ОРНИТОЛОГИЯ



ВЫПУСК
11

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА

Главное управление
охотничьего хозяйства
и заповедников
при Совете Министров
РСФСР

Министерство высшего
и
среднего специального
образования
СССР и РСФСР

ОРНИТОЛОГИЯ

выпуск 11

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1974

УДК 598.2

Редакционная коллегия

Главный редактор выпусков В. Ф. ЛАРИОНОВ
Ответственный редактор выпуска 11
В. Д. ИЛЬИЧЕВ

Члены редколлегии: Р. Л. БЁМЕ, В. Ф. ГАВРИН, Н. А. ГЛАДКОВ, Н. Н. ДРОЗДОВ (ответственный секретарь), В. Ф. РЯБОВ, Л. С. СТЕПАНЯН, В. Е. ФЛИНТ, А. М. ЧЕЛЬЦОВ-БЕБУТОВ

Редакционный совет

И. А. Абдусалямов (Душанбе), М. А. Воинственский (Киев), В. И. Гусельников (Москва), А. Г. Воронов (Москва), Н. Н. Данилов (Свердловск), А. И. Иванов (Ленинград), Ю. А. Исаков (Москва), Н. Н. Карташев (Москва), А. Б. Кистяковский (Киев), М. Н. Корелов (Алма-Ата), Л. В. Крушинский (Москва), Э. В. Кумари (Тарту), А. С. Мальчевский (Ленинград), Р. Н. Мекленбурцев (Ташкент), А. В. Михеев (Москва), Х. А. Михельсон (Рига), И. А. Нейфельдт (Ленинград), Л. А. Портенко (Ленинград), А. К. РУСТАМОВ (Ашхабад), И. А. Шилов (Москва), Б. К. Штегман (Ленинград), К. А. Юдин (Ленинград), К. Т. Юрлов (Новосибирск)

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

© Издательство Московского университета, 1974 г.

О $\frac{2106—002}{077(01)—74}$ 203—74

Верховный Совет СССР (четвертая сессия восьмого созыва) рассмотрел 19 сентября 1972 года вопрос о мерах по дальнейшему улучшению дела охраны природы и рациональному использованию природных ресурсов. Депутаты высказали мысль о необходимости подготовить Всесоюзный закон об охране животного мира. В постановлении сессии Верховного Совета указано, что дальнейшую работу по улучшению дела охраны природы необходимо вести с учетом высказанных на сессии пожеланий.

Таким образом, разработка закона об охране животного мира становится реальной перспективой и это налагает на зоологов и в частности на орнитологов большую ответственность. Закон может отвечать своему назначению и быть действенным не только, если строг, но и если он научно обоснован. Напомним высказывание известного деятеля в области правовой охраны природы проф. Н. Д. Казанцева о том, что для правильной разработки юридической стороны вопроса необходимо глубокое изучение сущности дела другими науками. В данном случае мы должны иметь в виду зоологию и биоценологию.

В своем отношении к животному миру Земли следует исходить из положения о том, что в принципе охране подлежит весь животный мир, за некоторыми строго обоснованными исключениями. Виды животных, составляющих исключение, пока недостаточно ясны, но мы имеем широкое поле для исследовательской работы.

Обоснованность только что высказанного принципа вытекает из того факта, что животный мир представляет собой обязательный, неотъемлемый компонент биосферы. Он наряду с растительным миром обеспечивает тот круговорот вещества и энергии в биосфере, на использовании которого основано существование всего живого на земле, в том числе и человека.

Однако важен не только «объем» (биомасса) животного мира Земли, но и его разнообразие: каждая группа животных, каждый вид занимают свое, определенное место в биогеоценозе, представляют собой особую биохимическую лабораторию, входят в общий генофонд, терять который нельзя.

Разнообразие значения животного мира требует дифференцированного подхода к нему. Этот подход определяется еще и дифференциацией зоологических наук. Определенная степень дифференциации (по значению) заложена уже в принятом постановлении ЦК КПСС и Совета Министров СССР «Об усилении охраны природы и улучшения использования природных ресурсов», который указывает на необходимость охраны охотничье-промыс-

ловых животных. Понятие охотничье-промысловых животных подлежит дальнейшей разработке. Сюда, конечно, должны быть включены объекты спортивной охоты (в частности охоты по перу). Но как быть с добываемыми в большом количестве на еду певчими птицами в Западной Европе (Франции, Италии) и у нас с пуночкой, в значительном количестве промышляемой в некоторых местах Сибири кедровкой? Подлежат ли они регламентации со стороны охотничьих организаций?

Надо усилить исследования по численности охотничье-промысловых птиц, их размещению, сезонным перемещениям. Должна быть определена оптимальная плотность отдельных видов в зависимости от региональных условий, оптимальная (половая и возрастная) структура популяций.

Подавляющая масса птиц относится к категории косвенно полезных. Общеизвестен тезис, что полезны все или почти все виды птиц. Полезность в данном случае определяется трофическими связями птиц. Значительное количество работ в области изучения питания птиц позволяет считать этот тезис реальным, однако необходимо еще много планомерно проводимых исследований. То, что уже проделано в этом направлении, нельзя считать достаточным.

Надо самым серьезным образом предостеречь своих коллег-орнитологов от организации ради указанного выше исследования повального истребления птиц. Должны быть найдены новые доказательные методы исследования, не связанные с добыванием большого количества особей.

Некоторые виды птиц вследствие незначительной их численности не подходят под указанные выше мотивы охраны. Биогеоценологическая роль их, конечно, тоже ничтожна. Тем не менее им следует уделить особое внимание. Это редкие и исчезающие виды. Мы сейчас еще не можем воздействовать на генофонд животного мира, но через какое-то время управление генофондом станет реальной задачей дня, и редкие виды животных могут в этом плане иметь существенное значение. Кроме того, они представляют собой научную и культурную ценность. В Красную книгу Международного союза охраны природы и природных ресурсов занесено 8 видов птиц, встречающихся в Советском Союзе, но число особо охраняемых птиц в нашей стране по причине их редкости значительно выше. Оно приближается почти к сотне. Список этих видов был уже опубликован, однако необходима еще большая работа по его уточнению, обоснованию и по изучению всех экологических показателей этих видов птиц. Сейчас такая работа ведется главным образом в Центральной лаборатории охраны природы МСХ СССР. Без помощи других орнитологов и

особенно орнитологов с периферии она вряд ли может быть скоро закончена.

Особую категорию составляют вредные птицы. Число их ничтожно мало. Однако мы должны помнить, что понятие вредности и полезности животных — это относительное понятие, поэтому условия, при которых тот или иной вид может стать вредным, подлежат постоянному изучению и контролю. Изучение этого вопроса следует производить не «вообще», а применительно к конкретным природным и хозяйственным условиям местности. Во всяком случае, нам следует воздерживаться в своих фаунистических работах от поверхностных ссылок на вредное значение хищников, что, к сожалению, пока еще имеет место.

Все вышесказанное прямо или косвенно относится к практическому значению птиц. Но остается еще один важный мотив, сформулированный Л. И. Брежневым в докладе, посвященном 50-летию Советской власти, где говорится, что природа имеет для нас огромную ценность как «неиссякаемый источник здоровья, радости, любви к жизни и духовного богатства каждого человека» (Брежнев Л. И. «Ленинским курсом», т. 2. М., Политиздат, 1970, стр. 103). Птицы, конечно, принадлежат к одному из существенных компонентов природы, что определяет ее эстетическую ценность. Это всегда следует иметь в виду, когда идет речь о нашем отношении к животному миру Земли.

СИСТЕМАТИКА

Б. К. Штегман

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ СЕМЕЙСТВАМИ GAVIIDAE И PODICIPEDI DAE

Систематика птиц разработана относительно хорошо, хотя мы, конечно, еще далеки от того, чтобы видеть перед собой естественную систему их в законченном виде. Предстоит еще много исследовательской работы по выяснению различных вопросов филогении птиц, но ряд других кардинальных вопросов уже решен, притом окончательно. Если сравнить систему птиц, как мы ее понимаем сейчас, с тем, что было известно о ней в начале прошлого столетия, становится ясно, что работы орнитологов за полтора столетия не пропали даром. Конечно, ошибки в такой работе неизбежны; они связаны с недостатками изученного материала, с недостатками использованной методики и другими причинами. Однако эти ошибки рано или поздно выясняются, между тем как правильность других выводов подтверждается последующими исследованиями.

Одним из основных вопросов для морфологов, занимавшихся изучением систематики птиц, был тот факт, что сравнительное изучение признаков различных систем органов дает подчас противоречивые результаты. Даже такой крупный морфолог, как Гадов (Gadow, 1891—1893), смущался случаями несоответствия в степени различия между разными органами сравниваемых групп и считал это несоответствие серьезным препятствием для познания естественной системы птиц. В свете современного понимания вопроса такое несоответствие представляется вполне естественным. Приспособление к тем или иным особенностям образа жизни не обязательно приводит к функциональному изменению всех органов, а выборочно, по мере необходимости. Получается то, что можно было бы назвать ведущей адаптацией, и в основные задачи исследователя входит определение органа или системы органов, в наибольшей степени затронутых ведущей адаптацией, а также сравнение их со спецификой других органов. Такое сравнение должно давать особенно ценные результаты для выяснения систематических связей конвергентных групп, достаточно обычных как среди птиц, так и среди других классов животных.

Сравнительно недавно установлено конвергентное сходство между семействами гагар (Gaviidae) и поганок (Podicipedidae). В системе Линнея эти птицы были объединены в одну группу, и в течение долгого времени не возникало сомнений в том, что они действительно находятся в тесном родстве между собой. Обе группы узко приспособлены к ны-

рянию, т. е. к плаванию под водой, и питаются водными организмами. Клюв у них тонкий и острый, крылья маленькие и очень узкие, ноги приспособлены к плаванию по типу «а ля брасс»: они работают в горизонтальной плоскости и в конце гребка соединяются позади тела. У гагар передние пальцы соединены сплошной перепонкой, тогда как у поганок каждый из передних пальцев несет отдельную лопасть. Гагары населяют бореальную и арктическую зоны и связаны в основном с побережьями морей, тогда как поганки населяют исключительно внутренние водоемы, но распространены по всем континентам.

Впервые разделил гагар и поганок на разные семейства Лерминие (L'Herminier, 1827), не объединив их, однако, в общий отряд, и в дальнейшем такое разделение было общепринято. В 1891 г. Шарп (Sharpe) установил для каждой из упомянутых групп отдельный отряд, но Гадов (Gadow, 1891—1893) объединил их опять в один отряд. Лишь в сводке по птицам Штреземанна (Stresemann, 1927—1934) разделение гагар и поганок нашло краткое объяснение и после нее в орнитологических работах стали помещать эти группы в разные отряды. В частности, примеру Штреземанна последовал и Питерс (Peters, 1931), но лишь в работе Штольпе (Stolpe, 1935) мы видим подробное обоснование этой точки зрения. Штольпе изучил строение заднего пояса у гагар и поганок и пришел к заключению, что, несмотря на одинаковую и высоко совершенную технику плавания, задние конечности у них принципиально различны и лишь в процессе адаптации приспособились к сходным движениям.

Таким образом, было ясно доказано конвергентное развитие задних конечностей у гагар и поганок в процессе приспособления их к одинаковым движениям. Так как плавание под водой (в целях добывания пищи) — ведущая адаптация гагар и поганок, то вышеуказанным исследованием было доказано и то, что эти группы не могут считаться ближайшими или вообще близкими родственниками. Однако автор на основании своих исследований затруднялся определить степень удаленности гагар от поганок и даже не пытался поставить вопрос о систематическом положении той и другой группы.

Естественно возник вопрос о дальнейшем сравнительном изучении морфологии гагар и поганок, преимущественно на органах, не связанных с ведущей адаптацией данных птиц. Казалось, что для этой цели вполне подходят передние конечности. Гагары и поганки не плавают при помощи крыльев — они их употребляют только для полета, т. е. для передвижения на дальние дистанции. Приходится учитывать, что у той и другой группы произошла известная редукция летательного аппарата под давлением ведущей адаптации, приспособлению к нырянию, как это было ранее показано на примере гусеобразных птиц (Штегман, 1950). Действительно, у гагар и поганок крылья маленькие и очень узкие, во время ныряния спрятаны под покровным оперением тела. Полет у них быстрый, мало маневренный, с частыми взмахами крыльев; эти птицы подымаются тяжело, но могут пролететь значительные расстояния.

Казалось бы, что приспособление к одинаковому типу полета должно привести к сходному строению летательного аппарата. В пределах гусеобразных птиц удалось установить один тип крыла, который варьировал в своем развитии, обратно коррелируя со степенью приспособления разных видов к нырянию. При сравнении гагар с поганками оказалось, что тип крыла лишь в общих чертах сходен, в частностях же между этими группами наблюдаются значительные различия. У чернозобой гагары (*Gavia arctica* L.) соотношения крыла в общем могут сравни-

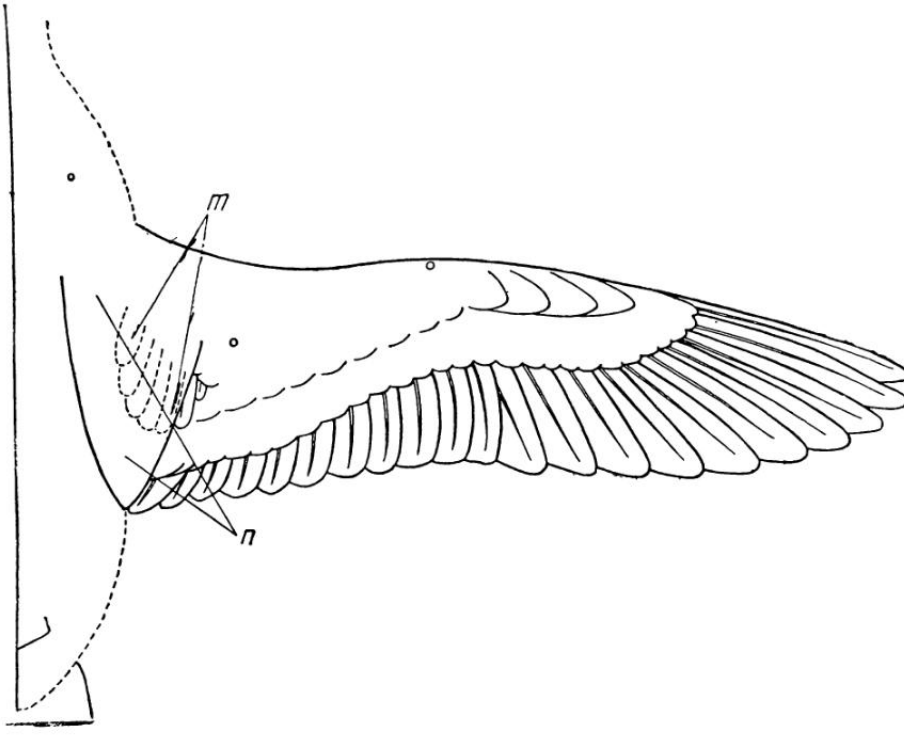


Рис. 1. Крыло гагары:
n — плечевые перья; *m* — третьестепенные маховые

ваться с таковыми у нырковых уток: размах в 3,7 раза больше длины корпуса, ширина крыла составляет 40% длины корпуса. У красноголового нырка (*Aythia ferina* L.) размах тот же, что у гагары, но ширина крыла больше, составляя 50% длины корпуса. На полете гагары напоминают нырковых уток, но полет у них еще стремительнее, а взлет и посадка более тяжелые (рис. 1). Немногие виды семейства гагар настолько сходны между собой по строению и особенностям движения, что от сравнения их между собой можно отказаться.

Разные виды поганок тоже очень сходны между собой по своему строению. За исключением нелетающего *Centropelma micropterum* Gould (эндемика оз. Титикака в Южной Америке), все виды имеют летательный аппарат одинакового типа. Крыло у них маленькое и узкое, но обладает непомерно длинной скелетной частью — у большой поганки в распростертом крыле расстояние от плеча до сгиба (кисти) равно расстоянию от сгиба до вершины крыла (рис. 2). Такое соотношение разделов крыла мы видим только у буревестников и некоторых веслоногих. У гагар соотношение между проксимальным и дистальным разделами крыла нормальное для птиц и примерно соответствует соотношению, характерному для уток. В цифрах оно может быть выражено следующим образом: у гагар длина плечевой кости составляет около 50% длины крыла, у поганок примерно 60%. Ширина крыла у поганок заметно больше, чем у гагар, составляя у большой поганки (*Podiceps cristatus* L.) 53%, у серощекой (*P. griseigena* Bodd.) и малой (*P. ruficollis* Pall.) поганок около 60% длины корпуса.

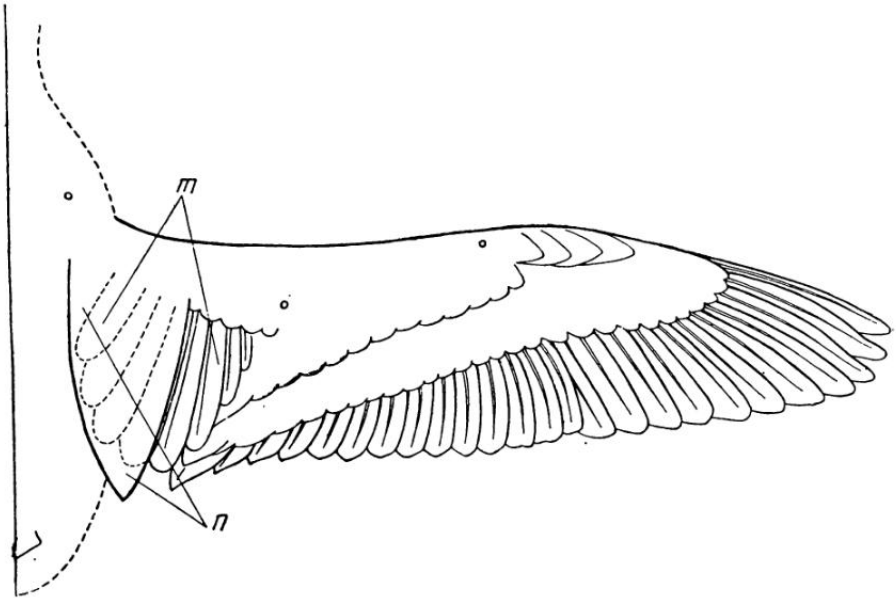


Рис. 2. Крыло большой поганки. Обозначения, как на рис. 1

Вышеприведенные различия между гагарами и поганками в форме и соотношениях отделов крыла достаточно велики и функционально не оправданы, так как тип полета у тех и других одинаковый, а основная адаптация в том и другом случае заключается в уменьшении размеров крыла в целях улучшения обтекаемости тела для плавания под водой. Но еще одна особенность характеризует крыло поганок — на нем очень сильно развиты так называемые третьестепенные маховые (remiges tertiarii).

У всех летающих птиц маховые расположены на кисти и на предплечье крыла, доходя до локтевого сочленения. Но так как в распростертом крыле локоть отведен от тела, то между крылом и телом образуется зазор, который должен быть перекрыт тем или иным способом. Следует отметить, что у всех птиц последние маховые, прикрепленные в области локтя, в распростертом крыле конвергируют с телом. В случаях, когда крыло широкое, а плечевая часть его короткая, последние маховые своими вершинами вплотную подходят к телу, а если оперение тела к тому же очень пушистое, как например у синиц, то за счет конвергирования последних маховых зазор между крылом и телом полностью закрывается. У большинства птиц этим способом полностью закрыть зазор не удается. Это производится при помощи так называемых «плечевых» перьев, сильно разросшихся верхних кроющих крыла в районе плечевого сустава.

В зависимости от длины плечевой части крыла плечевые могут быть разной длины, от совсем небольших размеров у большинства мелких певчих птиц до длины, соответствующей ширине крыла. Если плечо настолько длинное, что последние маховые, несмотря на конвергирование, не могут вплотную подойти к телу, то длинные и широкие плечевые в распростертом крыле расходятся веерообразно, что хорошо видно у крупных хищных птиц и у крупных чаек. Но имеются группы птиц

(правда, немногочисленные), у которых крыло очень узкое, а скелет крыла (в частности, и плечо) очень длинный. Плечевые не могут полностью закрыть зазор между последними маховыми и телом, и в этих случаях развиваются третьестепенные маховые. В дистальной части плечевого отдела крыла у таких птиц имеются крупные жесткие перья, действительно напоминающие маховые, на самом же деле соответствующие большим верхним кроющим других разделов крыла. Они прикрывают дистальную часть зазора, а проксимальную — плечевые перья, частично налегающие на них. Число третьестепенных маховых колеблется от 5 до 9 и в распростертом крыле они, подобно плечевым, расходятся веерообразно.

Хорошо развитые третьестепенные маховые свойственны буревестникам, в особенности альбатросам, а также веслоногим (кроме бакланов), и только у этих птиц они имеют явное функциональное значение. У гусеобразных они маленькие, но все-таки жесткие и в распростертом крыле не полностью перекрываются плечевыми. У аистообразных и дневных хищных птиц они совсем маленькие, мягкие и полностью закрыты плечевыми перьями. У журавлей, куликов и чаек тоже имеются рудименты третьестепенных маховых, скрытые под оперением, а у наиболее высоко организованных групп они большей частью отсутствуют. Создается впечатление, что третьестепенные маховые представляют собой древнее образование, необходимость в котором впоследствии миновала, возможно, в связи с развитием плечевых.

В крыле гагар вполне заметны третьестепенные маховые, но они небольшие, примерно как у уток (см. рис. 1, *m*). У поганок они развиты очень сильно и по относительным размерам не уступают третьестепенным маховым пеликанов (см. рис. 2, *m*). Для ныряющих птиц с очень маленькими крыльями третьестепенные маховые представляются излишними, но если вспомнить о наличии у поганок относительно очень длинного предплечья и еще более длинного плеча, то сильное развитие третьестепенных маховых может быть принято, как сопутствующее явление, сохранившееся вместе с длинным плечом от неизвестных предковых форм.

Как видно, крылья гагар и поганок, представляющиеся на первый взгляд однотипными в связи с одинаковым типом полета этих птиц, при более подробном изучении оказываются принципиально различными и черты сходства между обеими группами обусловлены вторичным приспособлением к одинаковым условиям. К ранее перечисленным различиям следует еще добавить, что у гагар имеется 10 функционирующих маховых кисти, тогда как у поганок их 11, из которых 7 прикреплены к метакарпальной части крыла. Число маховых кисти у гагар обычное; оно характерно для громадного большинства летающих птиц, кроме тех, у которых произошла редукция крайнего дистального махового (Штегман, 1961; Stegmann, 1962). Одиннадцать вполне развитых и функционирующих маховых кисти имеют лишь немногие древние птицы, а именно: поганки, настоящие аисты (Ciconiidae), притом не все виды, и фламинго (Phoenicopteri).

Относительный вес главных летательных мышц (m. pectoralis+ +m. supracoracoideus+m. deltoideus), как и относительный вес сердца, не дает материала для явного различия гагар и поганок. Можно лишь сказать, что у тех и других летательные мышцы относительно малы (10—12% от веса тела), а поэтому, как показывают наблюдения, взлетают и садятся эти птицы с трудом, не имея при обычном горизонтальном полете запаса мощности. Вес сердца у них, наоборот, довольно большой (11—14% от веса тела), что указывает на способность гагар

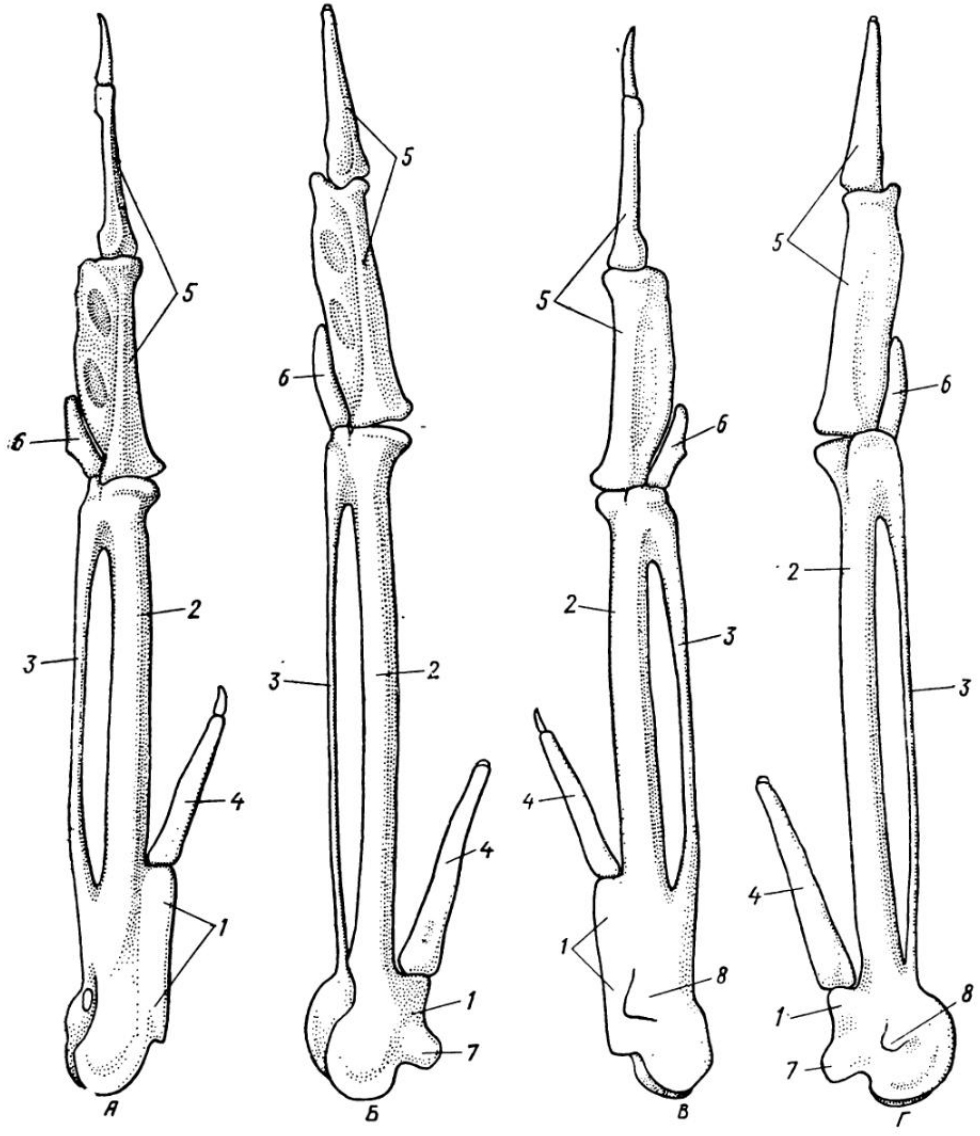


Рис. 3. Скелет кисти крыла гагары (*А, В*) и большой поганки (*Б, Г*):
1 — metacarpale I; *2* — metacarpale II; *3* — metacarpale III; *4* — digitus I; *5* — digitus II; *6* — digitus III; *7* — processus metacarpalis I; *8* — processus muscularis

и поганок к длительному движению с полной нагрузкой. У большой поганки m. pectoralis явно состоит из двух слоев, как у большинства парителей; у гагар (*Gavia arctica, G. stellata*) такого расслоения грудной мышцы заметить не удалось.

В строении скелета кисти крыла различия между гагарами и поганками очень значительны. Единственное сходство заключается в том, что метакарпальные кости и пальцы у них узкие и вытянутые. У гагар metacarpale I очень длинное и составляет примерно 30% длины всего metacarpus (рис. 3, *А, В*). Ничего подобного мы у других птиц не встречаем. Кроме того, на metacarpale I полностью отсутствует отросток (proc.

metacarpi I), имеющийся у всех летающих птиц. Этот отросток служит для прикрепления сухожилий разгибателей кисти (m. ext. metacarpi radialis и m. ext. pollicis longus) и увеличивает коэффициент полезного действия этих мышц.

Длинное metacarpale I должно расцениваться как признак примитивности, так как оно в исходной для птиц передней конечности также длинное, и у первоптиц (Archaeopteryx) еще не успело сократиться до размеров, свойственных современным птицам. Отсутствие proc. metacarpi I тоже приходится считать признаком примитивности. Следует отметить, что у немногих до сих пор известных летающих птиц мелового периода строение кисти крыла было современного типа. Видимо, уже тогда летательный аппарат у большинства птиц успел сформироваться, а тип гагар, вернее говоря, их предков, сохранился с еще более давних времен. Место срастания metacarpale I с metacarpale II хорошо обозначается узкой вдавленностью, тянущейся по дорзальной и вентральной сторонам кисти. Отросток, служащий блоком для сухожилия m. flex. dig. profundus (proc. muscularis), иной формы, чем у других птиц — он направлен только радиально (к переднему краю крыла), а не радиально и проксимально (рис. 3, *В*). Proc. distalis metacarpalis II небольшой и сплющенный в дорзо-вентральном направлении. Metacarpale III тонкое, прямое, округлого сечения, без всякого расширения у основания. I палец короткий, его длина составляет около одной трети длины metacarpale II. II палец тоже относительно короткий, его длина 36—37% длины кисти, 2 фаланга примерно такой же длины, что и 1. На вершине 1 фаланги нет и следов proc. internus indicis. III палец составляет не больше половины длины I фаланги II пальца, отросток, к которому прикрепляется сухожилие m. flex. dig. III, мал, иногда еле намечен.

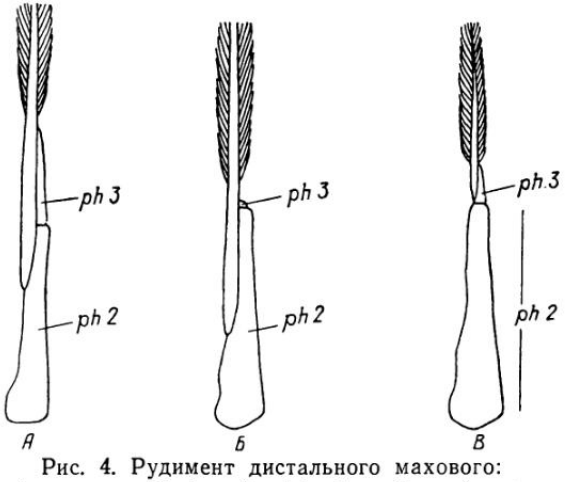


Рис. 4. Рудимент дистального махового:
А — у гагары (*Gavia arctica L.*); *Б* — у большой поганки (*Podiceps cristatus L.*); *В* — у американской поганки (*Podilymbus podiceps L*).

Характерно для всех гагар наличие на I и II пальцах когтевых фаланг. I палец несет небольшую 2 фалангу, изогнутую, с острым когтем. На II пальце 3 фаланга длинная, почти прямая, тоже с роговым чехликом на конце (см. рис. 3, *А, В*). Рудиментарное (11) маховое прикреплено одновременно и к 3, и ко 2 фаланге II пальца (рис. 4, *А*), в отличие от уток и гусей, у которых оно прикреплено только к 3 фаланге.

У поганок скелет кисти крыла отличается отсутствием признаков примитивности, столь характерных для гагар. Metacarpale I короткое, как у всех птиц, с хорошо развитым отростком (см. рис. 3, *Б, Г*), proc. muscularis обычной формы, proc. distalis metacarpalis II хорошо развит. Metacarpale III близ основания расширено. Первый палец длиннее, чем у гагар, составляет больше одной трети длины кисти. Второй

палец тоже более длинный, составляет 42—43% длины кисти, фаланги II пальца неодинаковой длины: 2 составляет всего 60—70% длины 1. Когтевые фаланги на I и II пальцах рудиментарны. Это небольшие ку-

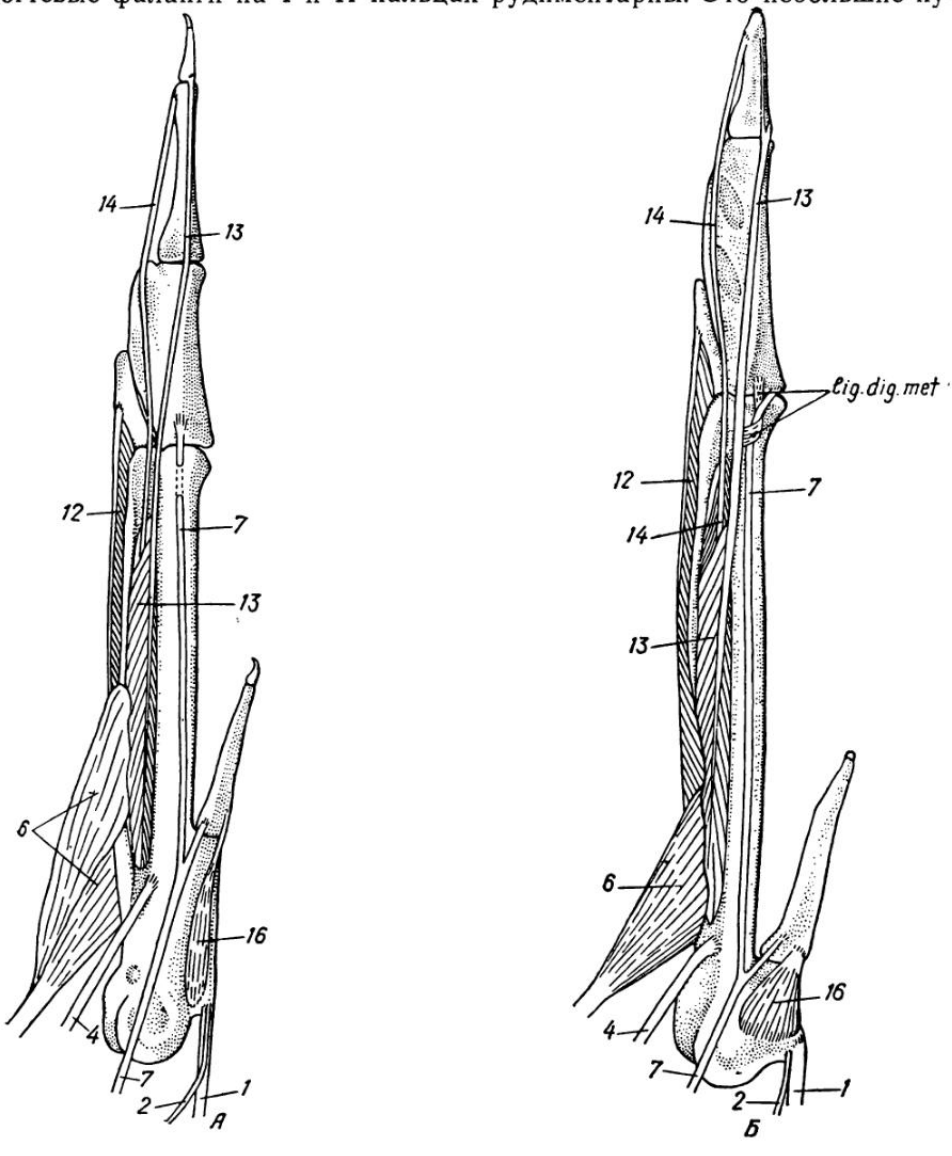


Рис. 5. Мышцы кисти крыла с дорзальной стороны у гагары (*А*) и у поганки (*Б*):

1 — m. extensor metacarpi radialis; *2* — m. extensor pollicis longus; *4* — m. flexor metacarpi ulnaris; *6* — m. ulni-metacarpalis dorsalis; *16* — m. extensor pollicis; *7* — m. extensor digitorum communis; *13* — m. interosseus dorsalis; *14* — m. i. palmaris; *12* — m. flexor digiti III; lig. dig. met. — ligamentum digito-metacarpale

лообразные образования, сидящие в коже и не сочлененные с предыдущими фалангами. У *Podilymbus podiceps* (L.) когтевая фаланга на II пальце более крупная, сочленена со 2 фалангой и несет рудимент 12 махового (рис. 4, *В*). На 1 фаланге II пальца у всех поганок имеется явный, хотя и небольшой proc. internus indicis. Третий палец без отростка, слегка изогнут, почти по типу чаек.

Среди мышц кисти крыла у гагар особым своеобразием отличается m. ext. dig. communis. Сама мышца довольно большая, берет начало от внутренней стороны radius близ его основания, далее тянется рядом с m. ext. indicis longus, в дистальной части предплечья переходит в сухожилие, которое обычным образом тянется вдоль дорзальной стороны metacarpale II и посылает ответвление к основанию I пальца. Осо-

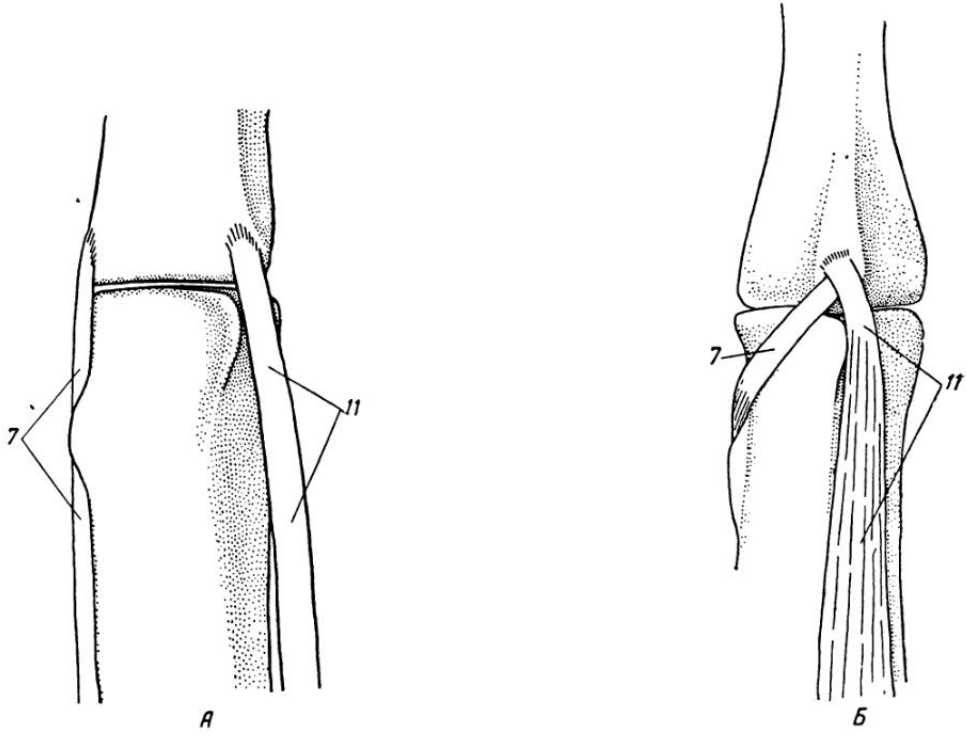


Рис. 6. Сухожилия m. extensor digitorum communis (*7*) и m. abductor indicis (*11*). Вид с радиальной (передней) стороны крыла у гагары (*А*) и у поганки (*Б*)

бенность его заключается в следующем. Тогда как у громадного большинства птиц сухожилие на дистальной части metacarpale II образует резкий поворот и, проходя по передней (радиальной) его стороне, прикрепляется к основанию II пальца близ вентральной его стороны, у гагар оно без всякого поворота прикреплено к дорзальной стороне II пальца (рис. 5, *А*; 6, *А*).

В функциональном отношении разница в месте прикрепления сухожилия m. ext. dig. communis дает важные различия. При обычном типе сухожилия с поворотом сокращение m. ext. dig. communis приводит к повороту II пальца, несущего дистальные и самые крупные маховые, т. е. к супинации. Значение этого приспособления заключается в следующем. Лётная нагрузка особенно во время опускания крыла, приводит к пронационному повороту кисти крыла, который ввиду необходимости создания силы тяги путем пропеллирования не должен превышать угла определенной величины. Слишком сильному перекручиванию крыла противодействуют связки, укрепляющие суставы, но величина углов перекручивания должна при этих условиях всецело зависеть от величины нагрузки. Работа m. ext. dig. communis с поворотом сухожилия дает

возможность произвольно ограничивать степень пронационного поворота II пальца и таким образом в какой-то степени управлять силой тяги.

Простой способ прикрепления сухожилия m. ext. dig. communis без поворота, свойственный гагарам, не дает им возможности супинировать II палец в распростертом крыле. У них сокращение упомянутой мышцы только приводит к разгибанию II пальца, т. е. к движению, свойственному конечности до образования крыла. Таким образом, можно с большой степенью вероятности предположить, что способ прикрепления сухожилия m. ext dig. communis, свойственный гагарам, относится к признакам высокой древности и примитивности. Поворот сухожилия m. ext. dig. communis представляет собой усовершенствование, принятое громадным большинством современных птиц. Полет возможен и без него, но наличие поворота сухожилия представляет несомненные удобства в управлении им.

