительно причины, вызывающей гибель таежного клеща на обыкновенной овсянке, на основании проведенной работы не может быть дан. Однако очевидно, что уплотнение рыхлой соединительной ткани вокруг хоботка и обрастание последнего кольцом плотной соединительной ткани коллагенового характера, если не протвращает питания, то в значительной мере препятствует этому.

Далее, отсутствие гиперемии тканей, эмиграции эритроцитов, а также растворения и отмирания элементов подкожной клетчатки и форменных элементов крови свидетельствует о том, что слюна таежного клеща не оказывает достаточного токсического действия, чтобы вызвать изменения, необходимые для нормального питания клеща.

Итак, подводя итог рассмотрению реакции кожи обыкновенной овсянки на укус таежного клеща, приходим к выводу, что факторами, вызывающими гибель паразитов, являются как реакция кожи, так и особенности обмена веществ обыкновенной овсянки. Последний вывод, однако, делается на основании косвенных данных и может быть принят только как предварительный.

Род *Emberiza* насчитывает в нашей фауне 26 видов. До настоящего времени он не может считаться достаточно разработанным в систематическом отношении. И теперь еще вызывает сомнения самостоятельность некоторых видов овсянок. Не ясен также вопрос о генетических связях внутри рода и единстве его происхождения.

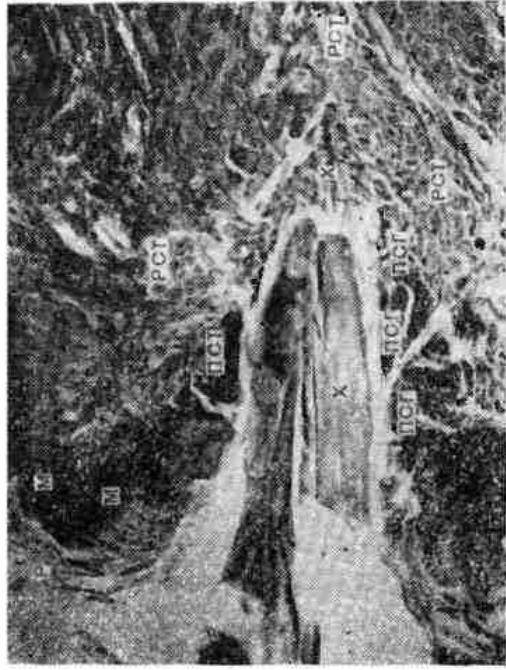
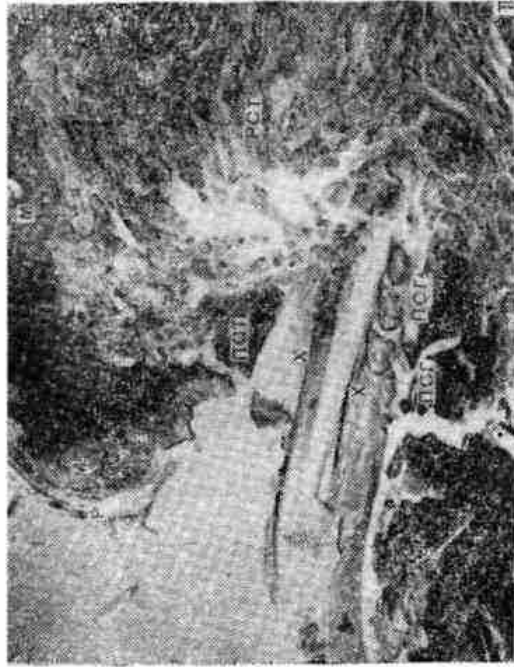


Рис. 5. Кожа обыкновенной овсянки на средней стадии паразитирования таежного клеща: I, II и III — последовательные продольные разрезы через хоботок (условные обозначения см. рис. 1)

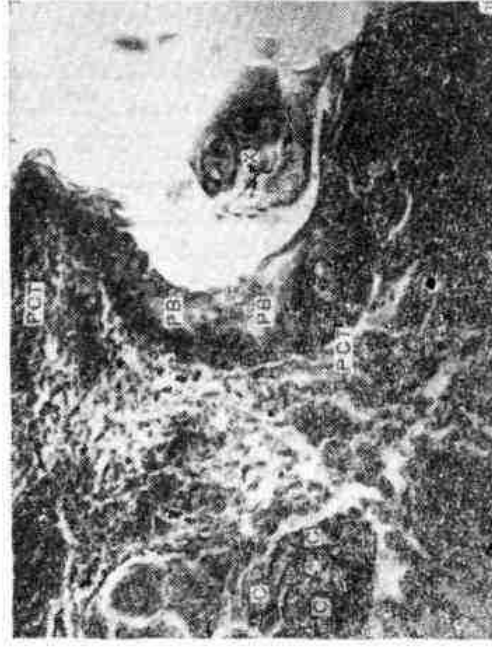


Рис. 6. Кожа обыкновенной овсянки на поздней стадии паразитирования клеща: I — поперечный разрез через хоботок в районе его вершины; II — поперечный разрез через хоботок на границе средней и основной трети; III — поперечный разрез через хоботок у его основания — в районе погружения в кожу (условные обозначения см. рис. 1)

До сих пор при установлении специфичности вида основным критерием служат отдельные, зачастую произвольно избираемые морфологические признаки (окраска и форма оперения, строение рогового и костного нёба и др.), а также возможность получения гибридных форм, способных к размножению. При таком положении систематика неизбежно остается в какой-то степени условной.

Для более точного разграничения видов необходимо привлечь возможно большее количество признаков, характеризующих вид, подвид или более мелкие систематические единицы. При этом большое значение может иметь установление сходства или различия обменных процессов в близких систематических категориях, положение которых является спорным.

Что касается данного конкретного случая, то мы считаем, что своеобразная защита обыкновенной овсянки от таежного клеща, выработавшаяся в процессе становления и расселения вида, указывает именно на специфичность и своеобразие обменных, воспалительных реакций этого вида. Причем эти процессы являются стойким, закрепленным в филогенезе видовым признаком, что подтверждается данными о гибели клещей на овсянках из таких разных по географическим условиям и отдаленных областей, как Куйбышевская и Кемеровская. Индивидуальная изменчивость обменных биохимических процессов, вероятно, чрезвычайно мала, так как химический состав организма постоянен и специфичен для каждого вида.

Изучая реакцию кожи овсянок на укус таежного клеща, можно будет установить не только сходство и различие обменных и воспалительных процессов (а следовательно, и степень родства хотя бы некоторых видов), но, вероятно, и внести некоторую ясность в вопрос о происхождении и единстве р. *Emberiza*.

Несмотря на то, что овсянок сейчас относят к одному роду, есть основания предполагать, что это группа более сложная. Не исключена возможность, что овсянки имеют не один очаг зарождения — восточную или юго-восточную Азию (Шестакова, 1937), а два очага — восток или юго-восток Азии, с одной стороны, и юг Европы или Передняя Азия — с другой. Но это предположение делается на основании анализа современного распространения овсянок и происходящего в настоящее время расселения некоторых видов, а поэтому остается спорным. В разрешении этого и других затронутых в статье вопросов существенное значение может иметь изучение реакции видов овсянок на укус таежного клеща. Для успешного разрешения задачи необходимо исследовать возможно большее количество видов, очень желательна также постановка экспериментов в природе и в лаборатории.

ЛИТЕРАТУРА

- Зарудный Н. А. Овсянки, в различной степени переходные между *Emberiza leucoserphalos* Gm. и *Emberiza citrinella erythrogenys* Brehm. Орнитол. вестн., № 2, 1913.
- Кучерук В. В., Жмаева З. М. и Шилов М. Н. Зависимость заклещевания птиц от характера их питания. Вопр. краевой паразитол., т. 8. М., 1953.
- Павловский Е. Н. Клещи и клещевой энцефалит. Сб. Паразитология Дальнего Востока, 1947.
- Павловский Е. Н., Алфеева С. П. Сравнительная патология кожи животных при укусе клещом *Ixodes ricinus*. Тр. Воен.-мед. акад., т. 25, 1941.
- Павловский Е. Н., Алфеева С. П. Сравнительная патология кожи млекопитающих при укусе клещами. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, 1949.

Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 5 М., 1954.

Сердюкова Г. В. Иксодовые клещи фауны СССР, 1956.

Сушкин П. П. Птицы Минусинского края. Материалы к познанию фауны и флоры Рос. имп., отд. зоол., вып. 13, 1914.

Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии. М.—Л., 1938.

Шестакова Г. С. К систематике и генетическим взаимоотношениям овсянок. В сб. Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. М.—Л., 1937.

Hoerpli and Fend. Experimental studies on ticks Chinese Med. I., vol. 47, 1933.

| В. Б. ДУБИНИН |

О ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИХ КРИТЕРИЯХ В СИСТЕМАТИКЕ ПТИЦ

Паразитологические материалы неоднократно использовались в качестве доказательств родственных отношений отдельных групп животных. Однако за последние годы значительное расширение знаний о паразитофаунах многих тропических видов, а также проведенные ревизии классификаций основных групп позвоночных животных, естественно, привели и к более широкому использованию паразитологических данных.

Теоретическим обоснованием возможности использования данных паразитологии при изучении родственных отношений животных явились представления ряда исследователей о так называемой «сопряженной эволюции паразитов и их хозяев» и о «филогенетическом параллелизме» в историческом развитии этих организмов. Вокруг этих теорий разгорелись ожесточенные споры, основанные главным образом на философской оценке наблюдаемых явлений. Мы не будем вдаваться в разбор сущности разногласий ученых идеалистического и материалистического лагерей, а отошлем интересующихся к обзорным статьям советских (Асс, 1939; Рубцов, 1939, 1940; Догель, 1947а, 1949; Киршенблат, 1941; Марков, 1948, 1953, 1954; Дубинина, 1953; Дубинин, 1954 и др.) и зарубежных ученых (Kellogg, 1896, 1908, 1913, 1914; Fuhrmann, 1908, 1932, 1935; Harrison, 1914, 1916а — d, 1928; Sandground, 1923; Metcalf, 1929; Ardwidsson, 1938; Eichler, 1940, 1948а, в; Szidat, 1942, 1944; Cameron, 1952; Clay, 1953 и др.). Детальный критический разбор положительных и отрицательных сторон воззрений отдельных ученых и оценки их теорий сопряженной эволюции и филогенетического параллелизма паразитов и их хозяев в последние годы сделали Г. С. Марков (1948, 1953, 1954) и Б. Е. Быховский (1957). В области сопряженной эволюции растительных организмов и паразитирующих на них насекомых интересные материалы сообщают М. Л. Бельговский (1955) и Е. Геринг (Hering, 1953). Наконец, заметим, что при решении вопроса о применимости так называемого «правила Фурмана» не только к ленточным червям птиц, но и к другим группам внутренних и наружных паразитов (моногогенетических сосальщиков, оводов, пухоедов, перьевых клещей, раков и пр.) различных животных-хозяев, мы давно высказались положи-

тельно (Дубинин, 1947а, 1950а, 1951а, б, 1953, 1954, 1956) наряду с подобной оценкой этого правила И. А. Рубцовым (1940), В. А. Догелем (1941, 1947), Д. И. Благовещенским (1950, 1953), М. Н. Дубининой (1953), Б. Е. Быховским (1957) и др. Мы сознательно исключаем из рассмотрения в настоящей статье большую литературу по применимости паразитологических материалов для решения некоторых вопросов зоогеографии хозяев паразитов и, в частности, для изучения родства животных-хозяев, ныне обитающих в изолированных друг от друга географических областях (Ihering, 1902; Grassé 1935; Догель, 1947а, б; Дубинин, 1951, 1953а, 1956 и др.).

Возможность использования паразитологических критериев для суждения о филогенетическом родстве животных была доказана на очень большом числе примеров, полученных при изучении разнообразных групп паразитов и их животных-хозяев: простейших — паразитов пресноводных (Metcalf, 1929); паразитических червей рыб, птиц и млекопитающих (Leuckart, 1863; Fuhrmann, 1908, 1935; Шульц и Каденации, 1949; Спасский и Спасская, 1954; Догель, 1947; Быховский, 1953, 1957 и др.); пухоедов птиц, власоедов и вшей млекопитающих (Kellogg, 1914, Schwalbe, 1914; Harrison, 1916а; Webb, 1946; Hopkins, 1949; Vanzolini and Guimaraeus, 1954, 1955 и др.); оводов млекопитающих (Рубцов, 1939); блох дикобразов (Дубинин, 1947б); перьевых клещей птиц (Дубинин, 1947а, 1951, 1953а, 1956) и др.

Среди паразитов, особенно среди постоянных эктопаразитов, мы находим многочисленные подтверждения правила об относительно полном совпадении во времени и пространстве филогенетических путей развития хозяев и их паразитов (Догель, 1947; Дубинин, 1950а, 1951а, б, 1954) и о некотором запаздывании формирования систематических категорий у паразитов по сравнению с их хозяевами (Догель, 1947; Дубинин, 1951а, 1954). Следовательно, на птицах близких семейств и подотрядов мы, как правило, будем находить пухоедов и перьевых клещей, «успевших сформировать» только роды и виды, что значительно облегчает суждения об истинном родстве таких группировок.

Наибольшее количество исследований в этом отношении было выполнено по пухоедам птиц (Kellogg, 1908, 1913; Harrison, 1914, 1915а, в, 1916а — d, 1928; Eichler, 1939, 1942, 1948а, в, 1949, 1952, 1955, 1956; Hopkins, 1942, 1949; Clay 1949, 1950, 1951; Clay and Meinertzhagen, 1943; Благовещенский, 1950, 1953 и др.), а в последнее время также по перьевым клещам надсем. Analgesoidea (Дубинин, 1947а — 1956).

Результатами этих исследований явилось, во-первых, уточнение родственных отношений птиц отдельных отрядов, семейств и родов; во-вторых, оказание помощи орнитологам-систематикам в определении систематического положения того или иного вида, рода или семейства; в-третьих, выяснение правильности выделения подродовых группировок птиц и, наконец, установление родства и вероятных путей расселения птиц, ныне обитаемых в изолированных друг от друга ареалах.

Обобщению результатов всех исследований по использованию пухоедов (Mallorhaga) для подтверждения правильности филогенетических и таксономических заключений орнитологов были посвящены специальные сводки Т. Клэй (Clay, 1950, 1951).

В основу проведенных нами филогенетических исследований положены выявленные за последние годы фаунистические комплексы перьевых клещей, приуроченных и характеризующих отдельные отряды и семейства птиц. Перьевые клещи надсем. Analgesoidea оказались в этом отношении весьма удобными, так как имеют высокую степень адаптации

не только к организму птицы-хозяина в целом, но и к отдельным деталям структуры перьев. До некоторой степени им аналогичны только, одной стороны, пухоеды птиц, а с другой — моногенетические сосальщики (*Monogenoidea*). Не случайно, что именно эти паразитические организмы были в первую очередь использованы для филогенетических исследований (Clay, 1950; Быховский, 1957).

В настоящее время классификация птиц достаточно хорошо разработана (Дементьев, 1941). Однако среди ученых все еще продолжаются споры об истинном систематическом положении некоторых групп птиц; достаточно сравнить системы птиц, предложенные, например, М. Фюрбрингером (Fürbinger, 1888), А. Чендлером (Chandler, 1916); А. Уитмором (Wetmore, 1934), И. Питерсом (Peters, 1931—1948), Э. Штресеманном (Stresemann, 1934), Г. П. Дементьевым (1941), Э. Майром и Д. Амадон (Mayr and Amadon, 1951) и др.

Наиболее фундаментальный анализ взаимоотношений и эволюции отдельных групп птиц дан Фюрбрингером, который объединил всех птиц в крупные «отряды» (комплексы), по существу представляющие основные направления эволюционного развития класса птиц. К сожалению, нам совершенно неизвестны эктопаразиты представителей подкласса ящерехвостых (*Saurigae*), что имело бы чрезвычайный интерес.

Всех птиц подкласса веерохвостых (*Ornithurae*) М. Фюрбрингер разделяет на три крупные «отряда» — *Pelargornithes*, *Alectorornithes* и *Coracornithes*. Интересно, что этим трем главным направлениям в историческом развитии птиц соответствуют различные группировки перьевых клещей. Так, все представители клещей-фреанид сем. *Freyanidae* паразитируют только на птицах «отряда» *Pelargornithes*, т. е. на одной из наиболее древней группировке летающих птиц, экологически связанной с водой и ведущей в большинстве случаев водоплавающий или болотный образ жизни (гусиные, веслоногие, фламинго, аистообразные, трубконосые). В современную эпоху на каждой из этих группировок паразитируют клещи разных родов: на паламедеях (подотряда *Anhimae*) — клещи р. *Pavlovskiana* W. Dub., на гусиных отряда *Anseres* — роды *Freyana* Haller и *Freyanopsis* W. Dub., на веслоногих отряда *Steganopodes* — роды *Michaelichus* Trt. et Megn. и *Sulanysus* W. Dub., на фламинго сем. *Phoenicopteridae* — р. *Halleria* Trt. et Megn., на трубконосых отряда *Procellariiformes* — роды *Micropalax* Megn. et Trt., *Diomedacarus* W. Dub., *Echinacarus* W. Dub. и *Connivelobus* W. Dub., на ибисах сем. *Threskiornithidae* — р. *Freyanella* W. Dub. и на аистрах сем. *Ciconiidae* — р. *Freyanopterolichus* W. Dub. (Дубинин, 1953а).

Для птиц «отряда» *Pelargornithes* характерно паразитирование клещей р. *Alloptes* Can. (сем. *Proctophyllodidae*), также отсутствующих на птицах других «отрядов» (*Alectorornithes* и *Coracornithes*), хотя на них и встречаются представители других родов сем. *Proctophyllodidae*.

В противоположность клещам сем. *Freyanidae* представители клещей-птеролихид сем. *Pterolichidae* паразитируют почти исключительно на птицах «отрядов» *Alectorornithes* и *Coracornithes* (исключая *Passeriformes*). На птицах «отряда» *Pelargornithes* единичные виды клещей сем. *Pterolichidae* — роды *Vdellorhynchus* Trt. и *Parabdellorhynchus* W. D. — встречаются только на некоторых гусиных (*Anseriformes* и пеликанах (*Steganopodes*, *Pelecanidae*). Итак, клещи — фрейаниды сем. *Freyanidae* и клещи-птеролихиды сем. *Pterolichidae* паразитируют на разных группах птиц, исключая друг друга (Дубинин, 1956).

Перьевые клещи других семейств встречаются на представителях всех трех крупных «отрядов» современных птиц. Однако *Pelargornithes* могут быть охарактеризованы родами *Alloptes* C a n., *Alloptellus* W. D u b., *Plicatalloptes* W. D u b. (сем. *Proctophylloidae*), представителями трибы *Grallobiini* из сем. *Pterolichidae* и родами *Scutomegninia* W. D u b., *Pseudomegninia* W. D u b. *Ingrassia* O u d e m s. из сем. *Analgesidae*, тогда как фауна перьевых клещей «отрядов» *Alectorornithes* и *Coracornithes* представлена совершенно другими формами. Для птиц «отряда» *Alectorornithes* характерно отсутствие видов сем. *Proctophylloidae*; наоборот, клещи родов *Proctophyllodes* R o b i n, *Bréphosceles* H u l l, *Trouessartia* C a n., *Pterodectes* R o b. и других широко представлены на птицах «отряда» *Coracornithes*. Клещи триб *Pterolichini*, *Syringobiini* и подсемейства *Falculiferinae* встречаются на птицах обоих «отрядов»; виды рода *Megninia* B e r l.—на *Alectorornithes*, а родов *Mesalges* B e r l. (на *Coraciiformes*) и *Analges* N i t z s c h (на *Passeres*) и других на птицах «отряда» *Coracornithes*. Таким образом, три главные филогенетические направления в развитии птиц хорошо подтверждаются изучением их паразитов.

Рассмотрим фаунистические комплексы перьевых клещей и некоторых других паразитов (пухоеды, паразитические черви) птиц отдельных современных отрядов и выясним на основании этих материалов родственные отношения этих птиц с представителями других отрядов.

К сожалению, до сих пор не найдены перьевые клещи на пингвинах (отряд *Sphenisciformes*). Паразитирующие на пингвинах два рода пухоедов весьма примитивны и специфичны; их родственные отношения с пухоедами других птиц не выяснены (Clay, 1950; Keler, 1954).

Ничего не известно о перьевых клещах и других паразитах птиц вымерших отрядов *Hesperornithes*, *Ichthyornithes*, *Enalioornithidae* и др.