В остальном мышцы кисти крыла у гагар обладают следующими особенностями. M. ext. metacarpi radialis имеет довольно длинное сухожилие. Наоборот, m. ext. pollicis longus имеет очень длинную мясистую часть и короткое сухожилие; на некотором расстоянии от места прикрепления оба сухожилия срастаются между собой. M. flex. carpi ulnaris весь мясистый, с коротким сухожилием. M. flex. dig. sublimis не большой, берет начало от хорошо развитого lig. humero-carpale, и именно от внутренней стороны дистальной его части. M. flex. dig. profundus большой, сухожилие его доходит до когтевой фаланги II пальца, так же как и сухожилие m. flex. dig. sublimis (см. рис. 5, *A*). Сухожилие m ext. indicis longus доходит только до основания 2 фаланги II пальца. M. ulni-metacarpalis dorsalis довольно большой, доходит примерно до одной трети длины metacarpale III. M. flex. digiti III берет начало между разделами предыдущей мышцы и у основания покрыт ею. Он довольно большой и весь мясистый, до самого места прикрепления к отростку III пальца. M. abductor indicis целиком расположен на вентральной стороне кисти, что у птиц вообще не встречается. Его мясистая часть составляет не более половины длины metacarpale II, сухожилие такой же длины, что и сама мышца (рис. 7, *A*). M. inteross. dorsalis двустороннеперистый, несколько не доходит до конца просвета; сухожилие его прикреплено к основанию 3 фаланги II пальца. M. i. palmaris тоже двустороннеперистый, доходит почти до конца просвета. M. ext. pollicis очень длинный, в соответствии с большой длинной metacarpale I. M. abd. pollicis тоже длинный, его сухожилие доходит до основания когтевой фаланги. M. flex. pollicis срастается с предыдущей мышцей, его короткое сухожилие расположено рядом с сухожилием m. abd. pollicis и прикреплено к основанию 1 фаланги I пальца (см. рис. 6, *A*).

В общем в строении скелета и мышц кисти крыла у гагар заметны черты древности, отличающие их от других птиц. Наряду с этим у них имеются и некоторые особенности, указывающие на значительную измененность гагар по сравнению с другими птицами. К таким признакам относится особое строение m. abductor indicis, а также срастание m. flex. pollicis с m. abd. pollicis. Для проверки стабильности особенностей строения крыла гагар был изучен птенец *Gavia arctica*, недавно выклюнувшийся. Оказалось, что все особенности морфологии, свойственные гагарам, хорошо выражены уже и у птенцов. Это касается не только признаков древности, что вполне можно было ожидать, но и нововведений, как-то: длинное сухожилие m. abd. indicis и срастание m. abd. pollicis с m. flex. pollicis. Из этого следует, что гагары представляют собой группу, давно оформившуюся и ныне не эволюционирующую сколько-нибудь интенсивно. Лишь одна особенность морфологии крыла свой-

ственна маленьким пуховичкам и утрачена взрослыми птицами: у птенцов сухожилие m. inteross. palmaris прикреплено к когтевой фаланге II пальца, тогда как у взрослых птиц она доходит только до 2 фаланги (как и у всех прочих птиц; рис. 8). Эта особенность онтогенеза гагар лишний раз подтверждает их большую древность.

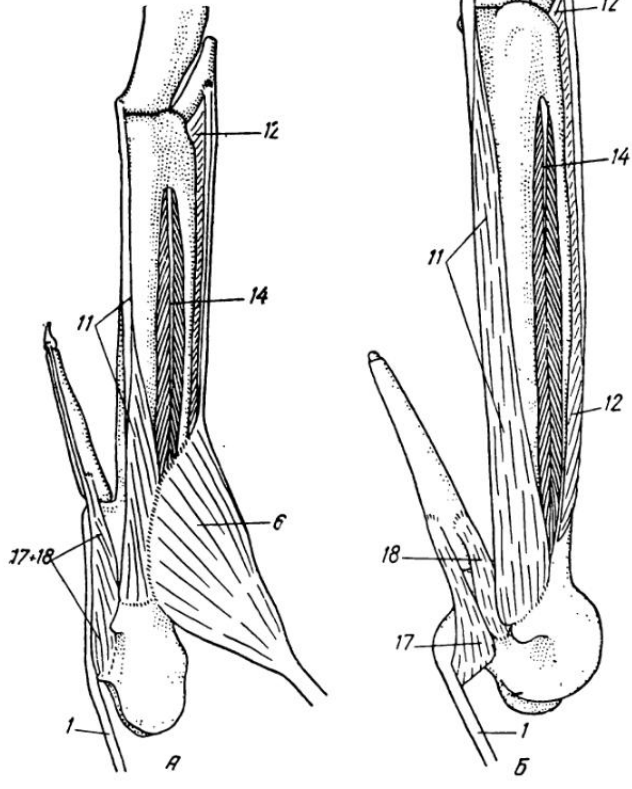


Рис. 7. Мышцы кисти крыла с вентральной стороны у гагары (*А*) и у поганки (*Б*):
1 — m. extensor metacarpi radialis; *6* — m. ulni-metacarpalis dorsalis; *17* — m. abductor pollicis; *18* — m. flehor pollicis; *11* — m. abductor indicis; *14* — m. interosseus palmaris; *12* — m. flexor digiti III

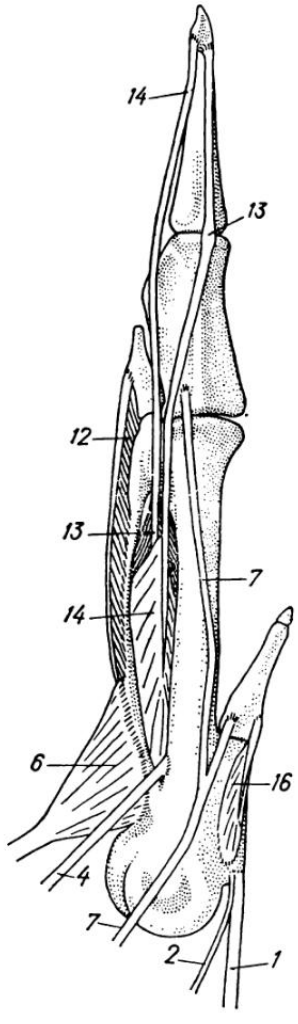


Рис. 8. Мышцы кисти крыла новорожденного птенца гагары (*Gavia arctica* L.) с дорзальной стороны. Обозначения, как на рис. 5

Поганки по строению мышц кисти отличаются от гагар не менее резко, чем по особенностям строения скелета кисти. Так, у них отсутствует главная особенность, отличающая гагар от большинства птиц — сухожилие m. ext. dig. communis образует перед местом прикрепления резкий поворот, так что сокращение мышцы супинирует II палец (см.

рис. 5, *Б*; 6, *Б*). На месте поворота сухожилие удерживается петлей специальной связки (lig. digito-metacarpale), дифференцировавшейся из суставной сумки. Это один из способов фиксирования сухожилия m. ext. dig. communis на месте поворота, принятый у очень многих птиц, в частности у буревестников, веслоногих, аистообразных, гусеобразных и хищных птиц.

И в других мышцах у гагар и поганок имеются различия. У последних lig. humerocarpale развито не меньше, чем у первых. Однако m. flex. dig. sublimis, берущий начало от этой связки, у поганок еще меньше, чем у гагар, и сухожилие его во много раз тоньше, чем у m. flex. dig. profundus. M. ulni-metacarpalis dorsalis короче и слабее, чем у гагар. M. abductor indicis не такой, как у гагар: он мясистый с коротким сухожилием и расположен частично на передней поверхности metacarpale II, т. е. как у большинства птиц (см. рис. 7, *Б*). Кроме того, сухожилие прикреплено к основанию II пальца не у самой границы передней и вентральной поверхностей, а несколько в сторону дорзальной поверхности, причем оно переброшено через proc. distalis, как через блок, так что сокращение мышцы не только разгибает II палец, но в какой-то степени его пронирует. M. flex. pollicis развит нормально и не срастается с m. abd. pollicis (см. рис. 7, *Б*). Сухожилия m. flex. dig. sublimis и m. inteross. dorsalis доходят до вершины 2 фаланги II пальца.

Из вышесказанного видно, что различия в анатомическом строении крыла гагар и поганок значительны, причем у гагар обнаружен целый комплекс признаков явной примитивности, отличающий их от всех или почти всех птиц, тогда как поганки в этом отношении мало отличаются от прочих птиц. Между тем, по внешней морфологии крыла именно поганки резко отличаются от других птиц, а гагары мало выделяются среди прочих птиц, имеющих сходный с ними образ жизни. Это кажущееся противоречие разрешается просто, если иметь в виду, что особенности внешней морфологии крыла у поганок тоже не имеют черт примитивности, хотя и очень своеобразны.

Совершенно ясно, что и летательный аппарат у гагар и поганок при поверхностном сходстве обладает глубокими и принципиальными различиями. Хотя полет для данных групп не является ведущей адаптацией, но приспособление к нырянию налагает на летательный аппарат определенный отпечаток и в этом смысле у гагар и поганок должно было произойти конвергентное приспособление. Основа же, из которой развивались сходные качества тех и других, была совсем разная.

Таким образом, в результате изучения плечевого пояса гагар и поганок вполне подтверждаются выводы, сделанные ранее при сравнении задних конечностей этих птиц. Гагары и поганки не могут считаться близко родственными группами и вряд ли в естественной системе птиц могут оставаться рядом.

Как видно, вопрос о филогенетических взаимоотношениях между гагарами и поганками разрешается совершенно ясно. Второй вопрос о систематическом положении той и другой группы мало прояснился из-за недостатка материала. Как уже указывалось выше, анатомия крыла гагар показывает черты крайней примитивности и ставит этих птиц, по сравнению с прочими летающими птицами, совершенно особняком. Вместе с тем в крыле гагар имеются некоторые особенности, повторяющиеся у пингвинов, а именно длинное metacarpale I, отсутствие proc. metacarpalis I, расположение и строение m. abd. indicis. Возможно, что сюда относится и особенность прикрепления сухожилия m. ext. dig. communis без поворота. Конечно, этих факторов недостаточно для того, чтобы оп-

ределенно говорить о филогенетических связях гагар с пингвинами, но с такой возможностью следует считаться.

Еще меньше можно сказать о систематическом положении поганок. Форма крыла, соотношение частей его и, в частности, сильное развитие третьестепенных маховых, больше всего напоминают буревестников и веслоногих, но комплекс особенностей внешней и внутренней морфологии крыла поганок противоречит такому их сближению. Особенности строения скелета и мышц кисти крыла у поганок до такой степени «обыкновенны» для птиц, что на основании их эту группу трудно характеризовать. Можно лишь сказать, что из-за хорошо развитого lig. humerocarpale и способа фиксирования сухожилия m. ext. dig. communis при помощи петли lig. digito-metacarpale поганок можно причислить к группе Colymbomorphae — Pelargomorphae (по Гадову) или к группе Gruiformes — Charadriiformes, но не к линии Tinamiformes — Galliformes — Cuculiformes.

Далее, развивая идеи Штольпе (Stolpe, 1935) о строении задних конечностей, можно констатировать следующее. «Лапчатая» нога поганок не может быть выведена из ноги со сплошными перепонками, свойственной гагарам, также, как невозможно и обратное. Это различные и вполне равноценные типы гребной лапы, которые развивались самостоятельно. Можно не сомневаться в том, что и сплошные перепонки между пальцами у разных групп развивались самостоятельно (например, у уток и чаек). Более того, и лапчатая нога у разных птиц не одинакового происхождения. У лысухи (*Fulica atra* L.) и у куликов-плавунчиков (род *Phalaropus*) лопасть на каждом пальце двусторонняя. При подтягивании ноги половинки ее складываются, при гребном движении расправляются. У поганок широкая лопасть имеется только с внутренней стороны каждого пальца. Лопасть наглухо прикреплена к пальцу, но палец целиком может поворачиваться по своей продольной оси, в связи с чем сустав между 1 фалангой его и metacarpus должен был стать куполообразным. При подтягивании ноги у поганок пальцы поворачиваются на 90°, так что лопасти становятся ребром к направлению движения. При гребном движении пальцы возвращаются в исходное положение и лопасти на них становятся поперек движения ноги.

Такое своеобразное и сложное строение гребной лапы из всех современных птиц имеется только у поганок, и так как нет никаких оснований предполагать, что этот тип функционально более совершенный, чем другие типы, хотя технически и очень интересный, можно не сомневаться, что он развился вполне самостоятельно. Иначе говоря, поганки происходят от древних наземных предков и не имеют прямых филогенетических связей с другими водоплавающими птицами. Этому как будто противоречит то обстоятельство, что крыло поганок, хотя и очень специфичное, но напоминает по своему типу морских парителей — буревестников и веслоногих. Приходится признать, что мы не в состоянии хотя бы фрагментарно проследить историю развития группы поганок и определить даже отдельные этапы его.

Но если тип гребной ноги поганок среди современных птиц совершенно беспрецедентен, то среди ископаемых птиц он обнаружен. Штольпе (Stolpe, 1935) установил, что у верхнемеловой нелетавшей птицы *Hesperornis regalis* Marsh пальцы ног были поворотные и что у нее, следовательно, приспособление для плавания было столь же хитроумное, как у современных поганок. Это, конечно, еще не доказывает филогенетической близости гесперорниса с поганками, но если иметь в виду, что среди величайшего богатства современных птиц данный способ приспособления к плаванию ни разу не повторяется, то такая возможность

представляется не столь невероятной. Во всяком случае приходится признать, что группа поганок выделилась очень давно, а так как уже в самом начале третичного периода существовали основные отряды птиц, то время становления их должно относиться к меловому периоду и вряд ли поганки представляли собой в этом отношении исключение.

В заключение следует упомянуть о следующем. Гагары и поганки, как бы давно они ни выделились в качестве самостоятельных групп и как бы архаичны ни были некоторые особенности их строения, все-таки настоящие водоплавающие птицы. Между тем не подлежит сомнению, что первые стадии приспособления предков птиц к полету прошли на деревьях. Только в этих условиях приспособление, давшее возможность несколько удлинить прыжок путем планирования, могло стать полезным и в дальнейшем эволюционировать до активного полета. Таким путем развились и верхнеюрские первоптицы (Archaeopteryx). Потомки первоптиц, расширяя свой экологический диапазон, частично спустились с деревьев, стали наземными, после чего могли заселить болота, берега водоемов и лишь в последнюю очередь водную среду. Следовательно, все водоплавающие птицы, какими бы они ни казались древними и примитивными, прошли сложный и длительный эволюционный путь.

ЛИТЕРАТУРА

Штегман Б. К. Исследования о полете птиц. «Сб. памяти акад. П. П. Сушкина». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Штегман Б. К. Рудимент дистального махового в крыле птиц. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1961, т. XXIX.

Stegmann B. Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels. «J. Ornithol.», 1962, Bd. 103, H. 1.

Gadow H. Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. VI, Abd. 4, Vögel. I—II. «Anatomie u. Systematik. Leipzig, 1891—1893.

L'Herminier F. J. Recherches sur l'appareil sternal des Oiseaux. «Actes Soc. Linn. de Paris», 1827.

Peters J. L. Check-list of the birds of the world, vol. 1. Cambridge, 1931.

Sharpe B. R. A review of recent attempts to classify Birds. II. Internat. Ornithol. Congress. Budapest, 1891.

Stolpe M. Colymbus, Hesperornis, Podiceps: ein Vergleich ihrer hinteren Extremität. «J. Ornithol.», 1935, Bd. 83, H. 1.

Stresemann E. «Vögel», in Handbuch der Zoologie v. Kükenthal—Krumbach, Bd. VII, Abt. 2. Berlin—Leipzig, 1927—1934.

В. Д. Ильичев

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ БИОАКУСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ[1]

Современная систематика ищет и находит контакты со смежными науками, черпая из них новые методики и новые идеи. Складываются и оформляются целые области исследований, промежуточные между систематикой и другими науками и представляющие общий взаимный интерес. В одних случаях систематика много получает от таких контактов, в других — они оказываются тупиковыми или в конечном счете больше выигрывают ее партнеры. Чтобы подобный метод «проб и ошибок» не приводил к слишком уже большим потерям и неоправданным затратам, необходимо, по возможности, раньше оценивать перспективы контактов, их возможности и значение для систематики.

В области, пограничной между систематикой, биоакустикой и популяционной биологией, складываются в настоящее время точки роста, обнаруживающие явную тенденцию развиться в перспективную область исследований (Ильичев, 1965; Blair, 1962; Thielcke, 1964, 1969; Chappuis, 1969а, б).

В систематике птиц эти тенденции развиваются иначе и имеют иную направленность, чем в систематике насекомых и амфибий — классов, обладающих развитым звуковым общением. Эти различия носят принципиальный характер и отражают специфические особенности звукового общения и сигнализации этих классов.

ДВА ПЕРИОДА — ДВА ПОДХОДА

Биоакустика птиц — в том виде, в каком она сейчас существует, прошла путь от любительской «науки» до современной области знаний, вооруженной новейшим оборудованием и идеями, привлекающими внимание широкого круга специалистов. Нельзя сказать, чтобы этот путь был ровен и гладок. В нем — взлеты и спады, периоды скепсиса и увлечений. В нем — своя внутренняя логика и своя причинность.

И хотя мы не вправе забывать предшественников, занимавшихся голосом птиц задолго до появления «приборной» биоакустики, надо отметить как важнейший этап ее развития появление в 40—50-х годах совершенной звукозаписывающей и звукоанализирующей аппаратуры,

[1] Доклад, прочитанный на заседании Орнитологического семинара (Москва, март 1970).

специально приспособленной для ее нужд и целей. Нетрудно представить, что означало это для зоолога, имеющего до сих пор в качестве основного биоакустического «прибора» собственные уши. Если раньше он описывал голос птиц, исходя из возможностей собственного слуха, то теперь он получил в свое распоряжение объективные методы исследования. Если раньше он не мог сравнивать голоса иначе, как пользуясь собственной памятью, то теперь он располагал магнитофонными записями, позволяющими делать любые сопоставления.

Это открывало перед исследователями новые, неизвестные до сих пор возможности. И первая задача, которая здесь возникала, — записать и проанализировать возможно большее число видов птиц — была выполнена в сравнительно короткие сроки. К сожалению, в процессе выполнения этой задачи отошли на второй план биологические стороны биоакустики, которым уделяли большое внимание зоологи 30—40-х годов. Стало, например, более важным зафиксировать биоакустический феномен, чем понять для чего он существует и что биологически означает. Увлечение физическими методами исследования оборачивалось для биологии своей наименее желательной стороной. Характерно, что именно в этот период стали усиливаться связи биоакустиков с систематиками.

Изучая голоса насекомых и амфибий, исследователи обнаружили хорошее соответствие некоторых параметров брачного голоса видовым границам, что позволило использовать эти параметры в качестве систематических критериев.

У птиц биоакустические различия фиксировались не только на уровне отдельных видов, но географических рас и популяций. Локальные диалекты в пении были известны давно. Все это на первых порах обнадеживало систематиков. Однако, как вскоре выяснилось, голос птиц обладает настолько развитой и сложной системой индивидуальной и внутривидовой изменчивости, что систематик-орнитолог, формально пользующийся биоакустическими критериями, может описывать в качестве самостоятельных видов любые внутривидовые группировки и даже отдельных особей.

В связи с этим интерес систематиков-орнитологов к биоакустическим исследованиям заметно упал, проявившись вновь значительно позднее, к концу 60-х годов, а главным образом в период последнего десятилетия. Это произошло благодаря развитию новых направлений в биоакустике, связанных с изучением тонких механизмов популяционного и биоценотического общения и использующих наряду со сравнительным исследованием голоса экспериментальные методы, как полевые, так и лабораторные. Новые подходы существенно меняли место и роль биоакустических исследований в систематике, их направленность и основные задачи. Если раньше изменчивость голоса птиц рассматривалась как помеха, побочный и нежелательный эффект звукоизлучения, то теперь — как важнейшее приобретение птиц, индивидуализирующее общение и поддерживающее сложную структуру популяционных отношений. В центре внимания оказывались опознавательные функции голоса, обеспечивающие надежную маркировку группы, семьи, каждой отдельной особи. Систематический выход появлялся как конечный итог длительных и всесторонних исследований.

Это существенно «удорожало» в смысле времени и сил применение биоакустических исследований в систематике, но это же и придавало им совершенно особую значимость. Из поставщика формально-систематических критериев они превращались в инструмент изучения механизменных процессов микроэволюции.

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗВУКОВОГО ОБЩЕНИЯ ПТИЦ

Насекомые и амфибии используют звуковое общение главным образом для видового опознавания. Соответственно этому видовая изменчивость их голоса значительна. Ведущим сигналом в опознавании является брачный. Роль опознавательных признаков играют один-два основных параметра, например временной рисунок и фронт сигнала у насекомых, частота и интервалы у амфибий. Эти маркировочные признаки легко выявляются при сопоставлении голоса близких видов или с помощью фонотаксических реакций, где стимулом служат голоса близких видов или собственный голос, направленно деформированный по одному или нескольким параметрам. Нейрофизиологические характеристики слуховой системы на уровне отдельных нейронов или их комплексов обнаруживают совпадение с параметрами голоса, имеющими опознавательное значение. Коммуникативные сигналы насекомых и амфибий немногочисленны и обслуживают узкий круг задач. Общение не индивидуализировано.

Выполняя биологические задачи видоопознавательного характера, звуковая сигнализация насекомых и амфибий использует для этой цели отдельные параметры. Значительные межвидовые интервалы позволяют с большой надежностью использовать их в качестве видовых критериев.

Таким образом в биоакустике насекомых и амфибий интересы систематики исчерпывающе и однозначно удовлетворяются теми параметрами сигналов, которые используются в этих группах для видового опознавания.

Звуковое общение птиц кроме видоизолирующих задач нагружено сложной системой внутривидового опознавания, включая индивидуальное, семейное и групповое, а также коммуникативной сигнализацией, разнообразие которой далеко превосходит все то, что известно для насекомых и амфибий. Выполняя множество общих и частных задач по маркировке и опознаванию, сигнализация птиц обеспечивает их распределение и кодирование в виде одновременно действующих опознавательных признаков, локализующихся в различных сигналах, связанных прежде всего с размножением. Признаки характеризуются иерархичными взаимоотношениями, взаимозависимостью и взаимозаменяемостью.

Будучи тесно связанной с внутренней структурой вида, звуковая сигнализация отражает его биологическую специфику. Она гибка и подвижна, поскольку подвижными являются все те процессы, которые она обслуживает. Она — видоспецифична и высокоадаптивна. Таким образом, систематик-орнитолог имеет дело с качественно иной системой общения и сигнализации, чем систематик, изучающий с этой точки зрения насекомых или амфибий. Без всесторонних и тщательных исследований систематик никогда не может гарантировать, что выбранные им в качестве критериев признаки биологически существенны и связаны с опознаванием, что они свойственны всем особям выделяемой им группы и поэтому достаточно стабильны.

Если систематик, исследующий насекомых и амфибий, заинтересован преимущественно в том, чтобы выявить видовые различия голоса, обеспечивающие дивергенцию и устанавливающие непреодолимый барьер в звуковом общении близких видов, то систематика-орнитолога интересуют и другие вопросы.

Барьер во внутривидовом общении птиц должен быть не только обозначен, но и преодолим, преодолим настолько, чтобы особи разных группировок «понимали» друг друга. И хотя любой обмен информацией

предполагает некоторую изоляцию сигнала от тех особей, кому он в данный момент не предназначен в силу их популяционного или пространственного положения, они этот сигнал могут воспринимать и, реагируя на него, быть помехой в общении. Помехозащищенность общения повышается, если она маркируется опознавательными признаками. Последние конкретизируют передаваемую информацию с точки зрения ее конечной направленности, суживают ее адресность, усиливая тем самым связь коммуникативных и дивергентных функций общения.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОЛОСА И ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Изменчивость голоса — основной феномен, с которым сталкивается и который исследует систематик-орнитолог, работающий на биоакустическом материале.

Важнейшим приобретением птиц в эволюции является индивидуализация звукового общения. В отличие от насекомых и амфибий общение птиц строится на индивидуальном опознавании (Hutchison, Stevenson, Thorpe, 1968; Thorpe, 1968; Tschanz, 1968; Carion, 1969; Guyomarch, 1969). Песня как специфический сигнал несет основную нагрузку по опознаванию особей, обеспечивает индивидуальную, групповую и видовую маркировку. Механизм формирования песни в онтогенезе, связанный с комбинацией наследственно закрепленных и приобретенных, заученных элементов, уникален и присущ исключительно птицам. Подобного сигнала, полифункционального по своим задачам, универсального по способам их реализации, гибкого и подвижного, зависящего от конкретной ситуации и эффективно реагирующего на ее изменения, в то же время достаточно четко оформленного по структуре, не имеет ни один класс животного мира.

Основным субстратом опознавательных функций песни является ее индивидуальная изменчивость. Последняя создается за счет научения звукам в молодом возрасте — в пределах так называемого «критического периода», и за счет имитации во взрослом. Благодаря неоднородности окружающей звуковой среды и разных индивидуальных способностей к научению и имитации песня каждой особи приобретает свои характерные, индивидуальные особенности. При этом каждая особь получает не один, а множество различных вариантов песни, по-разному используемых в зависимости от конкретных условий (Lemon, 1968). Изменчивость голоса отдельной особи касается не только частотного спектра, временных характеристик и других параметров, но и различных их комбинаций, а также рисунка песни в целом. О размахе индивидуальной изменчивости песни можно судить на основании данных Бремона (Bremond, 1968), показавшего, что число комбинаций элементов, потенциально используемых одной птицей, может достигать полутора тысяч.

Ситуационный характер проявления индивидуальной изменчивости — важная особенность песни. Индивидуальная изменчивость песни зависит от сезона, фазы размножения, близости соседних поющих самцов, физиологического состояния певца и т. д. Общий «запас прочности» реализуется в зависимости от конкретной обстановки.

Важнейшим регулятором индивидуальной изменчивости является внутривидовая имитация песни. Поющий самец при самом широком диапазоне индивидуальной вариабельности песни немедленно копирует песню другого самца, если в этом возникает необходимость. Например, у зарянки это происходит в тот момент, когда сосед по участку нарушает границу. Копирование его песни означает, что пришелец опознан и последующее предупреждение направлено против него (Bremond, 1968).

Эти явления проливают свет и на групповую изменчивость голоса, при которой маркируется семья или более крупная группа особей. Заслуживают внимания параллельные черты в проявлении индивидуальной и групповой изменчивости, касающиеся одних и тех же параметров голоса и близкие по общей амплитуде. Это свидетельствует о едином физиолого-акустическом механизме их возникновения, имеющем в основе индивидуальную изменчивость, на базе которой, путем «фиксации» на групповом уровне, возникают остальные формы изменчивости.

Однако здесь приходится учитывать разнообразие наблюдаемых феноменов. Часть из них имеет функциональный смысл и используется в общении. Например, дуэтная изменчивость проявляется в том, что семейный дуэт, возникающий у видов с антифональным пением, сразу же после возникновения пары приобретает свои характерные черты, присущие только ему (Thorpe, 1967). Случаи групповой изменчивости, представленной местными диалектами, также могут иметь опознавательное значение, если они ограничивают постоянно общающуюся между собой часть популяции. О существовании таких, постоянно общающихся между собой групп самцов, поющих в синхронном режиме и занимающих при этом соседние участки в пределах слышимости друг друга, свидетельствуют работы Тодта (Todt, 1970), Лемона (Lemon, 1968), Кнейтгена (Kneutgen, 1969), Г. Н. Симкина (устн. сообщ., 1968).

Эти явления возникают благодаря внутривидовой имитации в период начальной фазы размножения. Однако групповая изменчивость может возникать и как побочный эффект и не иметь функционального значения. По-видимому, определенная часть «локальных диалектов» относится к явлениям такого рода (Мальчевский, 1968). Географическая изменчивость песни зяблика — отсутствие или наличие концовки «кит», возможно, также не имеет опознавательного значения, зато особенности голоса азорского зяблика (*Fringilla coelebs moreletti*), по всей вероятности, связаны с изолирующими механизмами (Knecht, Scheer, 1968). Географическая изменчивость песни теньковки зависит от соседства вида-двойника: в местах общего ареала теньковка по песне особенно отличается от веснички. В результате возникает географическая изменчивость песни теньковки, на основании которой систематики выделяют даже подвиды, быть может, не вполне обоснованно (Fouarge, Dambiermont, 1968). Заслуживает внимания в связи с этим недавно открытая клинальная изменчивость голоса птиц (Chappuis, 1969a; Brosset, 1969). Эти явления, по-видимому, также не связаны с опознаванием.

Наряду с этим увеличивается число фактов, свидетельствующих о том, что географическая изменчивость голоса имеет опознавательное значение. Крайним выражением этой ситуации являются случаи, когда птицы из разных частей ареала не реагируют на голос друг друга или реагируют иначе (Lemon, 1967; Frings et al., 1958). У чинголо *Zonotrichia capensis* территориальное «распределение» диалектов совпадает с различными условиями жизни соответствующих популяций (Nottebohm, 1969) как, по-видимому, и у белоголовой овсянки, песенные диалекты которой устойчивы и приурочены к территории настолько, что сохраняются во время сезонных миграций (Frings et al., 1958; Peyton, Dewolfe, 1968).

Видовым различиям голоса посвящена особенно большая литература. Следует отметить наиболее значительные исследования последних лет — Стэйна (Stein, 1968) — Parulidae, Пейна (Payne, 1968) — Viduinae, Николаи (Nicolai, 1968) — Viduinae, Тильке (Thielcke, 1968) — Paridae. Несмотря на значительное количество работ ясности в этом вопросе нет. Благодаря большой индивидуальной и групповой изменчи-

вости выделить и идентифицировать видовые отличия в некоторых случаях бывает достаточно сложно.

С другой стороны, если неизвестными остаются признаки, используемые для опознавания, для окончательного суждения требуются значительные выборки, в том числе голосов особей, обитающих в разных частях ареала. Для выявления видоопознавательных признаков применяют методику звуковых ловушек (Thielcke, 1964, 1969; Ficken, Ficken, 1970). Сочетание сравнительного изучения голоса с экспериментом позволяет с большей надежностью выявлять видовые различия и использовать их в качестве систематических критериев.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Область на стыке систематики, биоакустики и популяционной биологии перспективна во многих отношениях. Она складывается как единая и цельная, где партнеры выступают на равных правах. Их совместная деятельность придает исследованиям новое качество и позволяет изучать вопросы, которые каждый из них в отдельности решать не в состоянии. Вместе с тем особенности этого союза таковы, что каждый участник многое получает и для своих специальных целей. И, в частности, систематик — соответствие биоакустических данных систематическому статусу.

Среди так называемых функциональных критериев систематики биоакустические занимают особое место (Ильичев, 1965). Они характеризуют сигнализацию и общение, внутреннюю структуру вида, дивергенцию. В голосе и слухе, в формах их использования «фокусируются» основные эволюционные достижения вида, включающие аналитико-синтетическую деятельность, экстраполяцию, развитие центральной нервной системы и т. д.

Их использование поэтому открывает перед систематикой новые возможности. И прежде всего в отношении «биологизации» систематических критериев. Здесь особенно перспективным представляется синтез сравнительных и экспериментальных методов в изучении, с одной стороны, неясных систематических ситуаций, с другой — видов, систематический статус которых очевиден. Сравнивая эти данные применительно к представителям одного рода, мы вправе рассчитывать на то, что основные принципы акустической дивергенции сходны или даже запараллелены в группах, имеющих родоначальником один вид.

Благодаря предварительному изучению биоакустические критерии приобретают большую ценность. Систематик, используя их, включает в сферу своего внимания не «случайные», а наиболее важные признаки, относящиеся к высокоадаптированной системе, обслуживающей важнейшие стороны жизни вида.

Высказанные выше соображения, как нам кажется, отвечают современным тенденциям в систематике — использовать новые критерии после того, как их биологическая значимость и функциональный смысл становятся достаточно ясными (Юдин, 1970). При этом хорошо изученные в биологическом отношении критерии, даже немногочисленные, подчас оказываются более полезными, чем десятки и сотни формально подобранных и обработанных.

Оставляя в стороне контакты биоакустики и надвидовой систематики, мы не разделяем скепсиса некоторых систематиков в отношении перспектив их использования. Следует учитывать, что все попытки такого рода относятся к далеким временам, когда мало реальными представ-

лялись и те возможности биоакустики, которыми мы широко пользуемся сейчас.

К надвидовым группировкам уровня рода и семейства в полной мере могут быть отнесены высказанные в настоящей статье соображения о голосе, «фокусирующем» основные видовые (а значит, и «групповые») достижения. Высокая адаптивность биоакустических признаков отнюдь не исключает сохранение общих черт в голосе, связанных с монофилетическим происхождением и отражающих общие для всех представителей группы особенности акустического поведения, строения мозга и анализаторных систем, голосового аппарата и т. д. О существовании сходных черт в голосе близких видов свидетельствуют работы Томпсона (Thompson, 1968), выполненные на Passerina, М. и Г. Шубертов (Schubert G., Schubert M., 1969) — на Phylloscopus, Д. Харди (Hardy, 1967) — на Cyanolyca.

Тем не менее, необходимо признать, что обо всем этом мы знаем еще очень мало. Но это никак не может служить основанием для того, чтобы эти вопросы не привлекали внимания и не исследовались.

ЛИТЕРАТУРА

Ильичев В. Д. Функциональная морфология и неморфологические критерии современной систематики. Сб. «Современные проблемы орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц. «Зоол. журн.», 1968, т. 47, вып. 6.

Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц. «Зоол. журн.», 1970, т. 49, вып. 4.

Blair F. Non-morphological data in Anuran classification. «Systematic Zoology», 1962, vol. 11, No. 2.

Bremond J. Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.). «Terre et vie», 1968, vol. 114, n° 2.

Brosset A. L'influence du milieu sur lévolution des chants d'oiseaux. «Alauda», 1969, vol. 37, n° 1.

Cariou M. Etude du chant de la caille japonaise *Coturnix coturnix japonica*. «Bull. biol. France et Belgique», 1969, vol. 103, n° 3—4.

Chappuis C. Un cline vocal chez les oiseaux palearctiques: variations tonale des vocalisations, sous differentes latitudes. «Alauda», 1969a, vol. 37, n° 1.

Chappuis C. Apport de la bio-acoustique en systematique. «Alauda», 1969 б, vol. 37, n° 3.

Ficken M., Ficken R. Responses of four warbler species to playback of their two song types. «Auk», 1970, vol. 87, No. 2.

Frings et al. Reactions of american and french species of Corvus and Larus to recorded communication signals tested reciprocally. «Ecology», 1958, vol. 39, No. 1.

Fouarge J., Dambiermont J. Observation en Belgique d'un pouillot veloce *Phylloscopus collybita*, au chant «espagnol». «Gerfaut», 1968, vol. 58, n° 1—2.

Guyomarch J. Influence de l'environnement et de l'ete interne sur le cri de reconnaissance de la caille japonaise. «Bull. biol. France et Belgique», 1969, vol. 103, No. 3—4.

Hardy J. The puzzling vocal repertoire of the south american collared jay, *Cyanolyca viridicyana merids*. «Condor», 1967, vol. 69, No. 5.

Hutchison R., Stevenson J., Thorpe W. The basis for individual recognition by voice in the sandwich tern (*Sterna sandvicensis*). «Behaviour», 1968, vol. 32, No. 1—3.

Knecht S., Scheer U. Lautäusserung und Verhalten des Azoren—Buchfinken (*Fringilla coelebs moreletti* Pucheran). «Z. Tierpsych.», 1968, Bd. 25, Nr. 2.

Kneutgen J. «Musikalische» Formen im Gesang der Schamadrossel (*Kittacincla macroura* Gm.) und ihre Funktionen. «J. Ornithol.», 1969, Bd. 110, Nr. 3.

Lemon R. The response of cardinals to songs of different dialects. «Animal behaviour», 1967, vol. 15, No. 4.

Lemon R. The relation between organization and function of song in cardinals. «Behaviour», 1968, vol. 32, No. 1—3.

Lemon R. Coordinated singing by black crested titmice. «Canad. J. Zool.», 1968a, vol. 46, No. 6.

Nicolai J. Wirtsvogel — Beziehungen der Hypochera — Formen camerunensis und nigeriae. «Naturw.», 1968, Bd. 55, Nr. 12.

Nottebohm F. The song of the chingolo, *Zonotrichia capensis* and evaluation of a system of dialects. «Condor», 1969, vol. 71, No. 3.

Payne R. A preliminary report on the relationships of the indigo birds. «Bull. Brit. Orn. Club.», 1968, vol. 88, No. 2.

Peyton L., Dewolfe B. A distinctive song pattern in Gambel's white-crowned sparrow. «Condor», 1968, vol. 70, No. 4.

Schubert G., Schubert M. Lautformen und verwandtschaftliche Beziehungen einiger Laubsänger (Phylloscopus). «Z. Tierpsychol.», 1969, Bd. 26, Nr. 1.

Stein R. Correlations among song pattern, morphology and distribution within the genus Vermivora (Parulidae). «Vogelwelt», 1968, Bd. 89, Nr. 1.

Thielcke G. Lautäusserungen der Vögel in ihrer Bedeutung für die Taxonomie. «J. Ornithol.», 1964, Bd. 105, Nr. 1.

Thielcke G. Gemeinsames der Gattung Parus. Ein bioakustischer Beitrag zur Systematik. «Vogelwelt», 1968, Bd. 89, Nr. 1.

Thielcke G. Die Reaktion von Tannen — und Kohlmeise (*Parus ater, P. major*) auf den Gesang nahverwandter Formen. «J. Ornithol.», 1969, Bd. 110, Nr. 2.

Thompson W. The songs of five species of Passerina. «Behaviour», 1968, vol. 31, No. 3—4.

Thorpe W. Vocal imitation and antiphonal song and its implications. «Proc. 14th Intern. Orn. Congr. Oxford, 1966», 1967.

Thorpe W. Perseptual basis for group organization in social vertebrates, especially birds. «Nature», 1968, vol. 220, No. 5163.

Tschanz B. Trottellumen. Die Entstchung der persönlichen Bezichungen zwischen Jungvogel und Eltern. «Z. Tierpsychol.», 1968, Bd. 24, Nr. 4.

Todt D. Gesang und gesangliche Korrespondenz der Amsel. «Naturw.», 1970, Bd. 57, Nr. 2.

Л. С. Степанян

О НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВАХ ВЫСШИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ

(теоретический аспект)

Элемент субъективности, свойственный высшим таксономическим категориям, имеет несколько значений, которым в общих теоретических построениях систематики присущ различный функциональный смысл. Одно из этих значений заключается в придании высшему таксону того или иного систематического ранга. Субъективный характер этого момента очевиден. Майр (1947), Майр, Линсли и Юзингер (1956), Амадон (Amadon, 1970), разбирая этот вопрос, приводят много подтверждений отмеченному положению. Нет сомнений в том, что придание ранга той или иной высшей систематической категории всегда включает в себя элемент субъективности и из-за отсутствия соответствующих критериев в принципе не может быть объективной акцией.

Несколько иначе обстоит дело с другой стороной субъективного характера высших таксонов — с их границами. Здесь следует иметь в виду лишь классификацию по горизонтали, поскольку вопрос о включении в систему ископаемых форм требует существенно иного взгляда на рассматриваемые положения, о чем будет сказано ниже. В цитированных выше работах указывается, что определение границ высших систематических категорий — вопрос субъективного суждения. Во многих случаях создается впечатление, что это действительно так. Хорошо известны многочисленные примеры из области, например, орнитологической систематики, когда границы родов, семейств, отрядов в представлении разных авторов выглядят существенно различными. Часть этих случаев по своему существу относится к предыдущему типу, поскольку разное определение границ таксонов нередко определяется приданием разного ранга тем или иным объединениям видов. В других случаях, однако, границы таксона не удается достаточно четко определить не по причине различия мнений относительно ранга его, а скорее по причине нехватки сведений генеалогического порядка.

Относительно таких случаев следует согласиться с мнением Гептнера (1956), что здесь субъективный характер границ не есть свойство таксонов, а лишь этап на пути познания систематических отношений. В свете сказанного не совсем определенно звучит заключение о том, что высшие категории субъективны, но они имеют объективную основу, выражающуюся в их биологии и строении (Майр, Линсли, Юзингер, 1956).

Общность организации и биологии, если она не обусловлена конвергенцией, есть объективная основа для установления филогенетических связей, реальность которых приходится признавать, следуя логике эволюционной теории. Хотя суждения о филогенетических связях возможны лишь в теоретическом плане, весь опыт биологии свидетельствует о необходимости признания их как следствия монофилетического развития. Говоря о высших таксонах в пределах рецентной фауны (т. е. в рамках горизонтальной классификации) и субъективном аспекте их, по-видимому, более последовательно будет видеть объективную основу этих категорий в факте признания генеалогических связей между видами и их группировками и характере этих связей, обусловливающем представление о ветвях филогенетического дерева, хотя сам факт этот есть логическое следствие теории эволюции.

Таким образом, придание определенного ранга высшему таксону, несомненно, есть субъективный элемент в построениях систематики. В то же время, определение границ таксона в горизонтальной плоскости носит в гораздо меньшей мере характер фатальной субъективности и имеет тенденцию приближаться к все более объективному решению, отражающему реально существующие генеалогические отношения группировок видов в природе. Нам кажется, не следует ставить на одну плоскость эти два существенно различных аспекта.