Надотряд бескилевых птиц (*Gradientes*) считается сборной группой, имеющей полифилетическое происхождение. В современных классификациях бескилевых птиц объединяют в 4 самостоятельные отряда, фауна паразитов которых в природе изучена весьма посредственно. Однако исследование паразитирующих у африканских страусов отряда *Struthionipes* и южноамериканских нанду отряда *Rheae* ленточных и круглых червей (Fuhrmann, 1908, 1935; Eicher, 1948в), пухоедов (Kellogg, 1908; Harrison, 1914, 1915 а, в, 1916, 1928; Hopkins, 1942; Eichler, 1948, 1952; Clay, 1949, 1950, 1951 и др.) и перьевых клещей (Trouessart, 1885; Favette et Trouessart, 1904; Hirst, 1920; Andre, 1938; Дубинин, 1951б, 1954, 1956) показали близкое родство и монофилетическое происхождение этих птиц, населяющих в современную эпоху разные материки. Сохранение на теле птиц разных отрядов одинаковых видов пухоедов и перьевых клещей [*Paralges pachycnemis* T r t., *Struthiopterolichus bicaudatus* (G e r v.) и *S. sculpturatus* (H i r s t)] объясняется наличием в своеобразном оперении этих птиц множества общих черт (Chandler, 1916), т. е. более или менее однородной среды обитания эктопаразитов. При совместном содержании страусов, нанду, эму и казуаров в зоопарках перьевые клещи перечисленных видов легко переходят и хорошо уживаются на всех бескилевых птицах, что является лишним доказательством филогенетической близости этих птиц.

Было высказано предположение, что предки более древних и примитивных бескилевых птиц семейств *Casuariidae* и *Dromiciidae* Австралийской зоогеографической области, с одной стороны, и предки *Rheidae* Южной Америки — с другой, в эоцене и миоцене имели общий ареал, охватывающий область вторичной суши Архигей, связывающей Австра-

лию, Антарктиду и Южную Америку. Помимо данных зоо- и фитогеографии, доказывающих расселение организмов в эоцене из Австралии в Южную Америку (минуя Африку) через Антарктиду, подобный путь распространения многих групп птиц (баклановые, утиные, куриные, попугаи и др.) выяснен теперь при изучении перьевых клещей (Favette et Trouessart, 1904; Дубинин, 1951б, 1953а, б, 1955). Заселение бескилевыми птицами Африки и развитие двупалых страусов отряда *Struthioniformes*, вероятно, шло в более позднюю геологическую эпоху (плиоцен), когда существовал Бразильско-Эфиопский материк. Это, в частности, доказывается нахождением ископаемых остатков южноамериканских птиц (в том числе и панду) на Мадагаскаре и в Южной Африке. Дальнейшее расселение страусов проходило по территории Африки и на северо-восток от Восточной Европы до Китая, Монголии и Индии (Дубинин, 1956, стр. 148—152, карта 49). Имеющиеся паразитологические материалы позволяют предполагать, что перьевые клещи бескилевых птиц имеют древнее происхождение и были очень широко расселены в прошлые геологические периоды, но в настоящее время сохранились лишь в Африке на страусах р. *Struthio L.* и в Южной Америке на панду р. *Rhea Briss.*

Перьевые клещи бескилевых птиц Австралии — казуаров р. *Casuariformes* *Briss.* и эму р. *Dromiceiformes* *Vieill.* пока не известны; слабо изучены с этих птиц и пухоеды (Clay, 1950). Описанный с новогвинейского казуара — *Casuariformis uniappendiculatus* Blyth перьевой клещ *Pterolichus* (*Protolichus*) *casuarinus* Trouessart, 1884 (*-Protolichus pugillator* Trt.) оказался паразитом попугаев сем. *Trichoglossidae* (Дубинин, 1956).

Положение в системе птиц и, в частности, родство бескрылов, или киви, отряда *Apterygiformes* (моа и киви) с бескилевыми птицами не выяснены (Chandler, 1916; Stresemann, 1934). Высказывались мнения о большой близости бескрылов к пастушковым птицам сем. *Rallidae* (Fürbringer, 1888). Интересно, что пухоеды, найденные на *Apteryx*, относятся к р. *Rallicola* (*Aptericola*), широко представленному на различных видах пастушков (Harrison, 1915а, в, 1916а, д, е; Clay, 1949, 1953). Перьевые клещи с бескрылов не известны, но паразитирующие на пастушках клещи-птеролихиды трибы *Grallobiini* не имеют близких форм на современных бескилевых птицах надотряда *Gralliformes* (Дубинин, 1956).

Отряд гусиных (*Anseriformes*) в паразитологическом отношении изучен подробнее, чем другие отряды птиц. На основании паразитологических материалов многие исследователи вносят вполне обоснованные поправки в существующую классификацию утиных (Дубинин, 1950б, 1951б, в, 1953а, 1954, 1956; Clay, 1950, 1951; Boetticher und Eichler, 1952; Eichler, 1956).

Прежде всего отметим, что установленное в орнитологии родство *Anseriformes* с птицами отрядов веслоногих (*Steganopodes*), трубконосых (*Tubinariae*); некоторых голенастых (*Scopidae*, *Threskiornithidae*, *Ciconiidae*, *Phoenicopteridae*), а также с отрядом гагар и поганок (*Gaviidae*) полностью подтверждается при изучении пухоедов и перьевых клещей сем. *Freyanidae*. Последние характеризуют фауну паразитических клещей большого «отряда» *Pelargornithes*, установленного М. Фюрбрингером (Fürbringer, 1888; Дубинин, 1956). Исследования перьевых клещей сем. *Freyanidae* подтверждают мнение орнитологов о необходимости объединения в один отряд *Anseriformes* паламедей подотряда *Anhimae* и утиных подотряда *Anseres*; на паламедеях парази-

тируют интересные клещи — фрейяниды р. *Pavlovskiana* W. Dub., тогда как для всех птиц подотряда *Anseres* характерен роды *Freyana* Haller и *Freyanopsis* W. Dub.

У всех пластинчатоклювых, на первостепенных маховых перьях которых отсутствует пленчатая зона закрытых боронок, а следовательно, такие перья представляют более или менее однородную среду обитания (*Anhimas*, р. *Anseranas*), встречаются только по одному виду клещей сем. *Freyanidae* (*Pavlovskiana anhimae* W. Dub., *P. Chaunae* W. Dub., *Freyanopsis decidilatatusetae* W. Dub.). На этих птицах дивергенции видов перьевых клещей в пределах тела одного хозяина не происходило. Поэтому отсутствие у этих птиц отмеченной пленчатой зоны на первостепенных махах надо считать первичным состоянием.

Наоборот, у подавляющего большинства утиных подотряда *Anseres* боронок первостепенных маховых перьев укреплены за счет развития расширенных вентральных краев боронок второго порядка, налегающих друг на друга и образующих на вентральной стороне перьев полосу пленчатой зоны «воздушных коридорчиков» (Дубинин, 1950б, 1956). Развитие этих образований обусловило разделение первичного вида *Freyana largifolia* W. Dub. на два самостоятельных вида — *F. largifolia* W. Dub. (s. lato), обитающих, как и прежде, в зоне открытых боронок, и *F. anatina* Me gn. et Tr t., обитающих в зоне закрытых боронок. Образование этой пленчатой зоны на первостепенных маховых перьях гусей, лебедей, речных и нырковых уток, гаг и других *Anseres* произошло еще у предков утиных, в начале третичного периода. В пользу такого утверждения говорит наличие почти на всех видах утиных родов *Cygnus*, *Anser*, *Anas*, *Nyroca*, *Aythya*, *Netta*, *Dendrocygna*, *Tadorna*, *Mergus* и других, распространенных по всему земному шару, подвидов двух сопряженных видов — *F. largifolia* subsp. и *F. anatina* subsp. (Дубинин, 1950б, 1953а, 1954).

Установление приуроченности отдельных видов и подвидов перьевых клещей к определенным родовым группировкам пластинчатоклювых, являясь хорошим показателем степени специфичности паразитов (Дубинин, 1950а), служит надежным критерием при оценке правильности построения орнитологами естественной классификации птиц этого отряда. В данном отношении тенденция многих авторов (Peters, 1931; Тугаринов, 1941; Delacour and Maug, 1945; птицы Советского Союза, 1952 и др.) к ликвидации некоторых искусственно созданных родовых группировок и укрупнению «родов» вполне себя оправдывает при проверке с применением паразитологических критериев. Так, надо приветствовать объединение родов речных уток *Mareca*, *Dafila*, *Querquedula*, *Spatula*, *Nettion*, *Chaulelasmus* и других в один р. *Anas*, или, среди нырковых уток, сведение родов *Metopiana* в синоним р. *Netta* и т. п. С другой стороны, вполне оправдано выделение южноамериканских уток «*Anas*» *Leucophrys* Delas в самостоятельный р. *Calonetta* Delacour, 1936 или бразильских уток «*Anas*» *brasiliensis* Zimm. et Meyer — в р. *Amazonetta* Zimmer et Meyer, 1943.

В отношении более крупных таксономических группировок утиных (подсемейств, триб) изученный нами паразитологический материал позволяет сделать следующие выводы. Принятые И. Питерсом (Peters, 1931) подсемейства и примерно соответствующие им трибы у И. Делекура и Э. Майра (Delacour and Maug, 1945), объединяющие группы близко родственных видов, хорошо характеризуются отдельными формами перьевых клещей р. *Freyana* Haller (Дубинин, 1950а, 1953а, 1954, 1956). При этом большинство видов птиц таких подсемейств

Питерса, как Anatinae, Nyrocinae и Merginae, или таких триб Делакура и Мейера, как Tadornini, Anatini, Aythyini и Mergini, имеют характерные для них близкие подвиды клещей 2 адаптивных типов — *F. anatina* (Koch) и *F. largifolia* W. D. u. b. Родство всех этих утиных, развившихся уже в олигоцене, подчеркивает А. Я. Тугаринов (1941). Родственны этим группам утиных также лебеди и гуси (подсем. Cygninae и Anserinae по Питерсу или трибы Anserini по Делакуру и Майру), перьевые клещи которых, хотя и относятся к самостоятельному виду — *F. anserina* Megn. et Trt., но фактически весьма близки к *F. anatina* (Koch).

Обособленно от этих группировок стоят утиные подсемейства Plectropterinae, Dendrocygninae и Oxyurinae, характеризующиеся своими четко дифференцированными видами перьевых клещей (Дубинин, 1950б). Промежуточное положение между клещами с Oxyurinae, с одной стороны, и клещами с Anatinae — с другой, занимает довольно крупная группировка форм, паразитирующих на тропических утках родов Cheniscus, Nettapus, Nomonyx, Stictonetta, Cairina, Melacorhynchus и других, которые в системе Питерса, видимо, ошибочно размещены в основном в подсем. Anatinae, а у Делакура и Мейера обоснованно выделены в особую трибу Cairinini и лишь частично отнесены к «абберантным видам» других триб. Центральной группой среди клещей этих птиц являются подвиды полиморфного вида *Freyana australis* W. D. u. b., распространенного на тропических утках указанных родов в Австралии, Африке и Индии (Дубинин, 1950а, 1953а, 1954). Подтверждением существования в природе отмеченных группировок клещей р. *Freyana* Haller и соответствующих им пластинчатоклювых птиц служит подобное распределение на последних видов совершенно другой группы перьевых клещей сем. Pterolichidae — р. *Vdellorhynchus* Trt. На утиных подсем. Anatinae и Nyrocinae широко распространен чрезвычайно полиморфный вид *V. polymorphus* Trt., замещенный на других утиных видами *V. americanus* W. D. u. b. (на древесных утках подсем. Dendrocygninae) и *V. australis* W. D. u. b. (на тропических утках Австралии).

Тот факт, что ареалы отдельных видов перьевых клещей перекрывают ареалы многих видов утиных птиц, часто обитающих в современную эпоху на изолированных друг от друга территориях, свидетельствует о генетической преемственности этих птиц и сравнительно недавнем обособлении их от единого исходного предка (Дубинин, 1953а, 1954).

На основании изучения перьевых клещей утиных всего мира мной были предложены схемы путей расселения предков различных групп птиц (Dendrocygninae, Cairinini, Anatini и др.) и паразитирующих на них перьевых клещей (Дубинин, 1953а, 1954). Исследования показали, что областью возникновения утиных, подсем. Dendrocygninae и Cairinini была первичная суша Архигея, соответствующая современной Австралийской зоогеографической области, откуда птицы расселялись в эпоху эоцена и нижнего миоцена через Антарктиду в Южную Америку, а в более поздние геологические периоды, с одной стороны, из Австралии в Восточную Азию и Африку, и с другой — из Южной Америки в Африку (см. Дубинин, 1953а, карты 92—93). Формирование утиных подсем. Anatinae, вероятно, происходило в субтропических или умеренных широтах Палеарктики и Неарктики, где в настоящее время обитает около 60 видов. В ледниковый период птицы были оттеснены в тропические, субтропические и умеренные страны южного полушария. При этом миграция птиц проходила в трех направлениях вдоль мате-

риков Южной Америки (10 видов), Африки (5 видов) и Австралии (3 вида) (см. Дубинин, 1953а, карта 94).

Интересно, что на наиболее примитивных представителях утиных, в настоящее время обособившихся в самостоятельные роды, одна разновидность клеща паразитирует только на одном виде птицы: *F. anatina dendronessae* W. Dub. на утке-мандаринке, *F. a. alopocheni* W. Dub. на *Alopochen aegyptiaca* (L.), *F. a. sarkidiornis* W. Dub.—на *Sarkidiornis melanota* (Pepn.), *a. procerogrus* W. Dub.—на *Cyanochen cyanopterus* (Rüpp.) и т. п. Наоборот, для видов более «молодых» утиных характерно паразитирование одной разновидности клеща одновременно на многих видах и даже на родственных родах птиц.

Перьевые клещи отсутствуют на гагах подсем. *Somateriae*, что объясняется вторичной утратой паразитов, связанной с особенностями биологии птиц (жизнь в холодных зонах Земли, линька в море и т. п.) и явлением «холодовой стерилизации» птиц (Дубинин, 1952а, 1953а).

Отряд веслоногих (*Steganopodes*) состоит из 5 резко обособленных семейств, которые в известной степени могут быть сближены с голенастыми (группой *Pelargo* — *Herodii* по Фюрбрингеру) и с гусиными птицами, а отчасти и с некоторыми *Charadriiformes* (Clay, 1950). По фауне перьевых клещей семейства отряда веслоногих могут быть объединены в 3 группы. В первую входят олуши сем. *Sulidae* и бакланы сем. *Phalacrocoracidae*, характерными паразитами которых являются родственные представители родов *Sulanysus* W. Dub. и *Michaelichus* Trt. et Megn.. Вторую группировку птиц составляют семейства фаэтонов (*Phaetontidae*) и фрегатов (*Fregatidae*), на первостепенных маховых перьях которых обитают своеобразные виды р. *Laminelloptes* W. D., достигающих гигантской величины среди перьевых клещей [длина тела самца *L. phaetontis* (Gm.) — 1,3 мм, а самки — 0,8 мм]. Среди веслоногих обособленное положение занимают пеликаны сем. *Pelecanidae*, перьевых клещей которых можно скорее сближить, с одной стороны, с паразитами гусиных (клещи р. *Parabdellorhynchus* W. D.), а с другой — с цаплевыми (*Ardeidae*).

Большой интерес представило исследование перьевых клещей бакланов сем. *Phalacrocoracidae*, что дало возможность, во-первых, подтвердить и уточнить установленные орнитологами родовые и подродовые группировки птиц, а во-вторых, проанализировать зоогеографические области обитания бакланов и наметить вероятные пути распространения этих птиц в прошлые геологические эпохи (Дубинин, 1953а). При этом перьевые клещи дали возможность доказать происхождение всех родов современных бакланов от единого предка. Исследования Г. Бёттихера (Boetticher, 1936) позволили выявить внутри р. *Phalacrocorax* 5 крупных группировок видов. Оказалось, что они весьма четко разграничиваются и по фауне перьевых клещей (виды р. *Michaelichus* Trt. et Megn.). Для бакланов с 14 первостепенными маховыми подродов *Phalacrocorax* (s. str.) и *Pseudocarbo* типичны клещи *M. heteropus* (Mich.), для видов с 12 первостепенными маховыми подродов *Urile* и *Mesocarbo* — клещи *M. urile* W. Dub., *M. malaicus* W. Dub., и *M. americanus* W. Dub., для пестрых бакланов подрода *Stictocarbo* — клещи *M. malaicus* W. Dub., и для карликовых бакланов подродов *Microcarbo* и *Haliastur* — клещи *M. microcarbonis* W. Dub., и *M. javanicus* W. Dub.. Перьевые клещи с бакланов подродов *Aposcarbo*, *Poikilocarbo* и *Hypoleucus* не известны.

Можно предположить, что бакланы возникли на территории Индо-

Малайско-Австралийской области, где в современную эпоху обитают наиболее примитивные птицы 6 подродов, 10 видов и 23 подвида. На этих бакланах паразитирует клещ *M. malaicus*, являющийся наиболее примитивным среди всех других видов р. *Michaelichus*. Изучение ареалов клещей *M. malaicus*, *M. americanus*, *M. javanicus* и *M. microcarbonis* дали возможность выявить родственные связи и взаимное происхождение даже у тех паразитов, которые в настоящее время паразитируют на бакланах различных материалов. Эти исследования позволили установить, что бакланы Южной Америки происходят от птиц Австралийского зоогеографического царства, которые переселились сюда в начале третичного периода по территории Архигеи, через современную Антарктиду. Наоборот, бакланы подрода *Phalacrocorax* расселялись в миоцене — плейстоцене в северо-западном направлении по территориям Индии, Передней и Средней Азии, Европы и до Исландии, южной Гренландии и западного побережья Северной Америки; некоторые виды затем проникли в Африку. На всех известных 7 подвидах большого баклана — *Ph. carbo* (L.) и на *Ph. filamentosus* Temm. et Sch. паразитирует один вид перьевого клеща *Michaelichus heteropus* (Misch.). Бакланы подрода *Urile* расселялись в плиоцене и плейстоцене из Малайско-Австралийской области через Индонезию и Китай вдоль тихоокеанского побережья Азии, через всю Северную Америку и южную часть Гренландии до Северной Европы и побережья Средиземного моря. Интересно, что на обитающих в этой зоне бакланах подрода *Phalacrocorax* (*Urile*) — *Ph. (U.) fuscicollis* Steph., *Ph. (U.) pelagicus* Pall., *Ph. (U.) urile* Gm., *Ph. (U.) auritus* Less. и *Ph. (U.) aristotelis* (L.) паразитирует один вид перьевого клеща *Michaelichus urile* W. Dub. Паразитологические материалы показывают также, что расселение бакланов подродов *Microcarbo* и *Haliastur* происходило из Малайской области через Индию, Переднюю Азию и Средиземноморье в Южную Европу и Африку; на обитающих в этой области бакланах указанных подродов паразитирует перьевого клещ *M. microcarbonis* W. Dub. (см. Дубинин, 1953а, карты 81—84).

Некоторая филогенетическая близость *Phaëtontidae* с частью *Charadriiformes* (Clay, 1950) не подтверждается материалами по другим группам паразитов. Из перьевых клещей на всех веслоногих и *Charadriiformes*, так же как, впрочем, и на многих *Ciconiiformes* и *Procellariiformes*, встречаются виды р. *Alloptes* Cap. или близких ему родов. Клещи этих родов характерны для всех птиц «отряда» *Pelagornithes* и *Charadriiformes* и указывают лишь на некоторую филогенетическую близость отмеченных крупных ветвей в эволюции птиц.

Основной фон фауны перьевых клещей птиц **отряда трубконосых (*Procellariiformes*)** создают специализированные виды родов *Diomedasagus* W. Dub., *Microspalax* Megn. et Trt. и *Connivelobus* W. Dub. (сем. *Freyaniidae*), что говорит о родстве этих птиц с гусиными, веслоногими и некоторыми *Ciconiiformes* (комплекс *Pelagornithes*), но только не с чайками или другими *Charadriiformes*. Ряд общих особенностей в строении и биологии многих трубконосых и чаек являются конвергентными (Дементьев, 1941), а наличие в фауне перьевых клещей трубконосых, с одной стороны, и чаек и куликов — с другой, близких видов р. *Alloptes* Cap. и *Brephosceles* Hull, а также некоторых видов пухоедов (Kellogg, 1896; Clay, 1949, 1950, 1951; Timmermann, 1953) не может служить признаком филогенетического родства между этими птицами, а говорит (иногда весьма ясно) о происшедшем обмене паразитами и последующим приживанием их на несвойственных им ра-

нее птицах (Дубинин, 1953а, 1954). К таким видам, например, перьевых клещей, несомненно вторично перешедшим на трубконосых с чаек, должен быть отнесен р. *Zachvatkinia* W. Dub., виды которого вытеснили с первостепенных маховых перьев буревестников клещей р. *Microspalax*, дифференцировавшихся вследствие этого в новый р. *Connivelobus* W. Dub. (Дубинин, 1949, 1953а, 1954).