В заключение этого раздела можно еще заметить, что, по мнению Майра (1947), род — самая реальная из всех высших категорий. На наш взгляд, это по меньшей мере спорное утверждение. Во всяком случае, среди систематиков широко распространено обратное мнение. Подходя к вопросу с позиций всех высказанных выше положений, по-видимому, правильнее будет сказать, что категория рода, в равной мере с другими высшими таксонами, обладает всеми атрибутами объективной и субъективной характеристики.

Классификация не должна и не может выразить филогению, она лишь основана на филогении. Это общеизвестное положение верно в отношении горизонтальной классификации и еще более верно в отношении классификации, включающей и рецентные, и ископаемые формы. В литературе редко можно найти четко поставленный вопрос в отношении того, что́ должна включать в себя система животного мира. Идея создания двух, в большой мере независимых систем — «горизонтальной» и «вертикальной» — была, по всей видимости, справедливо отвергнута большинством наиболее авторитетных систематиков. Подобные идеи не выдерживают критики уже потому, что нет объективного критерия для разграничения того, что́ могло бы войти в «горизонтальную» и что́ в «вертикальную» системы. Это означает, что при построении зоологической системы в конечном счете предполагается включение в нее всех рецентных и ископаемых форм животных. Теоретические перспективы и следствия этой посылки представляют обширное поле для размышлений о понятии таксона в хронологическом аспекте и, как следствие этого, о возможностях создания такой системы. Это — область, в которой наиболее важное значение имеет синтез воззрений палеонтолога, генетика и систематика.

В качестве основной таксономической единицы и теоретически и практически выступает вид. Хотя, как было сказано выше, существует объективная основа для признания реальности высших систематических категорий при горизонтальной классификации, последние, однако, не представляют собой что-либо иное, кроме как мысленно определенным образом сгруппированные виды. Другими словами, это в известных пределах абстракции, основанные на определенной теоретической интерпре-

тации имеющихся фактов. В каждый данный момент истории органического мира существовали только виды и в пределах любого горизонтального среза через историю жизни на нашей планете представлены только видовые единицы (хотя всегда можно указать и популяции, находившиеся или находящиеся в настоящее время в состоянии промежуточном между понятиями «вид» и «подвид», — что, однако, не меняет сути дела).

Определение границ вида в горизонтальной плоскости основано на объективном критерии — репродуктивной изоляции (имеющиеся здесь исключения не могут нарушить принципиальность этого важнейшего положения). Систематик, работающий на материале рецентной фауны, основывается на резкой и четкой дискретности, обнаруживающейся на видовом уровне. Рецентная дискретность на видовом уровне определяет горизонтальную дискретность тех абстрактно-объективных единиц, которые носят название высших таксонов. Но положение коренным образом меняется, как только возникает идея единой системы для рецентной и ископаемой фаун. Теоретически для реализации этой посылки возникает, по-видимому, непреодолимое препятствие, которое объективно вытекает из всего комплекса воззрений на ход и характер эволюционного процесса. В хронологическом освещении вопрос о субъективных аспектах высших систематических категорий приобретает новое значение тем более, что здесь картина оказывается сопряженной с тем, как в этом свете рисуется представление о виде.

Как только взгляд на рассматриваемые положения переключается из горизонтальной плоскости в трехмерное пространство, так сразу более или менее статичная ситуация, представление о которой сознательно или подсознательно всегда сопровождает рассмотрение этих вопросов в горизонтальной плоскости, уступает место представлениям о ситуации динамичной. И здесь возникает целый ряд проблем, не свойственных систематическим построениям, связанным только с рецентной фауной.

Первый и важнейший момент, требующий определенной оценки для развития тех или иных взглядов, заключается в том, каким представляется ход и характер эволюционного процесса в смысле его непрерывности или прерывистости. Это старый вопрос в биологии, вокруг которого, как известно, всегда возможны споры. Однако важнее то, что в настоящее время представления большинства биологов, исследующих процесс эволюции с разных позиций и на разном материале, все более сближаются и по основным пунктам здесь вырисовывается достаточная общность взглядов.

Вопрос о непрерывности (плавности) или прерывистости эволюционного процесса часто служил предметом острой полемики. При этом, обычно предполагалась необходимость строго альтернативного решения его. Но, по-видимому, вопрос этот лишен конкретности и его принципиальность — в большой мере лишь кажущийся момент.

Поскольку, с одной стороны, живая материя дискретна и эта дискретность в наиболее резкой форме выражена на уровне организма, с другой — не существует двух тождественных особей, в том числе родителей и потомков, — эти положения уже с очевидностью свидетельствуют о наличии здесь прерывистости. Эта мысль хорошо подчеркнута Симпсоном (1948), отметившим, что достигший полного развития организм абсолютно отграничен от организма, его породившего, и любое, даже самое незначительное, реальное различие между ними будет прерывистым. Сказанное дает возможность упомянутому автору заключить, что морфологической непрерывности не существует. Развивая это положение, можно добавить, что в таком же смысле не существует любой

морфо-функциональной, и что, по-видимому, особенно важно, генетической непрерывности. Вопрос заключается лишь в том, и это особенно существенно, насколько велика прерывистость упомянутого типа.

Огромное число фактов, исходящих из разных областей биологии, свидетельствует о том, что эта прерывистость крайне незначительна. В ограниченному ряду генераций ее восприятие носит преимущественно теоретический характер, что делает понимание прерывистости эволюционного процесса также преимущественно теоретической категорией. Становление, развитие и накопление новых свойств в прямых филетических линиях и при видообразовании в действительности идет весьма постепенно. В этой связи Симпсон (1948) замечает, что в случаях, когда палеонтологические данные оказываются достаточно полными, они свидетельствуют о совершенной непрерывности в эволюции таких таксонов, как виды, роды, а иногда и единиц более высокого ранга.

Общий взгляд на характер эволюционного процесса под углом зрения рассматриваемого вопроса наиболее ясно изложен в следующих положениях, основанных на всем арсенале палеонтологических материалов и обобщений: «...мегаэволюция... представляет собой лишь сумму длинной серии непрерывных изменений, которая может быть таксономически разбита на горизонтальные филетические подразделения любой величины, включая подвиды. Если, например, возникает новый класс, то переходные стадии на пути его возникновения можно, на основании морфологических и генетических критериев, разбить на подвиды, виды и т. д. Степень его отличия от предков достигает сначала такого порядка, который, при сравнении друг с другом одновременно существующих групп, был бы признан подвидовым, затем — видовым, потом — родовым и т. д.» (Симпсон, 1948, стр. 193—194).

Все приведенные здесь соображения Симпсона основаны, как известно, на синтетическом анализе палеонтологических и генетических данных и представляются поэтому весьма серьезно обоснованными. Надо полагать, что большинство биологов разделяет эти взгляды и последние составляют существенную часть сложившегося представления об эволюционном процессе.

В свете сказанного легко видеть, что в конечном счете формирование воззрений систематика на все стороны эволюции высших таксонов должно быть сопряжено с представлением о виде, как о динамичной эволюционирующей системе. Проблеме вида и его эволюционных преобразований посвящена многочисленная литература. Здесь необходимо коснуться лишь нескольких самых общих моментов, не затрагивая большинства вопросов этой проблемы. Хотя по всем современным представлениям основной эволюционирующей единицей оказывается популяция, в рамках рассматриваемых вопросов не будет искажением действительности считать таковой вид.

Как уже было сказано, горизонтально вид — четко отграниченная единица. Это свойство вида определяет всю сущность, характер и структуру органического мира. Оно же, помимо прочего, есть основа систематики. Однако как только мы начинаем рассматривать положение в хронологическом вертикальном аспекте, немедленно обнаруживается, что вид, как категория, перестает существовать. Виды сливаются с тем, что было раньше и составляют единую вертикальную непрерывность. Так называемые «аллохронические» виды Майра (1947) есть произвольное понятие, которое можно приложить к любому звену филетического ряда, если это звено искусственно вычленить из вертикальной линии. Если же располагать исчерпывающим материалом по данному филетическому ряду (что практически никогда не имеет места), то понятие ви-

да по вертикали теряет смысл, поскольку нет никаких оснований проводить здесь какие-либо границы. Поэтому, нам кажется, замечание Амадона (1970) о том, что место, где следует проводить границу между видами в филетических рядах, есть спорный вопрос, лишено конкретности, так как такой вопрос теоретически не должен возникать.

Как известно, виды каждого данного периода есть потомки видов предыдущего периода и предки последующего. Как верно отмечает Майр (1947), они эволюционируют постепенно и определить их границы было бы совершенно невозможно, если бы мы имели полные сведения об ископаемых формах. Развивая это верное положение, можно еще раз заметить, что в подобной ситуации нет смысла вкладывать какое-либо принципиальное содержание в понятие «аллохронического» вида. Этот термин и понятие можно использовать лишь из соображений практического удобства.

Далее следует остановиться на одном частном моменте. Майр (1968) указывает, что «между географическими и временными подвидами нет биологического различия» (стр. 283). Хотя здесь не совсем ясно, что имеется в виду под словом «биологического», тем не менее можно заметить, что это утверждение, по-видимому, не совсем верно и допускает смешение несколько различающихся явлений. В пределах достаточно длинного вертикального ряда форм, где развитие шло по типу филетической эволюции, выделение по вертикали любых таксонов, в том числе и подвидов, есть условность, так как здесь не существует границ. Кроме того, допускаемое разграничение, основанное на разрывах, обусловленных фрагментарностью имеющихся данных, возможно только во времени. Если же говорить о географических подвидах, то они сами по себе есть свидетельство протекания эволюционного процесса по типу дивергентной эволюции, или видообразования. В трехмерном пространстве первый случай выглядит как единая вертикальная линия, в то время как второй — обладает тенденцией к дивергенции, т. е. к расщеплению линии. Во втором случае допускается возможность не только искусственного разграничения этих таксонов во времени, но и разграничения их в пространстве на более поздних этапах процесса дивергенции. Кроме того, первый случай на горизонтали дает картину, очевидно, монотипического вида, в то время как второй — картину политипического вида. Можно думать, что монотипический вид не может быть по всем биологическим параметрам равноценен подвиду политипического вида, что должно было бы логически следовать из упомянутого заключения Майра. Таким образом, существует ряд трудностей для принятия этого заключения.

Несмотря на огромный прогресс, достигнутый биологией в области изучения эволюционного процесса, изображение филогенетических отношений лучше всего может быть передано с помощью одного из самых старых приемов — филогенетического древа в трехмерном пространстве, или трехмерной схемой. При этом, угол между смежными ветвями такого древа условно может выражать скорость эволюции, а расстояние между ними на горизонтальном срезе — степень расхождения таксонов. Толщина ветвей также может нести смысловую нагрузку, иллюстрируя, например, на горизонтальном срезе объем группы. Однако абстракции типа филогенетического древа, как и всякие другие, хотя и обобщают воззрения, но при этом, конечно, упрощают и схематизируют действительность. Как было сказано, в природе в каждый данный момент существуют только виды. Здесь и выше имеется в виду животное царство. При этом гипотетические представления о начальных этапах дифференциации живой материи, находившейся на довидовом уровне, имеющиеся,

в частности, в работе К. М. Завадского (1967), не рассматриваются. Любая новая категория возникает не как отряд, класс или тип. Она возникает как новый вид (Симпсон, 1948; Майр, 1968). Эта точка зрения была высказана еще Ч. Дарвином (1939). Подтверждение ее в той или иной форме можно найти в трудах многих биологов-эволюционистов (Северцев, 1922; Шмальгаузен, 1938, 1940, 1946; Завадский, 1967 и др.). Однако, даже если не придерживаться столь ортодоксальных кладистических взглядов на монофилию высших таксонов и определять монофилетический принцип с позиций понятия «града» (что более основанно), т. е. допускать известный уровень полифилии высших таксонов, то и тогда развиваемые ниже соображения не меняют своей сущности. Таким образом, конкретизируя строение филогенетического древа, следует заметить, что его ствол и ветви составлены лишь суммами непрерывных филетических прямых или дивергирующих и радиирующих линий. Каждая из этих линий в любой точке при горизонтальном срезе дает картину вида. В целом вся ситуация во времени и в трехмерном пространстве дает картину непрерывных и связанных на том или ином горизонтальном уровне эволюционирующих популяций. При этом здесь не имеют значения различия в темпах эволюции отдельных линий или ветвей, поскольку непрерывность в указанном смысле этим не нарушается.

Подобный взгляд на ход эволюционного процесса и филогенетические отношения, по-видимому, наиболее полно соответствуют всей массе и многообразию фактов, собранных биологией. Как удачно заметил Парамонов (1967), из диалектики эволюционного процесса неопровержимо вытекает идея безграничности жизни как особой формы движения.

Таксономические следствия обрисованной картины, как кажется, достаточно определенны, хотя психологически и мало оптимистичны.

Из всего сказанного видно, что идея единой системы для всех рецентных и ископаемых форм есть нонсенс. Возможность включать в существующую систему животного мира ископаемые формы основывается только на неполноте и фрагментарности палеонтологических сведений. Разрывы в имеющихся данных дают чисто механическую возможность для отграничения ископаемых форм в пределах тех или иных филогенетических линий, что позволяет выявленные филетические звенья включать наряду с рецентными формами в единую систему. Подобное положение, несомненно, практически будет сохраняться неограниченно долго. Однако теоретическая основа его весьма шатка. Включение ископаемых форм в систему рецентных видов вносит весьма существенный вклад в общее разъяснение филогенетических отношений конкретных групп и поэтому следует приветствовать сохранение этого принципа. Однако, как было отмечено, здесь не может сознательно преследоваться цель создания единой системы для всех рецентных и всех ископаемых форм. Теоретически и, следовательно, практически это невыполнимая задача. Чем больше мы будем иметь палеонтологических данных, тем меньше будет возможностей строить единую классификацию, хотя филогенетические отношения при этом будут вырисовываться все более отчетливо.

Следующий отсюда вывод заключается в том, что наиболее существенная сторона субъективного элемента высших таксономических категорий, если предпринимается попытка единой классификации всех рецентных и ископаемых форм, заключается не в тех положениях, которые были упомянуты в начале этой статьи, а, следуя всем изложенным выше соображениям, в том, что любая из этих категорий не может быть объективно отграничена по вертикали. Поэтому утверждение Майра (1968)

о том, что самых первых представителей какой-либо новой высшей категории включили бы в категорию, из которой они произошли, если бы не были известны их потомки, выглядит непоследовательным. Дело в том, что если помимо всей цепи потомков известна еще и вся линия предков, то в пределах такого полного филетического ряда бессмысленно говорить о таксономическом включении каких-то звеньев его в выше- или нижерасполагающиеся разделы. Здесь нет и не может быть таксономической дискретности.

В трехмерном пространстве объективность высших систематических категорий проявляется в том, что они есть абстрагированное представление о монофилетических объединениях видов, которые на филогенетическом древе рисуются как ветви той или иной толщины. Монофилия выступает здесь как объективная основа построения. Субъективный же момент заключается в невозможности определения границ этих категорий в вертикальных филогенетических последовательностях, поскольку этих границ объективно не существует.

Все изложенное хорошо иллюстрирует известное положение, согласно которому филогения представляет собой единственную логически объективную основу для создания классификации. Но классификация не есть изображение филогении. Это лишь логическое построение, основанное на филогении и составленное из категорий, имеющих объективные и субъективные элементы характеристики.

ЛИТЕРАТУРА

Гептнер В. Г. Предисловие к русскому изданию. В кн.: Э. Майр, Э. Линсли, Р. Юзингер. Методы и принципы зоологической систематики. М., ИЛ, 1956.

Дарвин Ч. Происхождение видов. Соч., т. 3. М.—Л., 1939.

Завадский К. М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование. В кн.: «Современные проблемы эволюционной теории». М., «Наука», 1967.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., ИЛ, 1947.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., «Мир», 1968.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., ИЛ, 1956.

Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса. В кн.: «Современные проблемы эволюционной теории». М., «Наука», 1967.

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. М., 1922.

Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., ИЛ, 1948.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., 1938.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., 1940.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Amadon D. Taxonomic categories below the level of Genus: Theoretical and Practical Aspects. «J. Bombay Nat. Hist. Soc.», 1970, vol. 67, No. 1.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

К. А. Юдин

К ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ВТОРИЧНО ПРОКИНЕТИЧЕСКОГО ЧЕРЕПА ПТИЦ (О ЗНАЧЕНИИ PRAEETHMOIDEUM У РЖАНКООБРАЗНЫХ)

У многих ржанкообразных птиц (тиркушек, рачьих ржанок, поморников, чаек, водорезов и чистиковых, а также большинства бегунков и некоторых крачек) в хрящевой крыше обонятельной полости имеется непарное, эндохондриальное окостенение, называемое условно praeethmoideum (Юдин, 1958). Располагается этот элемент несколько ростральнее mesethmoideum, от передней грани которого он отделен узкой щелью, заполненной рыхлой соединительной тканью (рис. 1).

Praeethmoideum достигает своего полного развития только у тех ржанкообразных, череп которых принадлежит к вторично прокинетическому типу, т. е. обладает высокой внутренней подвижностью верхней челюсти при сдвинутой к основанию надклювья гибкой зоне (рис. 2). Судя по тому, что praeethmoideum, с одной стороны, первично отсутствует у Chionididae, Thinocoridae и рода *Cursorius* из Glareoloidea, а с другой, — находится в рудиментарном состоянии у *Rhynchops* и некоторых крачек, наличие его у ржанкообразных связано не вообще со вторичным прокинетизмом, а только с определенным уровнем развития этого типа внутричерепной подвижности (Юдин, 1965).

Сравнительно-морфологическое и функциональное значения praeethmoideum остаются до сего времени неясными, так как имеющиеся по этим вопросам литературные данные противоречивы. Исходя из концепции Гофера (Hofer, 1955), praeethmoideum можно рассматривать в качестве рудимента этмоидального скелета ростральной части надклювья, сохранившегося в процессе преобразования первично прокинетического голоринального черепа в ринхокинетический схизоринальный.

По предположению К. А. Юдина (1958, 1965), это окостенение представляет собой новообразование, которое несет во вторично прокинетическом черепе функцию ограничителя гибкой зоны конька надклювья. Ф. Я. Дзержинский (1968) полагает, что praeethmoideum следует считать обособившейся частью mesethmoideum, которая вместе с хрящом основания носовой перегородки и развивающимися в последнем одной-двумя маленькими косточками образует эластичную консоль, поддерживающую гибкую зону надклювья. Приведенные выше обстоятельства, а также и то, что состояние praeethmoideum дает ценные факты для понимания истории развития группы ржанкообразных, побудили автора продолжить изучение этого интересного образования.

В качестве основного объекта исследования был избран череп чаек рода *Larus*, поскольку praeethmoideum и все прочие связанные с ним структуры развиты в этой группе полней, чем у других ржанкообразных. Прокинетизм и типическая схизориния, а вместе с тем и внутренняя подвижность верхней челюсти у чаек рода *Larus* формируются в онтогенезе на основе малодифференцированного ринхокинетизма и первично атипической схизоринии (Юдин, 1958, 1965), поэтому есть полное основание считать прокинетизм черепа этих птиц вторичным.

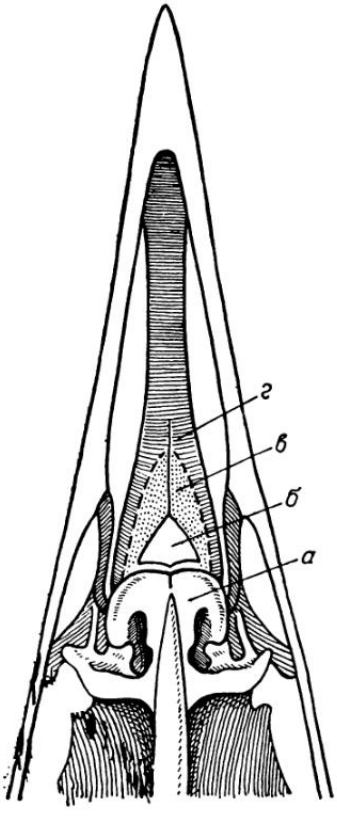


Рис. 1. Основание конька надклювья *Larus marinus* вид снизу (элементы костного неба удалены):
а — mesethmoideum; *б* — praeethmoideum; *в* — processus frontalis praemaxillaris; *г* — processus praemaxillaris nasalis

Переход от птенцового состояния к дефинитивному совершается у чаек, с одной стороны, путем редукции значительной части первоначально очень растянутой гибкой зоны конька надклювья, с другой — посредством формирования типической схизоринии. В результате гибкая зона резко укорачивается и локализуется при основании надклювья, а носовые ямы приобретают щелевидное строение. Происходит полное отделение верхнечелюстных отростков носовых костей от предчелюстных отростков их же, и частичное — от лобных площадок, чем значительно повышается внутренняя подвижность надклювья.

Таким образом прокинетизм у чаек не только развивается на основе внутричелюстной подвижности, но и требует для своего окончательного оформления сохранения некоторых элементов этой подвижности за счет усиления схизоринии. Поэтому нельзя рассматривать состояние кинетичности черепа чаек как переходное от ринхокинетизма к прокинетизму голоринальных птиц. Praeethmoideum закладывается и развивается у чаек в самом конце постэмбрионального онтогенеза, после того как молодая птица становится вполне самостоятельной. У видов средней величины (например, *Larus canus*) этот процесс происходит в период смены гнездового наряда на первый зимний.

Зачаток praeethmoideum возникает в виде самостоятельного центра окостенения в хряще крыши носовой полости, который непосредственно продолжает mesethmoideum в ростральном направлении. Первоначально, между prae- и mesethmoideum имеется хрящевая прослойка (рис. 3), которая в дальнейшем постепенно сужается и в конце развития совсем исчезает. На ее месте в дефинитивном черепе остается щель, заполненная рыхлой соединительной тканью.

Свод костного надклювья взрослых чаек, в отличие от монолитного, неподвижного внутри себя свода надклювья голоринальных птиц, представляет собой разрезную конструкцию, отдельные элементы которой имеют возможность изгибаться и даже несколько смещаться по отношению друг к другу, чем и обеспечивается способность крыши черепа в целом изгибаться вверх и вниз. Всего таких гибких элементов в чере-

пе чаек имеется три пары. Первую пару образуют сильно утонченные и преобразованные в прямые пластинки задние концы лобных отростков praemaxillaria; вторую и третью — предчелюстные и верхнечелюстные отростки nasalia (рис. 4).

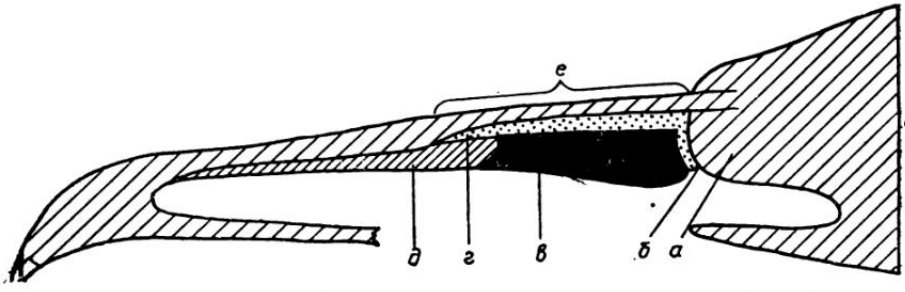


Рис. 2. Надклювье *Larus argentatus*, продольный разрез (схема):
а — mesethmoideum; *б* — щель между prae- и mesethmoideum; *в* — praeethmoideum; *г* — соединительнотканная прослойка; *д* — хрящевой гребень; *е* — гибкая зона

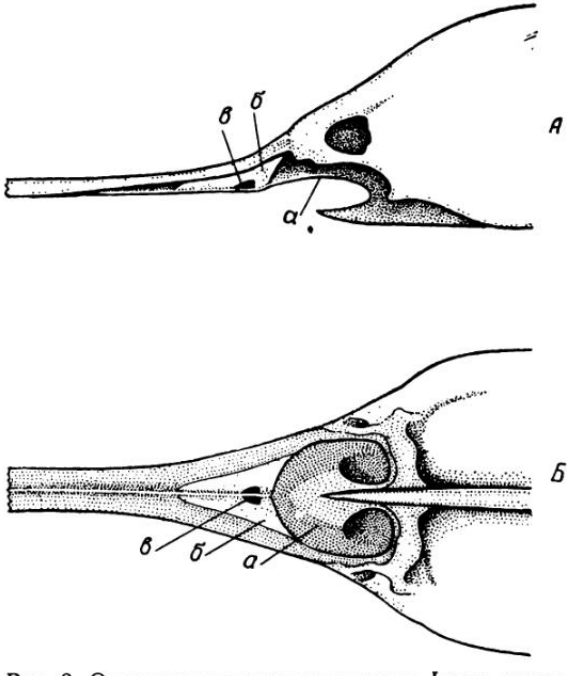


Рис. 3. Основание конька надклювья *Larus canus*.
А — вид сбоку; *Б* — вид снизу:
а — mesethmoideum; *б* — этмоидальный хрящ; *в* — зачаток praeethmoideum

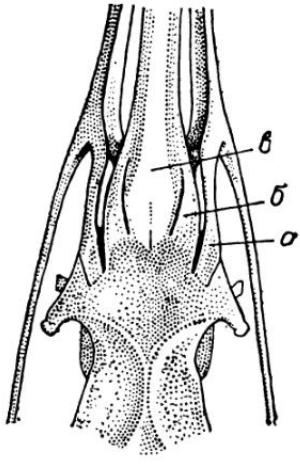


Рис. 4. Основание надклювья *Larus argentatus*, вид сверху:
а — processus maxillaris nasalis; *б* — p. praemaxillaris nasalis; *в* — p. frontalis praemaxillaris

Praeethmoideum прикрепляется у чаек к внутренней поверхности среднего отрезка свода надклювья, т. е. к описанным выше истонченным участкам лобных отростков praemaxillaria. Площадка, на которой крепится praeethmoideum, при рассмотрении изнутри имеет очертания треугольника, обращенного вершиной вперед. Вся она покрыта толстым слоем волокнистой соединительной ткани, которая прочно и вместе с

тем до некоторой степени подвижно связывает praeethmoideum с коньком надклювья. Спереди и с боков praeethmoideum непосредственно связан с хрящом крыши носовой полости, имеющей по медиальной линии гребневидное утолщение, от которого отходит носовая перегородка. У крупных чаек (*L. marinus, L. argentatus, L. hyperboreus*) в этом гребне иногда развиваются одна-две маленьких косточки, как бы продолжающих praeethmoideum.

Как видно из предыдущего, медиальный отрезок свода надклювья на уровне прикрепления praeethmoideum представляет собой в целом трехслойное образование. Его наружный слой составляют пластинчатые участки лобных отростков praemaxillaria, средний — волокнистая соединительная ткань, внутренний — эндохондриальная кость (praeethmoideum). При рассмотрении препарата верхней челюсти чайки со стороны полости носа отчетливо видно, что по мере поднятия надклювья щель между prae- и mesethmoideum расширяется, а при опускании — сужается. Этот эффект и создает впечатление, что как будто бы лобные отростки praemaxillaria изгибаются только по линии, лежащей прямо над щелью (Юдин, 1958).

Иной результат дают эксперименты с головами чаек, разрезанными в плоскости симметрии. На таких препаратах ясно видно, что средний отрезок свода надклювья изгибается на всем протяжении уплощенных участков лобных отростков praemaxillaria, т. е. в пределах зоны, ширина которой даже несколько больше длины praeethmoideum. Как при подъеме, так и при опускании надклювья praeethmoideum не поддается силам изгибания, так как его медиальная линия укреплена костным гребнем. Лежащие над ним лобные отростки praemaxillaria, напротив, изгибаются свободно. Последнее возможно лишь потому, что между рассматриваемыми элементами имеется прокладка из соединительной ткани, обладающая значительной эластичностью. Во время поднимания надклювья эта прокладка растягивается по вертикали у вершины и основания praeethmoideum и сжимается над его средней частью, а при опускании надклювья ниже исходной плоскости — сжимается у концов элемента и растягивается над его серединой.

Таким образом, внутренняя поверхность гибкой зоны лобных отростков praemaxillaria имеет прочную и вместе с тем эластичную опору на всю верхнюю плоскость praeethmoideum, чем обеспечивается повышение ее устойчивости без ущерба для гибкости. Одновременно с «пульсацией» соединительнотканной прокладки на препаратах хорошо прослеживается еще и работа praeethmoideum на растяжение и сжатие. Работа на растяжение, по-видимому, не очень значительна, принимая во внимание то, что praeethmoideum связан с mesethmoideum рыхлой тканью. Работа на сжатие, напротив, должна быть много большей, поскольку praeethmoideum при опускании надклювья ниже исходной плоскости зажимается между mesethmoideum и костно-хрящевым гребнем крыши носовой полости (см. рис. 2).

Косвенным аргументом в пользу этого предположения может служить то, что ячейки костной основы praeethmoideum заполнены не воздухом, а жировой тканью, которая, как известно, придает опорным элементам повышенную эластичность. Работая на сжатие, praeethmoideum преобразует часть сил, развиваемых челюстными мускулами и стремящихся переломить основание конька надклювья, в силы, растягивающие его гибкую зону, которые далее погашаются за счет прочности последней на разрыв.

Кроме того, praeethmoideum функционирует в рассматриваемом комплексе как часть буферной системы, смягчающей резкость ударов

и толчков, передающихся от монолитной вершины надклювья на mesethmoideum. Таким образом, praeethmoideum надлежит рассматривать в функциональном плане как приспособление опорно-амортизационного значения, улучшающее механические свойства разрезной конструкции надклювья схизоринального вторично прокинетического черепа чаек.

Ту же роль выполняет это окостенение у поморников, чистиковых, тиркушек, ряда бегунков и рачьих ржанок, о чем свидетельствует глубокое сходство его строения и взаимоотношений с окружающими структурами у всех названных групп птиц. В частности, praeethmoideum у них располагается полностью в пределах гибкой зоны конька надклювья, что удалось установить в результате специального переисследования материалов. Таким образом, указанное выше расположение praeethmoideum характерно не только для водорезов и некоторых крачек, как это предполагалось ранее (Юдин, 1965), но и для всех прочих ржанкообразных, имеющих это окостенение.

Так как praeethmoideum появляется в сравнительном ряду ржанкообразных на среднем уровне развития группы и редуцируется при высоких формах специализации (Юдин, 1965), считать его рудиментом этмоидального скелета вершинной части надклювья (Hofer, 1955) не представляется возможным. Нет оснований рассматривать его и в качестве обособившейся части mesethmoideum (Дзержинский, 1968), поскольку praeethmoideum закладывается в онтогенезе независимо и много позже этого окостенения и лишь в самом конце развития вступает с ним в контакт.

Более вероятно предполагать, что praeethmoideum представляет собой новообразование, которое возникло в процессе филогенеза ржанкообразных птиц как часть приспособления, улучшающего механические свойства вторично прокинетического черепа. До известного уровня развития вторичного прокинетизма это приспособление вполне удовлетворяет тем требованиям, которые предъявляются образом жизни ржанкообразных к их челюстному аппарату. Выше этого уровня при переходе к добыванию корма путем пикирования в воду и применении клюва в качестве ударно-колющего «орудия» (крачки) или при выработке специфических приемов кормодобывания посредством «резания» воды (*Rhynchops*) конструкция надклювья, включающая praeethmoideum, оказывается неудовлетворительной и претерпевает перестройки, описание которых уже давалось ранее (Юдин, 1965). В результате этих преобразований praeethmoideum, как элемент опорно-амортизирующего приспособления, теряет свое значение и уступает место иным, более эффективным и менее сложным механизмам.

ЛИТЕРАТУРА

Дзержинский Ф. Я. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. Канд. дисс. МГУ, 1968.

Юдин К. А. Кинетизм черепа чайковых и чистиковых птиц. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1958, т. 25.

Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. «Фауна СССР», нов. сер., 1965, № 91.

Hofer H. Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. «Acta XI Congr. Intern. Orn.». Basel, 1955.

Н. Н. Карташев

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГЛАЗА ПТИЦ

СООБЩЕНИЕ 1

Исследование рецепторов позвоночных животных в разных аспектах привлекает в последнее время внимание не только морфологов, но экологов, физиологов, инженеров и других специалистов. Представляют интерес периодические обзоры, показывающие, хотя бы в конспективной форме, уровень накопленных сведений по тому или иному рецептору.

Органы зрения птиц пока исследованы слабо. Изучено очень небольшое число видов. Результаты отдельных работ часто трудно сопоставимы из-за отличий в методике. Поэтому сейчас практически невозможно достаточно обоснованно связать обнаруженные различия в строении глаз с экологическими особенностями отдельных систематических групп и видов птиц.

В отличие от других классов позвоночных животных среди птиц нет ни одного вида с редуцированным зрением. Общепринято, что у птиц глаза — доминирующий анализатор (Plate, 1924; Franz, 1934; Buddenbrock, 1952; Prince, 1956 и др.). Видимо, только у киви как доминирующий рецептор функционирует орган обоняния, а зрение играет подчиненную роль. Эксперименты показали, что у птиц система зрительного анализатора по подвижности и силе возбудительных процессов значительно опережает слуховой анализатор (Коган, 1958—1959). Экспериментальное выключение зрения у птиц резко угнетает их двигательную активность и пищевую возбудимость (Айрапетьянц, 1960; Бияшева, Орлов, 1960).

Лоренц (Lorenz, 1952) писал, что дерущиеся вороны никогда не пытались клевать друг друга в глаза. То же самое отметил Пумфри (Pumphrey, 1961) в опытах с совой и домашними птицами. Видимо, эта особенность поведения, обеспечивающая взаимную защиту глаз, выработалась в эволюции птиц именно в связи с доминирующей ролью зрения в их жизни.

Чем больше размер глаза, тем крупнее изображение на сетчатке. Больший размер изображения «включает» большее число рецепторных элементов и, следовательно, дает возможность более тонкого анализа деталей воспринимаемого изображения. Поэтому животные с относительно большими глазами имеют бóльшую остроту зрения. Глаза птиц велики и по абсолютным и по относительным размерам. Диаметр глаза африканского страуса около 50 мм (Walls, 1942). У серой вороны го-

ризонтальный диаметр глаза 20,0 мм, а длина оси 15,2 мм, у дрозда-рябинника — соответственно 13,0 и 9,0 мм, у городской ласточки — 9,5 и 8,5 мм, у белой трясогузки — 8,1 и 5,2 мм (Franz, 1934) и т. п.

Еще более показательны данные по относительным размерам глаз. У африканского страуса, весящего около 90 кг, глаза по абсолютным размерам вдвое крупнее глаз человека; у обыкновенно канюка (вес около 1 кг) по абсолютным размерам глаз равен глазу человека.

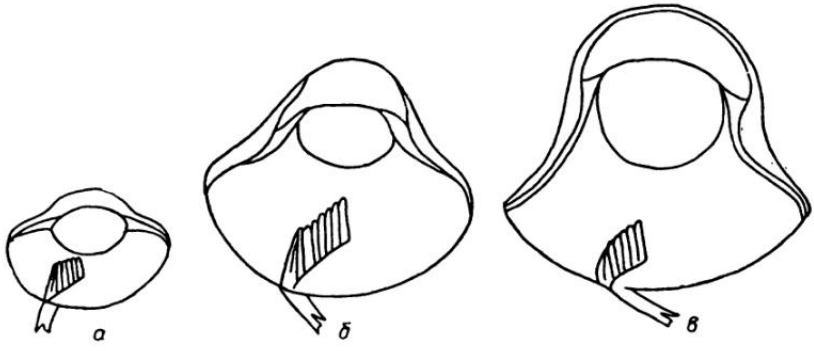


Рис. 1. Форма глаза птиц:
а — плоская (лебедь шипун), *б* — сферическая или округлая (беркут), *в* — трубчатая (филин)

У скворца и человека вес головы составляет примерно $^1/_{10}$ веса тела. Но вес глаз у человека менее 1% веса головы, а у скворца — около 15% (Pumphrey, 1961). Отношение веса обоих глаз к весу тела у обыкновенной пустельги равно 1/35, у сороки — 1/45, у павлина — 1/326, у серого гуся — 1/576 (Gadow, 1891), у полярной крачки — 1/42, у серебристой чайки — 1/120 и т. п.

Можно заметить, что глаза относительно более крупны у мелких птиц, чем у больших по размерам близких видов; у животноядных птиц глаза обычно крупнее, чем у «мирных» птиц, питающихся преимущественно растительной пищей; у ночных и сумерочных птиц крупнее, чем у дневных, у молодых несколько крупнее, чем у взрослых (рост глаз завершается раньше, чем рост всего тела) и т. п.

Уоллс (Walls, 1942) делит глаза по форме на 3 группы: плоские, сферические (округлые) и трубчатые (рис. 1). Другие авторы по сути дела принимают это же деление глаз, но иначе их называют (короткие и длинные и т. п.). Несмотря на различия во внешней форме, задняя часть глаза, где расположена сетчатка, всегда близка к сегменту сферы.

В плоских глазах глазная ось составляет 0,7—0,8 вертикального диаметра глаза. К этой группе относятся многие плавающие и ныряющие птицы (камышница, поганки и др.), цапли, многие кулики (чибис и др.), куриные, многие воробьиные (белая трясогузка, скворец и др.). В глазах сферической формы отношение глазной оси к вертикальному диаметру близко к единице (0,85—0,95). Таковы глаза многих дневных хищных птиц, стрижей, чаек. В трубчатых глазах это соотношение равно единице или чуть больше. К этому типу относятся глаза некоторых дневных хищников (обыкновенный канюк, орлан-белохвост) и большинства сов. Однако у обыкновенной неясыти (Franz, 1934) глаз сферический (0,9). В трубчатых глазах изображение на сетчатке может быть или мелким, когда относительно округлый хрусталик приближен к сет-

чатке (совы), или большим, когда уплощенный хрусталик выдвинут вперед, как у дневных хищников. Пумфри (Pumphrey, 1961) полагает, что уклонение от сферической формы облегчает вес глаз птиц без заметных оптических потерь (в сферическом глазу экваториальная его часть оптически не используется).

Вертикальный и горизонтальный диаметры глаза обычно равны. Всегда существует назальная асимметричность: роговица и хрусталик чуть повернуты или даже несколько сдвинуты к клюву. Этим, видимо, достигается увеличение перекрывания полей монокулярного зрения (Walls, 1942 и др.).

Глазные мышцы у птиц развиты слабо. Поэтому подвижность глаза в глазнице очень невелика; у сов они, видимо, практически неподвижны.

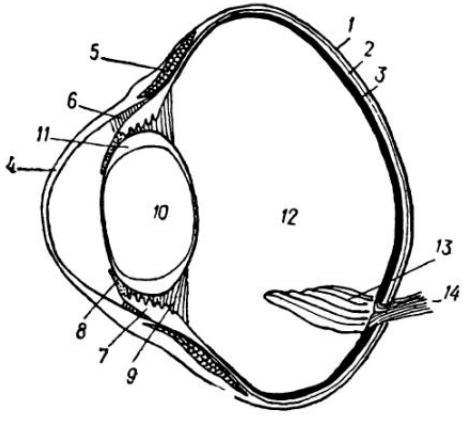


Рис. 2. Схема глаза птицы:
1 — склера; *2* — сосудистая оболочка; *3* — сетчатка; *4* — роговица; *5* — костное склеральное кольцо; *6* — связка; *7* — ресничное (цилиарное) тело; *8* — радужина; *9* — волокна цинновой связки; *10* — хрусталик; *11* — аннулярное кольцо хрусталика; *12* — стекловидное тело; *13* — гребень; *14* — зрительный нерв

Склера у птиц плотная. В склере на передней поверхности глаза у всех птиц образуется костное склеральное кольцо, образованное 10—18 налегающими друг на друга костными чешуйками (Lemrich, 1931; рис. 2). В больших, особенно трубчатых, глазах чешуйки отчетливо пневматичны. Костное склеральное кольцо предохраняет переднюю часть глаза от деформации. Особенно плотны и крепки чешуйки костного склерального кольца ныряющих птиц (бакланы, чистиковые и др.). Начиная от нижней кромки костного склерального кольца, всю остальную часть склеры образует гиалиновый хрящ. Он тонок у мелких птиц, плотен и толст у крупных (особенно у хищников и ныряющих птиц). Его функция — сохранение формы глаза. Около входа зрительного нерва участок склеры часто окостеневает (хорошо развит у дятлов, меньше — у некоторых воробьиных и других птиц). Очень велики участки окостенения склеры у сов.

В передней части глаза склера переходит в прозрачную округлую роговицу. Ее раствор, т. е. длина дуги относительно центра глазного бокала, составляет 110—130° у ночных птиц и обычно не превышает 70—85° у дневных форм (Rochon-Duvigneaud, 1943, 1950; Oehme, 1962). У разных видов гусеобразных раствор роговицы колеблется в пределах 86—113° (Тарчевская, 1967), у чайковых — 65—105° (Брауде, 1969). Общие размеры, толщина и степень кривизны роговицы связаны с экологическими особенностями отдельных групп. Обычно она меньше и толще у дневных птиц; больше, тоньше и сильнее изогнута у ночных; у хорошо ныряющих птиц роговица заметно более толста и уплощена. Резкие видовые различия в степени кривизны роговицы у гусеобразных и чайковых отмечают В. А. Тарчевская (1967) и М. И. Брауде (1969). Поверхность роговицы остается всегда гладкой, блестящей и влажной: хорошо развитая у всех птиц мигательная перепонка смазывает ее секретом глазных желез и удаляет осевшие посторонние частицы (Hill, 1964 и др.).

Роговица птиц участвует в аккомодации глаза: при сокращении мускула Крамптона, отходящего от переднего края костного склерального кольца и прикрепляющегося у границы роговицы, пластинки склерального кольца сближаются, уменьшая диаметр глаза и увеличивая внутриглазное давление; при этом прозрачная часть роговицы выгибается вперед (Franz, 1909).

Одевающая внутреннюю поверхность склеры сосудистая оболочка у птиц обычно относительно толще, чем у других позвоночных. Наиболее мощна она на дне глаза. У многих птиц в толще сосудистой оболочки обнаружены тяжи гладких (цапли) или поперечнополосатых (клесты) мышечных волокон и соединительнотканных тяжей. Особенно они заметны в области ямки. Предполагают, что это механизм регулирования тока крови в сосудах; видимо, он может и несколько изменять положение ямки при аккомодации (Duke-Elder, 1958). У дятлов миоидная ткань сосудистой оболочки развита особенно сильно и, возможно, выполняет роль амортизатора, предотвращающего повреждение внутренних частей глаза при долблении (Walls, 1942). Благодаря обилию пигментных клеток сосудистая оболочка птиц имеет темную, чаще черную, окраску. В первых работах указывалось на наличие у сов блестящего отражающего слоя — зеркальца (tapetum), характерного для глаз некоторых млекопитающих и рыб; в более поздних работах (Walls, 1942; Oehme, 1961) опровергается наличие зеркальца в глазах всех исследованных птиц, в том числе и сов.

В области костного склерального кольца сосудистая оболочка переходит в ресничное (или цилиарное) тело и в радужину. От ресничного тела отходят радиально расположенные — ресничные или цилиарные отростки, вершинами направленные к хрусталику. У крупных птиц этих отростков бывает более ста. При помощи связки lig. pectinatum ресничное тело прикрепляется к костному склеральному кольцу. От вершин ресничных отростков отходят волокна цинновой связки, прикрепляющиеся к оболочке хрусталика.

С ресничным телом тесно связаны поперечнополосатые ресничные мышцы. Обычно их две: упомянутый выше мускул Крамптона (изгибающий роговицу) и мускул Брюкке (иногда он разделяется на две части). Последний отходит от внутренней поверхности склеры в области прикрепления lig. pectinatum и прикрепляется к наружной поверхности ресничного тела.

В водной среде происходит оптическая аннуляция роговицы. Поэтому у водных птиц мускул Крамптона либо развит очень слабо (гагары, поганки, пингвины; Ischreyt, 1913), либо отсутствует (обыкновенный чистик; Franz, 1909). У сов, наоборот, этот мускул развит хорошо, а мускул Брюкке мал и может совсем отсутствовать.

Радужина тонка у цилиарного тела (и лежит кнаружи от последнего), заметно утолщается посредине и снова становится несколько тоньше у края зрачка. Большую часть радужины занимает хорошо развитая поперечнополосатая мышца — сжиматель зрачка m. sphincter pupillae. Хорошо развит и ее антогонист — m. dilatator pupillae с радиально расположенными гладкими волокнами. Сжиматель зрачка особенно сильно развит у водных и околоводных птиц: бакланов, олуш, буревестников, морских чаек и др. (Walls, 1942 и др.).

Окраска радужины в классе птиц очень варьирует, хотя у большинства видов она коричневая, и определяется не только наличием пигментов, обычно каратиноидного типа, но и отражающими свет бесцветными веществами (птерины, липиды) и связками колагеновых волокон (Oehme, 1969, б). У части видов выражена индивидуальная, возрастная и,

реже, сезонная изменчивость окраски радужины (Walls, 1942; Mörike, 1955 и др.).

Уоллс (Walls, 1942) предполагает, что в эволюции птиц проявляется тенденция увеличения контрастности окраски глаза, а это позволяет использовать ее как украшение (или оптический сигнал. — *Н. К.*). У ряда видов птиц благодаря ярко окрашенной радужине глаза резко выделяются на фоне головы. С другой стороны, затаившаяся птица часто закрывает глаза, что предотвращает ее демаскировку (козодои и др.). У части видов при малозаметной (обычно коричневой) окраске радужины глаза окружены резко контрастным по окраске кольцом перьев (белоглазки, некоторые дрозды) или участками голой, ярко окрашенной кожи (некоторые бакланы, куриные, дневные хищники и т. п.).

Зрачок — отверстие в центре радужины — очень подвижен, а степень его раскрытия может варьировать в широких пределах. Он суживается при возрастании освещенности и расширяется при ее снижении. Форма зрачка обычно округлая; у голубей и куриных — в виде косого овала. У пингвинов при сокращении зрачка он принимает форму четырехугольника. Отмечено сужение зрачка при движении мигательной перепонки, при резких эмоциональных воздействиях и т. п. У американской совки *Otus asio* латентный период сужения зрачка равен 0,05—0,1 сек., а расширения 0,15—0,2 сек. (Bishop, Stark, 1965).

Левине (Levine, 1955) установил, что пучок света, направленный по оптической оси одного глаза, вызывает у голубя сокращение зрачков обоих глаз, а у совы — лишь освещаемого. Автор объясняет это тем, что у голубя свет, направленный в один глаз, проходит в другой, проникая через оболочки глаза и тонкую межглазничную перегородку; сокращение интенсивности света, проходящего через эти преграды, приводит к тому, что степень сокращения зрачка второго глаза меньше. У сов оптические оси глаза расположены под меньшим углом, а перегородка между орбитами толще. Поэтому пучок света, направленный в один глаз, во второй не проникает. Эти опыты, по мнению их автора, полностью отрицают наличие у птиц согласованности сокращения зрачков.

Хрусталик у птиц в течение всей жизни мягкий, легко деформируемый (Duke-Elder, 1958); особенно мягок он у бакланов (Hess, 1910). У большинства видов птиц хрусталик чечевицеобразной формы. У сов, гусей, уток, козодоев кривизна передней и задней поверхности хрусталика одинакова или весьма сходна. У дневных хищных птиц, у большинства воробьиных, голубей, куриных и других птиц, кривизна передней поверхности хрусталика выражена значительно слабее, чем задней (например, у обыкновенного канюка радиус кривизны передней стороны 10,5 мм, задней — 6,5 мм, у обыкновенного фазана — соответственно 7 и 4 мм и т. п.). У качурки *Hydrobates pelagicus*, обыкновенного удода и, видимо, всех попугаев передняя поверхность хрусталика сильно уплощена, задняя — сильно выпукла (Rochon-Duvigneaud, 1943). По нашим данным, у чистиковых птиц (кайры, гагарка, чистик и др.) эта асимметрия выражена еще резче: передняя поверхность хрусталика почти плоская, а задняя — сферическая.

Внешний слой хрусталика образует его оболочку. Она очень тонка на передней и задней его поверхности, а по периметру заметно утолщается; это утолщение обычно называют аннулярным кольцом. Между аннулярным кольцом и собственно телом хрусталика обычно обнаруживается щель с альбуминовой жидкостью. Полагают, что это облегчает изменение формы хрусталика при сжимании последнего в результате сокращения цилиарных отростков. Степень развития аннулярного коль-

ца варьирует в широких пределах. Оно хорошо развито у дневных хищных птиц, стрижей, ласточек, мало — у гусеобразных, чистиковых, трубконосых, веслоногих, козодоев и т. д., рудиментарно у страусообразных и совсем не выражено у австралийского куриного гуся *Cereopsis novaehollandiae* (Duke-Elder, 1958). По мнению Уоллса (Walls, 1942), аннулярное кольцо развито тем лучше, чем выше аккомодационная способность глаза. Однако у ряда видов с очень высокой аккомодацией (бакланы; Hess, 1912) аннулярное кольцо мало. Рабб (Rabb; по Rochon-Duvigneaud, 1943) пытается, но, на наш взгляд, мало аргументированно, связать величину аннулярного кольца со скоростью полета: оно лучше развито, по его мнению, у хороших летунов. Опубликованные данные пока не позволяют увязать видовую специфику формы и внутренней структуры хрусталика птиц с их экологическими особенностями.

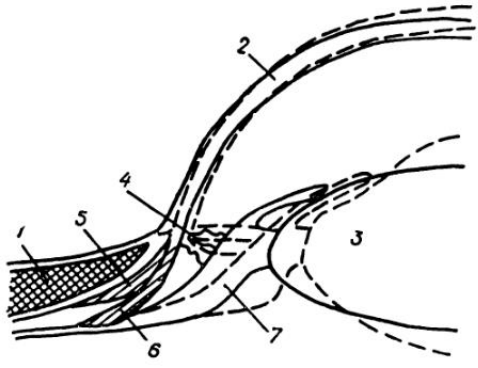


Рис. 3. Схема аккомодации глаза птиц (по Пумфрей):

1 — склеральное кольцо; *2* — роговица; *3* — хрусталик; *4* — связка; *5* — мускул Крамптона; *6* — мускул Брюкке; *7* — ресничное тело. Положение частей глаза при дальнем зрении показано сплошными линиями, при близком — пунктиром

Стекловидное тело, заполняющее всю полость глаза позади хрусталика, у птиц более вязкое, чем у других позвоночных. Оно состоит из внутриглазной жидкости, в которой находится сложная сеть тонких коллагеновых волокон (Tansley, 1965).

Аккомодация глаза птиц осуществляется одновременно несколькими путями: изменением степени изгиба роговицы (механизм этого процесса уже описан выше), изменением формы хрусталика и его перемещением (рис. 3). При сокращении и расслаблении мускула Брюкке (см. выше) происходит перемещение хрусталика. Изменение длины ресничных (цилиарных) отростков и, соответственно, изменение натяжения волокон цинновой связки меняет натяжение оболочки хрусталика: он становится более выпуклым или уплощается. Видимо, в какой-то степени оказывает влияние на форму хрусталика и сжиматель зрачка (Oehme, 1969, a).

Среди птиц наименьшая аккомодация у сов (у филина — около 4 диоптрий), у воробьиных она ограничены пределами 8—12 диоптрий, у дневных хищников — несколько выше (Hess, 1912). Аккомодационные способности глаза баклана лежат в пределах 40—50 диоптрий. Все последующие авторы сводок и частных работ пересказывают эти данные, не приводя новых материалов.

Своеобразная часть глаза птиц — гребень (pecten). Это вырост, лежащий в стекловидном теле; основание его находится в области входа зрительного нерва, а вершина направлена к хрусталику, но никогда с ним не соприкасается. У большинства видов птиц он устроен сходно: это вырост, боковые стенки которого несут складки. Площадь основания гребня, его длина, форма, высота (т. е. степень выдвижения в стекловидное тело) и число складок сильно варьируют у разных видов птиц (Gadow, 1891; Wood, 1917; Kajikawa, 1923; Frans, 1934 и др.). Наиболее прост гребень киви: это конусообразный вырост без боковых складок (как у ящериц). У остальных птиц число боковых складок гребня варьирует от 3—5 до 30. Гребень может быть низким (т. е. слабо вдающим-

ся в стекловидное тело: цапля кваква, пустельга и др.) или, наоборот, высоким, сильно вдающимся в стекловидное тело и почти достигающим хрусталика (деревенская ласточка, большой пестрый дятел, гуси, лебеди и др.).

Подробную классификацию гребня по его положению, размерам и форме дает Вуд (Wood, 1917). Гистологически гребень имеет опорную ткань (по происхождению глиальную; Bernd, 1905; Franz, 1909), которая густо насыщена мощной капиллярной сетью, снабжающейся артерией, идущей от склеры и независимой (!) от сосудов сосудистой оболочки. Мощная вена гребня уходит в склеру, так же минуя венозную систему сосудистой оболочки. Гребень всегда в большей или меньшей степени пигментирован (эпителиальные клетки, содержащие пигмент, лежат между капиллярами); обычно пигментация усиливается к вершине. Видимо, благодаря пигментации устраняется (или уменьшается) отражение света от гребня в темной камере глаза.

Тонкие экспериментальные работы Вингстранд и Мунк (Wingstrand, Munk, 1965) ясно показали, что основная функция гребня — дополнительное (к функции сосудистой оболочки) снабжение кислородом внутренних слоев сетчатки и стекловидного тела. После полной блокады артериальных сосудов гребня наступает его дегенерация, сопровождаемая резким падением градиента кислорода в стекловидном теле; наступает кислородное голодание внутренних слоев сетчатки и постепенная их дегенерация. Вероятно, хотя экспериментально пока и не доказано, что гребень способствует удалению из стекловидного тела и внутренних слоев сетчатки CO_2 и других продуктов метаболизма.

Эти авторы вполне резонно указывают, что наряду с основной питательной функцией гребень, вероятно, может выполнять и другие, добавочные функции. Они же дают детальный обзор и критику всех ранее выдвигавшихся гипотез о функции гребня (их предлагалось более 30): стабилизация глазного давления или, наоборот, участие в изменении внутриглазного давления, что должно способствовать аккомодации, поддержание температуры глаза при полете, адсорбция рассеянного света, увеличение возможности видеть движение предмета благодаря его прерывистому изображению на сетчатке из-за отбрасываемой гребнем тени (форма и размеры тени очень резко варьируют у разных видов; Menner, 1938), выполнение функции «темного зеркала», отбрасывающего изображение находящегося в небе объекта на сетчатку и т. п. В последнее время высказывались предположения, что зубчатая тень складок гребня на сетчатке позволяет птице определять перемещение солнца и тем самым свое широтное положение (Гриффин, 1966; Griffin, 1952, 1953; Matthews, 1955; Gorzo, 1965 и др.). Однако пока все эти предположения о той или иной добавочной функции гребня остаются недоказанными; они требуют экспериментального подтверждения и большей аргументации.

Следует еще раз подчеркнуть, что вариации в положении, форме и размерах гребня, степени его складчатости и пигментированности у изученных видов очень велики (Walls, 1942; Rochon-Duvigneaud, 1943, 1950; Duke-Elder, 1958 и др.). В общей форме, видимо, можно говорить, что гребень лучше развит и имеет большее число складок у дневных птиц и у видов, питающихся подвижной добычей, чем у видов ночных или растительноядных. Наши наблюдения (совместно с Т. М. Корнеевой и К. В. Авиловой) показывают, что довольно ясные видовые отличия в форме, размерах и положении гребня обнаруживаются и у близко родственных видов (чистиковые, чайковые, гусеобразные и др.). Дать достаточно точную экологическую оценку наблюдавшихся видовых и

групповых различий в строении гребня пока нельзя, так как нет соответствующих экспериментов, на которые можно было бы опираться. Поэтому дальнейшие исследования в этом направлении представляются нам весьма важными.

К сосудистой оболочке по всей ее внутренней поверхности примыкает слой пигментных эпителиальных клеток. Их многочисленные отростки охватывают светочувствительные клетки сетчатки, простираясь до уровня внутренних члеников последних. Поэтому соединение пигментного слоя с сетчаткой очень плотное. Каждая пигментная клетка содержит темный пигмент — фукциновые гранулы. При сильном световом раздражении гранулы пигмента мигрируют по отросткам пигментных клеток, заполняя промежутки между зрительными клетками; одновременно колбочки сокращаются, а палочки удлиняются. При низкой освещенности пигмент перемещается в базальную часть пигментной клетки, колбочки удлиняются, а палочки сокращаются. Движение пигмента при изменении освещенности происходит быстро и рассматривается как защита светочувствительных клеток от излишнего светового раздражения (Walls, 1942 и др.).

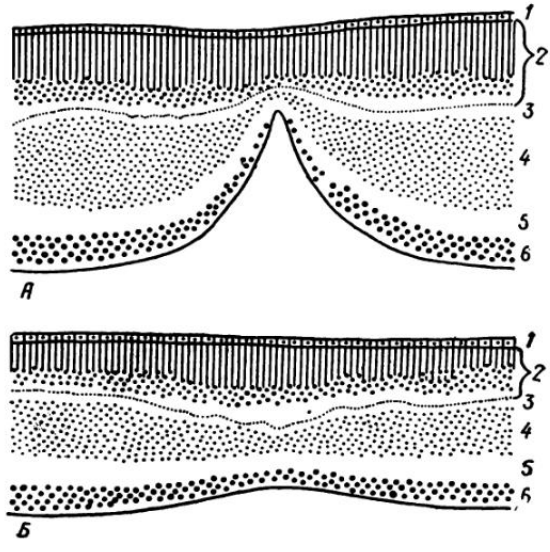


Рис. 4. Поперечный разрез сетчатки беркута (по Поляк, схематизированно): *А* — через центр глубокой центральной ямки, *Б* — через центр слабее развитой височной ямки:

1 — пигментный слой; *2* — слой фоторецепторных клеток (в него входит наружный ядерный слой, образованный ядрами палочек и колбочек), *3* — наружный сетчатый слой, *4* — внутренний ядерный слой (ядра ассоциативных клеток); *5* — внутренний сетчатый слой, *6* — слой ганглиозных клеток

Сетчатка выстилает заднюю часть глаза птицы, доходя примерно до его экватора. В коротких (плоских) глазах она обычно занимает меньшую площадь, чем в длинных трубчатых глазах. В схеме гистологическое строение сетчатки глаза птиц сходно с таковым других классов позвоночных. Обычно отмечают, что у птиц сетчатка несколько толще, а ее слоистость выражена четче, чем у большинства других позвоночных (Винников, 1947; Walls, 1942; Rochon-Duvigneaud, 1943; Polyak, 1957 и др.). Литературные данные по толщине сетчатки птиц немногочисленны и часто противоречивы. Толщина сетчатки не зависит от абсолютных размеров глаза (Rochon-Duvigneaud, 1943; Oehme, 1961, 1962), например, у хохлатой синицы сетчатка значительно толще (400 мк на уровне фовеального валика), чем у более крупных красной куропатки (290 мк), скворца (250 мк), сипухи (144 мк), и почти такая же, как у пеночки-трещотки (450 мк), ястреба-перепелятника (356—400 мк), аиста марабу (450 мк) и т. п.

В общем, наиболее толстая сетчатка характерна для дневных птиц (максимальный из ныне известных показателей — 630 мк у змееяда) и насекомоядных воробьиных. Более тонкая сетчатка у ночных (совка-

сплюшка 185 мк, однако у филина 240—360 мк) и «мирных» растительноядных дневных птиц. Однако здесь, видимо, очень много исключений. Так, у обыкновенной пустельги сетчатка такой же толщины (187 мк) или даже тоньше, чем у многих сов.

Абсолютные размеры всех типов клеток сетчатки изученных птиц очень сходны и аналитическая способность сетчатки разных птиц, видимо, различается мало. Однако острота зрения более крупных по абсолютным размерам глаз выше благодаря большему изображению объекта на сетчатке. Так, острота зрения орла выше, чем синицы и т. п. (Rochon-Duvigneaud, 1943).

Светочувствительные клетки сетчатки птиц тонкие и лежат очень плотно. Все до сих пор исследованные птицы имеют смешанную сетчатку, состоящую из палочек и колбочек; у многих птиц обнаружены и двойные колбочки (Franz, 1909, 1934; Walls, 1942; Detwiler, 1943; Duke-Elder, 1958 и др.). Следует добавить, что плотное расположение фоторецепторов в сетчатке птиц очень затрудняет точное различение палочек и колбочек.

Палочки у птиц тонкие и длинные (у скворца 49,5—52,2 мк, у обыкновенной неясыти 70,8—74,3 мк и т. п.; Oehme, 1961). В них хорошо развит сократимый миоид и длинный тонкий параболлоид. Наружный (т. е. примыкающий к пигментному слою) членик палочки заполнен зрительным пигментом — родопсином; капелек масла в палочках нет (Duke-Elder, 1958 и др.). Палочки птиц похожи на палочки сетчатки черепах и крокодилов. У ночных птиц палочки заметно длиннее и тоньше, чем у дневных птиц (Buddenbrock, 1952; Oehme, 1961), поэтому у ночных видов на единицу площади сетчатки заметно возрастает число зрительных клеток, что увеличивает чувствительность к слабому свету. У сов отмечено при этом и относительное удлинение наружного членика: у более ночной сипухи он и абсолютно и относительно длиннее, чем у других сов. Объем наружного членика палочек у скворца составляет 65—75% его объема у обыкновенной неясыти (Oehme, 1961). Варьирует относительная длина наружного членика у разных видов чаек (Авилова, в печати). Увеличение наружного членика приводит к возрастанию количества зрительного пигмента — родопсина в фоторецепторной клетке.

В общем, в сетчатке дневных птиц колбочки более многочисленны, чем палочки (Walls, 1942; Rochon-Duvigneaud, 1943 и др.), однако палочки (Polyak, 1957) более обильны, чем колбочки, в сетчатке куликов галстучника и чернозобика и у деревенской ласточки. У обыкновенных скворца и пустельги на одну палочку в среднем приходится 7—8 колбочек; у активной в сумерках болотной совы колбочек больше, чем у более ночной сипухи (Oehme, 1961) и т. п. По внешней форме колбочки сетчатки птиц весьма похожи на палочки. Они имеют миоид и параболлоид; в дистальной части внутреннего членика расположен эллипсоид, в котором довольно плотно лежат митохондрии. У наружного конца эллипсоида лежит масляная капля, занимающая всю ширину колбочки. В части двойных колбочек добавочная клетка может не иметь маслянистой капельки, а основная — параболлоида. Наружные членики колбочек у ночных видов обычно относительно короче, чем у дневных птиц. У части птиц обычные и двойные колбочки более или менее равномерно распределены по всей сетчатке, кроме ямки и области острого зрения (где только одинарные колбочки), у других — неравномерно (например, у черного стрижа они есть только на периферии). У сов двойных колбочек, видимо, нет (Oehme, 1961). Функциональные различия двойных и обычных колбочек не выяснены.

Маслянистые капельки в колбочках птиц бывают различных цветов: красные, оранжевые, желтые, зеленые, голубые и бесцветные. Обычно они ярче окрашены у дневных и тусклее — у сумеречных и ночных птиц. Топография и соотношение масляных капелек в сетчатке разных видов птиц выяснены слабо. У многих видов преобладают желтые или бесцветные капли. Желтые капли часто концентрируются в области фовеальной зоны (Rochon-Duvigneaud, 1943); к периферии обычно уменьшается число красных капель (Dücker, 1964), но у серебристой чайки и сизого голубя они, видимо, более или менее равномерно распределены по всей сетчатке. У стрижа *Collocalia esculenta* большие зеленоватые или бесцветные капли составляли 89% всех капель; у зимородка *Halcyon smyrnensis* красные капли составляли 39—20%, а большие светло-желтые — 45—49%, у зимородка *H. pileata* — красные 44—29%, желтые — 37—31% (Dücker, 1964).

Обычно наличие цветных масляных капель связывают с цветным зрением и предполагают, что они выполняют роль светофильтров. Дюк-Елдер (Duke-Elder, 1958) полагает, что, избирательно пропуская световые лучи, масляные капли повышают остроту зрения. Тансли (Tansley, 1965) считает, что масляные капли уменьшают хроматическую аберрацию, гасят блики яркого цвета и, тем самым, увеличивают контрастность. У рано просыпающихся певчих птиц красных капелек больше, чем у поздно просыпающихся, что, видимо, улучшает возможности зрения на заре, при обилии рассеянного света красных оттенков. Обилие красных капель в сетчатке обыкновенного зимородка облегчает виденье добычи в воде, гася световые блики на ее поверхности. Для выяснения истинной роли масляных капель и объяснения видовых различий по этому признаку необходимы дальнейшие исследования.

Фактические данные по деталям строения сетчатки птиц очень отрывочны и малочисленны. У обыкновенного филина на 1 мм^2 сетчатки расположено 56 тыс. зрительных клеток, импульсы с которых суммируются 3600 ганглиозных клеток. Коэффициент суммации примерно 15, т. е. в среднем 15 рецепторов передают раздражение на одну ганглиозную клетку (Walls, 1942), что позволяет видеть при низкой освещенности. По данным Эме (Oehme, 1961), этот коэффициент у болотной совы равен в среднем 9,6, у обыкновенной неясыти — 10,2, у ушастой совы — 14,5 и у сипухи — 24,8. У наиболее ночного вида — сипухи — суммация заметно выше, чем у других сов. Однако даже у ночных птиц, по сравнению с другими позвоночными, суммация, видимо, относительно невелика.

Для дневных птиц важна острота зрения. Она повышается с возрастанием плотности размещения фоторецепторов и с уменьшением суммации. У белой трясогузки на 1 мм^2 периферии сетчатки расположено около 120 тыс. фоторецепторов и 100 тыс. ганглиозных клеток; коэффициент суммации 1,2, и практически каждый фоторецептор прямо представлен в зрительном нерве (Franz, 1934). У обыкновенной пустельги на 1 мм^2 сетчатки вне области острого зрения размещено 220—260 тыс. фоторецепторов (Oehme, 1961), у разных видов чаек 40—140 тыс., а в области острого зрения — 100—160 тыс. (Авилова, 1969 и в печати).

Высокая плотность размещения клеточных элементов в сетчатке птиц сопровождается многорядностью ее ядерных слоев. В наружном ядерном слое ядра фоторецепторов, как и ядра ганглиозных клеток, расположены в 2—4 ряда, во внутреннем ядерном слое ядра ассоциативных клеток расположены в 12—28 рядов, что увеличивает толщину сетчатки и, видимо (Detwiler, 1943), повышает чувствительность и остроту

зрения, так как каждый рецептор может передавать раздражение на несколько ассоциативных клеток. Требуется экспериментальное подтверждение этого предположения.

Слепое пятно (место вхождения в сетчатку зрительного нерва) птиц варьирует по величине, в зависимости от толщины зрительного нерва. На слепом пятне расположено основание гребня. Такое «совмещение» не увеличивает заметно нефункционирующую площадь сетчатки даже при большом гребне.

В области острого зрения (агеа — ареа, или желтое пятно глаза человека) возрастает число клеток во всех слоях сетчатки, т. е. повышается плотность всех клеточных элементов. Суммация здесь минимальна и практически каждая фоторецепторная клетка передает импульс на свою биполярную и ганглиозную клетку (Walls, 1942; Duke-Elder, 1958 и др.). Удлинение фоторецепторов (благодаря их более плотному размещению) и увеличение числа клеток в остальных слоях вызывают утолщение сетчатки в области ареа. Поэтому этот участок выделяется на сетчатке в виде небольшого возвышения (у чаек — до 1—3 мм в диаметре). У дневных птиц здесь преобладают колбочки, у ночных (совы и, видимо, другие виды) — палочки. Во втором случае, вероятно, можно говорить не только о повышении остроты зрения, но и его чувствительности (Duke-Elder, 1958).

У большинства птиц в центре ареа имеется более или менее выраженное углубление — ямка или фовеа (fovea). Ее диаметр и глубина резко варьируют даже у близких видов. Ямка образуется за счет утоньшения всех слоев сетчатки, кроме фоторецепторного. Почти всегда заметно утоньшение, иногда до полного исчезновения в центре ямки, ганглиозного слоя. В области ямки плотность фоторецепторов обычно максимальна. Так, у обыкновенного скворца на периферии сетчатки на 1 мм^2 размещено 220—260 тыс. рецепторов, в области ямки — 480 тыс., у разных видов сов до 200—425 тыс. (Oehme, 1961), у обыкновенного канюка — около 1 млн. (Rochon-Duvigneaud, 1943).

Единого мнения о функциональном значении ямки до сих пор нет. Обычно полагают, что она обеспечивает максимальную ясность виденья (остроту различения) благодаря концентрации (более плотному размещению) фоторецепторных клеток и резкому сокращению здесь суммации. Говорят также об уменьшении абсорбции и рассеивания света в области ямки при его проходе через сетчатку (Duke-Elder, 1958, считает это сомнительным). Уже давно (Valentin, 1879) указывали, что преломляющий индекс сетчатки значительно выше, чем стекловидного тела. Исходя из этого, Уоллс (Walls, 1937) предположил, что на стенках глубоких ямок происходит преломление светового луча, причем линейные размеры могут увеличиваться до 13%. Если это предположение справедливо (его поддерживают Duke-Elder, 1958; Tansley, 1965 и др.), то мелкие ямки уменьшают дисперсию света, а глубокие с крутыми скатами ямки функционируют как увеличительное приспособление. Пумфри (Pumphrey, 1948) предполагает, что глубокие ямки искажают ясное изображение, но облегчают фиксацию глаза на объекте и позволяют точно оценить угловое движение объекта (т. е. направление его перемещения).

По характеру развития и расположения области острого зрения (ареа) и ямки птицы могут быть распределены по нескольким группам (с изменениями по Walls, 1942; Detwiler, 1943; Duke-Elder, 1958 и др.). Эти группировки, видимо, практически не связаны с систематическим положением входящих в них видов, а определяются их экологической специализацией; однако при современном уровне знаний эти эколого-

морфологические связи далеко не всегда могут быть объяснены с должной полнотой.

1. Ареа выражена слабо или даже совсем отсутствует. Ямки нет или она чуть намечена. Это питающиеся на земле виды без резкой пищевой специализации (домашняя курица, дикая индейка, цесарки, калифорнийский перепел и др.).

2. Птицы имеют одну ареа и одну ямку. Группа подразделяется на 2 подгруппы:

а) почти в центре сетчатки расположена область острого зрения, посредине которой хорошо развита центральная ямка. Сюда относятся кормящиеся преимущественно на земле многие воробьиные птицы (включая серую ворону), птицы, ловящие добычу на мелководье (цапли) или при пикировании в верхних слоях воды (олуши) и др. Обычно это птицы с узкой головой и боковым положением глаз. Область острого зрения лежит вне поля бинокулярного зрения. Внимательно рассматривая объект, птица поворачивает к нему голову боком, т. е. смотрит одним глазом по линии наилучшего зрения (когда изображение предмета падает на область ямки и центральной ареа);

б) ареа заметно сдвинута от центра сетчатки темпорально, т. е. к наружной и верхней части глаза. В центре ареа есть ямка. Сюда относятся преимущественно сумеречные и ночные птицы (совы, совиный попугай и др.). Глаза у них смещены вперед и область острого зрения при темпоральном размещении ареа, видимо, попадает в поле бинокулярного зрения. К этой же подгруппе относятся и стрижи, имеющие одну темпоральную ямку, но глаза их лежат более латерально. Ямка у них глубокая и на нее падает изображение предметов, попадающих в относительно узкое поле бинокулярного зрения. Такое устройство глаз позволяет стрижам ловить добычу только в воздухе (указание Duke-Elder, 1958, о наличии у стрижей рода *Apus* двух ямок не подтверждено тщательным исследованием Oehme, 1962).

3. Бифовеальные птицы имеют две области острого зрения с ямкой в каждой из них. Одна ареа — центральная — расположена примерно в центре сетчатки, вторая — темпоральная, или боковая — сдвинута к наружной и верхней части глаза. Центральная ареа обычно больше по площади, а ее ямка глубже, чем темпоральная. К этой группе принадлежат многие воробьиные, ловящие добычу в воздухе (мухоловки и др.), колибри, некоторые дневные хищники, цапли, крачки, зимородки.

Считают, что у бифовеальных птиц центральные ямки обеспечивают четкое зрение и фокусировку в части поля монокулярного зрения каждого глаза, а боковые (темпоральные) — в поле бинокулярного зрения.

4. Бифовеальные птицы с усложненным строением области острого зрения. Эта группа близка к предыдущей и включает птиц, ловящих добычу в воздухе или пикирующих на нее с высоты (ласточки, соколы, ястребы, орлы и др.). Эти птицы имеют две округлые области острого зрения (центральную и темпоральную), соединенных между собой полосой острого зрения, т. е. полосой сетчатки, гистологически сходной с сетчаткой на ареа. Ямки — центральная и темпоральная — находятся в центре соответствующих ареа. Обычно более глубока центральная ямка, но у некоторых орлов, чеглока и перепелятника, наоборот, — темпоральная ямка заметно глубже (Oehme, 1961). Интересно, что у грифов, не ловящих подвижную добычу, есть только центральная ареа с ямкой, а темпоральная отсутствует. Следует отметить противоречивость литературных данных. Так, Дюк-Елдер (Duke-Elder, 1958) пишет, что

все ястребы относятся к четвертой группе, а Детвилер (Detwiler, 1943) часть ястребов относит к третьей, часть — к четвертой группам.

5. Монофовеальные птицы с ленточным типом ареа. Область острого зрения имеет вид ленты, горизонтально проходящей примерно по экватору сетчатки. На ней приблизительно в центре сетчатки расположена центральная ямка, иногда окруженная небольшим возвышением (истинная ареа). Сюда относятся различной экологической специализации виды открытых пространств: трубконосые (альбатрос, буревестники), чистик, ряд куликов (чибис, тулес, бекас, кроншнеп, кулик-сорока и др.), дрофа, бакланы и др. (Brückner, 1961 и др.). У серебристой чайки и обыкновенного фламинго посредине ленточной ареа проходит узкий желобок — видоизмененная ямка. Обычно полагают, что ленточность области острого зрения, дополняемая у немногих видов желобкообразным строением ямки, обеспечивает ясное виденье по горизонту. Любопытно, что сходное строение имеет сетчатка некоторых степных антилоп. Пенниник (Pennyenick, 1960) без достаточной аргументации высказывает предположение, что лентовидная полоса области острого зрения может облегчать навигацию (следует отметить, что большинство дальних мигрантов имеют обычную округлую одну или две ареа).

Видовые различия в дифференцировке ареа и фовеа в эмбриогенезе несколько видов мелких воробьиных птиц установлены Н. А. Мануиловой (1968).

Следует подчеркнуть, что отмеченные выше видовые особенности в тех или иных деталях строения глаза, вероятно, не отражают всех возможных вариаций, так как пока изучено небольшое число видов. Другие аспекты особенностей зрения птиц (острота поля зрения, цветное зрение и т. п.) будут освещены в следующем сообщении.

ЛИТЕРАТУРА

Авилова К. В. О строении сетчатки глаза чаек и крачек. «Вестн. Моск. ун-та», биол., почвовед., 1969, № 2.

Айрапетьянц Э. Ш. Опыт сравнительного изучения принципа замещаемости в межанализаторной интеграции. В сб.: «Вопросы сравнительной физиологии анализаторов», вып. 1. ЛГУ, 1960.

Бияшева З. Г., Орлов И. В. К характеристике нарушений двигательной, пищевой и половой активности птиц после выключения дистантных рецепторов. В сб.: «Вопросы сравнительной физиологии анализаторов», вып. 1. ЛГУ, 1960.

Брауде М. И. Видоспецифические морфологические особенности глаза птиц (на примере семейств Laridae и Sternidae). «Зоол. журн.», 1969, т. 48, вып. 10.

Винников Я. А. Сетчатка глаза позвоночных. М., Медгиз, 1947.

Гриффин Д. Перелеты птиц. М., «Мир», 1966.

Коган А. Б. Экологические особенности развития зрительного и слухового анализаторов у птиц и грызунов. Тез. докл. совещ. по экологической физиологии, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958—1959.

Мануилова Н. А. Адаптивные особенности развития сетчатки у некоторых воробьиных птиц. «Зоол. журн.» 1968, т. 47, вып. 11.

Тарчевская В. А. Некоторые адаптивные особенности глаза утиных. В сб.: «Орнитология», вып. 8. Изд-во МГУ, 1967.

Bernd. Entwicklung des Pecten im Auge des Hühnchens. Inaug. Dissert. Bonn, 1905.

Bishop L. G., Stark L. Pupillary response of the screech owl, *Otus asio*. «Science», 1965, vol. 148, No. 3678.

Brückner R. Über die streifenförmige Area der Vögel. Beiträge zur Biologie des Auges. 3 Mitt. «Biol. Zbl.», 1961, Bd. 80, Nr. 3.

Buddenbrock W. Vergleichende Physiology, Bd. 1. Sinnenphysiologie. Basel, 1952.

Detwiler S. R. Vertebrate Photoreceptors. N. Y., 1943.

Dücker G. Untersuchungen an der Retina einiger tropischer Vogelarten (Apodidae, Alcedinidae). «Zool. Jahrb.», 1964, Abt. 1, Bd. 71, Nr. 2.

Duke-Elder W. S. System of ophthalmology, vol. 1. L., 1958.

Franz V. Die Vögelauge. «Zool. Jahrb.», 1909, Bd. 28.
Franz V. Vergleichende Anatomie des Wirbeltieres, Bd. 2. Sinnenorgane. Berlin, 1934.
Gadow H. Vögel. In «Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs», Bd. VI, Abt. 4. Leipcig, 1891.
Gorzo G. An explanation of the capacity of orientation of birds. «Tiscia. 1965». Szeged, 1965.
Griffin D. R. Bird navigation. «Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.», 1952, vol. 27, No. 4.
Griffin D. R. Sensory physiology and the orientation of Animals. «Amer. Scient», 1953, vol. 41.
Hess C. Die Accomodation bei Tauchervögel. «Arch. Vgl. Ophthalm.», 1910, No. 1.
Hess C. Vergleichende Physiologie des Gesichtsinnes. Jena, 1912.
Hill D. O. Light sensitivity and the function of the nictitating membrane in a nocturnal owl. «Condor», 1964, vol. 66, No. 4.
Ischreyt G. Zur Morphologie des Auges der Urinatores (Taucher). «Arch. Vgl. Ophthalm.», 1913, No. 3.
Kajikawa. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Vogelauges. «Graete's Arch. Ophthalm.», 1923, No. 5.
Lemrich W. Der Scleralring der Vögel. «Jenaische Zeitschr. für Naturwiss.», 1931, Bd. 65.
Leuckart R. Organologie des Auges. In: «Gräfe und Samich. Handbuch der Ophthalmologie», Ch. VI. Leipzig, 1876.
Levine J. Consensual pupillary response in birds. «Science», 1955, vol. 122, No. 3172.
Lorenz K. Z. King Solomon's Ring. Methuen—London, 1952.
Matthews G. V. T. Birds navigation. Cambridge, 1955.
Menner E. Die Bedeutung des Pecten im Auge des Vogels für die Wahrnehmung von Bewegungen. «Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool. Physiol. Tiere», 1938, Bd. 58.
Mörike G. Morphologischere Beitrag zur Jrisfleckung des Austenfischer. «Anat. Anz.», 1955, Bd. 102, Nr. 1—4.
Oehme H. Vergleichende-histologische Untersuchungen an der Retina von Eulen. «Zool. Jahrb., Abt. Anat.», 1961, Bd. 79.
Oehme H. Das Auge von Mauersegler, Star und Amsel. «Journ. Ornithol.», 1962, Bd. 103, Nr. 2—3.
Oehme H. Der Bewegungsapparat der Vogeliris. «Zool. Jahrb.», Abt. 2, 1969a, Bd. 86, Nr. 1.
Oehme H. Vergleichende Untersuchungen über die Färbung der Vogeliris. «Biol. Zbl.», 1969 б, Bd. 88, Nr. 1.
Pennyenick C. J. The physical basis of astronavigation in birds: theoretical considerations. «Journ. Exp. Biol.», 1960, vol. 37.
Plate L. Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Teil 2. Sinnenorgane der Tiere. Jena, 1924.
Polyak S. The vertebrate visual system. Chicago, 1957.
Prince J. H. Comparative anatomy of the eye. Springfield, 1956.
Pumphrey R. J. The theory of the fovea. «Journ. Exp. Biol.», 1948, vol. 25.
Pumphrey R. J. Sensory organs: vision. In: Marshall A. J. (ed.). Biology and comparative physiology of birds, vol. II, ch. XV. N. Y. — L., 1961.
Rochon-Duvigneaud A. Les yeux et la vision des vertebres. Paris, 1943.
Rochon-Duvigneaud A. Les yeux la vision. Traite de zoologie. Grasse P. P. (ed.), t. XV. Oiseaux. Paris, 1950.
Tansley Katharine. Vision in vertebrates. Chapmann and Hall, L., 1965.
Valentin J. Ein Beiträg zur Kenntnis der Brechungsverhältnisse der Thiergewebe. «Arch. Ges. Physiol.» (Pflueger), 1879, Bd. 19.
Valentin J. Fortgesetzte Untersuchungen über die Brechungsverhältnisse der Thiergewebe. «Arch. Ges. Physiol.» (Pflueger), 1879, Bd. 20.
Walls J. L. Significance of the foveal depression. «Arch. Opthalm.», 1937, vol. 18.
Walls J. L. The vertebrates eye and its adaptive radiation. Michigan, 1942.
Wingstrand K. G., Munk O. The pecten oculi of the pigeon with particular regard to its function. «Biol. skr. Kgl. Danske vid selskab», 1965, Bd. 14, Nr. 3.
Wood C. A. The fundus oculi of birds, especially as viewed by the ophthalmoscope. Chicago, 1917.