По происхождению трубконосые весьма древние птицы, потому и перьевые клещи их, будучи узко специализированными, представляют весьма удобный материал для проверки правильности установления орнитологами родственных отношений между отдельными родами и семействами этих птиц. В качестве показателя достоверности подобного критерия можно привести установленное исследованием точное соответствие 3 видов клещей р. *Microspalax* Me gn. et Trt. (*M. puffini* W. Dub., *M. thyellodromae* W. Dub. и *M. ardennae* W. Dub.) видам 3 подродов буревестников р. *Puffinus* (Дубинин, 1949). Или, наконец, подмеченная впервые на перьевых клещах *Microspalax manicata* Me gn. et Trt. систематическая близость глупышей с Новой Земли [*Fulmarus glacialis* (L.)] с антарктическими *Prionocella antarctica* (Steph.) (Дубинин, 1949, 1953а), что нашло затем подтверждение при проведении сравнительно-морфологических исследований самих птиц (Voous, 1949).

В противоположность *Steganopodes* отряд трубконосых птиц представляется весьма цельным; имеющиеся в его составе 3 семейства (перьевые клещи птиц сем. *Pelesanoididae* не известны), представляя каждое некоторую самостоятельность в орнитологическом и паразитологическом отношениях, имеют много общего. Семейства, подсемейства и роды трубконосых могут быть хорошо охарактеризованы фаунами перьевых клещей и пухоедов (Дубинин, 1953а).

Судя по фауне эктопаразитов, к отмеченным отрядам должны быть приближены фламинго, которых одни исследователи рассматривают в качестве семейства *Phoenicopteridae* отряда *Ciconiiformes*, а другие выделяют в самостоятельный отряд *Phoenicopterii* (Mayr and Adon, 1951). Обособленное положение паразитов этих птиц среди других групп птиц отряда *Ciconiiformes* подтверждается результатами исследования пухоедов (Clay, 1950) и перьевых клещей рода *Halleria* Me gn. et Trt. (Дубинин, 1953а). Клещи этого рода паразитируют, кроме фламинго, еще на аистах-клювачах р. *Tantalus*, что указывает на систематическое родство фламинго с некоторыми *Ciconiiformes*, в частности с ибисами. Однако другие паразитологические материалы говорят и о близости фламинго к утиным птицам, на что еще указывал А. Чандлер (Chandler, 1916) при исследовании микроструктур перьев.

Другие группировки (семейства, подотряды) *Ciconiiformes*, судя по фаунам перьевых клещей и пухоедов, весьма различны. Эти отличия наблюдаются иногда даже в пределах одного семейства. Так среди ибисов сем. *Threskiornithidae* намечаются две резко отличные по фауне эктопаразитов группировки. К одной из них мы должны отнести колпиц подсем. *Plateleinae* и крупных ибисов родов *Guara*, *Threskiornis*, *Threpticus* и других из подсем. *Threskiornithinae*, на которых паразитируют перьевые клещи р. *Freyanella* W. Dub. (сем. *Freyanidae*). Родство колпиц с крупными ибисами подтверждается также случаями гибридизации этих птиц, чего не наблюдается между колпицами и *Plegadinae* (Stresemann, 1934). Наоборот, у ибисов подсем. *Plegadinae* клещи р. *Freyanella* отсутствуют. Часто на этих птицах наблюдается паразитирование видов р. *Freyanopterolichus* W. D., которые обычно на ибисах родов *Nipponia* и *Bostrychia*, а также

аистов родов *Ciconia*, *Ephoriorhynchus* и *Jabiru* из сем. *Ciconiidae*, указывая на родство этих групп птиц. Обитающие на видах второй группировки ибисов клещи родов *Scutomegninia* W. Dub., *Pteraloptes* Trt., *Alloptes* Can. и *Plicatalloptes* W. Dub. свидетельствуют о близости птиц с аистами (*Ciconiidae*) и отчасти с цаплями (*Ardeidae*).

Таким образом, более древние по происхождению колпицы и крупные ибисы первой группировки, а также солнечные цапли сем. *Scopidae* по фауне эктопаразитов (особенно перьевых клещей) обнаруживают совершенно ясные филогенетические связи с фламинго и гусиными птицами. Аисты сем. *Ciconiidae* и цапли сем. *Ardeidae* занимают среднее положение и обнаруживают некоторые общие черты с хищными птицами (*Accipitres*) и с пастушками (*Rallidae*) (Clay, 1950; Дубинин, 1953а).

Из других древних птиц перьевые клещи сем. *Freyanidae* отсутствуют на гагарах и поганках отряда *Gaviiformes*, что, вероятно, является первичным. На этих птицах паразитируют перьевые клещи родов *Ptiloxenus* Hull (триба *Grallobiini* сем. *Pterolichidae*) и *Wrephosceles* Hull (сем. *Proctophyllodidae*), указывающие на филогенетические связи гагарообразных с *Charadriiformes*, с одной стороны, и с хищными птицами — с другой. Интересно, что А. Наультон (Knowlton, 1909) рассматривал гусиных и хищных птиц как конечные ветви более обширного ответвления, обособившегося в пределах группы веслоногих от гагарообразных предков.

Паразитологические материалы по наружным (Clay, 1950, 1951; Дубинин, 1951а, 1953а, 1956) и внутренним паразитам (Спаский и Спаская, 1954) свидетельствуют о близком родстве поганок сем. *Podicipitidae* и гагар сем. *Gaviidae*, которые нет оснований разделять на два самостоятельные отряда.

С перечисленной группировкой отрядов птиц филогенетического ствола *Pelargornithes* генетически связаны хищные птицы отряда *Accipitres*, а также, вероятно, и совы отряда *Strigiformes*. Характерными эктопаразитами птиц обоих этих отрядов являются перьевые клещи р. *Gabucinia* Oud. Клещи сем. *Freyanidae* на *Accipitres* отсутствуют, однако они сохранились на совах (клещи р. *Kramerella* Trt.), имеющих с хищными птицами общее, но более древнее происхождение (Дементьев, 1941; Дубинин, 1953а, 1956).

Кроме сов и хищных птиц, клещи р. *Gabucinia* паразитируют на некоторых врановых [*G. delibata* (Rob.)], на дрофе [*G. otidis* (Megn. et Trt.)] и на глухаре [*G. urogalli* (Nögnér)], что надо рассматривать как вторичное поселение клещей, перешедших с хищных птиц. Наше утверждение о вторичном переходе клещей р. *Gabucinia* на трупоядных врановых птицах с трупоядных же дневных хищных птиц обосновано тем, что на современных хищных птицах родов *Vultur*, *Cathartes*, *Sarcorampus* из подотряда американских грифов — *Cathartae* и родов *Gyps*, *Aegyptius*, *Pseudogyps*, *Neophron* и других из подотряда *Falcones* (сем. *Accipitridae*), а также на древних по происхождению тропических соколиных птицах сем. *Falconidae* (роды *Microhierax*, *Polyborus*, *Milvago*, *Daptrius*, *Micrastur*, *Herpetotheres* и др.) паразитируют многочисленные виды р. *Gabucinia*, опистосомальные лопасти самцов которых не имеют утолщения в основании. Наоборот, у паразитирующих на более молодых по происхождению родах *Accipiter*, *Aquila*, *Circus*, *Haliaeetus*, *Milvus*, *Harpyia* и других перьевых клещей р. *Gabucinia* самцы имеют прямоугольные выступы в основании опистосомальных лопастей. Весьма показательным, что среди современных врановых клещи *G. delibata* паразитируют только на родах воронов — *Corvus* L.

и сорок — *Pica* *Gris*s., но отсутствуют на всех других родах врановых, питающихся насекомыми и растительной пищей.

Изучение распространения по видам птиц клещей р. *Gabucinia* с «утолщенно-лопастными типами» самцов показало, что они паразитируют на соколиных и ястребиных хищных птицах и на совах, хотя на последних паразитируют и более древние клещи р. *Kramerella* *Trt.* из сем. *Freyanidae*.

Нахождение видов одного рода перьевых клещей, а также пухоедов родов *Kugodaia* *Uchid.* и *Strigiphilus* *Mjöb.* на хищных птицах и совах заслуживает большого внимания, так как доказывает филогенетическое родство данных двух отрядов птиц (*Clay*, 1950; *Дубинин*, 1953а, 1956) и подтверждает подобное мнение многих орнитологов (*Stresemann*, 1934; *Дементьев*, 1941). Тесное сближение сов с ракшеобразными, основанное на конвергентных сходствах в строении, вероятно, ошибочно. Хотя клещи р. *Gabucinia* родственны паразитам ракшеобразных — клещам родов *Cogasiacarus* *W. Dub.* с сизоворонок и щурок, а также клещам родов *Ciconiacarus* *W. Dub.* и *Pseudalloptinus* *W. Dub.* с аистов, *Lagonyssus* *W. Dub.* с чаек и др.

Большой интерес представляет исследование *Г. Бёттихера* и *В. Эйхлера* (*Boetticher und Eichler*, 1954), посвященное выяснению филогенетических связей отдельных группировок хищных птиц внутри отряда, выполненное на основании изучения распространения пухоедов семейств *Falcolipeuridae* и *Degeeriellidae*. Не вдаваясь в критический разбор этой статьи, отметим, что некоторые положения авторов подтверждаются и результатами изучения перьевых клещей. Это касается, например, установления обособленного положения скопы р. *Pandion* *Sav.*, которую, видимо, надо выделить в особое семейство или под семейство. Последнее доказывается паразитированием только на этой птице своеобразных перьевых клещей р. *Bonnettella* *Trt.* из сем. *Analgesidae* (*Дубинин*, 1951а, 1953а, 1956) и отсутствием на скопах пухоедов подотряда *Ischnocera* (*Boetticher und Eichler*, 1954). Однако трудно согласиться с авторами, рассматривающими скоп как молодую группу дневных хищных птиц. Быть может, особенности строения и поведения скопы, а также р. *Circus*, с одной стороны, и таких совиных, как рыбы филины р. *Ketupa*, — с другой, указывают на первоначальный образ жизни этих птиц, экологически связанных с водой. Видимо, «реликтом» подобного первоначального образа жизни и происхождения сов можно рассматривать клещей-фрейанид р. *Kramerella* *Trt.*

Обратимся теперь к рассмотрению филогенетических отношений птиц и паразитирующих на них паразитов в «отрядах» *Alectogornithes* и *Cogacornithes*. В фауне перьевых клещей и пухоедов между этими «сухопутными» отрядами и «отрядом» *Pelargogornithes* почти не имеется общих черт, что указывает на самостоятельность и самобытность эволюционных путей развития этих крупных группировок птиц.