Ф. Я. Дзержинский

К ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА ГЛУХАРЯ

Челюстной аппарат птиц много раз привлекал внимание исследователей как модель для решения вопросов систематики средствами сравнительной анатомии. Его достоинства в этой роли не вызывают сомнений, особенно если учесть, что кормовая специализация, которую отражает строение челюстного аппарата, составляет один из ведущих факторов адаптивной радиации птиц.

Если удастся понять функциональный смысл каждой частной морфологической особенности челюстного аппарата и экологическое значение характера его конструкции в целом, то комплекс фактов, почерпнутых при его экологическом анализе, объединенный выявленной сетью коррелятивных связей, превратится в благодарную модель для реконструкции филогенеза данной группы птиц путем сравнения таких комплексов, построенных для разных видов.

Это обстоятельство, несомненно, повышает интерес к сравнительной и функциональной морфологии челюстного аппарата. Значительная сложность и широкое разнообразие его конструкции, а также самостоятельная подвижность верхней челюсти у птиц привлекли к нему внимание многих авторов (Marinelli, 1928, 1936; Hofer, 1945, 1955; Юдин, 1958, 1961, 1965, 1970; Bock, 1964 и др.). Тем не менее, степень его изученности, как отмечает К. А. Юдин (1965), значительно ниже уровня, необходимого при проведении филогенетического исследования. Разумеется, это снижает точность, так сказать, разрешающую способность такого исследования и делает его более трудоемким, требуя от автора дополнительных усилий.

Сказанное особенно справедливо, если речь идет об изучении более или менее аберрантных форм. К таковым можно отнести, в частности, куриных птиц, череп, челюстная мускулатура и связки которых обладают рядом необычных для птиц особенностей. В максимальной степени многие из них выражены у глухаря, в связи с этим чрезвычайно интересного в качестве модельного объекта, функциональный анализ которого составил бы удачную основу для последующего сравнительного рассмотрения отряда куриных птиц в целом.

Из двух различных путей функционального анализа мы используем, как и прежде (Дзержинский, 1966), преимущественно один, индуктивно-синтетический (Kummer, 1959), исходящий из данных о конструк-

ции изучаемой системы, хотя неплохая изученность биологии питания глухаря (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1968 и др.) позволяет в какой-то мере применить и другой, эмпирико-аналитический путь (Kummer, 1959). Применение индуктивно-синтетического пути предусматривает прежде всего комплексное изучение конструкции объекта и воплощение по возможности полного представления о ней в материальных, графических или хотя бы мысленных моделях. Затем реальные или мысленные эксперименты с этой моделью помогают выявить ее механические свойства, по которым можно судить о функциональных возможностях и потому — об адаптивной ценности данного варианта конструкции.

Мы имели возможность изучить строение челюстного аппарата самца глухаря на нескольких сухих черепах, двух фиксированных головах и синдесмологическом препарате, изготовленном из свежей головы. Кроме того, в нашем распоряжении были 2 фиксированные формалином головы глухарок [1].

Череп глухаря подробно изучен С. В. Кириковым (1939, 1944) и Гофером (Hofer, 1945). Он во многом похож на черепа других куриных, и его отличия от них подчас имеют чисто количественный характер. Ввиду недостатка места мы должны отказаться от изложения современных данных об общих морфологических и функциональных особенностях черепа птиц и ограничиться ссылкой на соответствующие работы К. А. Юдина (1958, 1965, 1970) и на прежнюю статью (Дзержинский, 1966).

Разделение челюстной мускулатуры птиц на отдельные мышцы проведено Лакьером (Lakjer, 1926) и с тех пор не подвергалось принципиальной ревизии. Эти мышцы удается без труда идентифицировать у глухаря, тем более что раньше они уже были частично изучены С. В. Кириковым (1944) и более полно — Гофером (1950). Что же касается выделения и гомологизации подчиненных порций в составе двух наиболее крупных мускулов — наружного аддуктора и крыловидного мускула, — то здесь встречаются трудности и разногласия. Сам Лакьер не смог надежно гомологизировать эти порции у разных изученных им птиц, создав в этом отношении определенный исходный разнобой.

Наиболее удачен вариант трактовки челюстной мускулатуры, воплощенный им на примере чистика. Позже он применен К. А. Юдиным (1965) на очень широком материале ржанкообразных и получил таким образом апробацию. С. В. Кириков (1944) ориентировался на другой, менее удачный образец трактовки порций наружного аддуктора, развитый Лакьером для курицы. Неудачна, на мой взгляд, и трактовка этого мускула Гофером (1950). Поэтому я пересмотрел гомологию порций наружного аддуктора глухаря в соответствии с терминологией К. А. Юдина (1965). Детально анатомия челюстных мышц глухаря будет изложена в специальной работе.

Общеизвестная способность глухаря оседло переживать долгую многоснежную таежную зиму связана, прежде всего, с резкой специализацией его зимнего питания. По данным О. И. Семенова-Тян-Шанского (1960), рацион глухаря в Лапландии с ноября по апрель на 90% состоит из хвои, верхушечных побегов и зеленых шишечек сосны. В дру-

---

[1] Автор пользуется случаем выразить искреннюю благодарность сотрудникам МГУ Н. Н. Гуртовому, В. А. Долгову, Ю. С. Ченцову и сотруднику ПИН АН СССР Е. Н. Курочкину за помощь в сборе материала и глубоко благодарен также сотрудникам ЗИН АН СССР — доктору биологических наук К. А. Юдину и Б. В. Некрасову за критический просмотр рукописи и ценные замечания.

гих местах сосна уступает место кедру или даже дубу (Кузьмина, 1968), но в любом случае это грубый веточный корм.

Очевидно наиболее резкий отпечаток эта специализация накладывает на морфологию и физиологию кишечника, однако несомненно, что высокие специфические требования предъявляются также к работе и конструкции челюстного аппарата. В сильные морозы глухарь может эффективно сократить энергетические потери организма, зарывшись в снег. Однако кормится он на деревьях, где вынужден проводить все время, необходимое для жировки. Поэтому особое экологическое значение приобретает продолжительность ежесуточного сбора корма, зависящая от производительности работы челюстного аппарата.

Как и большинство тетеревиных птиц, глухарь срывает корм с ветвей, причем многие авторы отмечают его способность обстригать хвою и даже тонкие веточки острыми краями челюстей. П. Г. Ефремов (1968) и М. А. Кузьмина (1968) объясняют эту способность особенностями конструкции клюва: подклювье плотно входит в надклювье, при этом режущие края челюстей заходят друг за друга, образуя «ножницы». По сообщению О. И. Семенова-Тян-Шанского (1960), на кормежке глухарь относительно малоподвижен и, сидя на ветке, обрывает хвою вокруг себя, насколько может дотянуться. Этому эффективно способствует длинная подвижная шея (по данным П. Г. Ефремова, 1968, относительная длина шеи глухаря больше, чем у тетерева и рябчика).

Исходя из приведенных сведений о питании глухаря, попытаемся вскрыть систему коррелятивных связей, обусловливающих своеобразие его челюстного аппарата. При дотягивании до корма глухарь может вытягивать шею, осевой череп и клюв в одну линию, чему в значительной степени способствует вертикальное положение плоскости затылочного отверстия и линейная компоновка основных частей головы — мозга, глаз и клюва. За эти особенности Гофер (1945) отнес череп глухаря к категории растянутых черепов (Streckschēdel, термин Маринелли, 1928) или ортокраниальных (термин Гофера, 1952).

Отмеченное выше взаимное захождение краев челюстей возможно потому, что края надклювья, образованные предчелюстной костью (praemaxillare), сильно смещены вниз относительно неба, а между ними остается ниша, куда и входит при закрывании клюва нижняя челюсть. В связи с этим режущие края надклювья, образованные верхнечелюстными отростками предчелюстной кости (рис. 1 *А*, *Ppm*), не налегают с боков на верхнечелюстные кости (maxillare, *Mx*), как это обычно происходит у птиц (рис. 2 *А*, *Ppm*), а располагаются значительно вентральнее их.

Сзади к нижнему краю надклювья, как и у других птиц, подходят скуловые дуги и небные кости. Скуловая дуга смещена вниз так же сильно, как и верхнечелюстной отросток предчелюстной кости, с которым она соединена прочной связкой. Поэтому ее передний конец, образованный скуловым отростком верхнечелюстной кости, круто загнут кверху. Небные кости (palatina) подходят к надклювью значительно дорсальнее, приближаясь к уровню, в котором лежат тела верхнечелюстных костей. Описанное вентральное смещение скуловой дуги можно объяснить двояко. Во-первых, при этом увеличивается плечо, а следовательно, и эффективность передаваемой на надклювье ретракционной (тянущей назад) силы, необходимой для активного давления надклювья на объект. А во-вторых, скуловая дуга прилагает силу непосредственно к упомянутому отростку предчелюстной кости, т. е. к той части надклювья, которая выполняет главную операцию.

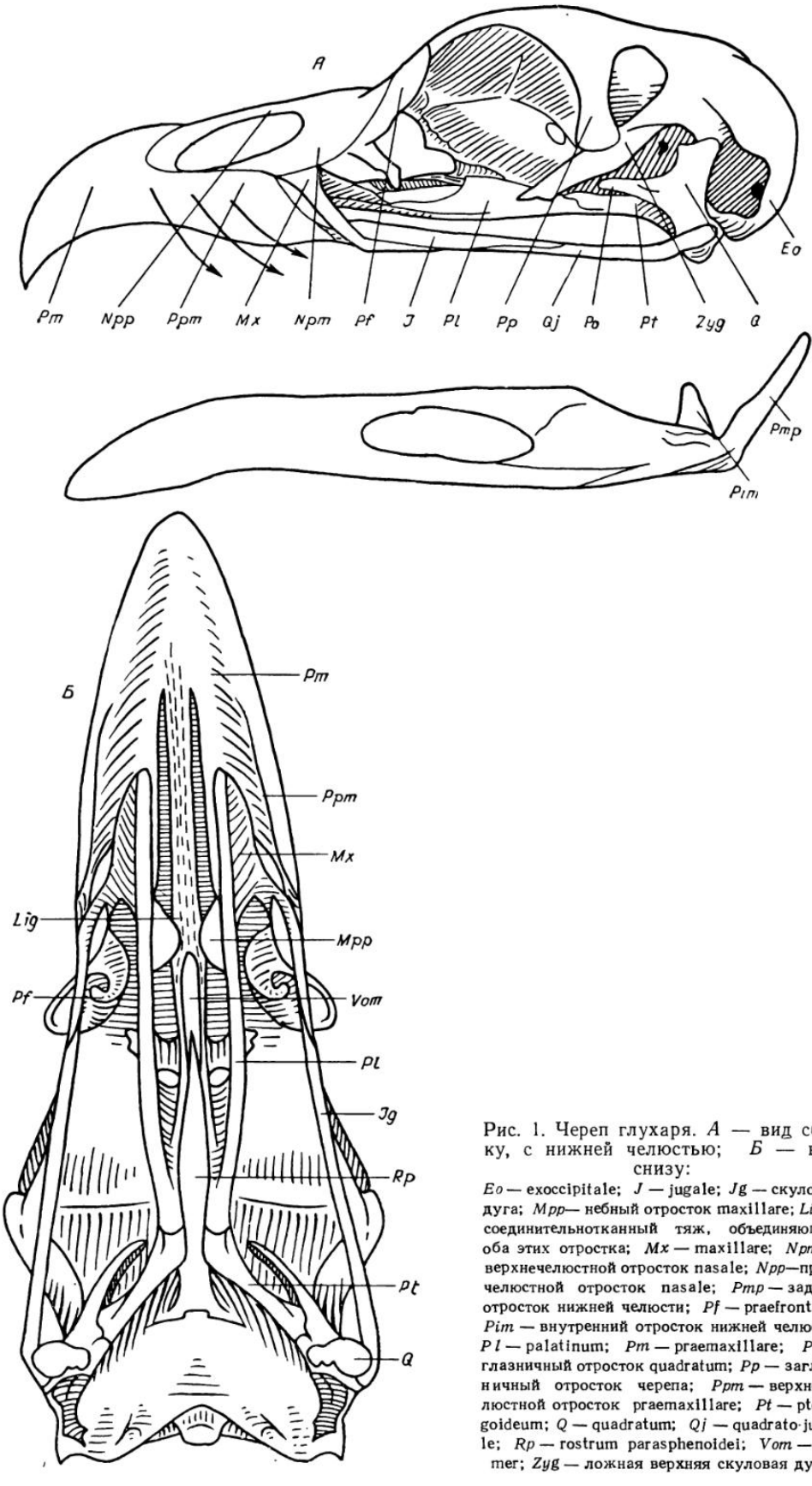


Рис. 1. Череп глухаря. *А* — вид сбоку, с нижней челюстью; *Б* — вид снизу:

Eo — exoccipitale; *J* — jugale; *Jg* — скуловая дуга; *Mpp*— небный отросток maxillare; *Lig*— соединительнотканный тяж, объединяющий оба этих отростка; *Mx* — maxillare; *Npm* — верхнечелюстной отросток nasale; *Npp*—предчелюстной отросток nasale; *Pmp* — задний отросток нижней челюсти; *Pf* — praefrontale; *Pim* — внутренний отросток нижней челюсти; *P l* — palatinum; *Pm* — praemaxillare; *Po* — глазничный отросток quadratum; *Pp* — заглазничный отросток черепа; *Ppm* — верхнечелюстной отросток praemaxillare; *Pt* — pterygoideum; *Q* — quadratum; *Qj* — quadrato-jugale; *Rp* — rostrum parasphenoidei; *Vom* — vomer; *Zyg* — ложная верхняя скуловая дуга

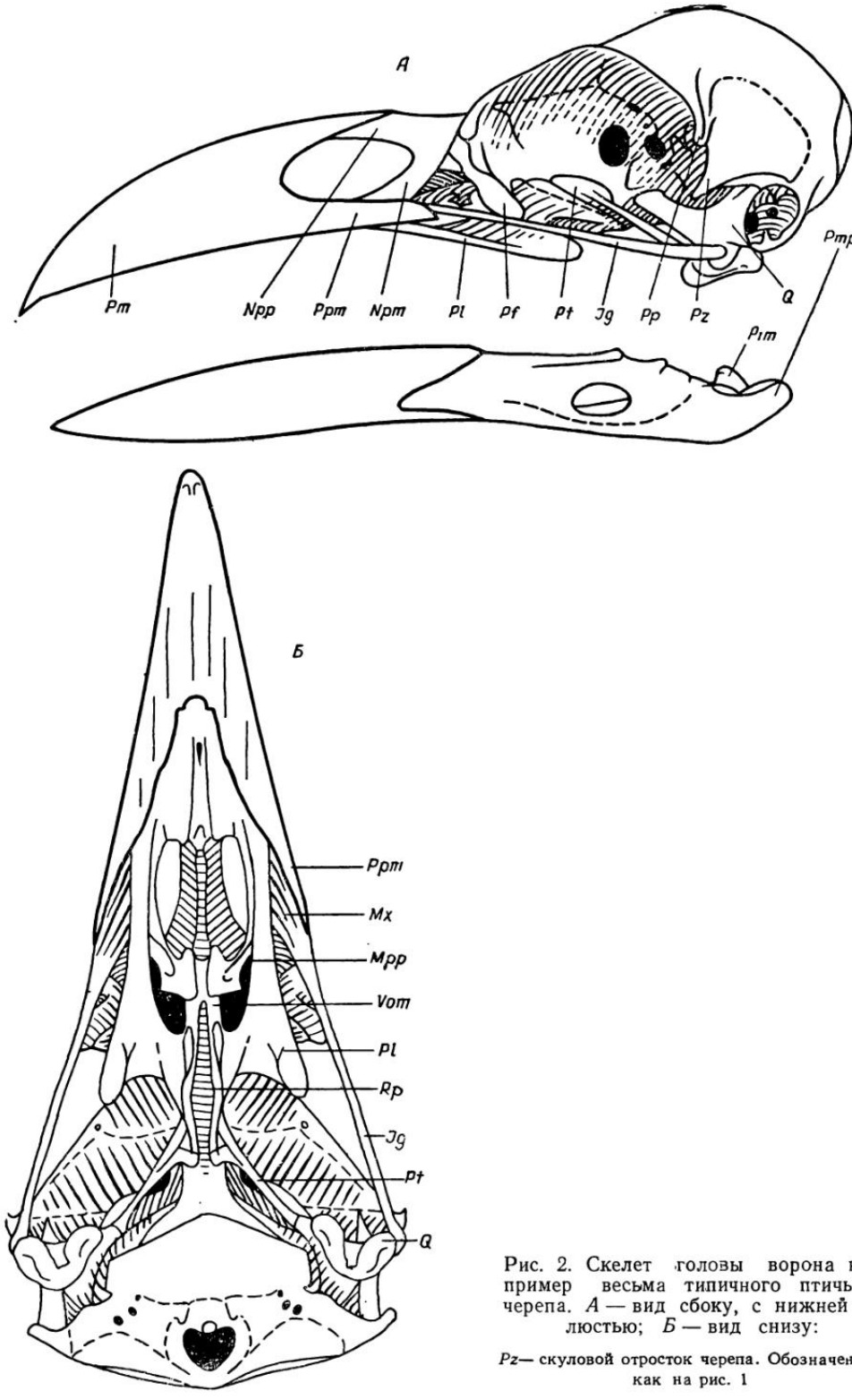


Рис. 2. Скелет головы ворона как пример весьма типичного птичьего черепа. *А* — вид сбоку, с нижней челюстью; *Б* — вид снизу:

Pz— скуловой отросток черепа. Обозначения, как на рис. 1

При работе ножниц разрезаемый материал прилагает к лезвиям большие поперечные усилия и может вклиниться между ними, нарушив необходимый для работы контакт. Эта опасность должна быть нейтрализована значительной прочностью надклювья, не допускающей поперечного раздвигания его лезвий, образованных верхнечелюстными отростками предчелюстной кости. Оба этих отростка вместе с вершинной частью названной кости (рис. 1, *Б*, *Pm*) образуют во фронтальной плоскости U-образную фигуру. Жесткая связь ее половинок, по-видимому, в достаточной мере обеспечивается монолитностью вершинной части кости.

Помимо этого, верхнечелюстные кости соединены между собой за счет тонких небных отростков (рис. 1, *Б*, *Mpp*). Последние обычно лежат у глухаря во фронтальной плоскости, вытянуты в медио-каудальном направлении, почти смыкаясь на средней линии, и соединены вклинивающимся между ними жгутом прочной соединительной ткани (рис. 1, *Б*, *Lig*). Впрочем, их роль в обеспечении поперечной жесткости надклювья, очевидно, ничтожна. Скорее образованный ими поперечный мостик представляет собой остатки более древнего состояния, которое следует считать функциональной десмогнатией. У глухаря ее роль упала вместе с ослаблением связи верхнечелюстных костей со сместившимися вниз одноименными отростками предчелюстной кости. В связи с этим небные отростки верхнечелюстной кости (рис. 1, *Б*, *Mpp*) очень тонки и подвержены значительной индивидуальной вариации.

Более вентральное, по сравнению с небной костью, крепление скуловой дуги к надклювью, а следовательно, более удаленное от оси его вращения (прокинетической гибкой зоны), имеет одно важное следствие для конструкции челюстного аппарата. При движении надклювья скуловая дуга смещается в продольном направлении на больший отрезок (приблизительно на 40%), чем костное небо. В результате задние концы этих костных стеблей разворачивают квадратную кость вокруг вертикальной оси. Это, в свою очередь, накладывает отпечаток на строение суставов, соединяющих квадратную кость с осевым черепом и нижней челюстью. Квадратно-черепной сустав приобрел вращательную подвижность благодаря слиянию двух головок ушного отростка квадратной кости в одну маленькую сферическую головку. Соответственно изменилась и суставная ямка на осевом черепе.

Не менее своеобразен и челюстной сустав глухаря. При типичном строении этого сустава вращение квадратной кости около вертикальной оси ограничено, а у глухаря к тому же ветви нижней челюсти лишены собственной гибкости. Зато подвижность его челюстного сустава более свободна благодаря отсутствию наружной суставной связки (ligamentum jugo-mandibulare externum). Очевидно, поэтому упрощена и сочленовная поверхность на квадратной кости, поперечно вытянутая и несущая всего 2 мыщелка (рис. 1, *Б*, *Q*). Третий, каудальный мыщелок, характерный для большинства птиц (рис. 2, Б), по нашему мнению, важен у них своей способностью к «запиранию» челюстного сустава. Но он производит запирание совместно с наружной суставной связкой, а без этой связки у глухаря был бы бесполезен.

Возможно, что первичная причина преобразования челюстного сустава у глухаря кроется в другом. Как сообщалось раньше (Дзержинский, 1966), наружная суставная связка чрезвычайно сильно ограничивает функциональные возможности крыловидного мускула, мешая ему эффективно ретрагировать (оттягивать назад) костное небо и тем самым самостоятельно опускать верхнюю челюсть. В той же статье сообщалось, что домашняя курица благодаря отсутствию указанной связки

обладает значительной свободой продольных движений в челюстном суставе и функция опускания верхней челюсти находится у нее преимущественно в ведении крыловидного мускула, а главную задачу дорсальных аддукторов (прежде всего наружного аддуктора и поверхностного ложновисочного мускула) составляет приведение нижней челюсти. Такая схема действия челюстного аппарата названа нами «вторым типом механизма сжимания челюстей» (Дзержинский, 1966). Он свойствен также глухарю, а возможно, и многим другим (если не всем) куриным. Толчком к его возникновению в эволюции и тем самым к утрате наружной суставной связки могла послужить избыточная нагрузка надклювья (по сравнению с нагрузкой нижней челюсти), например при рытье клювом, характерном, в частности, для многих современных фазановых.

В самостоятельной способности крыловидного мускула опускать надклювье важнейшая роль принадлежит мощной затылочно-челюстной связке (ligamentum occipito-mandibulare, рис. 4, *Б*, *Lom*). Соединяя нижнюю челюсть с боковой затылочной костью (exoccipitale), она тем самым обеспечивает этому мускулу, оканчивающемуся на нижней челюсти, косвенную опору на затылочный сегмент черепа (Юдин, 1961, 1970).

Ограничивающее действие наружной суставной связки на функциональные возможности крыловидного мускула состоит в следующем. Сила этого мускула, приложенная к нижней челюсти и направленная вперед, передается связкой через скуловую дугу на надклювье, нейтрализуя ретрагирующий эффект мускула. Таким образом, у большинства птиц обычна передача скуловой дугой не только сил натяжения, но и сил давления, тогда как в челюстном аппарате, лишенном наружной суставной связки, например у глухаря, она может получить нагрузку только[1] на натяжение. Именно этим объясняется обнаруженное своеобразие квадратно-скулового сочленения у глухаря, которое сильно сдвинуто назад относительно квадратной кости, занимая ее небольшой, торчащий в каудальном направлении отросток. Загнутый внутрь шип на конце квадратно-скуловой кости (quadrato-jugale) довольно короток и погружен в вертикальную зарубку на латеральной поверхности этого отростка, а не в глубокое округлое отверстие, как это имеет место у большинства птиц.

Соединение скуловой дуги глухаря с надклювьем также неспособно передавать силы давления и могло сформироваться только при отсутствии таких нагрузок. Как указывалось выше, благодаря участию в этом соединении мощной связки и его значительному удалению от оси вращения надклювья, оно сообщает повышенную эффективность той доле общей ретракционной силы, которая передается на верхнюю челюсть через скуловую дугу. Поэтому возрастает функциональная роль мускулов, которые служат источниками этой силы: заднего аддуктора (m. adductor mandibulae posterior, рис. 4, *А*, *Ap*) и глубокого ложновисочного мускула (m. pseudotemporalis profundus, рис. 4, *А*, *Psp*), идущих к нижней челюсти от глазничного отростка квадратной кости (см. рис. 1, *А*, *Po*). Сила этих мускулов, тянущая вниз названный отросток, стремится отклонить квадратную кость вентральным концом назад, прилагая значительное каудально направленное усилие к скуловой дуге (Beecher, 1962). И неудивительно, что один из этих мускулов — задний

[1] Нагрузку скуловой дуги на сжатие можно было бы еще ожидать от мускулов-протракторов (рис. 4, *Б*, *Prp*, *Prq*). Однако их волокна направлены не только вперед, но и к средней линии и потому при сокращении вызывают тенденцию медиального сдвига квадратной и крыловидной костей, при котором сжатие скуловой дуги немыслимо.

аддуктор — получает у глухаря колоссальное развитие. Причина усиления лишь одного из двух мускулов, притом именно заднего аддуктора, скорее всего кроется в том, что глубокий ложновисочный мускул потеснен мощно развитым наружным аддуктором. Следует отметить, что из-за отсутствия у глухаря наружной суставной связки скуловая дуга составляет у него главный путь передачи ретракционной силы на надклювье (иначе передача могла бы осуществляться через эту связку на нижнюю челюсть, а с нее за счет крыловидного мускула — на костное небо и далее на надклювье). Таким образом, оба фактора — и вентральное смещение переднего конца скуловой дуги вместе с краем надклювья, и усиленное развитие заднего аддуктора — стимулирующим образом влияют друг на друга.

Аддукторы, начинающиеся на глазничном отростке квадратной кости, в комплексе с этой костью и скуловой дугой уже обсуждались Бичером (Beecher, 1962) в качестве важного аппарата, прижимающего надклювье вниз. У глухаря этот аппарат достигает крайней степени развития, превращая надклювье в эффективную створку ножниц и оказывая сильное влияние на всю конструкцию челюстного аппарата.

Функциональная роль заднего аддуктора не ограничивается фиксацией надклювья против силы, исходящей от нижней челюсти, но включает также и его активное опускание. При этом каждая точка режущего края рамфотеки надклювья в ее каудальной части движется не точно вниз, а по дуге (стрелки на рис. 1, *А*) с центром в прокинетической гибкой зоне, т. е. косо вниз и назад. Таким образом, благодаря активному опусканию надклювья взаимное движение челюстей приобретает продольную составляющую, которая обеспечивает срезание веточек взамен их перекусывания и тем самым значительно снижает требования к силе челюстей.

Продольная составляющая движений надклювья в максимальной степени проявляется у его основания, создавая тенденцию каудального перемещения главного рабочего участка «ножниц». Но, как доказали Бок (Bock, 1966) и Мёллер (Möller, 1969), сжимание добычи в основании клюва у птиц с ортокраниальным черепом создает опасную нагрузку на срез тонкой костной пластинки, образующей прокинетическую гибкую зону. Гораздо безопаснее сжимание добычи концами челюстей, и поэтому оно может производиться с большей силой. Это обстоятельство создает тенденцию перемещения наиболее ответственного участка к концу клюва. Взаимодействие двух упомянутых противоположных тенденций привело к компромиссу: ножницы расположены на середине длины челюстей. Круто загнутый вниз конец клюва, несомненно менее способный к режущим движениям, приспособлен к цепкому схватыванию веточек при их обрывании и обламывании. В противоположность загнутому вниз концу надклювья, край предчелюстной кости в его середине слегка наклонен вверх, увеличивая степень ортокрании. Это усиливает режущий эффект соответствующего участка эпитеки, так как ориентирует его более косо по отношению к направлению движения при опускании надклювья.

В связи с расположением рабочей зоны надклювья в его середине опасность, подмеченная Боком (1966) и Мёллером (1969), частично сохраняется и требует компенсации. Сила давления верхней челюсти на осевой череп, очевидно, может передаваться в пределах надклювья двумя путями: во-первых, вдоль его конька при сжимании объекта концами челюстей (см. рис. 1, *А*, *Npp*); во-вторых, более круто — с более каудальной режущей кромки по верхнечелюстному отростку носовой кости (см. рис. 1, *А*, *Npm*), огибающему ноздрю сзади, к прокинетической

гибкой зоне. Соответственно и латеральная часть этой зоны, воспринимающая последнее усилие, наклонена по отношению к центральной части. Таким образом, свойственная многим птицам сложность рельефа прокинетической гибкой зоны, которую с удивлением констатировал Гофер, удается объяснить функционально. Она представляет собой результат переориентации участков гибкой зоны в направлении передаваемых ими сил. Усложнение формы прокинетической гибкой зоны, несомненно, увеличивает ее упругость, что также отмечено еще Гофером (1955).

Очень важно отметить, что описанные выше режущие движения надклювья должны выполняться им относительно неподвижной нижней челюсти. Последняя не должна смещаться назад при ретракции верхней челюсти, как это происходит при действии «первого типа механизма сжимания челюстей» (Дзержинский, 1966). В связи с этим работа челюстей по принципу ножниц требует углубления адаптации глухаря к использованию второго типа механизма сжимания челюстей, характерного принципиальным разобщением их действия, выполняемого разными мышцами для верхней и нижней челюстей. Эта адаптация включает три аспекта.

Во-первых, необходима свобода продольных движений в челюстном суставе. Она обеспечивается, как уже говорилось, отсутствием наружной суставной связки, а на нижней челюсти — продольной удлиненностью суставной поверхности, состоящей из двух канавок, соответственно двум мыщелкам квадратной кости.

Во-вторых, второй тип механизма предусматривает специализацию разных мускульных групп на обслуживании верхней или нижней челюстей. Если при первом типе механизма сжимания челюстей (например, у ворона; Дзержинский, 1966) все дорсальные аддукторы обслуживают одновременно обе челюсти, то у глухаря наружный аддуктор (m. adductor mandibulae externus, рис. 3; 4, *A*, *Aec, Aem, Aer, Aes*) и поверхностный ложновисочный мускул (m. pseudotemporalis superficialis; не изображен) адаптированы к приведению нижней челюсти, а глубокий ложновисочный мускул и задний аддуктор (рис. 4, *A, Psp, Ap*) — к ретракции надклювья. Для более эффективного приведения нижней челюсти наружный аддуктор и поверхностный ложновисочный мускул должны переместиться таким образом, чтобы их сила прилагалась на нижней челюсти к большему плечу рычага, т. е. подальше от челюстного сустава. К этому ведет более ростральное положение мускулов, которому в значительной степени способствует ортокрания глухаря, за счет увеличения дистанции между глазом и квадратной костью. В результате рострального перемещения наружного аддуктора позади него освободилось значительное место, занятое усиленно развитым ретрактором надклювья — задним аддуктором (рис. 3, *Ap*).

Ростральное перемещение срединной порции наружного аддуктора (pars medialis; рис. 4, *A, Aem*) представляет особый интерес. Эта порция начинается мощным апоневрозом от скулового отростка черепа, который у большинства птиц располагается непосредственно перед квадратно-краниальным суставом (см. рис. 2, *A, Pz*). В эволюции глухаря произошло некоторое перемещение этого отростка вперед, но гораздо больший ростральный перенос срединной порции наружного аддуктора достигается другим путем. У птенцов глухаря начальный апоневроз этой порции располагается очень наклонно (Кириков, 1944), и поэтому направление силы, которую он способен передавать (строго вдоль направления волокон), скорее соответствует первому типу механизма сжимания челюстей, нежели второму. Но в первую же осень жизни в этом

апоневрозе (как еще и в двух других) появляется сезамоидное окостенение (Кириков, 1944), превращающее его в балку, способную передавать не только продольные, но и поперечные силы (см. рис. 1, *A, Zyg*). А поскольку середина этой балки соединена связкой (вскоре окостеневающей) с заглазничным отростком (см. рис. 1, *A, Pp*), последний принимает на себя нагрузку со стороны срединной порции наружного ад-

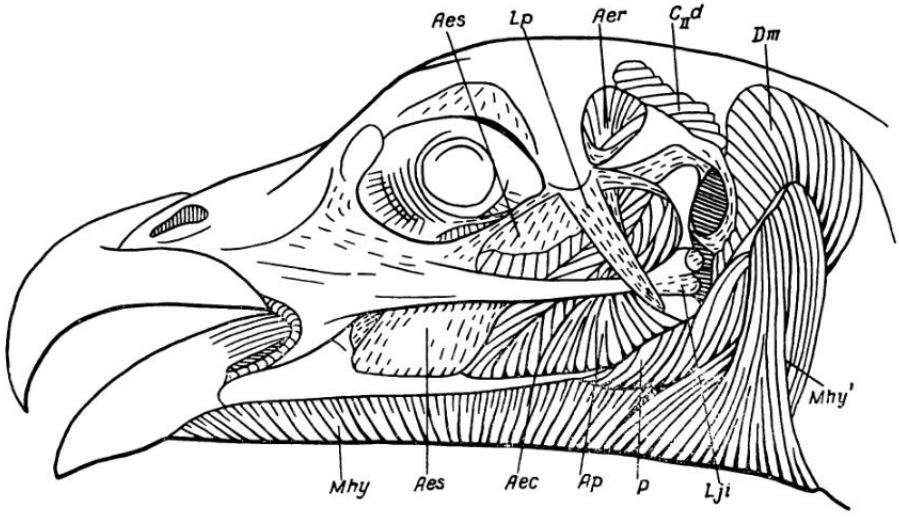


Рис. 3. Поверхностные связки и мышцы головы глухаря. Вид сбоку. Некоторые мышцы языка опущены. Короткими черточками заштрихованы связки, сухожилия и апоневрозы:

Aec — m. adductor mandibulae externus profundus, каудальная головка; *Aer* — его ростральная головка; *Aes* — m. add. md, ext. superficialis; *Ap* — m. adductor mandibulae posterior; $C_{II}d$ — m. constrictor II dorsalis; *Dm* — m, depressor mandibulae; *Lji* — ligamentum jugo-mandibulare internum; *Lp* — ligamentum postorbitale; *Mhy* — m. mylo-hyoideus; *Mhy'* — его задние порции; *P* — m. pterygoideus

дуктора и тем самым превращается во вторичное место ее отхождения от осевого черепа.

Таким образом, ложную верхнюю скуловую дугу глухаря (и, по-видимому, других куриных) следует рассматривать как костный мостик, переносящий вперед начало срединной порции наружного аддуктора в соответствии с требованиями второго типа механизма сжимания челюстей.

Третий аспект адаптации глухаря к использованию второго типа механизма сжимания челюстей состоит в следующем. Как отмечалось выше, режущий эффект возникает благодаря продольным составляющим в движениях челюстей, которые должны быть направлены в противоположные стороны. А поскольку режущее движение верхней челюсти сопряжено с ретракцией, особую роль приобретают образования, сообщающие нижней челюсти способность к рострально направленному усилию. К таким образованиям, без сомнения, относится крыловидный мускул (см. рис. 3; 4, *P*, *Pdm*), тянущий нижнюю челюсть вперед, а небо — назад. Если у большинства птиц обе эти силы взаимно уничтожаются, встречаясь на наружной суставной связке, то без нее взаимодействие этих сил совершается через объект, зажатый в клюве, обеспечивая его перерезание.

Против пассивной ретракции нижнюю челюсть укрепляет также натяжение толстой заглазничной связки (ligamentum postorbitale; см.

рис. 3, *Lp*), проходящей от заглазничного отростка черепа к латеральной поверхности подклювья вплотную перед челюстным суставом. У глухаря эта связка довольно сильно наклонена вперед, благодаря

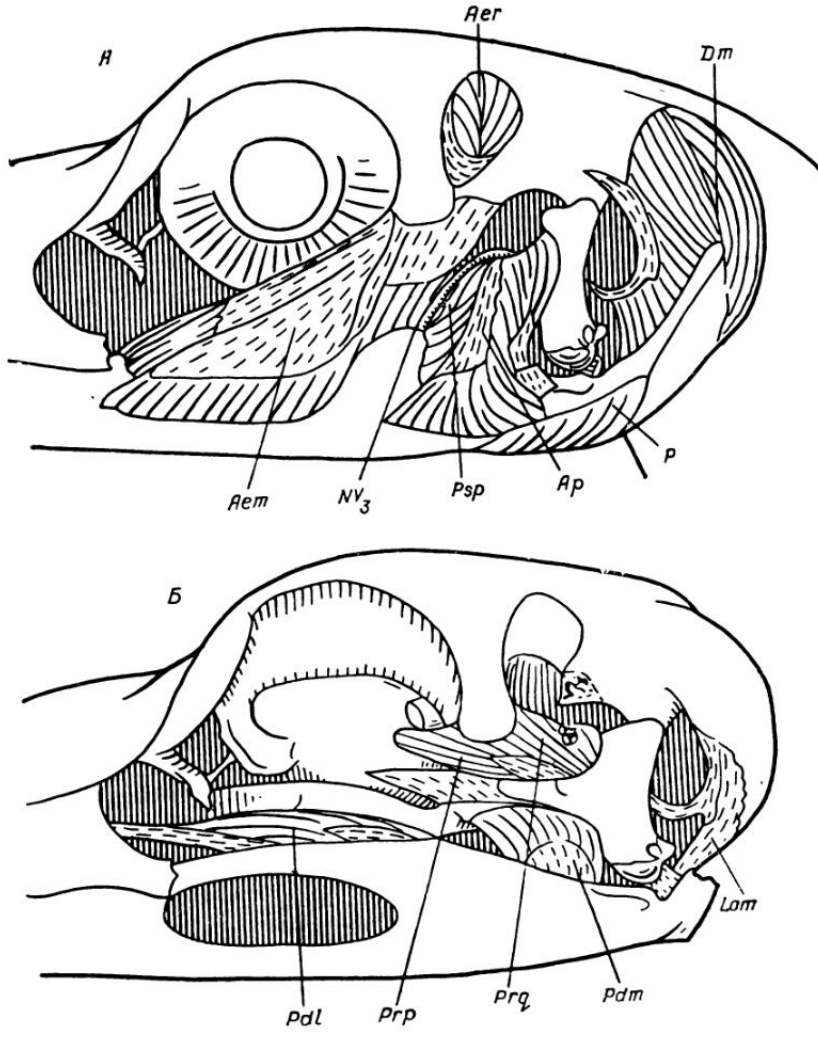


Рис. 4. Некоторые детали челюстной мускулатуры глухаря. Вид сбоку. *А* — после удаления скуловой дуги, поверхностных связок, m. mylo-hyoideus и двух порций наружного аддуктора (m. add. md. ext. superficialis и каудальной головки m. add. md. ext. profundus). *Б* — после дополнительного удаления всех дорсальных аддукторов, депрессора нижней челюсти и разрушения ложной верхней скуловой дужки:

Aem — m. adductor mandibulae externus medialis; *Aer* — ростральная головка m. add. md. ext. profundus; *Ap* — m. adductor mandibulae posterior; *Dm* — m. depressor mandibulae; *Lom* — ligamentum occipito-mandibulare; NV_3 — ramus mandibularis nervi trigemini; *P* — m. pterygoideus; *Pdl* — m. pterygoideus dorsalis lateralis; *Pdm* — m. pterygoideus dorsalis medialis; *Prq* — m. protractor quadrati; *Prp* — m. protractor pterygoidei; *Psp* — m. pseudotemporalis profundus

ростральному положению заглазничного отростка (см. рис. 1, *А*, *Pp*). Потребность в наклоне этой связки, также как необходимость смещения вперед наружного аддуктора, очевидно, и обусловили расположение этого отростка у глухаря вплотную к глазу, а не отступя назад, как в

ортокраниальных черепах других птиц (например, цапель, бакланов). Таким образом, указанное расположение заглазничного отростка обусловлено адаптацией к использованию второго типа механизма сжимания челюстей.

Наконец, благодаря исключительной длине заднего отростка нижней челюсти (processus mandibulae posterior; см. рис. 1, *A, Pmp*) волокна депрессора нижней челюсти (m. depressor mandibulae; рис. 4, *A, Dm*), крепящиеся на этом отростке или перекидывающиеся через его конец на пути от стенки черепа к вентро-каудальной поверхности отростка, сильно отклонены назад, а потому при сокращении протрагируют (тянут вперед) нижнюю челюсть. Первичный фактор, вызвавший увеличение заднего отростка нижней челюсти, возможно, связан с необходимостью более каудального начала трех мышц языка, отходящих от его латеральной поверхности — задних порций m. mylo-hyoideus (см. рис. 3, *Mhy'*).

Поскольку заглазничная связка проходит значительно латеральнее квадратно-краниального сустава, при ее натяжении, ограничивающем сдвиг нижней челюсти назад, возникает тенденция латерального отклонения квадратной кости, грозящего расслаблением связки и потому — исчезновением ее полезного эффекта (Дзержинский, 1962; Юдин, 1970). Эта вредная тенденция нейтрализуется усилием специальной мускульной порции — дорсо-медиальной части крыловидного мускула (m. pterygoideus dorsalis medialis; рис. 4, *Б, Pdm*), волокна которой направлены весьма круто к средней линии головы. Вместе с крыловидными костями, глазничными связками, капсулами базиптеригоидных суставов и межглазничной перегородкой эти порции образуют многозвенную цепь, способную тянуть к средней линии правую и левую ветви нижней челюсти и таким образом натягивать заглазничные связки. В этой операции может также участвовать основная часть m. mylo-hyoideus, проходящая тонким поперечным листком под кожей и соединяющая между собой ветви нижней челюсти (см. рис. 3, *Mhy*).

Все отмеченные особенности челюстного аппарата глухаря в равной мере присущи обоим полам. Для некоторых важных особенностей мускулатуры об этом пишет С. В. Кириков (1944), для других деталей конструкции мы убедились в этом после рассмотрения голов глухарок.