Среди *Alectogornithes* на представителях отряда тинаму (*Crypturi*, *Tinamiformes*) паразитируют перьевые клещи родов *Xoloptes* *Sap.* и *Neumanniella* *Trt.* из сем. *Pterolichidae*. Клещи р. *Xoloptes*, широко представлены также на куриных птицах подсем. *Pediciinae* семейства фазановых (*Phasianidae*), на южноамериканских краксах (шуанах) сем. *Cracidae* и на тинаму родов *Crypturellus* *Grab.* et *Chubb.* и *Nothocercus* *Wopar*. Подобное распространение р. *Xoloptes* подтверждает выводы орнитологов о родстве куриных птиц с тинаму (*Fürbringer*, 1888; *Chandler*, 1916; *Дементьев*, 1941). Паразити-

рующие на тинаму перьевые клещи р. *Neumanniella* являются специфичными только для этих птиц и, видимо, произошли от р. *Xoloptes* (Дубинин, 1956). Родство тинаму с куриными подтверждается также изучением пухоедов. Высказывающиеся мнения о некоторой близости пухоедов и пингвинов, куриных, голубей и тинаму, основанное на наличии у всех паразитов с этих птиц ряда примитивных черт в строении, не подтвердилось последующими исследованиями (Clay, 1950).

Фауна перьевых клещей куриных птиц отряда *Galli* слагается из наиболее примитивных представителей трибы *Pterolichini* сем. *Pterolichidae* и единичных видов сем. *Analgesidae* (р. *Megninia* Bergl.) и *Epidermoptidae*. Примитивность обитающих на куриных клещей и пухоедов проявляется не только в особенностях их строения, но в ряде биологических черт (отсутствие узкой специфичности, возможность обитания на оперении почти всего тела и даже на коже и т. п.).

Паразитологические материалы подтверждают правильность разделения всех куриных на два подотряда: на гоацинов подотряда *Opisthocomi* паразитируют весьма своеобразные («тироглифоидного» типа) перьевые клещи р. *Opisthocomacarus* W. D., тогда как для всех представителей подотряда собственно куриных *Galli* (*Alectores*) характерны клещи р. *Pterolichus* Robin. При изучении перьевых клещей также подтвердилось родство австралийских большеногих кур сем. *Megarodidae* с южноамериканскими гокко сем. *Gracidae*; на представителях обоих семейств паразитируют близкие виды клещей р. *Pterolichus*. Изучение ареалов клещей этих птиц позволило еще раз прийти к заключению о происхождении южноамериканских гокко от австралийских куриных и о расселении последних в эоцене через Антарктиду (см. Дубинин, 1956, карта 7).

Паразитологические материалы подтвердили намеченные Т. Гексли (Huxley, 1868) центры возникновения отдельных групп куриных — большеногих кур сем. *Megarodidae* в Австралии, гокко сем. *Gracidae* в Южной Америке, индюков сем. *Meleagridae* в Центральной Америке и Мексике, цесарок сем. *Numididae* в Африке, фазанов сем. *Phasianidae* в восточных областях Азии и тетеревиных сем. *Tetraonidae* в средних и северных областях Палеарктики и Неарктики (Дубинин, 1956).

Близки к куриным голуби отряда *Columbae* и рябки (*Pterocletes*) (Clay, 1940, 1950; Дубинин, 1951a, 1956), составляющие, по М. Фюрбрингеру, хорошо очерченный подотряд *Columbiformes*. Перьевые клещи рябков не изучены. Для голубей характерно паразитирование клещей подсем. *Falculiferinae*, представленное родами *Falculifer* Raill, которые расположены по всему свету, и *Cheloceras* Trt., паразитирующий на голубях Австралийского зоогеографического царства (Дубинин, 1956). Специальное исследование пухоедов-бананоедов сем. *Musophagidae* показало большую близость этих птиц к куриным, чем к кукушкам (Clay, 1947, 1950).

Среди птиц «отряда» *Alectorornithes* большой интерес представляют пастушковые птицы (*Ralliformes*), поскольку эти весьма специализированные и древние птицы имеют несомненные родственные связи, вероятно, с киви (Harrison, 1916; Clay, 1953), а также, видимо, с *Charadriiformes* и *Gruiformes*, с одной стороны, и с гагарообразными (*Gaviiformes*) — с другой. На птицах всех этих отрядов паразитируют близко родственные клещи трибы *Grallobiini* сем. *Pterolichidae* и клещи р. *Alloptes* Cap. из сем. *Proctophyllodidae* (Дубинин, 1956). Родственные отношения пастушковых птиц с тинаму, триперстками и куриными

(Fürbringer, 1888) паразитологическими материалами не подтверждаются.

Изучение перьевых клещей, найденных на различных пастушковых птицах Палеарктики, позволяет утверждать, что паразитофауна этих птиц полифилетического происхождения. Последнее, вероятно, связано с широким обменом паразитами между пастушками, с одной стороны, и куликами — с другой. Выявленный в настоящее время очень сложный по происхождению и разнообразный по составу комплекс видов затрудняет возможность успешного применения паразитологического критерия для установления родства птиц-хозяев.

Паразитофауна других представителей родственных групп журавлеобразных — отрядов журавлей (Gruiformes), дроф (Otides) и других, объединяемых некоторыми орнитологами с пастушковыми птицами в один отряд *Grues* (Mayr and Amadon, 1951), изучена очень слабо. В настоящее время можно лишь отметить, что перьевые клещи и пухоеды птиц семейств *Cariamidae*, *Psophiidae*, *Gruidae*, *Agamidae*, *Eurypygiidae*, *Otididae*, *Rallidae* и *Turnicidae* обнаруживают весьма близкое родство (Eicher, 1949; Clay, 1950, 1951, 1953; Дубинин, 1951a, 1956). Для всех этих птиц характерны перьевые клещи трибы *Grallobiini*, роды которой являются как бы переходными между примитивными *Pterolicini* и высокоспециализированными формами, паразитирующими на куликах и чайках. Интересно, что подобное промежуточное положение клещей (дроф, журавлей) в качестве переходных групп от *Ralliformes* через *Gruiformes* к *Charadriiformes* (Дементьев, 1941).

Среди птиц «отряда» *Cogasornithes* в паразитологическом отношении наиболее подробно изучены отряды *Lago* — *Limicolae* (*Charadriiformes*), попугаи (*Psittaci*) и некоторые воробьиные (*Passeres*).

Фауна перьевых клещей, пухоедов и других паразитов мелких отрядов тропических птиц — *Helliornithes*, *Mesoenades*, *Rhincheti*, *Caprimulgi*, *Trogones*, *Colii* и других — почти совершенно не изучена. Очень слабо изучены также паразиты птиц отрядов *Masgochigres*, *Pici* и некоторых *Cogaciae*. Здесь наряду с большим своеобразием фаун каждой группы птиц имеются некоторые общие черты, свидетельствующие о единстве происхождения всех этих мелких отрядов тропических птиц.

Чистики (*Alcae*), чайки (*Lagi*) и кулики (*Limicolae*) образуют тесно связанную общим происхождением группу птиц, филогенетическое родство которых хорошо подтверждается паразитологическими материалами (Clay, 1949, 1950, 1951; Дубинин, 1951b, 1952, 1953a, 1956; Timmermann, 1952, 1953, 1954). Общей чертой фауны перьевых клещей птиц этих отрядов является богатство видов и форм рода *Alloptes* С а п. Для чаек и куликов, кроме того, характерно паразитирование в полостях очинных крупных перьев клещей подсем. *Dermoglyphinae* — родов *Thecarthra* Trt. и *Syringobia* Trt. et Neum. Специфическим для куликов является паразитирование видов многочисленных родов трибы *Grallobiini*, а для чаек — видов р. *Zachvatkinia* W. Dub. из сем. *Analgesidae* и р. *Laronyssus* W. Dub. из сем. *Pterolichidae* (Дубинин, 1951b, 1956). Интересна прогрессивно развивающаяся узкая специализация у перьевых клещей трибы *Grallobiini*, паразитирующих на различных родах и подсемействах куликов. Так, клещи р. *Vuchovskiata* W. D. типичны для ржанок сем. *Charadriidae* и тиркушек сем. *Glareolidae*, р. *Burhinacarus* W. Dub. — для авдоток р. *Burhinus* Illig., р. *Pomeranzevia* W. Dub. — для кроншнепов р. *Numenius* Briss., р. *Sokoloviana* W. Dub. — для куликов-сорок подсем.

Haematopodinae, р. *Bregetovia* W. Dub.— для куликов-веретенников р. *Limosa* Griss. и частично для куликов-улитов р. *Tringa* L., виды р. *Montchadskiana* W. Dub. обнаруживают родовую специфичность, а потому встречаются почти на всех видах отряда куликов, занимая на крыле птиц строго определенные места (Дубинин, 1956).

Фауна перьевых клещей чистиковых птиц сильно обеднена по сравнению с таковой фауной чайковых и куликов; на перьях этих птиц сохранились только мелкие клещи р. *Alloptes* Cap. могущие существовать в глубоких слоях оперения птиц и этим противостоять возможности «вымерзания» или вымывания их струями воды при нырянии птиц (Дубинин, 1952, 1956).

Перьевые клещи попугаев отряда *Psittaci* представлены специфичным р. *Protolichus* Trt., изучение распространения и взаимоотношений с птицами-хозяевами которого позволило сделать интересные систематические и зоогеографические выводы (Favette et Trouessart, 1904; Дубинин, 1956). Прежде всего сравнительное изучение этого рода клещей показало его филогенетическую близость к другим родам клещей трибы *Pseudalloptini* и, в частности, к клещам ракшеобразных (р. *Coraciacarus* W. Dub.), стижей (р. *Eustathia* Oudem s.) и хищных птиц (р. *Gabucinia* Oudem s.). С другой стороны, изучение видов р. *Protolichus* показало значительную однородность группы попугаев, несмотря на то, что история их развития ведет свое начало по крайней мере с олигоцена; облик фауны перьевых клещей в целом и отдельных ее представителей с особенно древних попугаев подсем. *Strigopinae* и *Nestorinae* и сравнительно молодых по происхождению птиц подсем. *Psittacinae* не имеют резких различий.