На основании всего изложенного можно составить некое суммарное представление о системе коррелятивных связей, которая отражает морфологическую и биологическую специфику челюстного аппарата глухаря. В несколько упрощенном виде она представлена на рис. 5. Необходимая для глухаря способность к перерезанию веточек обеспечивается прежде всего взаимным захождением краев челюстей, возможным благодаря вентральному смещению режущих краев надклювья. Вместе с ними опустились и скуловые дуги, создав важные механические преимущества для заднего аддуктора и обусловив его мощное развитие. В результате надклювье глухаря вместе со скуловой дугой, квадратной костью и задним аддуктором специализировалось в качестве эффективной створки ножниц. Рабочая кромка этой створки, перерезая объект вентро-каудальным движением, предусматривает способность нижней челюсти производить противоположно направленное усилие, т. е. вверх и вперед.

Эта задача упрощена для глухаря унаследованной от предков способностью к использованию второго типа механизма сжимания челюстей, которая обеспечивается отсутствием наружной суставной связки, ростральным положением наружного аддуктора, достигнутым благодаря ортокрании и образованию ложной верхней скуловой дужки и т. д.

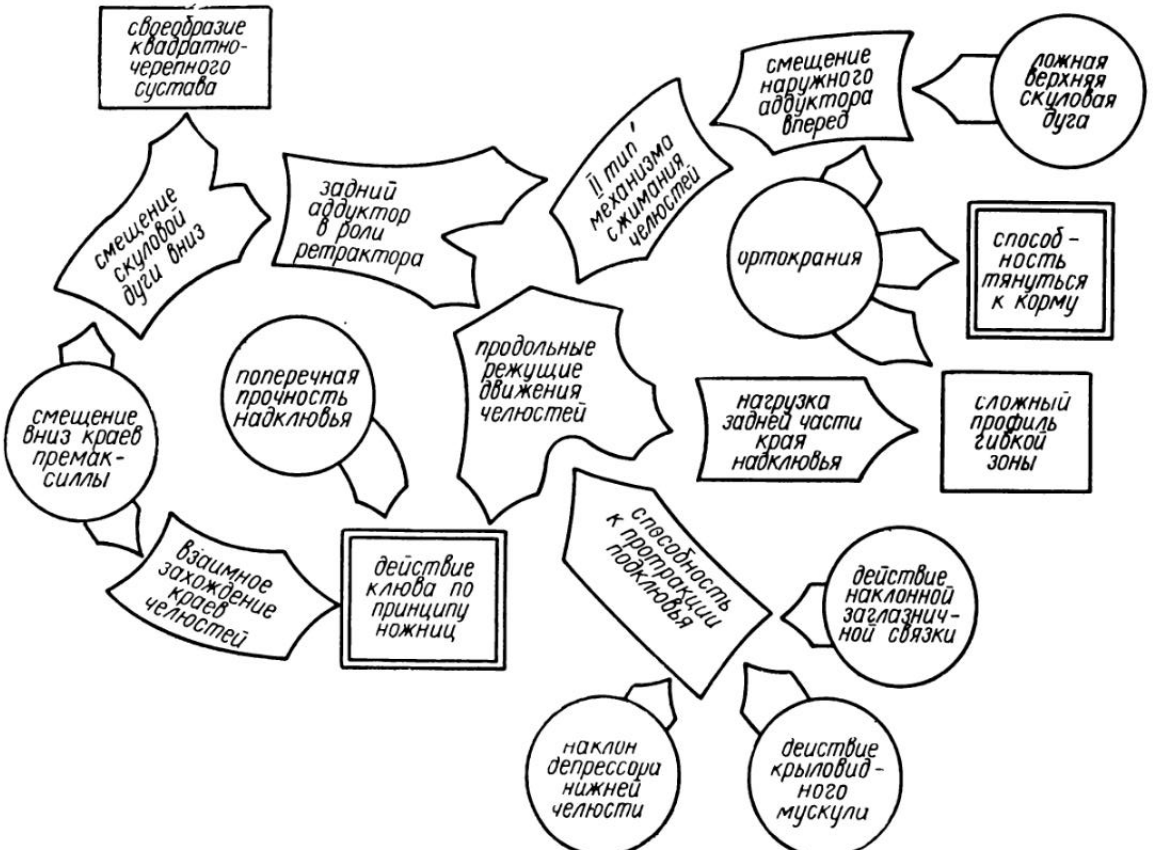


Рис. 5. Схема коррелятивных связей (функциональных координаций) в челюстном аппарате глухаря. Кружками обведены основные морфологические и функциональные предпосылки, прямоугольниками и многоугольниками (в том числе, деформированными) — их морфологические или функциональные следствия, а двойными рамками — экологические следствия

Наружный аддуктор ответствен за приведение подклювья, а рострально направленное усилие последнего может обеспечиваться следующими образованиями. Во-первых, крыловидным мускулом, во-вторых, депрессором нижней челюсти, расположенным косо из-за очень длинного заднего отростка нижней челюсти, и, в-третьих, мощной наклонной заглазничной связкой. Необходимая сила натяжения последней контролируется специально обособленной дорсо-медиальной порцией крыловидного мускула.

Ортокрания глухаря повышает его способность дотягиваться до относительно удаленного корма, ориентирует рабочую кромку надклювья выгодным образом для выполнения режущих движений и облегчает глубокую адаптацию к использованию второго типа механизма сжимания челюстей.

Резкая разница уровней небной кости и скуловой дуги, объясняемая упомянутой специализацией надклювья в качестве створки ножниц, обусловила сферическую форму головки ушного отростка квадратной кости. Следовательно, простую форму этой головки никоим образом нельзя считать примитивным признаком.

Сложный рельеф прокинетической гибкой зоны представляет собой следствие ее специализации в передаче на осевой череп усилий с надклювья, направленных по-разному при сжимании объекта кончиком надклювья или же его режущей частью.

Разумеется, вскрытая система коррелятивных связей в челюстном аппарате глухаря далека от полноты, не объяснены многие бросающиеся в глаза морфологические особенности, такие, как базиптеригоидное сочленение, особенности конструкции нижней челюсти, мощная внутренняя суставная связка (см. рис. 2, *Lji*) и т. д. Принципиальные возможности усовершенствования комплексности анализа в настоящее время, очевидно, безграничны. Однако, нам кажется, что предложенной степенью детализации можно пока ограничиться, ибо она достаточна для постановки сравнительного исследования. От такого исследования, повозможности более широкого, следует ожидать важных филогенетических и таксономических выводов. Между прочим, оно подскажет и направления, в которых может потребоваться дополнительная детализация функционального анализа.

ЛИТЕРАТУРА

Дзержинский Ф. Я. Особенности строения черепа императорского пингвина (*Aptenodytes forsteri* Gray) и длинноклювой кайры (*Uria aalge* Pont). «Научн. докл. высш. школы», биол. науки, 1962, № 2.

Дзержинский Ф. Я. Некоторые вопросы биомеханики челюстного аппарата птиц. «Зоол. журн.», 1966, т. 45, вып. 9.

Ефремов П. Г. Адаптивные особенности глухаря в связи с древесным образом жизни и питанием. «Уч. зап. Марийск. гос. пед. ин-та», 1968, вып. 30.

Кириков С. В. О возрастных изменениях черепа глухаря. «Научн.-метод. зап. комитета по заповедникам», 1939, вып. 2.

Кириков С. В. Возрастные изменения жевательной мускулатуры и черепа у глухарей. «Зоол. журн.», 1944, т. 23, вып. 1.

Кузьмина М. А. Сравнительная характеристика питания тетеревиных и фазановых в СССР. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1968, вып. 29.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. «Тр. Лапландск. госзаповедника», 1960, вып. 5.

Юдин К. А. Кинетизм черепа чайковых и чистиковых. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1958, т. 25.

Юдин К. А. О механизме нижней челюсти ржанкообразных, трубконосых и некоторых других птиц. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1961, т. 29.

Юдин К. А. Филогения и классификация ржанкообразных. Фауна СССР. Птицы, т. 2, вып. 1, ч. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1965.

Юдин К. А. Биологическое значение и эволюция кинетического черепа птиц. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1970, т. 47.

Beecher W. Y. The bio-mechanics of the bird skull. «Bull. Chicago Acad. Sci.», 1962, vol. 11.

Bock W. J. Kinetics of the Avian skull. «J. Morph.», 1964, vol. 114, No. 1.

Bock W. J. An approach to the functional analysis of bill shape. «Auk», 1966, vol. 83, No. 1.

Hofer H. Untersuchungen über den Bau des Vögelschädels. «Zool. Jb. (Anat.)», 1945, vol. 69, No. 1.

Hofer H. Zur Morphologie der Kiefermuskulatur der Vögel. «Zool. Jb. (Anat.)», 1950, vol. 70.

Hofer H. Der Gestaltwandel des Schädels der Säugetiere und Vögel mit besonderer Berücksichtigung der Knickungstypen und der Schädelbasis. «Verh. Anat. Ges.», Jena, 1950, Bd. 50.

Hofer H. Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. «Acta XI Congressus Internationalis Ornithologicus». Basel—Stuttgart, 1955.

Kummer B. Bauprincipien des Säugerskelettes. Stuttgart, 1959.

Lakjer T. Studien über die Trigeminus—versorgte Kaumusculatur der sauropsiden. Kopenhagen, 1926.

Marinelli W. Ueber den Schädel der Schnepfe. Versuch einer funktionellen Analyse der Kieferapparates. «Palaeobiologica», 1928, vol. 1.

Marinelli W. Der Schädel und Visceralskelett der Vögel. Bolk, Goeppert, Kallius, Lubosch. «Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere», 1936, Bd. IV.

Möller W. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Schädeln höckertragenden Anatiden mit einem Beitrag zur Mechanik des Anatidenschädels. «Jb. Morph. mikr. Anat.», 1969, Abt. 1, Bd. 113.

М. А. Кузьмина

НЕКОТОРЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ЛЕТАТЕЛЬНОМ АППАРАТЕ АЛТАЙСКОГО И ТЕМНОБРЮХОГО УЛАРОВ

Эколого-морфологическое изучение близко родственных видов, часто обитающих в сходных, хотя и не тождественных условиях, представляет собой интерес, так как вскрывает не только современные различия, но и разницу в условиях их формирования. В этом отношении определенного внимания заслуживают представители рода *Tetraogallus*, распространенного в горных хребтах Азии и Кавказа.

Все виды уларов имеют хорошо выраженные черты адаптации к условиям высокогорья, проявляющиеся в строении их тела, поведении и биологии. Населяя скалистые склоны горных ущелий, улары почти все время проводят на земле, свободно передвигаясь как среди скал и нагромождений камней, так и по крутым склонам, поросшим альпийской растительностью. Пассивный, скользяще-планирующий полет уларов, характерный для этой группы куриных, мог выработаться только в условиях высокогорья с крутыми склонами и широкими долинами ущелий. Занимаясь изучением куриных птиц в Казахстане мы собрали материалы по экологии и морфологии алтайского и темнобрюхого уларов.

Темнобрюхий улар населяет горные хребты Центральной и Средней Азии. Везде птица живет в глубоких и широких скалистых ущельях — типичном рельефе высокогорья этих горных хребтов. Большая высота над уровнем моря не является для темнобрюхого улара обязательным условием: он может населять и глубокие, широкие долины со значительными абсолютными перепадами, встречающимися иногда и в нижнем поясе гор. Так, на Памире этот вид гнездится в пределах 3800—4800 м над ур. м. (Потапов, 1966), в Зеравшанском и Туркестанском хребтах верхняя граница летнего пребывания — 3500 м (Абдусалямов, 1964), в Гиссарском и Каратегинском хребтах живет в пределах 2600—3500 м (Попов, 1959), в Заилийском Алатау нижняя граница ареала лежит на высоте всего 1700 м, верхняя — выше 3500 м над ур. м. В Джунгарском Алатау темнобрюхий улар гнездится в пределах 900—3500 м над ур. м., причем в нижнем поясе гор птицы живут в глубоких ущельях горных отрогов с пустынно-степной растительностью.

Таким образом, в некоторых случаях улар живет в несвойственной обстановке сухой степи, но только на крутых склонах ущелий, опреде-

ленно избегая равнинных участков. Правда, во время кормежки уларов иногда можно наблюдать на дне ущелий, но и здесь они держатся у подножия склонов, стараясь в случае опасности пешком подняться в гору. Взлетая с крутого склона или со скалы, птица бросается вниз, отталкиваясь ногами, и интенсивно машет крыльями, а затем стремительно скользит вниз или описывает дугу вдоль склона на неподвижных крыльях. Стремительным, планирующим полетом, сопровождаемым громким шумом крыльев, рассекающих воздух и криком птиц, улары пролетают расстояние до 2—3 км. Взлет с ровного места представляет значительные трудности, нам известно лишь одно наблюдение, когда застигнутая на ровном месте птица долго бежала, часто взмахивая крыльями, пока не оторвалась от земли и полетела. На трудность взлета темнобрюхого улара обращал внимание и Б. К. Штегман (1954). В Заилийском Алатау автор обнаружил ночевки уларов в развалинах небольшого домика на древней морене. Поднимавшиеся с ночлега птицы с явным трудом взлетали до оконных отверстий, миновав которые сразу переходили на планирующий полет. В некоторых случаях для вертикального подъема птицы используют восходящие потоки воздуха. Нам приходилось наблюдать, как скользящая вдоль склона птица, достигнув подножия скалы, поднялась совершенно вертикально около ее стенки на неподвижных крыльях примерно на высоту 70 м.

Алтайский улар по своим местам обитания довольно существенно отличается от темнобрюхого. Алтайская горная страна в отличие от хребтов Центральной Азии несет характерные черты древности, выражающиеся в более сглаженном рельефе. Глубокие горные ущелья часто в верховьях заканчиваются обширными плато, которые покрыты сухими нагорными степями, переходящими в альпийские луга или каменистую горную тундру. Алтайский улар населяет крутые, скалистые склоны выше границы леса, однако во время кормежки нередко выходит на луг плоскогорья или в горную тундру, удаляясь от скал на 500 и даже 100 м. Таким образом, в отличие от темнобрюхого улара, алтайский не избегает равнинных участков высокогорья, что в свою очередь не могло не сказаться на полете этой птицы.

П. П. Сушкин (1938) так описывает полет алтайского улара: «Летит улар, так же как и куропатка, частыми, почти вибрирующими взмахами крыльев, которые прерываются скольжением на распростертых крыльях; полет очень быстрый, но большей частью вдоль склона или вниз, и только перед тем как сесть птица несколько взмывает вверх... Спускаясь с большой высоты, улар несется со страшной скоростью, с гулом и свистом и притом описывает широкую спираль, чтобы угол падения был более отлогим. Летя на такой высоте, улары пролетают расстояние в несколько км — 2—3».

Е. В. Козлова (1930) наблюдала у этого улара два способа полета: перелет на значительные расстояния с потерей высоты на неподвижных крыльях и очень короткие перелеты с частыми взмахами крыльев и большим шумом.

Наблюдений над взлетом алтайского улара с равнинных участков нет. Однако мы находили обильное скопление помета уларов в каменистой равнинной тундре на расстоянии до 500 м от ближайших скал. П. П. Сушкин отмечал, что улары выходят на кормежку на луг плоскогорья, удаляясь от скал на версту. Поэтому вполне вероятно, что здесь в случае опасности птицы могут подниматься на крыло с совершенно ровной поверхности. По рассказам лесника-объездчика, горная тундра является основным местом кормежки алтайских уларов весной. Зави-

дев опасность, птицы, пасущиеся здесь, сначала быстро бегут, потом отрываются от земли и летят невысоко, а достигнув края плато, слетают вниз в скалы. Таким образом, полет алтайского улара, по сравнению с темнобрюхим, является более активным, птицы легче поднимаются с ровной поверхности.

Различия в активности полета алтайского и темнобрюхого уларов связаны с некоторыми отличительными особенностями их летательного аппарата, в чем можно убедиться при сравнительном изучении морфологии обоих видов. Материалом для настоящей работы послужили 15 темнобрюхих и 5 алтайских уларов.

Методика измерений

1. Длина туловища (на скелете) — расстояние между спинным краем мозгового канала, открывающегося на задней поверхности таза и передней границей последнего шейного позвонка.

2. Плечевая кость — расстояние между проксимальным концом caput-articulare и дистальным концом epicondilus medialis.

3. Локтевая кость — расстояние между проксимальным концом processus-olecranon и дистальным наружным краем кости.

4. Кисть — расстояние между проксимальным наружным краем carpometacarpus и вершиной второго пальца.

5. Грудина — (длина) расстояние между основанием carina externa sterni и медиальным пунктом заднего края кости.

6. Коракоид — расстояние между processus procoracoideus в дистальной части кости и латеральным краем проксимального конца кости.

7. Длина тела (на птице в мясе) — расстояние от вершины клюва до вершины рулевых перьев.

8. Длина туловища (на птице в мясе) — расстояние от вершины клюва до основания рулевых.

9. Размах крыльев — расстояние между вершинами наиболее длинных первостепенных маховых распростертых крыльев.

10. Крылышко (ulula) — расстояние между передним краем кистевого сгиба крыла и вершиной крылышка.

11. Площадь и длина развернутого крыла измерены по контуру, обрисованному на трупе птицы.

12. Вырезки внутренних опахал первостепенных маховых — расстояние от вершины пера до конца вырезки.

По сравнению с другими куриными представители рода *Tetraogallus* имеют очень слабую грудную мускулатуру. Большая и малая грудные мышцы (с обеих сторон) у темнобрюхого улара составляют 15,2% веса тела, а у алтайского — 13,2% [1]. Но малая грудная мышца у последнего относительно больших размеров — 33,4% веса большой грудной, в то время как у темнобрюхого — лишь 26,8%. Относительно крупный размер малой грудной мышцы, поднимающей крыло, вероятно, является одним из факторов, обеспечивающих несколько большую легкость взлета с ровной поверхности.

Скелет грудного пояса уларов также имеет свои особенности. Грудина, являющаяся опорой грудных мышц, небольших размеров и имеет очень низкий киль, поэтому у уларов в отличие от других куриных грудная часть туловища уплощена.

[1] Возможно, что вес грудной мускулатуры, по нашим данным, для алтайского улара несколько занижен. Материалом послужили 4 замороженные птицы и очень худая самка от выводка. У последней вся грудная мускулатура составляла всего 11,4%.

У алтайского улара грудная кость несколько крупнее, длина ее (по отношению к длине туловища на скелете) составляет 70,1%, а у темнобрюхого улара — 69,5%. Но каракоид заметно крупнее у темнобрюхого улара, он составляет 55,4% длины грудины, а у алтайского — лишь 51,2%. В целом площадь прикрепления грудных мускулов у алтайского и темнобрюхого уларов практически равна, хотя относительные размеры грудины и коракоида различаются. Никаких различий в пропорциях скелета крыла у рассматриваемых видов нет, длина плечевой кости составляет 33,7%, локтевой 33,0, кисти 33,3%. Следует отметить, что почти у всех видов куриных нашей фауны наблюдается именно такое же соотношение костных элементов крыла: наиболее длинное плечо, самая короткая — локтевая кость. Таким образом, хотя улары и обладают своеобразным типом полета, несвойственным другим куриным, на пропорциях скелета крыла это не отражается. Гораздо существеннее различия между обоими видами во внешнем строении крыла. Алтайский улар обладает более длинными и узкими крыльями, о чем можно судить по индексу размаха крыльев к длине тела и к длине туловища, а также по большему удлинению крыла (табл. 1).

Таблица 1

Индексы крыла и хвоста, %

Вид	Размах крыльев	Размах крыльев	Удлинение*
	длина тела	длина туловища	
Темнобрюхий улар . .	139 (135—145)	299 (272—340)	204 (165—229)
Алтайский улар . . .	143 (137—152)	306 (275—341)	224 (214—236)

* Отношение длины развернутого крыла к его средней ширине, вычисленной из деления площади крыла на длину.

Однако наиболее сильные отличия у рассматриваемых видов наблюдаются не в размерах крыла и его относительной ширины, а в степени изрезанности его вершины, что связано с различием строения первостепенных маховых. В крыле темнобрюхого улара, как отмечал еще Б. К. Штегман (1950), отсутствуют резко выраженные пропеллирующие перья, поэтому вершина крыла получается почти сплошной, в результате чего сильно затруднен взлет с горизонтальной плоскости. Вершина крыла у алтайского улара имеет более отчетливые вырезки, хотя также уступает в этом отношении другим куриным. Для сравнения изрезанности вершины крыла алтайского и темнобрюхого уларов мы использовали индексы вырезанности внутренних опахал первостепенных маховых, принятые в работе В. Э. Якоби (1960), где за индекс глубины вырезок принято отношение длины вырезки внутреннего опахала каждого пера к кистевому отделу крыла (табл. 2).

Вырезки на внутренних опахалах первостепенных маховых алтайского улара всегда значительно глубже, чем у темнобрюхого и отчетливо выражены с 1 по 4 маховое у всех просмотренных экземпляров. У темнобрюхого улара они часто отсутствуют не только на 4, но и на 3 маховом. В результате сумма индексов вырезок у этого вида значительно меньше и сильно варьирует у отдельных экземпляров.

Таблица 2

Индексы вырезанности внутренних опахал первостепенных маховых

Вид	Индекс глубины вырезок внутренних опахал первостепенных маховых				Индекс суммы вырезок
	1	2	3	4	
Темнобрюхий улар . .	0,271	0,290	0,277	0,251	0,561—0,089
Алтайский улар . . .	0,290	0,324	0,307	0,269	1,190

Следует заметить, что индексы вырезок крыла недостаточно полно отражают характер изрезанности его, так как совсем не учитывается ширина вырезок, имеющая для полета, вероятно, не меньшее значение чем глубина.

У алтайского улара вырезки на 1—4 первостепенных маховых не только более длинные, но и более глубокие, благодаря чему внутренние опахала в вершинной части значительно сужены и вершина развернутого крыла имеет хорошо выраженную рассеченность. У темнобрюхого улара вырезки не только короткие, но и менее глубокие, поэтому изрезанность вершины крыла значительно меньше (рисунок).

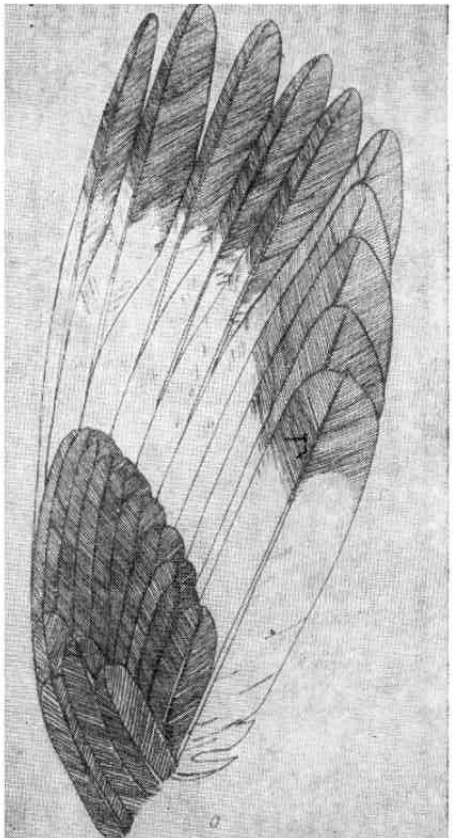
Первостепенные маховые алтайского улара в отличие от темнобрюхого довольно сильно изогнуты у конца вырезки, из-за чего основная, широкая часть внутреннего опахала приподнята, а вершина опущена вниз. В связи с этим у алтайского улара крыло более выпуклое, чем у темнобрюхого.

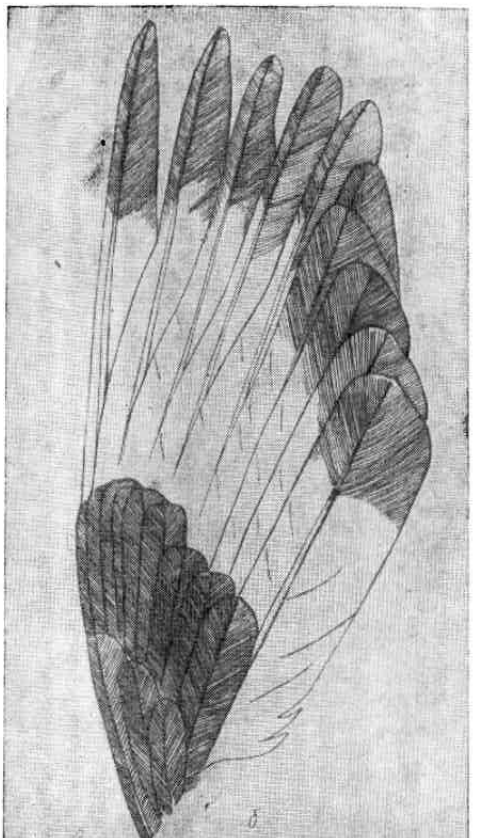
Среди особенностей летательного аппарата уларов обращают на себя внимание относительно крупные размеры крылышка — alula. Известно, что птицы с удлиненным крылом имеют обычно крылышко меньших размеров, чем птицы с более коротким крылом. Отмечено, что птицы, постоянно взлетающие и садящиеся или нуждающиеся в маневренном полете, имеют большее крылышко. Кустарниковые и лесные птицы имеют большее крылышко, чем птицы открытых мест (Гладков, 1949).

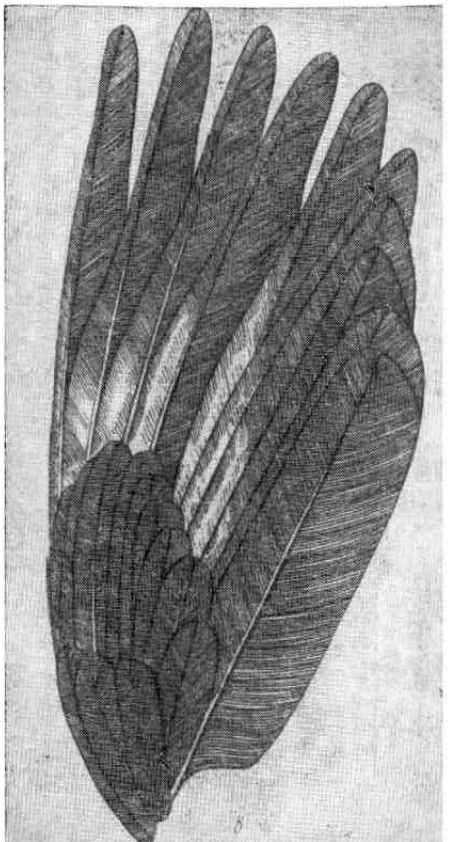
В. Э. Якоби (1960) считает, что при переходе от машущего полета к парению относительная длина крылышка уменьшается. Исходя из этих положений мы должны были бы у уларов наблюдать относительное уменьшение крылышка по сравнению с другими видами куриных, в связи с относительно узким крылом, слабо выраженному машущему полету, редким посадкам и взлетам и обитанию в открытых ландшафтах. Между тем именно улары обладают особенно большим крылышком. У алтайского улара индекс крылышка [1] составляет 51,2%, у темнобрюхого — 52,3, в то время как у фазана — 44,9, тетерева — 43,7, рябчика — 43,1%. Можно предположить, что сильное развитие крылышка у уларов несколько облегчает взлет птиц и таким образом до известной степени компенсирует очень слабое развитие пропеллирующих перьев. Поэтому крылышко все же больше у темнобрюхого улара и несколько меньше у алтайского.

В целом в строении летательного аппарата уларов видны адаптивные черты к специализированному скользяще-планирующему полету. Этим улары отличаются от большинства куриных, для которых харак-

[1] Отношение длины крылышка к длине крыла, измеренного от кистевого сгиба до вершины крыла.







Первостепенные маховые уларов:
а — темнобрюхого, *б* — молодого темнобрюхого, *в* — алтайского

терен внезапный, быстрый взлет и активный полет, во время которого частые взмахи крыльев чередуются с коротким скольжением. Специализация полета резче выражена у темнобрюхого улара, алтайский, видимо, стоит ближе к исходной форме, обладавшей более активным полетом.

В отличие от большинства представителей отряда куриных у уларов на первом году жизни сохраняются не два юношеских первостепенных маховых, а три. Эти перья у молодых темнобрюхих уларов имеют несколько более суженную вершину, чем напоминают взрослых алтайских уларов (см. рисунок). Различия в форме перьев ювенального и взрослого наряда наводят на мысль, что предки темнобрюхого улара, вероятно, обладали изрезанным крылом и были приспособлены к более активному полету.

Е. В. Козлова (1952), внимательно изучавшая историю развития птиц Тибетского нагорья, пришла к выводу, что происхождение уларов, как птиц альпийского высокогорья, связано с древними горными системами западного Китая. Более молодые хребты Тибетского нагорья были заселены предками современных видов вторично. Исходная форма дивергировала на две ветви: монголо-тибетскую, с представителями *Tetraogallus tibetanus*, *T. altaicus*, и кавказско-гималайскую, с представителями *T. himalayensis*, *T. caspicus*, *T. caucasicus*. Алтайский улар, населяющий более северную часть ареала рода, судя по окраске оперения, имеет более примитивные черты, чем сформировавшийся в Тибетском нагорье от того же предка *T. tibetanus*.

Дифференциация группы кавказско-гималайского типа происходила в центральных и западных областях рода предположительно уже в плиоцене. Расселение *T. himalayensis* к востоку по системам Куэнь-Луня и на север до Тянь-Шаня произошло позднее.

Таким образом, алтайский и темнобрюхий улары являются представителями давно обособившихся разных ветвей, формировавшихся в разных горных системах, различающихся по рельефу, растительности, климату.

По строению летательного аппарата алтайский улар, по-видимому, стоит ближе к исходным формам, обладавшим более активным полетом. У темнобрюхого улара полет более специализирован — почти полностью утрачена способность активного взлета, в связи с чем вершина крыла стала менее вырезанной. Изменились соотношения в величине грудных мышц, в сторону относительного уменьшения m. supracoracoideus, имеющей особенно важное значение при взлете птиц.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямов И. А. Птицы горного Зеравшана. Душанбе, 1964.

Гладков Н. А. Биологические основы полета птиц. Изд-во МОИП, 1949.

Козлова Е. В. Птицы Юго-Западного Забайкалья, Северной Монголии и Центральной Гоби. Л., 1930.

Козлова Е. В. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1952, т. IX, вып. 4.

Кузьмина М. А., Савинов Е. Ф. Материалы по биологии темнобрюхого улара (*Tetraogallus himalayensis sewertzowi* Zar.). «Зоол. журн.», 1953, т. XXXII, № 6.

Попов А. В. Птицы Гиссаро-Каратегина. Сталинабад, 1959.

Потапов Р. Л. Птицы Памира. Сб. «Биология птиц». Л., Изд-во АН СССР, 1966.

Сушкин П. П. Птицы Алтая, т. 1. Л., Изд-во АН СССР, 1938.

Штегман Б. К. Исследования о полете птиц. «Сб. памяти академика Петра Петровича Сушкина». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Юдин К. А. Морфологические адаптации сем. Falconidae. «Сб. памяти академика Петра Петровича Сушкина». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Якоби В. Э. Морфо-функциональные исследования полета птиц семейства ястребиных. «Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова», 1960, вып. 32.

В. Д. Анисимов

ИЗУЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЗВУКОПЕРЕДАЮЩЕЙ СИСТЕМЫ СРЕДНЕГО УХА ОБЫКНОВЕННОЙ НЕЯСЫТИ МЕТОДОМ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Функционирование звукопередающей системы птиц и прежде всего подвижность слухового столбика неоднократно обсуждались в литературе (Wada, 1924; Werner, 1960; Ильичев, 1966; Gaudin, 1968 и др.). Для изучения этих вопросов применялись различные приемы, как умозрительные, так и экспериментальные. Был высказан ряд гипотез, описывающих отдельные стороны явления. Однако ни одна из них не может считаться окончательно доказанной. В настоящей статье приведены результаты исследований, выполненных на модели звукопередающей системы среднего уха обыкновенной неясыти, а также даны основные морфологические характеристики и пропорции этой системы.

Исследования велись в двух направлениях: а) морфологическое изучение элементов звукопередающей системы среднего уха и б) изучение на модели характера смещения слухового столбика и барабанной перепонки в зависимости от силы натяжения тимпанальной мышцы и от величины давления воздуха на перепонку. Для изготовления модели потребовались количественные характеристики элементов среднего уха, которые были получены при морфологическом исследовании пяти препаратов. Блок среднего уха совы крепился в манипуляторе, позволявшем поворачивать препарат в трех плоскостях. Строение слухового столбика и его положение в полости среднего уха зарисовывали с помощью рисовального аппарата и фотографировали. Препараты постоянно увлажняли, чтобы предотвратить высыхание и деформацию. Слуховой столбик и барабанную перепонку взвешивали на аналитических весах сразу после препаровки.

Площадь поверхности овального и круглого окон измеряли по их проекциям на миллиметровой бумаге. Для вычисления площади барабанной перепонки и clipeolus из пластилина изготовляли макет конуса барабанной перепонки и поверхности clipeolus с увеличением 1 : 20, поверхность макета обклеивали миллиметровой бумагой и подсчитывали площадь бумажного покрытия. Углы, характеризующие взаимное расположение частей звукопередающей системы, измеряли на зарисовках проекций. Линейные измерения производили через бинокулярный микроскоп МБС-2 при помощи счетной линейки с увеличе-

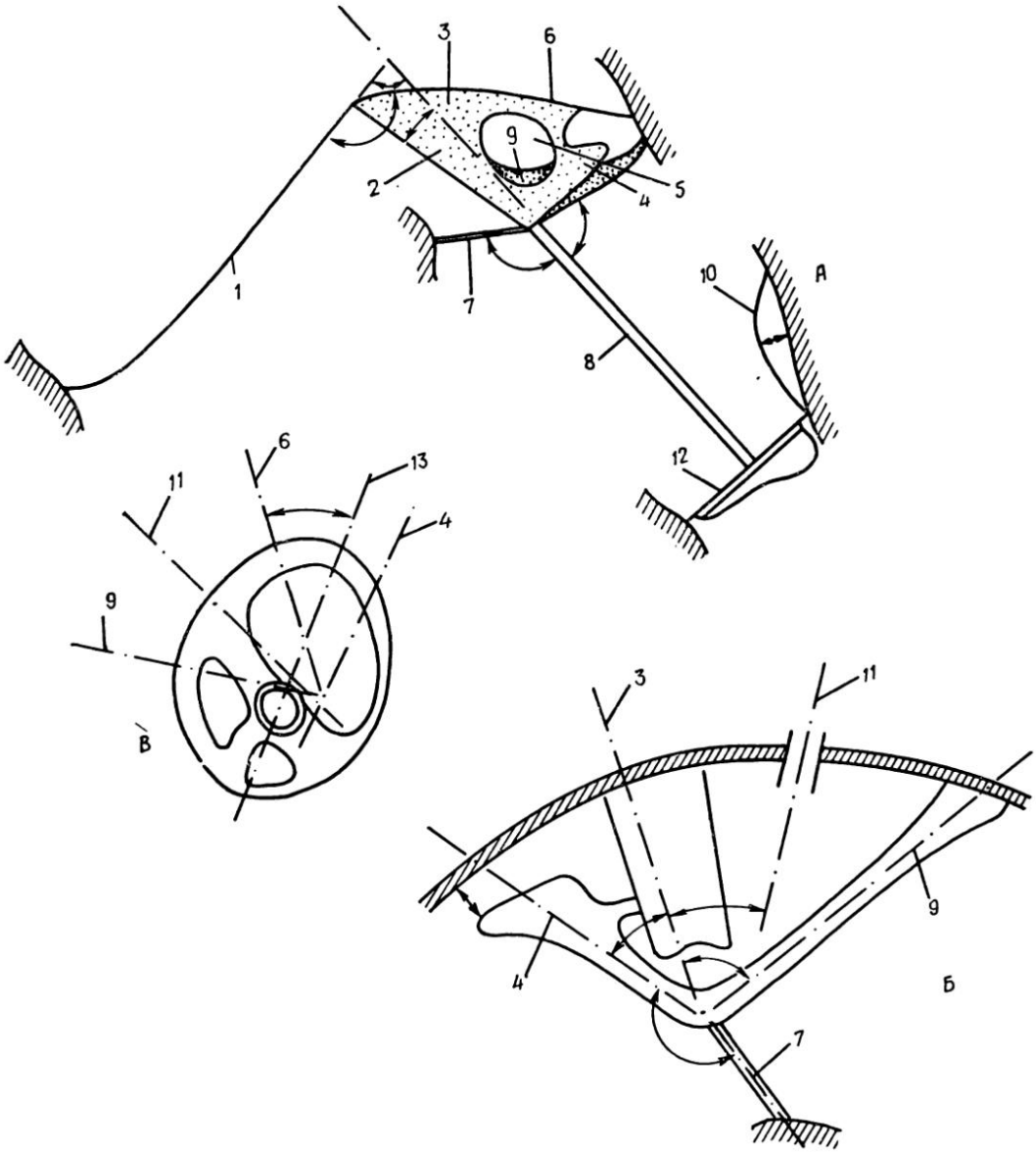


Рис. 1. Схема основных измерений звукопередающей системы среднего уха обыкновенной неясыти: *А* — слуховой столбик сбоку; *Б* — взаимное расположение отростков хрящевого элемента, связок и сухожилия тимпанальной мышцы; *В* — проекция осей связок, отростков хрящевого элемента и сухожилия тимпанальной мышцы на поверхность clipeolus:

1 — барабанная перепонка; *2* — хрящевой элемент слухового столбика; *3*—экстраколумеллярный отросток; *4*— супраколумеллярный отросток; *5* — медиоколумеллярный отросток; *6* — lig. ascendens; *7* — lig. Platneri; *8* — костный элемент слухового столбика; *9* — инфраколумеллярный отросток; *10* — круглое окно; *11* — ось сухожилия тимпанальной мышцы; *12* — clipeolus; *13* — ось большего плеча clipeolus

нием 40. Схема основных измерений звукопередающей системы представлена на рис. 1.

При изготовлении модели учитывали: 1) эластичность барабанной перепонки, ее форму, вес, толщину, расположение на ней сухожилия тимпанальной мышцы; 2) вес слухового столбика, длину и форму хрящевого и костного элементов, прочность и эластичность этих частей столбика, геометрическое расположение и способ фиксации элементов слухового столбика на барабанной перепонке, овальном окне и костном кольце. Модель была изготовлена с увеличением в 20 раз и с максимально возможным приближением к указанным характеристикам.

ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ И ПРОПОРЦИИ ЗВУКОПЕРЕДАЮЩЕЙ СИСТЕМЫ СРЕДНЕГО УХА ОБЫКНОВЕННОЙ НЕЯСЫТИ

Барабанная перепонка неясыти располагается в вентральной части барабанной полости. Она имеет форму шатра, вершина которого смещена к вентро-каудальной части барабанного кольца и направлена в

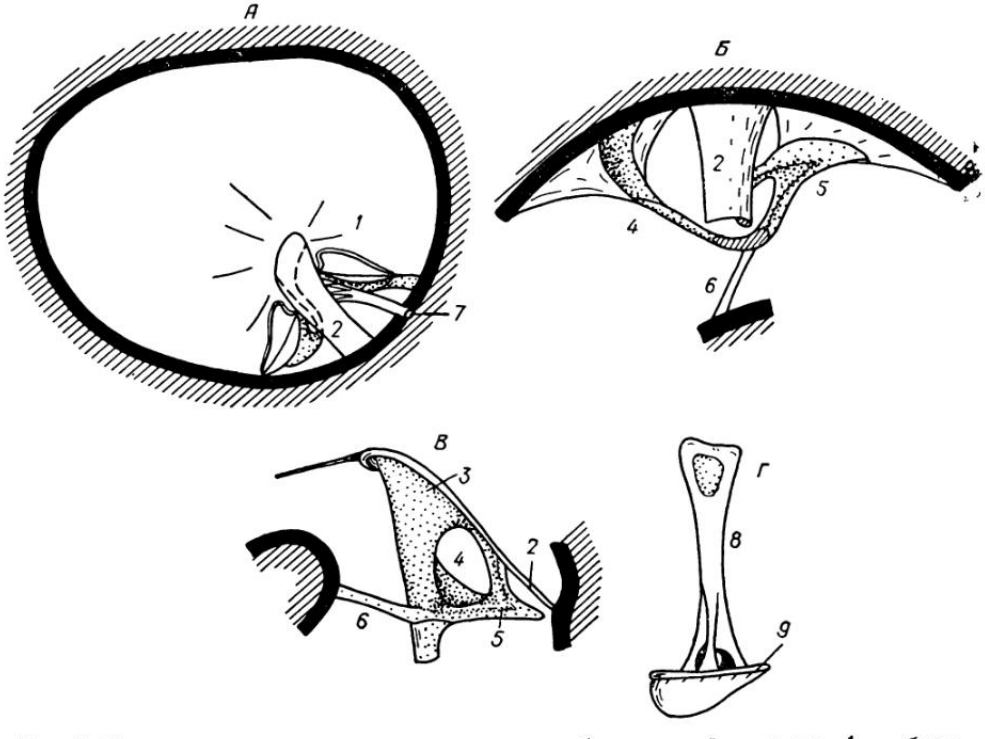


Рис. 2. Звукопередающая система среднего уха обыкновенной неясыти: *А* — барабанная перепонка и шарнирная часть столбика; *Б* — взаимное расположение отростков хрящевого элемента и связок; *В* — хрящевой элемент слухового столбика; *Г* — костный элемент слухового столбика:

1 — барабанная перепонка; *2* — lig. ascendens; *3* — экстраколумеллярный отросток; *4* — инфраколумеллярный отросток; *5* — супраколумеллярный отросток; *6* — lig. Platneri; *7* — сухожилие тимпанальной мышцы; *8* — stapes; *9* — clipeolus

сторону наружного слухового прохода. Подобная форма барабанной перепонки отмечена у других видов сов (Stellbogen, 1930; Freye-Zumpfe, 1952—1953; Schwartzkopff, 1955; Ильичев, 1966) и вызвана эксцентричным креплением на ней слухового столбика, что увеличивает свобод-

ную поверхность барабанной перепонки, которая располагается у неясыти под углом к слуховому проходу. Проекция основания перепонки округлой формы (рис. 2, *А*). Поверхность барабанной перепонки имеет прогиб в полость среднего уха, наиболее отчетливо выраженный около места крепления перепонки с костным кольцом и располагающийся в противоположной стороне от сухожилия тимпанальной мышцы. За счет высоты шатра площадь поверхности барабанной перепонки у обыкновенной неясыти резко возрастает и превышает площадь основания ее проекции почти на 20%.