Современное распространение попугаев на огромной территории материков южного полушария позволяет считать, что центральной областью происхождения этих птиц явилась территория Австралийского зоогеографического царства. В процессе дальнейшего расселения в эпоху эоцена и миоцена дополнительными (вторичными) центрами развития явилась Новая Зеландия (попугаи подсемейств *Strigopsinae* и *Nestorinae*), Мадагаскар (р. *Coracopsis* Wagler), Южная и Центральная Америка (попугаи подсем. *Psittacinae*). В современную эпоху 96% всех видов и родов попугаев населяют территорию бывшей Архигеи, где живут и наиболее примитивные роды и виды птиц, а также и наиболее примитивные виды перьевых клещей р. *Protolichus* Trt. Ко времени эоцена и миоцена на территории первичного центра возникновения попугаев развиваются 4 подсемейства — *Kakatoeinae*, *Loriinae*, *Micropsittinae* и *Psittacinae*, распространенные в пределах Австралийско-Новогвинейского района Архигеи. Второй этап расселения характеризуется переселением части *Psittacinae* из первичного центра через Антарктиду в Южную Америку и на остров Мадагаскар. Значительно позднее, видимо в плиоцене и плейстоцене, наблюдалось проникновение попугаев через юго-восточную и южную Азию на территорию Африки (см. Дубинин, 1956, карты 147—149).

Обособленное положение занимает фауна перьевых клещей (и других паразитов) воробьиных птиц отряда *Passeres*. Судя по ее составу и наличию некоторого числа видов и родов, общих с дятлами и ракшеобразными, перьевые клещи воробьиных птиц происходят от сравнительно молодой фауны паразитов птиц «отряда» *Pico* — *Passeriformes*. Характерной особенностью этой фауны является отсутствие представителей клещей-птеролихид сем. *Pterolichidae* и, конечно, клещей-фрейанид сем. *Freyanidae*; паразитирование одного вида птероли-

хид (*G. delibata* Rob.) на трупоядных врановых — явление явно вторичное.

Изучение перьевых клещей врановых птиц Палеарктики показало, что сойки по составу фауны эктопаразитов резко выделяются среди других представителей сем. *Corvidae*; на них паразитируют «типично воробьиные» клещи, характерные для мелких птиц — *Proctophyllodes glandarinus* (Koch) и *Analges passerinus* (L.) (Дубинин, 1951a). Интересно, что в результате изучения летных способностей врановых птиц Б. К. Штегман (1955) пришел к аналогичному выводу, показав, что сойки «отличаются от настоящих ворон целым комплексом признаков, внешних и внутренних».

Что касается других группировок воробьиных птиц (родов и семейств), то для суждения об их самостоятельности в настоящее время мы не располагаем достаточными паразитологическими материалами. Однако, если для всех воробьиных в целом характерны клещи родов *Proctophyllodes* Robin, *Pterodectes*, Robin, *Monoojoubertia* Radf., *Trouessartia* Can., *Montesauria* Oudem s. и других из сем. *Proctophyllodidae*, а также родов *Analges*, *Nitzsch*, *Pteronyssus* Rob., *Pteronyssoides*, Hull и других из сем. *Analgesidae*, то в каждом семействе имеются свои характерные фаунистические комплексы, позволяющие часто по составу клещей определять виды или роды их птиц-хозяев. Проведение детального систематического анализа отряда *Passeres* с привлечением паразитологических материалов станет возможным лишь в ближайшем будущем.

ЛИТЕРАТУРА

- Асс М. Я. Правило Фурмана. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., т. 67, вып. 4, 1939.
- Бельговский М. Л. Связь между систематическим положением вяза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.) и его повреждаемостью насекомыми. Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 4, 1955.
- Благовещенский Д. И. *Mallophaga* с птиц Барабинских озер. Часть II. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, XII, 1950.
- Благовещенский Д. И. Пухоеды (*Mallophaga*) фауны СССР. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. Л., 1953.
- Bychowskyi В. Die Bedeutung der monogenetischen Trematoden für die Erforschung der systematischen Beziehungen der Karpfenfische. *Zoolog. Anz.*, 102, 1933.
- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения М.—Л., 1957.
- Дементьев Г. П. Птицы. Руководство по зоологии, т. VI, 1941.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Учпедгиз, 1-е изд., 1941; 2-е изд. 1947.
- Догель В. А. Значение паразитологии для решения зоогеографических вопросов. Зоол. журн., т. XXVI, вып. 6, 1947а.
- Догель В. А. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления. Изв. АН КазахССР, 74, сер. паразитол., вып. 7, 1949.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи. Введение в их изучение. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. Л., 1947а.
- Дубинин В. Г. Географическое распространение и вероятные пути расселения блох рода *Parodontis* в связи с историей их хозяев (дикообразов). Докл. АН СССР, 58 (7), 1947 б.
- Дубинин В. Б. Фауна перьевых клещей птиц отряда трубконосых и ее особенности. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, т. XI, 1949.
- Дубинин В. Б. О специфичности перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев. Усп. совр. биол., т. XXIX, вып. 3, 1950а.
- Дубинин В. Б. Систематический анализ видов перьевых клещей (*Sarcoptiformes*, *Analgesoida*), паразитирующих на утиных птицах. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, XII, 1950б.

- Дубинин В. Б. Перьевые клещи куриных птиц Казахстана. Изв. АН КазахССР, 75, сер. паразитол., вып. 8, 1950 в.
- Дубинин В. Б. О видовых критериях у паразитических животных. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, вып. XII, 1951 а.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи (Analgesoidea), ч. I. Введение в их изучение. Фауна СССР, Паукообразные, т. VI, вып. 5, 1951 а.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи птиц Барабинской степи. Сообщ. I. Перьевые клещи водоплавающих и болотных птиц отрядов пастушковых, поганок, веслоногих, пластинчатоклювых, цапель, чаек и куликов. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, вып. XIII, 1951 б.
- Дубинин В. Б. О причинах отсутствия перьевых клещей на некоторых современных птицах. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. 57, вып. 4, 1952 а.
- Дубинин В. Б. Фауна перьевых клещей чистиковых птиц (Alcae) и ее особенности. Энтомол. обозрение, т. XXXII, 1952 б.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи (Analgesoidea), ч. II. Семейства Epidermoptidae и Freyanidae. Фауна СССР, Паукообразные, т. VI, вып. 6, 1953а.
- Дубинин В. Б. Некоторые закономерности географического распространения и эволюции перьевых клещей в связи с эволюцией их хозяев. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, XIII, 1953б.
- Дубинин В. Б. Понятие о виде у паразитических животных в связи с построением естественной системы. Тр. проблемн. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. IV, 7-е Совещ. по паразитол. проблем., 1954.
- Дубинин В. Б. Перьевые клещи (Analgesoidea), ч. III. Семейство Pterolichidae. Фауна СССР, Паукообразные, т. VI, вып. 7, 1956.
- Дубинина М. Н. Специфичность у ремнецов на разных фазах их жизненного цикла. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, вып. XV, 1953.
- Киршенблат Я. Д. Специфичность паразитов к хозяевам. Усп. совр. биол. т. XIV (2), 1941.
- Марков Г. С. Против антидарвинистических теорий в паразитологии. Усп. совр. биол., т. XXV, вып. 2, 1948.
- Марков Г. С. Общие вопросы современной паразитологии в свете учения И. В. Мичурина и И. П. Павлова. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. Л., 1953.
- Марков Г. С. Зависимость паразитофауны животных от их экологии и филогении. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 72 (4), 1954.
- Птицы Советского Союза под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. IV. М., 1952.
- Рубцов И. А. К эволюции желудочных оводов (Gastrophilidae) в связи с историей их хозяев. Зоол. журн., 18 (4), 1939.
- Рубцов И. А. Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение в систематике и биогеографии. Усп. совр. биол. т. XIII, вып. 3, 1940.
- Спасский А. А. и Спасская Л. П. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц. Тр. Гельминтол. лабор. АН СССР, VII, 1954.
- Тугаринов А. Я. Пластинчатоклювые. Фауна СССР, Птицы, т. I, вып. 4, 1941.
- Штегман Б. К. К вопросу об адаптивных особенностях и филогенетических соотношениях вороновых птиц. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 6, 1955.
- Шульц Р. С. и Каденации А. Н. Филогенетические связи легочных нематод грызунов и парнокопытных. Докл. АН СССР, 69 (5), 1949.
- Andre M. Sur les Sarcoptides plumicoles des Ratitae. Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris, ser. 2, X (6), 1938.
- Andre M. Sur les Sarcoptides plumicoles des Ratitae. Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris, ser. 2/X (6), 1938.
- Boetticher H. Die geographische Verbreitung der Kormorane. Ornithol. Monatsschrift, 61 (7—8), 1936.
- Boetticher H. und Eichler W. Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik. I. Die Acidoproctidae der Anseres. Zool. Garten, B. 19, H. 2/4, 1952.
- Boetticher H. und Eichler W. Parasitophyletische Studien zur Ornithosystematik. II. Die Verteilung der Degeeriellidae und Falcolipeuridae bei den Accipitres. Biol. Zentralbl., (3/4), 1954.
- Cameron T. Parasitism, Evolution and Phylogeny. Endeav., XI (44), 1952.
- Chandler A. A study of the structure of feather, with reference to their taxonomic significance. Univ. Calif. Publ., Zool., N 13, 1916.
- Clay T. Genera and species of Mallophaga occurring on Gellinaceous hosts. Part II. Proc. Zool. Soc. London, 110 (B), 1940.
- Clay T. The systematic position of the Mallophaga as indicated by their mallophagan parasites. Ibis, 89, 1947.

Clay T. Some problems in the evolution of a group of ectoparasites. *Evolution*, 3 (4), 1949.

Clay T. A Preliminary survey of the distribution of the Mallophaga («Feather Lice») on the class Aves (Birds). *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, vol. 49, N 3, 1950.

Clay T. The Mallophaga as an Aid to the classification of birds with special reference to the structure of feathers. *Proc. X Internat. Ornithol. Congr.*, 1950 Uppsala, 1951.

Clay T. Revision of the genera of Mallophaga. I. The Rallicolacomplex. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 123, part 3, 1953.

Clay T. and C. Meinertzhagen. The relationship between Mallophaga and Hippoboscid flies. *Parasitol.*, 35 (1—2), 1943.

Delacour J. and E. Mayr. The family Anatidae. *Wilson Bull.*, 57, 1945.

Eichler W. Geographische und ökologische Probleme bei ektoparasitischen Insekten. VIII. Intern. Kongr. Entom. Berlin, 2, 1939.

Eichler W. Korrelation in der Stammesentwicklung von Wirten und Parasiten. *Zeitschr. f. Parasitenk.*, 12, 1940.