Основу барабанной перепонки составляет фиброзный слой, к которому прирастает слабо развитый наружный. Толщина перепонки доходит до 10 мк и в различных своих частях неодинакова.

От вершины перепонки по ее наружной поверхности сухожильной лентой длиной 3,2—3,35 мм и шириной 0,8—1,0 мм к стенке барабанной полости тянется ligamentum ascendens, на всем своем протяжении прочно срастающаяся с барабанной перепонкой и с хрящевым элементом столбика. Эта сухожильная связка, вместе с экстраколумеллярным отростком, являющаяся плечом рычага слухового столбика (Ильичев, 1966), в два раза короче длины противоположной стороны перепонки и образует с ней вершину шатра, угол которого у неясыти в среднем равен 120°.

Musculus tensor tympani — единственная мышца среднего уха птиц (Домбровский, 1925; Wada, 1924; Freye, 1952—1953) — прикрепляется к наружной стенке черепа, и у неясыти развита особенно хорошо. Она имеет форму треугольной пластинки длиной до 6,4 мм. Широким своим основанием (до 3,3 мм) эта мышца прирастает к боковой затылочной кости. Сужаясь, она переходит в сухожилие, которым крепится на наружной стороне барабанной перепонки между экстра- и инфраколумеллярными отростками. Часть сухожилия проходит сквозь перепонку в полость среднего уха и крепится к внутренней стороне перепонки и к вершине инфраколумеллярного отростка. Из отверстия окципитальных крыльев на перепонку сухожилие мышцы среднего уха выходит лентой шириной около 0,25 мм и крепится под углом в среднем 32,6° к оси lig. ascendens.

По Фрейю (Freye, 1952—1953), m. t. tympani птиц не является гомологом m. t. tympani млекопитающих, так как эти мышцы иннервируются разными нервами, хотя и имеют одинаковое функциональное значение. Тимпанальная мышца птиц гомологична musculus stapedius млекопитающих, которая иннервируется тоже лицевым нервом (Breuer, 1907; Stellbogen, 1930). Обе они фиксируются на верхней части гиоидной дуги, но на разных ее элементах. Точное функциональное значение тимпанальной мышцы птиц еще не установлено. Бреуер (Breuer, 1907) считает, что она выполняет функции обеих мышц среднего уха млекопитающих и может повышать натяжение барабанной перепонки и снижать давление в улитке. По Вада (Wada, 1924), тимпанальная мышца птиц только поддерживает напряжение барабанной перепонки и не участвует в процессах слуха.

В внутренней части барабанной перепонки под углом 23—26° к плоскости ее основания крепится слуховой столбик, состоящий из двух частей — extracolumella и stapes (рис. 2, *В*, *Г*). Длина слухового столбика обыкновенной неясыти равна в среднем 6,60 мм, вес 3,8 мг. Для слухового столбика сов характерна гипертрофированная по сравнению с другими видами птиц поверхность clipeolus, расположенная в полости улитки (Krause, 1901; Schwartzkopff, 1955 и др.). Особый интерес представляет форма хрящевого элемента столбика, а также

способ крепления отростков этого элемента на барабанной перепонке и их взаимное расположение. Хрящевой и костный элементы столбика соединены между собой синхондрозом и их оси образуют между собой угол 14—15° (см. рис. 1, *А*).

Хрящевой элемент слухового столбика при фиксации на барабанной перепонке в ее вершине сильно расширен и утолщен и имеет вид прочной хрящевой пластинки изогнутой формы (рис. 2, *А*, *В*). Этот участок является самым прочным местом хрящевой части столбика и образован экстраколумеллярным отростком, длина которого у неясыти в среднем равна 2,87 мм, толщина 0;30 мм. Два других (супра- и инфраколумеллярный) отростка своими основаниями образуют опору для крепления костного элемента, и этот участок у неясыти также является прочным местом хрящевой части столбика. Эти три отростка своими сросшимися основаниями образуют основной корпус хрящевого элемента (Сушкин, 1897; Шестакова, 1934 и др.), выгнутая форма которого повышает прочность этого образования слухового столбика у обыкновенной неясыти. Кроме того, внешняя и внутренняя поверхности основного корпуса хрящевого элемента покрыты сухожилием, причем в участке перехода в инфраколумеллярный отросток эластичные волокна толще. Все три основных отростка хрящевого элемента в своих вершинах утончены и располагаются на барабанной перепонке вблизи костного кольца, а инфраколумеллярный отросток своей изогнутой вершиной прочно срастается с кольцом барабанной перепонки (см. рис. 2, *Б*). Четвертый, медиоколумеллярный отросток у неясыти тонкой хрящевой балкой соединяет вершины экстра- и супраколумеллярных отростков и образует с ними единую хрящевую пластинку с большим отверстием. Наличие отверстия сильно ослабляет прочность хрящевого элемента столбика в средней части, что вызывает прогиб именно этого участка столбика.

От способа фиксации отростков хрящевого элемента на барабанной перепонке и костном кольце во многом зависит характер смещения слухового столбика при восприятии звуковых сигналов (Ильичев, 1966). У неясыти только инфраколумеллярный отросток своей вершиной крепится к стенке барабанной полости, тогда как остальные отростки своими вершинами фиксируются только на перепонке и не доходят до стенки барабанной полости на 0,36 мм.

Основные измерения, характеризующие взаимное расположение отростков хрящевого элемента и барабанной перепонки обыкновенной неясыти, показаны в табл. 1, 2, 3.

Вблизи синхондрозного соединения под углом 160—165° к оси супраколумеллярного отростка и 110—115° к оси костного элемента слухового столбика отходит тонкая эластичная связка ligamentum Platneri. Ее длина 1,0—1,1 мм, толщина 0,07—0,1 мм. Связка проходит через барабанную полость и крепится к отростку квадратной кости. Lig. Platneri расположена по отношению к хрящевому и костному элементам столбика таким образом, что при колебаниях столбика может ограничивать поступательное и боковое смещение только костного элемента, тогда как хрящевая часть столбика остается более подвижной.

Костный элемент слухового столбика (stapes) обыкновенной неясыти принципиальных отличий в строении, по сравнению с другими видами птиц, не имеет. На всем протяжении костный элемент столбика пустотелый, его толщина в узком месте 0,2—0,27 мм. Stapes имеет расширенную плоскость в месте прочного соединения с хрящевой частью столбика. При фиксации на овальном окне ствол костного элемента распадается на опорные пластинки, переходящие в расширенную

Таблица 1

Измерения площадей и их пропорций основных элементов звукопередающей системы среднего уха обыкновенной неясыти и модели

		Препараты						
		1	2	3	4	5	среднее	модель
Площадь, мм²	барабанная перепонка	65,9	69,4	62,4	67,1	70,2	67,0	263600
	проекция основания перепонки	51,4	54,1	50,5	52,3	58,0	53,4	—
	clipeolus	2,96	3,02	2,68	2,98	3,08	2,94	1139
	овальное окно	2,30	2,36	2,20	2,30	2,34	2,30	882
	круглое окно	7,10	7,22	7,09	7,25	7,30	7,19	—
Отношение площадей	барабанная перепонка, проекция основания	1,28	1,28	1,23	1,28	1,21	1,25	—
	барабанная перепонка, clipeolus	22,2	22,9	23,2	22,5	22,4	22,6	23,1
	круглое окно, овальное окно	3,08	3,06	3,22	3,15	3,11	3,12	—

Таблица 2

Линейные и весовые измерения слухового столбика и барабанной перепонки обыкновенной неясыти и модели

		Препараты						
		1	2	3	4	5	среднее	модель
Длина, мм	хрящевой элемент	2,55	2,60	2,48	2,50	2,62	2,55	53
	костный элемент	3,75	3,63	3,63	3,80	3,87	3,73	70
	экстраколумеллярный отросток	3,08	2,96	2,75	2,79	2,80	2,87	64
	супраколумеллярный отросток	1,85	1,78	1,60	1,90	1,97	1,82	38
	инфраколумеллярный отросток	2,55	2,58	2,33	2,71	2,76	2,58	50
	lig. ascendens	3,25	3,20	3,31	3,25	3,40	3,28	66
	lig. Platneri	1,05	1,00	0,97	1,06	1,06	1,00	20
Вес костного элемента столбика, мг		1,60	1,60	1,30	1,50	1,60	1,52	1060
Вес хрящевого элемента и перепонки, мг		2,00	2,50	2,10	2,10	2,20	2,08	12400
Ширина lig. ascendens, мм		0,80	0,87	0,90	0,92	0,91	0,88	18
Высота шатра барабанной перепонки, мм		2,34	2,50	2,30	2,46	2,38	2,39	46

Таблица 3

Измерения взаимного расположения структур слухового столбика и других образований среднего уха обыкновенной неясыти и модели

		Препараты						
		1	2	3	4	5	среднее	модель
Угол наклона к оси костного элемента, градусы	хрящевой элемент	14	16	12	15	12	13,8	15
	экстраколумеллярный отросток	40	36	36	38	38	37,5	40
	супраколумеллярный отросток	95	91	93	93	95	93,4	92
	инфраколумеллярный отросток	76	76	78	75	73	75,6	75
	lig. Platneri	115	110	111	108	110	110,8	110
Угол между проекциями, градусы	супра- и инфраколумеллярный отросток	98	96	99	94	96	96,2	97
	супраколумеллярный отросток и lig. ascendens	33	29	30	34	31	31,4	30
	супраколумеллярный отросток и lig. Platneri	162	165	160	163	163	162,6	165
	lig. ascendens и тимпанальная мышца	35	32	30	34	33	32,6	30
	lig. ascendens и большее плечо clipeolus	38	35	33	33	36	35	35
Угол вершины шатра барабанной перепонки		122	121	118	120	120	120	125
Угол наклона к поверхности перепонки оси костного элемента столбика		83	85	80	82	82	82,4	80
Угол наклона плоскости овального окна к основанию барабанной перепонки		26	23	26	24	25	24,8	25

подошву — clipeolus. Этой расширенной пластинкой костный элемент с помощью связки прочно крепится в овальном окне.

Особенностью костного элемента неясыти следует отметить эксцентричное расположение его оси на поверхности clipeolus, стенка которого разрастается в полость внутреннего уха, что резко увеличивает площадь clipeolus. Последняя в 1,3 раза превышает площадь овального окна, причем площадь проекции clipeolus меньше площади овального окна. Площадь поверхности clipeolus равна в среднем 2,94 мм^2, а площадь овального окна 2,30 мм^2.

Круглое окно у неясыти имеет очень большую площадь, по сравнению с овальным окном, и составляет в среднем 7,19 мм^2. Отношение площади круглого и овального окон равно 3,12 и характеризует входное сопротивление улитки. У мертвой совы поверхность круглого окна плоская, в некоторых случаях отмечено вдавливание мембраны в полость улитки. У живой неясыти мембрана круглого окна выпячивается

в сторону барабанной полости на 0,06 мм. При разрушении тимпанальной мышцы у живой неясыти выпуклость мембраны в барабанную полость почти исчезает, что указывает на уменьшение воздействия со стороны тимпанальной мышцы на слуховой столбик и, следовательно, на овальное окно.

Основные измерения звукопередающей системы среднего уха обыкновенной неясыти приведены в табл. 1, 2, 3.

ИЗГОТОВЛЕНИЕ МОДЕЛИ ЗВУКОПЕРЕДАЮЩЕЙ СИСТЕМЫ СРЕДНЕГО УХА ОБЫКНОВЕННОЙ НЕЯСЫТИ

С учетом описанных выше особенностей звукопередающей системы неясыти была изготовлена модель. Рама костного кольца изготовлялась из оргстекла размером 200×200×10 мм; в ней фрезеровали окно, форма которого соответствовала форме проекции основания барабанной перепонки неясыти. Для воспроизведения формы и высоты шатра перепонки в окно вставляли слепок поверхности барабанной перепонки, сделанный из пластилина. На слепок натягивали обработанную соответствующим образом ткань стенки мочевого пузыря быка, которую фиксировали на раме. Площадь поверхности такой барабанной перепонки соответствовала 263 600 мм², высота шатра — 46 мм, толщина перепонки — 0,2 мм. Сверху на перепонку в участке, соответствующем месту расположения lig. ascendens, наклеивали тонкую выделанную кожу длиной 64 мм, шириной 18 мм и толщиной 0,6 мм, которая имела форму этой связки и крепилась одним концом к раме. Между lig. ascendens и местом фиксации инфраколумеллярного отростка на перепонку приклеивали тонкую кожу под углом 35° к оси lig. ascendens, которая выполняла роль сухожилия тимпанальной мышцы. В модель был вмонтирован электромагнит, позволявший в нужный момент создавать натяжение сухожилия мышцы.

Слуховой столбик изготовлялся следующим образом: из пластилина лепили образец хрящевого и костного элементов, форма которых соответствовала форме таковых у птицы. Затем повторяли эту форму для костной части из оргстекла и протакрила, для хрящевой — из пенопласта, резины и выделанной тонкой кожи. Эти две составные части колумелли склеивали между собой эпоксидной смолой таким образом, чтобы ось костного элемента располагалась к оси хрящевого под углом 14—15°. Размеры изготовленного слухового столбика модели составили: 1) хрящевой элемент — длина 53 мм, вес 9,61 г; 2) костный элемент — длина 70 мм, вес 10,60 г; площадь поверхности clipeolus — 1139 мм².

Овальное окно, на котором фиксируется слуховой столбик, фрезеровали в пластине оргстекла, и форма его соответствовала форме овального окна неясыти. Площадь поверхности окна составила 882 мм². В овальном окне с помощью тонкой резины фиксировали основание слухового столбика таким образом, чтобы зазор между стенкой овального окна и стенкой clipeolus соответствовал таковому у птицы. После этого блок слуховой столбик — овальное окно был готов для фиксации на барабанной перепонке.

К внутренней части перепонки, в участке расположения lig. ascendens приклеивали дистальный конец слухового столбика, вершина которого совмещалась с вершиной шатра барабанной перепонки модели. После этого весь блок слухового столбика с рамой овального окна крепили под углом 25° к раме кольца барабанной перепонки. Вершину инфраколумеллярного отростка прочно фиксировали к стенке кольца

перепонки и дополнительной резиновой связкой к самой перепонке. Супраколумеллярный отросток вершиной крепили только на перепонке, и он не доходил до стенки кольца на 8 мм. Зафиксированный таким образом слуховой столбик поддерживал барабанную перепонку и располагался к ней под углом. Углы между отростками хрящевого элемента столбика, а также углы наклона этих отростков к оси костного элемента соответствовали этим параметрам у неясыти.

В месте соединения хрящевого и костного элементов под углом 110° к оси последнего прикреплялась эластичная резиновая связка длиной 20 мм, диаметром 2 мм, имитирующая lig. Platneri. Другой конец, направленный от супраколумеллярного отростка в противоположную сторону под углом 162° к оси этого отростка, крепили к кронштейну из оргстекла.

С наружной стороны барабанную перепонку накрывали прозрачным герметическим колпаком из оргстекла. По шлангу через одно отверстие в колпаке подавали давление воздуха на перепонку. Давление измеряли водяным манометром, соединенным резиновой трубкой со вторым отверстием в колпаке. Смещение барабанной перепонки и слухового столбика наблюдали через бинокулярный микроскоп.

СМЕЩЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ЗВУКОПЕРЕДАЮЩЕЙ СИСТЕМЫ МОДЕЛИ СРЕДНЕГО УХА ОБЫКНОВЕННОЙ НЕЯСЫТИ

Давление воздуха на барабанную перепонку вызывает прогиб всей ее поверхности в сторону барабанной полости, при этом сухожилие мышцы среднего уха находится в минимальном натяжении. При слабом давлении воздуха первоначально имеет место смещение слухового столбика только в сторону овального окна, т. е. поступательное движение. Повышение давления воздуха продолжает вызывать смещение столбика в сторону овального окна, но тогда возникает боковое движение слухового столбика с прогибом в хрящевом элементе (рис. 3, *А*). Это боковое движение происходит в плоскости, проходящей через ось костного элемента столбика и ось большого плеча clipeolus (рис. 3, *Б*). Величина поступательного смещения слухового столбика превышает боковое его движение в месте прогиба в хрящевом элементе в 2,5 раза, а при дальнейшем увеличении давления это отношение почти не меняется.

Боковое движение костной части столбика модели ведет к сложному смещению clipeolus в овальном окне. Наибольшее смещение в сторону внутреннего уха отмечается в участке выроста стенки, и этот вырост располагается на конце большего плеча clipeolus. Величина смещения противоположного края clipeolus в сторону внутреннего уха намного меньше. Наряду с движением clipeolus в сторону внутреннего уха происходит смещение его в плоскости овального окна. Направление этого смещения совпадает с проекцией оси lig. ascendens на поверхность овального окна и clipeolus.

В момент, когда поступательное движение столбика начинает превышать боковое движение в 2,5 раза, возникает вращение clipeolus в плоскости овального окна, но оно незначительно, так как ограничено стенками овального окна и особенностями строения clipeolus. В результате смещения слухового столбика происходит удлинение эластичной связки lig. Platneri, которая фиксируется на нем в месте соединения хрящевого и костного элементов.

Уменьшение давления до первоначального состояния создает обратный процесс движения, в результате которого слуховой столбик и барабанная перепонка модели возвращаются в исходное положение.

При слабом давлении воздуха на перепонку, без натяжения мышцы среднего уха, бокового движения с прогибом в хрящевом элементе столбика не наблюдалось.

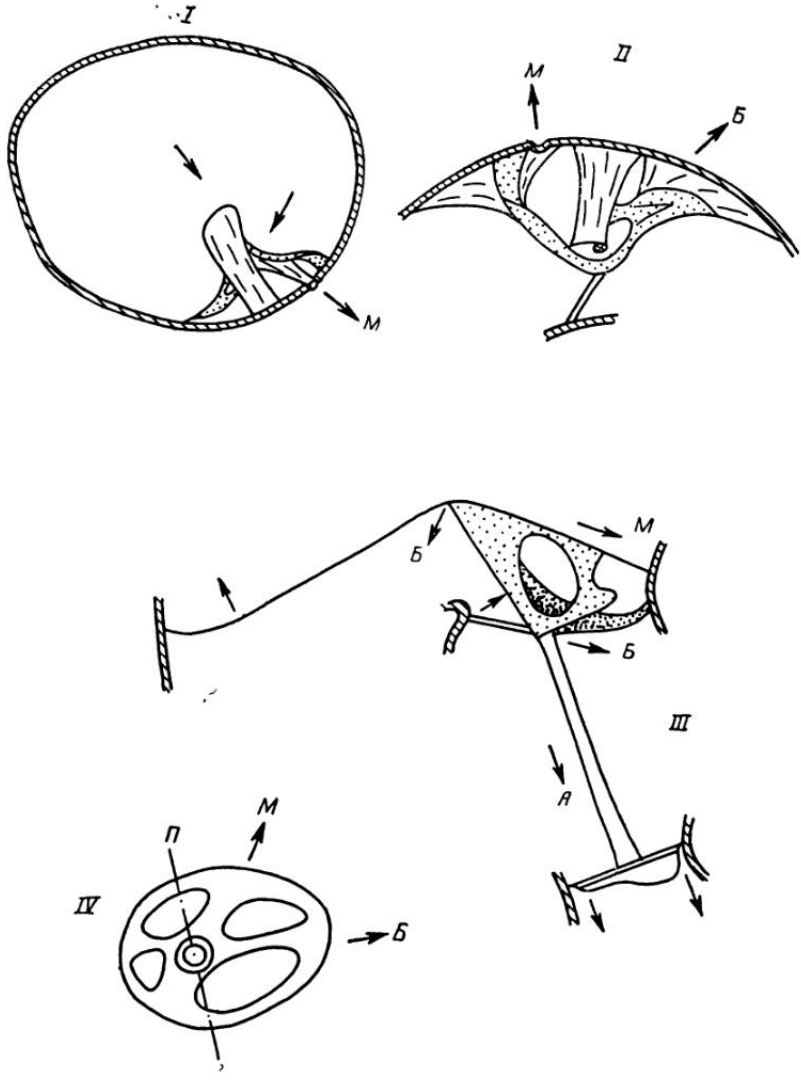


Рис. 3. Схема движения барабанной перепонки и слухового столбика модели звукопередающей системы среднего уха неясыти:

I — смещение поверхности барабанной перепонки; *II* — расположение отростков хрящевого элемента столбика и эластичных связок относительно бокового движения столбика и натяжения мышцы; *III* — движение слухового столбика и поверхности перепонки, вид сбоку; *IV* — расположение clipeolus относительно бокового движения столбика и оси инфраколумеллярного отростка. *А* — движение столбика до натяжения тимпанальной мышцы; *Б* — направление бокового движения с прогибом в хрящевом элементе столбика; *М* — направление воздействия мышцы; *П* — ось инфраколумеллярного отростка

Натяжение мышцы с силой, превышающей натяжение при давлении воздухом, вызывает неравномерное смещение поверхности барабанной перепонки и слухового столбика. Участок перепонки, лежащий по оси натяжения мышцы, натягивается, и прогиб ее поверхности в барабанную полость уменьшается. Другой участок перепонки, расположен-

ный возле места крепления сухожилия мышцы на поверхности перепонки и инфраколумеллярном отростке, прогибается в полость среднего уха и смещается вместе со средней частью этого отростка. Смещение происходит в одном направлении с боковым движением костного элемента столбика, тогда как вершина инфраколумеллярного отростка, фиксированная на раме, смещается только в плоскости оси столбика. Прогиб хрящевого элемента столбика при боковом его движении происходит в том же направлении, что и в случае с давлением воздуха, но этот прогиб становится сильнее.

Следовательно, хрящевой элемент столбика при натяжении тимпанальной мышцы имеет сложное движение. Точка, вокруг которой происходит движение хрящевой части слухового столбика, находится в месте крепления вершины инфраколумеллярного отростка с рамой барабанного кольца, и это место можно считать шарниром. Смещение lig. Platneri и костного элемента столбика происходит точно так же, как и при давлении воздухом на перепонку. Разница заключается только в величинах смещений элементов. Так, боковое движение столбика в месте изгиба по величине в три раза превышает поступательное движение столбика к овальному окну. При давлении воздуха на перепонку поступательное движение столбика всегда превышает величину бокового смещения в месте изгиба столбика. Смещение clipeolus в участке выроста его стенки было наибольшим. Схема движения слухового столбика и барабанной перепонки модели показана на рис. 3.

Сравнивая движение звукопередающей системы модели среднего уха неясыти при воздействии давления воздуха и при натяжении мышцы, можно отметить ряд общих и отличительных черт. Натяжение и прогиб поверхности перепонки при давлении воздуха происходит равномерно, прогиб наблюдается только в сторону барабанной полости. Движение барабанной перепонки резко меняется в случае натяжения мышцы. Часть ее поверхности, расположенной по оси воздействия мышцы, смещается к вершине шатра перепонки. Прогиб поверхности в барабанную полость резко уменьшается, и в этом участке перепонка движется в противоположном направлении. Натяжение поверхности перепонки в этом месте усиливается. Другая часть поверхности перепонки, прилегающая к средней части инфраколумеллярного отростка, смещается к нему и в барабанную полость. Такое натяжение поверхности перепонки создает неодинаковую нагрузку на хрящевую часть столбика.

В то же время поверхность барабанной перепонки приобретает неодинаковую жесткость, которая меняется в зависимости от силы натяжения мышцы среднего уха. Движение слухового столбика во многом зависит от характера движения всей поверхности барабанной перепонки. Так давление воздуха вызывает в основном поступательное движение столбика, а при натяжении мышцы происходит боковое движение столбика с прогибом в средней части хрящевого элемента, так как в этом случае барабанная перепонка натягивается неравномерно. Следовательно, натяжение мышцы среднего уха, а также форма и способ фиксации слухового столбика на перепонке и костном кольце перепонки обеспечивают боковое движение столбика. Направление поступательного и бокового движения слухового столбика модели показано на схеме (рис. 3).

Учитывая описанные морфологические особенности в строении звукопередающей системы обыкновенной неясыти, а также характер движения слухового столбика модели, представляется возможным выделить два момента в механизме движения слухового столбика у

живой неясыти. Первый — связан с первоначальным восприятием звукового сигнала, когда тимпанальная мышца оказывает минимальное воздействие (тоническое натяжение) на барабанную перепонку. Движение хрящевого и костного элементов слухового столбика происходит без прогиба в хрящевом элементе. Столбик движется как единое образование в сторону овального окна. Подошва его в овальном окне смещается в сторону внутреннего уха во всех точках равномерно.

Второй момент движения слухового столбика возникает при воздействии мышцы, вследствие чего происходит неравномерное натяжение поверхности барабанной перепонки и возникает боковое движение слухового столбика с прогибом в средней части хрящевого элемента. В результате этого движения изменяется первоначальное положение перепонки и различных элементов столбика, что резко меняет механические свойства всей звукопередающей системы в целом. Боковое движение столбика с прогибом в хрящевом элементе происходит в плоскости оси столбика и оси большего диаметра его подошвы, фиксированного в овальном окне. Край подошвы, расположенный на оси длинного своего плеча, смещается в полость улитки с максимальной амплитудой.

ЛИТЕРАТУРА

Домбровский Б. А. Очерк среднего уха птиц. «Русск. зоол. журн.», 1925, вып. 5.

Ильичев В. Д. Функциональные особенности и факторы эволюции звукопередающей системы птиц. «Зоол. журн.», 1966, т. 45, вып. 9.

Сушкин П. П. К морфологии скелета птиц. «Уч. зап. Моск. ун-та», 1897.

Шестакова Г. С. К вопросу о гомологии «слуховых косточек» (Развитие звукопроводящего аппарата у птиц). «Бюлл. МОИП», 1934, т. 43, вып. 2.

Gaudin E. P. On the middle ear of birds. «Acta oto-laringol.», 1968, vol. 65.

Freye H. Das Gehörorgan der Vögel. «Wiss. Z. Martin-Luter-Univ.», Halle—Wittenberg, 1952—1953, H. 5.

Freye-Zumpfe H. Befunde in Mittelohr der Vögel. «Wiss. Z. Martin-Luter-Univ.». Halle—Wittenberg, 1952—1953. H. 5.

Breuer I. Über das Gehörorgan der Vögel. Setz. Ber.-Ak. Wiss. Wien, 1907, Bd. 116.

Krause G. Die Columella der Vögel, ihr Bau und deren Einfluss auf die Feinhorigkeit. Berlin, 1901.

Stellbogen E. Über das aussere und mittelere Ohr des Waldkauzes (*Syrnium aluco*). «Zeitschr. Morph. Okol. Tiere», 1930, Bd. 19.

Schwartzkopff I. Schallsinnesorgane, ihre Function und biologische Bedeutung bei Vögel. «Proc. XI. Intern. Congr.». Basel, 1955.

Wada I. Beitrage zur vergleichenden Physiologie des Gehororganes. «Pflugers Archiv.», 1924, Bd. 202.

Werner C. Das Gehörorgan der Wirbeltiere und Menschen. Leipzig, 1960.

ФИЗИОЛОГИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ

И. А. Шилов

НЕКОТОРЫЕ ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО НАПРАВЛЕНИЯ В ОРНИТОЛОГИИ

Изучение экологической физиологии птиц представляет собой одно из необходимых звеньев в решении важных теоретических и практических проблем орнитологии на современном уровне науки. Без глубокого понимания закономерностей протекания различных физиологических процессов, их регуляции на уровне целого организма и изменений в отдельных функциональных системах, вызванных приспособлением к сложным, меняющимся условиям среды невозможно окончательное решение как частных аутэкологических задач, так и тем более таких сложных вопросов, как миграции птиц, механизмы поддержания популяционного гомеостаза, динамика численности отдельных видов, процессы микроэволюции и видообразования, роль птиц в естественных сообществах и др.

В общем виде в экологической физиологии птиц можно представить себе четыре крупных направления, на взгляд автора этих строк, наиболее интересных в общебиологическом плане. Речь идет прежде всего об изучении широкого круга вопросов, связанных с конкретными механизмами и общими закономерностями приспособления к сложным и изменчивым условиям существования на уровне отдельного организма. Этот круг вопросов можно обозначить как проблему индивидуальных адаптаций, включающую в себя выяснение физиологических механизмов приспособления организма птиц к обитанию в различных географических районах, закономерностей сезонных циклов физиологических функций, как приспособления к сезонным изменениям среды, возрастных особенностей функционирования отдельных физиологических систем и др. Чрезвычайно важно выяснение ведущих закономерностей комплексного осуществления адаптивных процессов, путей и механизмов координации функций отдельных адаптивных систем. Соответственно этой задаче, серьезное внимание следует уделить изучению нервных регуляторных механизмов и в особенности функции гормональных систем, которые у птиц изучены еще недостаточно.

В плане изучения индивидуальных адаптаций многое может дать исследование онтогенеза отдельных адаптивных систем и их комплексов. Характер формирования различных физиологических механизмов в индивидуальном развитии подчас особенно четко подчеркивает связь

их с условиями существования организма и их адаптивное значение. Изучение онтогенеза проливает свет на эволюционное развитие эколого-физиологических адаптаций.

Проблема индивидуальных адаптаций всегда привлекала особенное внимание исследователей, и именно в этой области экологической физиологии птиц накоплен большой фактический материал. Поэтому наряду с продолжением исследований по частным вопросам на очередь встает задача осмысливания и научного обобщения уже имеющихся данных, выявления наиболее общих принципов функционирования морфо-физиологических адаптивных систем. Высокая степень физиологического гомеостазирования организма птиц делает этих животных одной из наиболее удобных моделей для решения вопроса о принципах биологической адаптации не только применительно к самим птицам, но и в широком общебиологическом плане.

В качестве рабочей гипотезы можно принять разделение всех адаптивных механизмов (вне зависимости от их конкретной биологической роли) на две большие группы. К первой — относятся морфо-физиологические механизмы, определяющие общий «уровень настройки» организма по отношению к средним, длительно удерживающимся условиям среды (географическим, сезонным и т. п.). Эта группа механизмов определяет общий уровень стабилизации основных функциональных систем организма и может быть охарактеризована как морфо-физиологические адаптации организма. Вторая группа адаптивных механизмов представлена комплексом лабильных реакций, осуществляющих приспособительный ответ организма на постоянно имеющие место отклонения внешних условий от средних величин. Эта группа реакций представлена механизмами физиологических регуляций отдельных функций, осуществляющимися под непосредственным контролем нервной системы. Оба типа адаптивных механизмов функционируют одновременно; при этом главная задача механизмов физиологической регуляции заключается в приспособлении организма к конкретным условиям среды без изменения общего уровня настройки системы гомеостаза (Prosser, 1955; Корниенко, Маслов, Шилов, 1965; Шилов, 1967а).

Разработка этой гипотезы применительно к отдельным адаптивным системам и их комплексам позволит объективно выразить наиболее общие закономерности адаптивных процессов, что, в частности, открывает возможность их технического моделирования. Не менее важны и возможности практического использования этих закономерностей в области акклиматизации полезных и декоративных видов птиц, интродукции домашних видов в новые районы, разработки методов повышения продуктивности при фермовом разведении птиц и т. п.

Проблема взаимодействия двух типов адаптивных механизмов имеет прямое отношение и к изучению биоритмов (суточных и сезонных) у птиц. Материалы экологического и физиологического характера о ритмах отдельных процессов и общей жизнедеятельности птиц имеются в орнитологической литературе в большом количестве применительно ко многим видам из разных географических областей. Однако недостаточно ясны еще конкретные механизмы, определяющие и контролирующие ритмику физиологических процессов. В этой области необходимо тесное комплексирование исследований с работами биохимиков и биофизиков, занимающихся изучением биологических ритмов на клеточном и субклеточном уровнях. С экологической точки зрения наиболее важным представляется выявление связи эндогенных биологических ритмов с циклическими (суточными и сезонными) изменениями отдельных абиотических факторов и их комплексов, а также роли

последних в синхронизации отдельных физиологических ритмов и их фазовой приуроченности к комплексу условий внешней среды.

Современные отечественные исследования, ведущиеся в этом направлении, почти исключительно относятся к проблеме миграций птиц, и в этой области получены чрезвычайно интересные материалы (работы коллектива сотрудников биологической станции ЗИН АН СССР в Рыбачьем и др.). В зарубежной литературе затрагивается более широкий круг вопросов, в том числе соотношение эндогенных и экзогенных факторов в формировании суточной ритмики организма. Дальнейшее изучение взаимодействия процессов «общей установки» биоритмов (эндогенные механизмы) и их лабильной подстройки к конкретному состоянию среды (экзогенные синхронизаторы), несомненно, представляет интерес как с точки зрения общей теории биоритмов, так и с чисто практических позиций, поскольку в активном регулировании отдельных фаз ритмики организма скрыты большие возможности повышения продуктивности птицеводства.

С другой стороны, изучение проблемы регулирования биоритмов выходит за рамки физиологии отдельных особей. Хотя регуляция ритмики физиологических процессов осуществляется на уровне отдельного организма, конечный эффект этого процесса имеет большое значение в синхронизации общей ритмики жизнедеятельности у всех особей, обитающих в одинаковых условиях, что представляет собой один из важных моментов функционирования популяции, как устойчивой биологической системы.

Второе перспективное направление в развитии экологической физиологии птиц как раз связано с решением ряда проблем так называемой популяционной физиологии. Физиологические основы внутрипопуляционных отношений — проблема новая; в этой области идет постепенное накопление материала и пока сделаны лишь первые попытки его теоретического обобщения. Установлено, в частности, что ряд физиологических процессов выступает в роли адаптивных механизмов, действующих на популяционном уровне и способствующих устойчивому существованию популяции на фоне меняющихся внешних условий. К сожалению, бóльшая часть имеющихся материалов относится к насекомым, рыбам, млекопитающим и некоторым другим животным (Christian, 1963; Шилов, 1967б). Птицы в популяционно-физиологическом плане остаются одной из наименее изученных групп, хотя чисто экологический материал, позволяющий перейти к физиологическому анализу, накоплен большой (Wynne-Edwards, 1962; Lack, 1966).

В плане исследования популяционной физиологии птиц большое значение имеет изучение различных форм сигнализации и общения между особями в популяциях, как одного из важнейших механизмов поддержания определенной пространственной структуры популяций. Это направление включает в себя исследование морфо-физиологических механизмов отдельных сигнальных систем, биологической роли отдельных сигналов и специфических ответных реакций, а также значения всех этих явлений в формировании и изменении пространственного распределения особей в соответствии с конкретными условиями среды. Изучение различных систем сигнализации и общения у птиц начато относительно недавно, но ведется весьма интенсивно, на высоком техническом уровне в нескольких лабораториях. Уже первые результаты этих исследований показали их большую важность и перспективность как в теоретическом плане, так и с практической точки зрения.

Работы, проведенные на млекопитающих, отчетливо показали существование специфических физиологических механизмов, направленных на регуляцию плотности населения популяций и имеющих непосредственное отношение к интенсивности размножения и динамике численности. Исследования по птицам в этом направлении почти не проводятся как в нашей стране, так и за рубежом. Поэтому даже единичные работы, касающиеся изучения структуры популяций птиц и ее связи с физиологией размножения, эндокринной системы и ее участия в регуляции воспроизводственного цикла, равно как работы по изучению возникновения и протекания стресс-реакции в организме птиц имеют первостепенное значение и должны быть всемерно поддержаны и расширены. Столь же важно изучение поведенческих и иных реакций, связанных с образованием размножающихся пар, колоний и других группировок с точки зрения формирования и поддержания сложного генофонда популяций. Наконец, большой интерес представляет исследование индивидуальной и групповой разнокачественности в популяциях и роли этого явления в устойчивости популяции и микроэволюционном процессе.

Важность постановки исследований по популяционной физиологии трудно переоценить. Наличие лабильной системы физиологической регуляции уровня размножения (а иногда и смертности) приводит к тому, что в сложном процессе взаимодействия со средой, эффект которого проявляется в изменениях численности, популяция животных выступает в качестве активной системы, трансформирующей внешние воздействия через свои специфические регуляторные механизмы. Совершенно ясно, что научное прогнозирование численности окажется возможным лишь с учетом этого обстоятельства. При разведении домашних птиц в производственных масштабах механизмы популяционной авторегуляции могут оказывать прямое воздействие на суммарную продуктивность стада. Известно, например, что при выгульном содержании больших партий кур (что выгодно с экономической точки зрения) иерархическая система взаимоотношений в стаде приводит к снижению яйценоскости у особей, занимающих низшие ранги. Повышение продуктивности в этом случае возможно лишь на основе глубокого изучения физиологических механизмов, регулирующих уровень яйценоскости, и их связи со структурой особей в стаде. Перспективность серьезных исследований в этом направлении очевидна.

Третий круг вопросов, разработка которых необходимо связана с использованием физиологических методов, охватывает различные стороны деятельности птиц, как сочленов природных сообществ — биогеоценозов. Проблема оценки продуктивности биогеоценозов и отыскания путей ее увеличения (или хотя бы стабилизации!) занимает сейчас умы крупнейших ученых; ее практическая значимость совершенно несомненна. В этой области наиболее важные и первоочередные задачи экологической физиологии можно представить себе следующим образом. Во-первых, нужно оценить долю птиц в суммарной продукции биоценозов, для чего помимо полевых методик (количественные учеты с последующим пересчетом на биомассу) совершенно необходимо исследование энергетической стоимости этой биомассы, т. е. состава и калорийности тканей тела птиц, их сезонных и возрастных изменений и т. д. Во-вторых, подлежат точной количественной оценке энергозатраты разных видов птиц на жизнедеятельность (опять-таки в сезонном и возрастном аспектах). В-третьих, необходимо изучение роли птиц в общем круговороте веществ и потоке энергии, для чего нужна количественная (по веществу и энергии) оценка потребления пищи,

степени ее утилизации, рассеивания энергии в процессе жизнедеятельности, доли энергии и состава веществ, включающихся в последующие звенья круговорота (экскременты, погадки и пр.) и т. д.

Совершенно ясно, что вокруг этой основной линии исследований возникает множество вопросов, представляющих собой «частные производные» центральной проблемы. К их числу можно отнести, например, детальное эколого-физиологическое исследование пищеварения, водно-солевого обмена, накопления и расходования энергетических запасов (жир, гликоген) и др.

С точки зрения теоретической экологии важна и интересна постановка исследований в плане раскрытия различных сторон взаимоотношений между разными видами птиц в биоценозе. Здесь вновь мы сталкиваемся с проблемой разных форм сигнализации и общения, изучения анализаторных систем, а также с вопросами физиологической характеристики конкурентных отношений, отношений типа «хищник — жертва» и др. В конечном итоге многие из этих вопросов связаны все с той же центральной проблемой энергетической оценки сложных биоценотических отношений. По всем этим вопросам накоплен большой материал в виде полевых наблюдений, количественных учетов и пр., но физиологический аспект проблемы остается почти не затронутым. Тем более важным представляется развитие исследований в этом направлении.

Три рассмотренные направления экологической физиологии соответствуют, как легко видеть, трем уровням организации жизни: организменному, популяционному и биоценотическому. Четвертое направление, которое необходимо отметить, приложимо ко всем этим уровням. Речь идет об исследовании экологических аспектов поведения птиц. Поведенческие реакции представляют собой отдельную, очень специализированную форму индивидуальной адаптации, главный экологический смысл которой заключается в уменьшении энергетических затрат на осуществление физиологических приспособительных реакций (Шилов, 1967в). Специфические особенности поведения лежат в основе механизмов поддержания популяционного гомеостаза у высших животных. Наконец, динамическое равновесие между различными видами в природных сообществах, равно как и реализация взаимоотношения между видами в трофических цепях и по линии пространственной структуры биоценоза, в самой прямой форме обеспечиваются комплексом сложных поведенческих актов.