Eichler W. Kurzer Beitrag zur Terminologie des Wirt—Parasit—Verhältnisses, insbesondere der Wirtsspezifität. *Zoolog. Anz. B*, 1942.

Eichler W. Some rules in ectoparasitism. *Ann. Mag. nat. Hist. London*, I (12), 1948.

Eichler W. Evolutionsfragen der Wirtsspezifität. *Biol. Zentralbl.*, B 67, 1948a.

Eichler W. «Artspezifität» dei Räude milben und anderen Ektoparasiten. *Zentralbl. Bakt. Parasit., Art. I. B* 152, 1948b.

Eichler W. Hygienisch-zoologische Notizen. II. Neuere Erkenntnisse über die Grundlagen der Wirtsspezifität bei ektoparasitischen Insekten. *Zeitschr. Hygien. Zool.*, 37, pt. 5, 1949a.

Eichler W. Mallophagen von *Aramus scolopaceus*. *Ornithol. als biol. Wissensch.*, 1949b.

Eichler W. Die Bedeutung der Mallophagenforschung für die Ornithologie unter dem Gesichtspunkte einer Kriterienkritik der aviparasitologischen Phyletodiagnostik. *Wiss. Zeitschr. f. Univ. Leipzig*, H. 2, 1952.

Eichler W. Wirtsspezifität der Parasiten und Evolution der Wirte. *Acta XI Congr. Internat. Ornithol.*, 1955.

Eichler W. Federlinge. Die Neue Brehm. Bücherei, H. 186, 1956.

Favelle J. et E. Trouessart. Monographie du genre *Protolichus* (Trt.) et revision des Sarcoptides plumicoles (*Analgesinae*) qui vivent sur les Perroquets. *Mem. Soc. Zool. France*, vol. XVII, 1904.

Fuhrmann O. Die Cestoden der Vögel. *Zool. Jahrb., Supplem., Bd.* 10, 1908

Fuhrmann O. Les Tenias des Oiseaux. *Mem. Univ. Neuchâtel*, vol. VIII, 1932.

Fuhrmann O. Les Tenias des Oiseaux. *Bull. Ornith. Roman.*, 1935.

Fürbringer M. Untersuchungen zur Motphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam, 1888.

Grasse P. *Parasites et Parasitisme*. A. Colin, Paris, 1935.

Harrison L. The Mallophaga as a possible clue to bird Phylogeny. *Austral. Zoolog.*, 1 (1), 1914.

Harrison L. Mallophaga from Apteryx, and their significance. *Parasitol.*, vol. 7 (1), 1915a.

Harrison L. Mallophaga from Apteryx and their significance, with a note on the genus *Rallicola*. *Parasitol.*, 8, 1915b.

Harrison L. The Relation of the Phylogeny of the Parasite to that of the host. *Rept. Brit. Assoc. Advan. Camt. Sci.*, 85, 1916a.

Harrison L. The genera and species of Mallophaga. *Parasitol.* 9 (1), 1916 b.

Harrison L. Birdparasites and Bird-phylogeny. *Ibis*, ser. 10, IV, 1916 c.

Harrison L. Bird-parasites and Bird-phylogeny. *Bull. Ornith. Brit. Club.*, 36, 1916 d.

Harrison L. Host and parasite. *Proc. Linn. Soc. N. S.*, vol. 53, 1928.

Hering Elattminierer verraten die Verwandtschaft von Pflanzen. *Kosmos*, 49 (9), 1953.

Hirst S. Notes on Acari parasitic on birds, with descriptions of two new species. *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, ser. 9, 6, 1920.

Hopkins G. The Mallophaga as an aid to the classification of birds. *Ibis*, vol. VI (1—2), 1942.

Hopkins G. Some factor which have modified the relationship between parasite and host in the Mallophaga. *Proc. Linn. Soc. London*, 161, 1949a.

Hopkins G. The host-associations of the lice of mammals. *Proc. Zool. Soc. London*, 119, 1949b.

- Huxley Th. on the classification and distribution of Alectoromorphae and Heteromorphae. Proc. Zool. Soc. London, 1868.
- Ihering H. Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung. Zool. Anz., Bd. 26, 1902.
- Keler S. The Mallophaga from *Eudytes chrysolophus* (Brand) and *E. cristatus* (Miller). Proc. Roy. Entom. Soc. London, ser. B, vol. 23 (3—4), 1954.
- Kellogg V. New Mallophaga. Proc. Calif. Acad. Sci., vol. VI, 1896.
- Kellogg V. Mallophaga. In: Wytsman. Genera insectorum, fasc. 66, 1908.
- Kellogg V. Distribution and species-forming of ectoparasites. Amer. Natural., vol. 47, 1913.
- Kellogg V. Ectoparasites of Mammals. Amer. Natural., vol. 48, 1914.
- Knowlton A. Birds of the World. New York, 1909.
- Leuckart R. Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herführenden Krankheiten. Leipzig, 1863.
- Mayr E. and Amadon D. A classification of recent birds. Amer. Mus. Novitates, N 1496, 1951.
- Metcalf M. Parasites and the aid they give in problems of taxonomy, geographical distribution and paleogeography. Smiths. Misc. Coll., 81 (8), 1929.
- Peters J. Check-list of birds of the World. Cambridge, Harvard Univ. Press., vol. I—IV, 1931—1948.
- Sandground J. A consideration on the relation of host-specificity of helminths and other metazoan parasites to the phenomena of aqeresistance and acquired immunity. Parasitol., vol. 21 (3), 1923.
- Schwalbe G. Ueber die Bedeutung der äußeren Parasiten für die Phylogenie der Säugetiere und des Menschen. Zeitschr. Morphol. Anthropol., Bd. 17, 1914.
- Stresemann E. Aves. In: Kükenthal—Krumbach's. Handbuch d.-Zoolog., Bd. VII, 1934.
- Szidat L. Ueber die Beziehungen zwischen Parasitologie und Ornithologie. Vogelzug, 13, 1942.
- Szidat L. Weitere Untersuchungen über Trematodenfauna einheimischer Süßwasserfische. Die Gattung *Sphaerostomum* und Verwandte. Zeitschr. Parasitenkunde, 13 (2), 1942.
- Szidat L. Relikte der Tethys, Zoologische Forschungsergebnisse deuten die Entstehung Südamerikas an. Umschau, 54, N 22, 1954.
- Timmerman G. The species of the Genus *Quadriceps* (Mallophaga) from the Larinae. With some remarks on the Systematics and Phylogeny of the Gulls. Ann. Mag. Nat. Hist. London, vol. 5, N 51, 1952.
- Timmermann G. Die Mallophagen als Hilfsmittel der ornithologischen Verwandtschaftsforschung und die Frage ihrer sekundären Ansiedlung auf Fremdwirten (Erläutert an den Kletterfederlingen der Watvögel und Möwen). Journ. Ornithol., Bd. 94, H. 3/4, 1953.
- Timmermann G. Studien uder Mallophagen aus den Sammlungen des Britischen Museums (Nat. Hist.). London, II. Das Amblycerengenus *Actorhithophilus* Ferris, 1916. Ann. Mag. Nat. Hist., 7 (83), 1954.
- Trouessart E. Description de trois nouvelles especes de grande taille du groupe des Sarcoptides plumicoles. Bull. Soc. Entom. France, 64, 1885.
- Vanzolini P. and Guimaraes L. Lice and the history of South American land mammals. Revista Brasileira de Entimol., 3, 1954.
- Vanzolini P. and Guimaraes L. South American land mammals and their lice. Evolution, 9 (3), 1955.
- Voous K. The morphological, anatomical and distributional relationship of the Arctic and Antarctic *Fulmarus* (Aves, Procellariidae). Ardea, 37 (1—2), 1949.
- Webb J. Spiracle structure as a guide to the phylogenetic relationships of the Anoplura, with notes on the aflinities of the mammalian host. Proc. Zool. Soc. London, vol. 116 (1), 1946.
- Wetmore A. A systematic classification for the birds of the World, revised and amended. Smithson, Misc. Coll. 1934.

СОДЕРЖАНИЕ

От редакции	3
Г. П. Деметьев. К вопросу об истории фауны птиц Советского Союза	5
Н. А. Гладков. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц)	17
С. М. Успенский. Некоторые виды птиц на северо-востоке Европейской части СССР	35
Е. П. Спангенберг и В. Леонович. Экология птиц-хищников полуострова Канин	49
А. А. Кишинский. К биологии кречета (<i>Falco gyrfalco gyrfalco</i> L.) на Кольском полуострове	61
Н. И. Гавриленко. Залеты некоторых птиц на Полтавщину	77
Ф. И. Страутман. О посещениях водоемов птицами в горах Крыма	81
В. С. Залетаев. Соотношения сезонных аспектов в авифауне пустынь и полупустынь Закаспия и Прикаспия	87
А. М. Чельцов-Бебутов. Новое гнездовье фламинго в Советском Союзе :	95
А. К. Рустамов. Гнездящиеся в Туркмении скворцы и их практическое значение	103
Н. Н. Карташев. Наблюдения над весенним пролетом птиц в Кара-Кумах	113
Л. С. Степанян. О распространении перепелятника в Туркестане	125
В. Г. Гептнер. Интенсивность пения некоторых птиц	131
Л. В. Крушинский. Экстраполяционные рефлексy у птиц	145
Н. В. Бельский. О биологии размножения золотистой щурки	161
М. Н. Денисова. Особенности роста птенцовых, полувыводковых и вы- водковых птиц	165
В. Ф. Ларионов. Об изменчивости зеркальца утиных	183
Б. К. Штегман. О некоторых особенностях строения скелета голубей и рябков	189
А. М. Судиловская. Случай полиподии и полидактилии у птиц	207
С. П. Кирпичев. О помесях между обыкновенным глухарем и каменным	217
М. Н. Корелов. О видовой самостоятельности солончакового жаворонка	223
Р. Л. Наумов. Об особенностях заклещевания обыкновенной овсянки	231
<u>В. Б. Дубинин.</u> О паразитологических критериях в систематике птиц	241

УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ВЫП. 197.
ОРНИТОЛОГИЯ

*

Редактор О. Т. Помаленькая
Технический редактор
М. С. Ермаков

*

Сдано в набор 15/IV 1958 г.
Изд. № 1085

Подписано к печати 22/V 1958 г.
Л-44436 Физ. печ. л. 16,5
Привед печ. л. 22,605. Уч.-изд. л. 19,43
Заказ 426. Тираж 2000.
Цена 14 р. 60 к.

*

Издательство
Московского университета.
Москва, Ленинские горы,
Административный корпус

*

Типография Издательства МГУ
Москва, Моховая, 9.