Исследования поведения животных, в том числе и птиц, ведутся сейчас в самом широком плане в трех главных аспектах: физиологические механизмы рефлекторного поведенческого ответа на внешние воздействия (Воронин, 1965), структура врожденных поведенческих актов (Lorenz, 1953; Tinbergen, 1955; Tembrock, 1964; Слоним, 1967), элементы экстраполяции индивидуального опыта в новых ситуациях (Крушинский, 1960). Продолжение и развитие изучения птиц в этих направлениях представляется весьма перспективным, в частности, и для решения перечисленных выше экологических проблем. Однако еще больший интерес представляет синтез этих направлений, пока еще развивающихся в значительной степени разобщенно. И дело здесь не только в том, что отдельные стороны изучения поведения в перечисленных школах неравноценны (так, этологическая классификация поведенческих актов, несомненно, близка интересам экологов, тогда как в области объяснения механизмов поведения столь же несомненна бóльшая объективность и материалистичность физиологов павловской школы). Важно и другое: с позиций уже обсуждавшейся гипотезы о двух типах адаптивного процесса, врожденные стереотипы поведения и более

лабильные его формы, приобретенные в процессе индивидуального опыта, играют разную роль в общем комплексе адаптивного поведения, и экологически результативное его осуществление немыслимо без гармоничного сочетания обоих этих компонентов. Работ в этом плане еще очень мало и, естественно, расширение исследований в данном направлении совершенно необходимо.

Как видим, перечень задач эколого-физиологического изучения птиц весьма велик. Велико и число исследователей, стремящихся к разрешению этих задач. Как показывает опыт региональных и общесоюзных орнитологических конференций, абсолютное число работ по экологической физиологии и их доля в общем потоке орнитологических исследований неуклонно возрастает. Главная трудность заключается, пожалуй, в том, что лишь в немногих еще местах сложились творческие коллективы, работающие в этом направлении (Биостанция ЗИН АН СССР в Рыбачьем, биолого-почвенный факультет МГУ, биологический факультет Пермского пединститута и некоторые другие). В большинстве же учреждений экологической физиологией птиц занимаются отдельные исследователи, не имеющие достаточной технической базы и не всегда находящие возможность получить квалифицированное руководство и помощь. Организация постоянного орнитологического комитета открывает перспективы более тесной координации исследований, обмена опытом и взаимных консультаций. Можно надеяться, что это положительно скажется на общем количестве и научном уровне эколого-физиологических исследований, важность и современность которых автор попытался обосновать в этом сжатом очерке.

ЛИТЕРАТУРА

Воронин Л. Г. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности. М., «Высшая школа», 1965.

Корниенко И. А., Маслов С. П., Шилов И. А. О некоторых общих принципах адаптации биологических систем. «Журн. общ. биол.», 1965, т. 26, № 1.

Крушинский Л. В. Формирование поведения животных в норме и патологии. Изд-во МГУ, 1960.

Слоним А. Д. Инстинкт. Л., «Наука», 1967.

Шилов И. А. Принципы приспособительных изменений теплообмена у птиц и млекопитающих. Сб. «Физиология птиц». Таллин, 1967а.

Шилов И. А. О механизмах популяционного гомеостаза у животных. «Усп. совр. биол.», 1967б, т. 64, № 5.

Шилов И. А. Некоторые экологические аспекты изучения сложных форм поведения животных. «Научн. докл. высш. школы», биол. науки, 1967в, № 6.

Christian J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. «Physiological mammalogy», vol. I. N. Y—L., 1963.

Lack D. L. Population studies of birds. L., 1966.

Lorenz K. Die Entwiklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren. «Zool. Anz.», Suppl., 1953, Bd. 17.

Prosser C. L. Physiological variation in animals. «Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc.», 1955, No. 3.

Tembrock G. Verhaltensforschung. Eine Einführung in die Tier-Ethologie. Jena, 1964.

Tinbergen N. The study of instinct. Oxford-Press, 1955.

Wynne-Edwards V. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburg—London, 1962.

Н. Н. Гуртовой, В. Б. Садовников

ОБОНЯНИЕ ПТИЦ

Птицы, после рыб, представляют наиболее обширную по количеству видов и достаточно хорошо изученную группу позвоночных животных. Приспособление к полету привело к значительным изменениям как общего строения птиц, так и строения и функционирования отдельных органов.

Анатомически птицы очень близки к рептилиям, но отличаются от них рядом прогрессивных черт. В первую очередь следует указать на прогрессивное развитие мозга, связанное со значительной подвижностью птиц и необходимостью точнейшей координации движений при полете, чем объясняется громадное развитие зрительных долей среднего мозга, а также мозжечка (Никитенко, 1963). Развитие мозга птиц шло по пути мощного развития стриатарных отделов, и, в частности, сильно развитый архистриатум у птиц, в котором оканчиваются центральные обонятельные волокна, нужно рассматривать не только как третичный обонятельный центр, поскольку здесь коррелируются и другие функции организма (Kappers, Huber, Crosby, 1936). Степень развития переднего, среднего и продолговатого мозга птиц находится, кроме того, в связи с различиями в способах поисков и добывания пищи (Шапошников, 1953, 1954).

Издавна сложилось мнение о преобладающей роли зрения в ориентации птиц. Однако при тщательных морфологических, а также физиологических исследованиях слуховой системы птиц оказалось, что специфика птиц как группы в целом сказалась и на специфичности строения и функционирования этого анализатора. Морфологические особенности, а также наличие в голосе птиц сложных механизмов кодирования биологической информации, способность птиц к имитации и интерспецифическому общению, использование сигналов чужих видов, популяционная и географическая пластичность голоса — все это свидетельствует о высоком уровне развития звукового анализа (Ильичев, 1965, 1968; Симкин, Ильичев, 1966).

Относительно органа обоняния птиц установилось мнение, что он развит плохо и, несмотря на противоречивые данные экспериментальных исследований и полевых наблюдений, не играет значимой роли в ориентации птиц (Bang, 1968).

Приступая к изучению органа обоняния птиц, мы, естественно, столкнулись с необходимостью проработки литературы и выяснили, что в отечественной литературе до сих пор нет более или менее подробного

обзора работ по этому вопросу. Поскольку за последние 10—15 лет интерес к изучению органа обоняния птиц возрос, мы считаем необходимым сделать хотя бы краткий обзор литературных данных, который будет нашим первым из предполагаемых сообщений по изучению органа обоняния птиц.

СООБЩЕНИЕ I. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИЯ ОРГАНА ОБОНЯНИЯ ПТИЦ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1. Морфология органа обоняния птиц

Периферический отдел органа обоняния

Изучение носовой полости, возникающей как орган обоняния и выполняющей эту функцию у большинства позвоночных, у птиц начато давно, около 300 лет назад (Comelin, 1665). Большинство работ посвящено непосредственно изучению анатомического строения носовой полости. В хронологическом порядке можно перечислить следующие основные работы такого плана. 1862 год — строение носовой полости соколов — Falco, неясытей — Strix, кур — Gallus, голубей — Columba, уток — Anas и некоторых других птиц (Schultze, 1862); 1872 год — киви — Apteryx (Owen, 1872), куры, утки, голуби и некоторые воробьиные — Passeriformes (Exner, 1872); 1873 год — голуби, куры, гуси, неясыти, сарычи — Buteo, попугаи — Psittacus, дятлы — Picus, козодои — Caprimulgus, скворцы — Sturnus, вороны — Corvus, белоноги — Podargus (Gegenbaur, 1873). Далее идут: 17 видов различных птиц (Giebel, 1876), цыпленок (Born, 1879), киви (Parker, 1891), пустельга обыкновенная — *Tinnunculus alaudarius* (Сушкин, 1898), домашние куры и утки (Beeker, 1903), африканский страус — *Struthio molibdophanes* (Чистяков, 1904), длиннохвостые попугайчики — Melopsittacus, голуби, утки, индюки — Meleagris, грифы (Dieulafé, 1904, 1905).

Наиболее фундаментальным было исследование органа обоняния 65 видов птиц из 24 отрядов (Strong, 1911), включающее кроме анатомии и экспериментального исследования, о котором будет сказано ниже, еще и обзор литературы по этому вопросу. Еще нужно отметить работу З. Н. Киселевой (1937) по описанию анатомии носовой полости 43 видов птиц 12 отрядов.

Косвенно строение носовой полости разбирается в работах, посвященных выяснению наличия у птиц органа Якобсона (Ганин, 1890; Mihalkovics, 1898; Cohn, 1903 и др.). Строение носовой полости рассматривается также в работах по изучению носовых желез птиц (Jacobson, 1813; Nitzsch, 1820; Müller, 1832; Meckel, 1832; Jobert, 1869; Ask, 1913; Marples, 1932; Technau, 1936 и др.).

Носовая полость птиц занимает заднюю половину клюва (рис. 1): сверху, сбоку, снизу и сзади она ограничена покровными костями (nasale, premaxillare, maxillare, palatinum, vomer, prefrontale) и соединительной тканью. Сагиттально она делится костной или хрящевой носовой перегородкой septum nasi на две симметричные половины. Каждая половина состоит из трех отделов.

Преддверие, занимающее переднюю часть носовой полости (рис. 1), сообщается с наружной средой (исключение составляют Pelecaniiformes, не имеющие ноздрей) с помощью ноздрей, имеющих различную форму у разных групп птиц. Преддверие имеет одну раковину (у эму (Киселева, 1937) и белоногов (Gegenbaur, 1873) раковина преддверия

отсутствует), которая у большинства птиц является выростом боковой стенки преддверия. Поверхность преддверия и его раковины покрыта плоским многослойным ороговевшим эпителием. В преддверие впадают протоки носовых желез, выделяющих слизистый секрет (Technau, 1936). Роль преддверия, вероятно, сводится к частичному обогреву и очистке вдыхаемого воздуха.

Респираторный отдел занимает среднюю часть и больше половины задней части носовой полости (рис. 1). Имеет спиралеобразно закру-

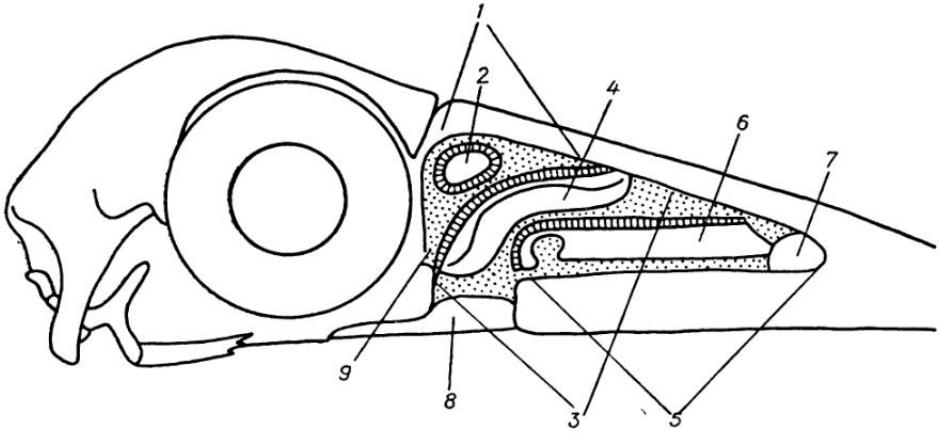


Рис. 1. Схема строения носовой полости птицы (по Technau, 1936), вид со стороны боковой стенки носовой полости:
1 — обонятельный отдел; *2* — верхняя раковина; *3* — респираторный отдел; *4* — средняя раковина; *5* — преддверие; *6* — раковина преддверия; *7* — ноздря; *8* — хоаны; *9* — отверстие, ведущее в подглазничную область

ченную у большинства птиц среднюю раковину — вырост боковой стенки носовой полости. Поверхность респираторного отдела и его ракови-

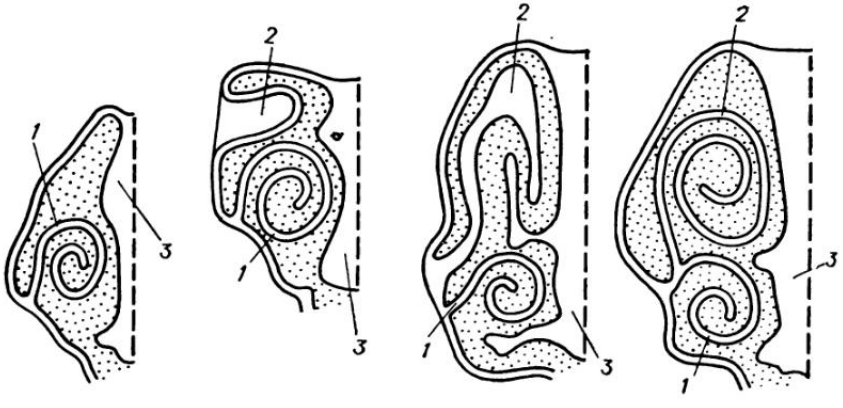


Рис. 2. Схематическое строение половины носовой полости на поперечных срезах из обонятельной области:
1 — средняя раковина; *2* — верхняя раковина; *3* — носовая перегородка

ны покрыта мерцательным респираторным эпителием с большим количеством простых и сложных слизистых желез.

Обонятельный отдел занимает у большинства птиц небольшой задне-верхний участок носовой полости (рис. 1). У многих птиц в

обонятельном отделе имеется верхняя раковина — также вырост боковой стенки носовой полости. Раковина отличается разнообразием формы в поперечном сечении — от спиралеобразно закрученной у грифов до небольшого бугорка у куриных и врановых, и даже может совсем отсутствовать, как у цапель (рис. 2; Technau, 1936), а также у мелких воробьиных птиц. У всех исследованных птиц расположение обонятельного эпителия ограничивается верхней раковиной и расположенными против нее участками крыши и перегородки носовой полости (Mihalkovics, 1898; Preobraschensky, 1892; Dieulafé, 1904 и др.). У киви (имеющего кроме трех вышеперечисленных раковин еще «переднюю» и «боковую» дополнительные раковины) все раковины, кроме «боковой» дополнительной, покрыты обонятельным эпителием (Parker, 1891).

Строение обонятельного эпителия птиц, изученное с помощью светового микроскопа, сходно с таковым других наземных позвоночных (Schultze, 1862; Exner, 1872; Disse, 1896; Allison, 1953; Винников и Титова, 1957; Bang, 1964, 1966). Обонятельный эпителий содержит рецепторные клетки — биполярные нейроны, поддерживающие клетки, базальные клетки и Боуменовы железы (рис. 3).

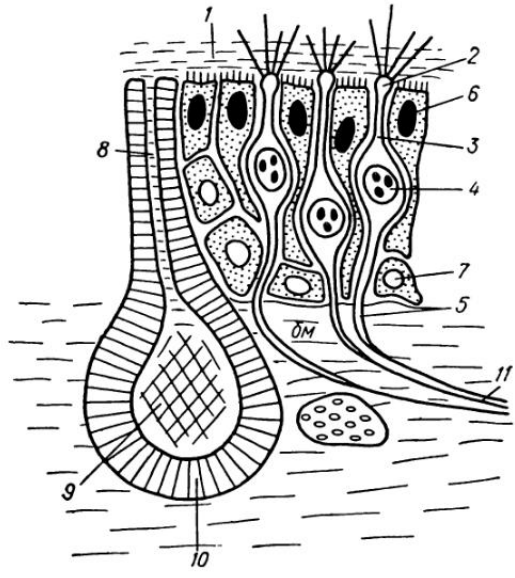


Рис. 3. Схема строения обонятельного эпителия, видимого в световой микроскоп (заштрихованы опорные и базальные клетки):
1 — слой слизи на поверхности обонятельного эпителия; *2* — обонятельная булава обонятельной клетки *3* — дендрит-периферический отросток обонятельной клетки; *4* — тело обонятельной клетки с ядром; *5* — аксон-центральный отросток обонятельной клетки; *6* — опорная или поддерживающая клетка с ядром; *7* — базальная клетка с ядром; *8* — проток Боуменовой железы; *9* — секрет внутри железы; *10* — Боуменова железа; *11* — волокно обонятельного нерва; *бм* — базальная мембрана

Рецепторные клетки имеют веретеновидную форму. Периферический отросток чувствующей клетки — дендрит, выходящий на поверхность обонятельного эпителия, несет обонятельную булаву с обонятельными «волосками». Центральный отросток — аксон, проходя базальную мембрану обонятельного эпителия, продолжается в волокно обонятельного нерва. Центральный и периферический отростки, по сравнению с самой клеткой, тонкие, а наибольший диаметр клетка имеет в области ядра, которое может располагаться в чувствующей клетке на разном уровне от базальной мембраны, чем достигается наиболее плотная упаковка обонятельного эпителия, и при однорядном расположении чувствующих клеток ядра их располагаются в несколько слоев: от 2—3 до 6 (рис. 3; Bang, 1968). Поддерживающие, или как их еще называют, опорные клетки имеют наибольшие размеры в их дистальном от базальной мембраны конце, где расположены их ядра; так что на срезах ядра опорных клеток расположены в один-два ряда над ядрами чувствующих клеток. В отличие от других позвоночных, у птиц очень небольшое количество базальных клеток, и располагаются они в области базальной мембраны, которая у птиц очень тонкая (рис. 3).

Нервные волокна, образованные аксонами чувствующих клеток, проходя в соединительнотканном слое под базальной мембраной, тесно сближаются в каудальном направлении и образуют обонятельные нервы, соединяющие периферию органа обоняния с центральной его частью — обонятельными луковицами. Очень часто о степени развития обонятельных нервов птиц судили по степени развития их у домашней курицы. Однако, как выяснилось, обонятельные нервы варьируют как по толщине, так и по длине (Strong, 1911).

Наибольшего развития они достигают у киви (Owen, 1872), а у эму — Dromacus, пингвинов — Spheniscus и глупышей — Fulmarus; например, обонятельный отдел носовой полости в своей задней части непосредственно контактирует с обонятельными луковицами, и поэтому обонятельный нерв как таковой у них отсутствует; правда, у эму можно все-таки выделить очень короткий обонятельный нерв (Strong, 1911; однако нам кажется, что для более четкого доказательства, помимо анатомического, необходимо еще и микроскопическое исследование). У грифов обонятельный нерв развит гораздо лучше, чем, например, у индюков (Owen, 1866), а у домового воробья — *Passer domesticus* он совсем крошечный (Gage, 1896).

Эмбриональное развитие обонятельных нервов изучено в основном на домашних курице, утке и гусе (Cohn, 1903; Disse, 1897, 1898; Kölliker, 1890; Marschall, 1878; Preobraschensky, 1892; Белоголовый, 1908; Винников, Титова, 1957). З. Н. Киселева (1937) установила, что у представителей разных отрядов птиц обонятельный нерв отходит от обонятельного отдела носовой полости различным количеством ветвей. Однако, на наш взгляд, этот вопрос требует еще детального микроскопического изучения, поскольку даже при обычной препаровке нами, например, установлено, что у врановых птиц он отходит тремя веточками с каждой стороны, тогда как З. Н. Киселева говорит о двух ветвях.

Гистохимическое исследование обонятельного эпителия курицы показало, что несмотря на некоторые особенности (специфические особенности характерны для каждого класса позвоночных) в ее обонятельном эпителии содержатся такие же химические биологически активные вещества (щелочная и кислая фосфатазы, цитохромоксидаза, сукцинатдегидрогеназа, лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа, суммарный белок, тиоловые и карбоксильные белковые группы и т. п.), как и у других позвоночных, и их расположение приурочено к тем же участкам клеток (Бронштейн, 1960, 1962а, 1962б, 1965).

Эти гистохимические данные полностью соответствуют данным электронно-микроскопических исследований обонятельного эпителия позвоночных (Bloom, 1954; De Lorenzo, 1957; Trujillo-Cenoz, 1961; Bannister, 1965; Reese, 1965; Grasiadei, 1965, 1966а, 1966б, 1966в), которые показывают, что в местах скопления определенных химических биологически активных веществ в клетках обонятельного эпителия находятся и те клеточные ультраструктуры, в состав которых входят эти вещества.

Электронно-микроскопическое исследование обонятельного эпителия американского стервятника — *Coragyps atratus* (Brown, Beidler, 1966) и серого гуся — *Anser cinereus* (Graziadei, Bannister, 1967) показало, что кроме общего, характерного для всех наземных позвоночных, строения обонятельного эпителия, имеются и некоторые ультраструктурные отличия. Например, на утолщении дендрита обонятельной клетки, обонятельной булаве, помимо обонятельных волосков, характерных для всех позвоночных животных, у птиц имеются еще и микро-

ворсинки, отсутствующие у представителей других классов (рис. 4). Кроме того, у этих птиц, так же как и у некоторых млекопитающих (например, у крота), в цитоплазме чувствующих клеток очень немногочисленны микроканальцы 200 Å в диаметре, тогда как у других позвоночных (например, у лягушки, кошки) они многочисленны (Graziadei, 1966б; Graziadei, Bannister, 1967). Таким образом, наблюдаются ультраструктурные различия в обонятельном эпителии не только у

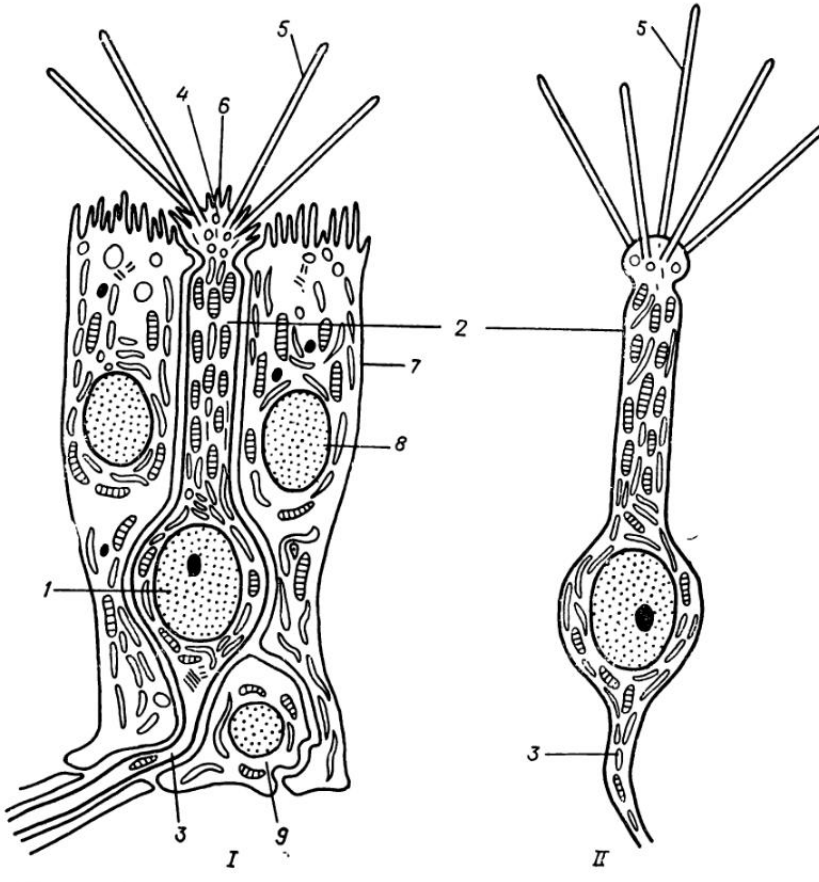


Рис. 4. Схема тонкого строения обонятельного эпителия серого гуся (I) (по Graziadei P. и Bannister L., 1967), для сравнения дана схема строения обонятельной клетки лягушки (*II*):

1 — тело обонятельной клетки с ядром; *2* — дендрит-периферический отросток обонятельной клетки; *3* — аксон-центральный отросток обонятельной клетки; *4* — обонятельная булава дендрита; *5* — обонятельный волосок; *6* — микроворсинки на обонятельной булаве; *7* — поддерживающая, или опорная, клетка; *8* — ядро поддерживающей клетки; *9* — базальная клетка

представителей разных классов позвоночных, но также и у представителей одного класса (например, крот и кошка), у которых орган обоняния нормально функционирует.

Итак, результаты гистологических, гистохимических и электронномикроскопических исследований обонятельного эпителия птиц показывают, что он по своему строению не отличается резко от такового других позвоночных, и поэтому можно предположить, что он способен к восприятию пахучих веществ.

В последнее время появились новые анатомические и гистологические исследования органа обоняния птиц (Bang, 1960, 1961, 1964, 1965, 1966, 1968; Cobb, 1960а, б; Bang, Cobb, 1968). В этих работах на основании анатомического строения носовой полости делаются попытки объяснения функций ее отдельных частей и образований. Например, пути тока воздуха в зависимости от характера строения ее раковин (Bang, 1968). Кроме того, сделаны предположения, что секрет носовых желез служит не только для выведения из организма избытка соли (Schmidt-Nielsen, Jorgensen, Osaki, 1957 и др.) и не только для смачивания носовой поверхности с целью удаления посторонних частичек, попадающих в нос с вдыхаемым воздухом (Bang, 1961), а также, вероятно, при движении вдыхаемого воздуха по преддверию происходит распыление капелек секрета благодаря изменению давления потока (Bojsen-Möller, 1964) с целью увлажнения и первичной обработки воздуха, содержащего пахучие молекулы (Bang, 1968).

Центральные отделы органа обоняния

У птиц, так же как и у других позвоночных животных, имеются обонятельные луковицы, правда, они значительно меньших размеров, чем, например, у млекопитающих (Bumm, 1883). Однако размеры обонятельных луковиц сильно варьируют у разных видов птиц (Strong, 1911), что, вероятно, говорит о разной степени развития обоняния. Уже в 1872 г. Оуэн (Owen) указывал на то, что киви имеют довольно большие обонятельные луковицы. Достаточно большие размеры обонятельных луковиц у глупышей (Klinkowström, 1890). Было установлено также, что хорошо развиты обонятельные луковицы водоплавающих птиц, средних размеров они у болотных птиц и слабо развиты у остальных (Bumm, 1883).

В 1891 г. появилась большая работа по определению размеров обонятельных луковиц 42 видов птиц Нового Света (Turner, 1891). Автор отмечает, что высокое развитие органа зрения у птиц компенсирует слаборазвитый орган обоняния. Кроме того, у ряда видов воробьиных птиц (26 видов) обонятельные луковицы срастаются в маленькое непарное образование.

Кроме вышеуказанных, имеется еще довольно большое количество работ, в которых описаны обонятельные луковицы отдельных видов птиц (Carus, 1814; Stieda, 1869; Herrick, 1893; Schüpbach, 1904; Elliot-Smith, 1895; Kappers, Theunissen, 1908; Strong, 1911 и др.).

В настоящее время снова появились работы, посвященные анатомии обонятельных луковиц птиц (Cobb, 1960а, 1960б; Bang, 1968; Bang, Cobb, 1968). Установлено, что у одних видов они находятся спереди от фронтальных концов полушарий мозга и полностью разделены, у других они также лежат спереди, но тесно прилегают друг к другу. У большинства же видов птиц обонятельные луковицы лежат под передними концами полушарий; они или совсем отделены одна от другой, или тесно сближены (рис. 5).

Более детальные исследования показали, что из 26 видов птиц, луковицы которых, как показал Тарнер (Turner, 1891), срослись; истинное срастание обонятельных луковиц наблюдается только у 8 видов: домового воробья, гаички — *Parus atricapillus* и 6 видов вьюрков (Bang, Cobb, 1968). Срастание обонятельных луковиц происходит, как правило, в конце эмбрионального периода развития (Krabbe, 1952). Кроме водоплавающих птиц большие обонятельные луковицы имеют грифы, гуахаро — Steatornis, козодои (Bang, Cobb, 1968). Авторы

вычисляли «обонятельный индекс» — отношение большего диаметра обонятельной луковицы к диаметру полушария мозга в процентах, и оказалось, что он меняется у разных видов птиц от 37% у снежного буревестника — *Pagodroma nivea* до 3% у гаички (Bang, Cobb, 1968).

Добавочные обонятельные луковицы, характерные для других классов позвоночных (Allison, 1953), у птиц отсутствуют ввиду редукции органа Якобсона (Никитенко, 1969).

Цитоархитектоническое строение обонятельных луковиц птиц наиболее подробно описали Тарнер и Кахал (Turner, 1891; Cajal, 1890).

В отличие от млекопитающих, луковицы которых имеют четкие слои (слой обонятельных нервных волокон, гломерулярный, или клубочковый слой, наружный плексиформный и внутренний плексиформный слои, слой гранулярных клеток и перивентрикулярный слой), у птиц обонятельные луковицы ядерного типа — не имеют четко выраженных слоев. Дендриты каждой митральной клетки оканчиваются в большом количестве клубочков — в 9 и более (Kappers, Huber, Crosby, 1936) и даже до 20 клубочков (Fink, 1965).

Относительно обонятельных связей в мозге птиц (вторичных и третичных) известно очень мало. Имеется совсем незначительное количество работ по изучению центральных обонятельных связей птиц (Stieda, 1869; Bumm, 1883; Elliot-Smith, 1895; Münzer, Wiener, 1898; Kappers, Theunissen, 1908), однако считается, что эти связи у птиц развиты очень слабо, особенно оканчивающиеся в переднем мозге (Neuhaus, 1963). Например, бульбо-кортикальный тракт птиц, состоящий всего из нескольких волокон, достигает только стволовой части мозга и потом исчезает (Edinger, 1903). Поскольку количество волокон второго порядка очень незначительно, их трудно обнаружить (Edinger, 1908а, 1908б; Kappers, Theunissen, 1908). Обоня-

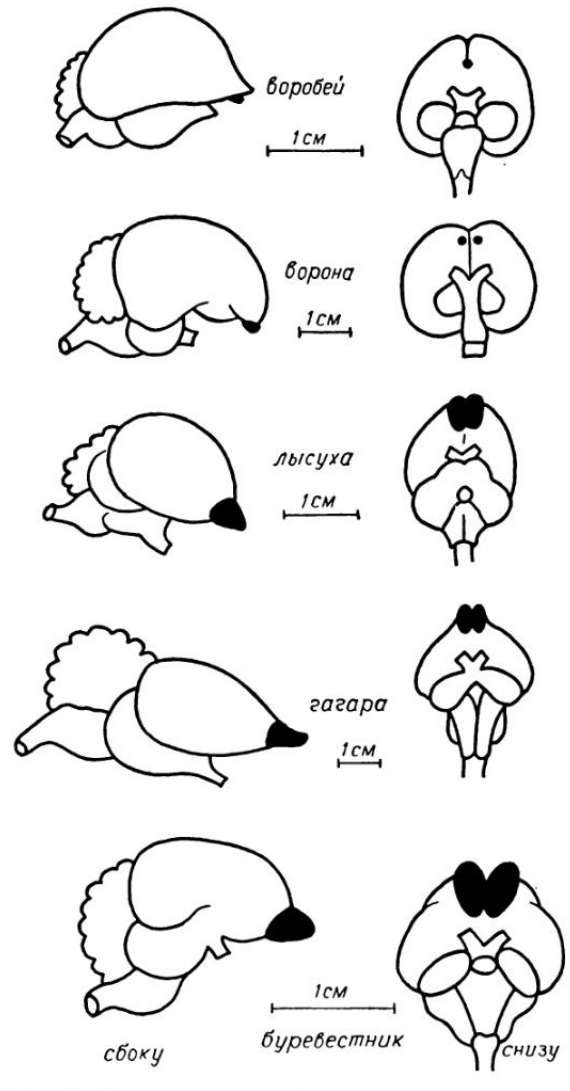


Рис. 5. Расположение обонятельных луковиц у некоторых птиц (по Bang, Cobb, 1968), луковицы закрашены темным

тельные волокна третьего порядка, связывающие обонятельные луковицы с каудальной частью полушарий мозга, более многочисленны (Kappers, Theunissen, 1908).

Как видно из вышеизложенного, вопрос относительно центральных обонятельных связей у птиц еще не решен окончательно и требует детального исследования.

2. Экспериментальные исследования

Экспериментальному изучению органа обоняния птиц посвящено значительное количество как полевых, так и разнообразных физиологических лабораторных исследований. Среди них имеется большое количество работ, данные которых нельзя считать вполне достоверными, поскольку не исключена возможность использования птицами других органов чувств в процессе проведения работ.

В ряде публикаций есть утверждения о способности птиц, питающихся падалью, находить по запаху зарытые в землю трупы животных. Родс (Rhoads, 1883), например, наблюдал, как грифы слетались к месту, где были захоронены еще зимой лошадь и корова, хотя никаких зрительных ориентиров, как он считает, не было. Это, вероятно, связано с восприятием запаха гниющего мяса. Однако автор наблюдал за грифами, выкапывая картофель вблизи от места захоронения, и нам кажется более вероятным, что привлек птиц человек, копающий землю. Проводились эксперименты в полевых условиях по определению роли обоняния в поисках пищи у индюкового грифа — *Cathartes aura* (Stager, 1966). Автор утверждает, что индюковые грифы, в отличие от других грифов Нового Света и Старого Света, довольно хорошо реагируют на запахи на большом расстоянии.

М. А. Микулин (1951), наблюдая за питающимися падалью хищными птицами, установил, что они по запаху находят в норах трупы отравленных сурков, выкапывают их и съедают.

Наблюдали за птицами, приученными питаться в определенном участке двора, которые в процессе питания не трогали картофелину, надкушенную до этого кошкой (Reeker, 1899). Автор считает, что это связано с восприятием птицами запаха кошки, оставшегося на картофелине. На других экспериментах такого же плана (Raspail, 1899; Gill, 1904 и др.) мы позволим себе не останавливаться.

Кратко отметим некоторые эксперименты, подобные вышеописанным, но проведенные более тщательно и аккуратно. Используя пахнущее мясо для грифов или другую какую-либо пахнущую пищу для других птиц, было показано, что птицы не могли ее находить по запаху (Darwin, 1834; Audubon, 1835).

Наблюдения за питающимися падалью птицами, проведенные в нашей стране М. Д. Зверевым (1952), в отличие от наблюдений М. А. Микулина (1951), показали, что птицы не искали пахнущее мясо, зарытое в землю на глубину всего 5 см. И только когда приманку закапывали в присутствии птиц, они быстро находили это место, раскапывали его клювом и съедали мясо.

Наблюдения, проведенные в Серенгети, за питанием 6 видов грифов Восточной Африки (*Pseudogyps africanus, Gyps rupellii, Torgos tracheliotus, Trigonoceps occipitalis, Necrosyrtes monachus, Neophron percnopterus*) показали, что птицы отыскивают пищу только с помощью зрения (Kruuk, 1967).

Имеется большое количество работ по изучению обоняния птиц с использованием различных химических пахучих веществ. Однако как

самые первые эксперименты, так и современные весьма противоречивы по результатам. Например, эксперименты на индюках с использованием анисовой эссенции, лавандового масла и т. п. показали, что птицы не пользуются обонянием при отыскании пищи (Hill, 1905).

Наблюдения за изменением дыхания у голубей под действием пахучих веществ показали, что не наблюдается заметных изменений на ароматически пахнущие вещества, тогда как резко пахнущие вызывают изменение ритма дыхания, что связано, вероятно, не с обонятельным раздражением, а с раздражением общей чувствительности в носовой полости (Rouse, 1905).

Эксперименты, проведенные с индюковыми грифами в Нью-Йоркском зоологическом саду, показали, что эти птицы обладают чувством обоняния. Однако по сравнению со зрением, обоняние у них развито гораздо слабее (Beebe, 1909).

У киви орган обоняния развит очень хорошо (Benham, 1906). Киви — довольно специализированная ночная форма, которая при отыскании пищи в ночное время, вероятно, пользуется в основном обонянием, что подтверждается физиологическими и электрофизиологическими данными (Wenzel, 1968).

Стронг (Strong, 1911) в экспериментах с пахучими веществами на голубях не смог получить достаточно четких положительных результатов. Эксперименты по выработке рефлексов на отыскание пищи по запаху имели весьма противоречивые результаты, и лишь воздействие аммиака вызывало совершенно четкие реакции, однако это могло происходить не за счет обоняния, а за счет раздражения окончаний тройничного нерва, иннервирующего слизистую ротовой полости.

Постепенно все экспериментальные исследования с использованием различных пахучих веществ стали сводиться к попыткам выработки у птиц условнорефлекторных пищевых реакций на какой-либо запах. И по сегодняшний день результаты таких экспериментов весьма противоречивы. Например, эксперименты по выработке условных пищевых рефлексов на запахи дали положительные результаты при работе с зорянкой, садовой славкой, черным дроздом, зеленушкой, лазоревкой, кряквой (Zahn, 1935; Wagner, 1939). Также в опытах с голубями было установлено, что они способны различать запахи мяты и валерианы, и даже возможно было выработать на эти запахи условные рефлексы (Баяндуров, 1937).

Однако другие исследователи, используя методику Баяндурова, получили на голубях отрицательные результаты (Walter, 1943; Calvin, Williams, Westermoreland, 1957). Michelsen (1959) же, наоборот, сообщает, что два голубя в его экспериментах, руководствуясь только обонянием, научались находить по запаху спрятанную пищу в сложной выборочной ситуации. Также положительные результаты получены на виргинской куропатке — *Colinus virginianus-virginianus*, которая, вероятно, пользуется органом обоняния в поисках пищи (Hamrum, 1953).

И, наконец, нужно отметить экспериментальные исследования, проведенные на различных птицах (Neuhaus, 1963; Fink, 1965), с использованием методики выработки условных рефлексов на запахи, где получены отрицательные результаты. Это, по мнению авторов, связано с большой тщательностью проведения экспериментов и, в частности, с исключением всех возможностей зрительной ориентации. Авторы считают, что неудачи с выработкой условных рефлексов на запахи у птиц связаны со слабым развитием проводящих обонятельных путей, оканчивающихся в переднем мозге в центрах, ответственных за выра-

ботку условных рефлексов. При лучшем развитии проводящих путей, соединяющих обонятельные луковицы со стволовой частью мозга, они предполагают наличие у птиц безусловнорефлекторных реакций на запахи.

Теперь остановимся кратко на результатах электрофизиологических исследований (Fink, 1965; Tucker, 1965; Siek, Wenzel, 1966; Shibuya, Tucker, 1967). Регистрация электрической активности обонятельных нервов голубя, вороны, чайки и др. (всего 14 видов птиц) показала, что ответы обонятельных нервов при запаховой стимуляции очень сходны с ответами обонятельных нервов других позвоночных (Tucker, 1965). С помощью микроэлектродов регистрировали изменение электрической активности обонятельной луковицы голубя при воздействии пахучими веществами, установлено, что это изменение есть (Fink, 1965).

Кроме того, вживленными в обонятельную луковицу биполярными электродами регистрировали изменение ЭЭГ (электроэнцефалограммы) у голубей, буревестников, уток и кур. Установлено, что у каждого вида определенному запаху соответствует определенная, специфическая для запаха и для вида характеристика активности обонятельной луковицы, которая также зависит в некоторой степени и от характера дыхания и от концентрации пахучего вещества. «Эти результаты, — пишут авторы, — соответствуют таковым для других позвоночных животных, и, таким образом, напрашивается предположение о сходном функциональном назначении органа обоняния птиц» (Siek, Wenzel, 1966). С сообщением по изучению ответов одиночных обонятельных клеток на запахи у грифов (Shibuya, Tucker, 1967), к сожалению, не удалось ознакомиться.

Итак, результаты морфологических исследований органа обоняния птиц, а также электрофизиологические данные говорят за то, что птицы обладают чувством обоняния. Однако противоречивые данные физиологических экспериментов по выработке условных рефлексов оставляют вопрос открытым. До сих пор остается три точки зрения на функцию органа обоняния птиц. Одни считают птиц аносматиками — не ощущающими пахучих веществ (Audubon, 1835; Bachman, 1834; Soudek, 1927; Marples, 1931; Walter, 1943 и др.), другие относят их к микросматикам (Darwin, 1834; Beebe, 1909; Strong, 1911; Wagner, 1939 и др.) и третьи считают, что у птиц хорошо развито чувство обоняния (Gill, 1904; Benham, 1906; Zahn, 1935; Salverda-ter Laag, 1936 и др.).

Нам кажется не совсем правильной постановка вопроса во многих исследованиях органа обоняния птиц, которая сводится к выяснению возможности использования птицами чувства обоняния в поисках пищи, и совсем остаются без внимания другие разнообразные формы поведения. Для некоторых птиц орган обоняния может играть преобладающую роль в поисках пищи, как например для киви, о котором уже говорилось выше. Гуахаро — *Steatornis caripensis*, у которых анатомически орган обоняния развит довольно хорошо (Bang, 1960), питаются ароматическими плодами деревьев из сем. Lauraceae и сем. Burseraceae. Поскольку питаются гуахаро ночью, то вполне возможно, что запахи могут служить для них ориентиром (Snow, 1967).

Для других птиц орган обоняния может играть существенную роль не столько в процессах пищедобывания, сколько в других формах поведения. Это может быть и поведение в брачный период (Bang, 1968), и ориентировка на гнездовой территории, в колониях. Например, одни представители отр. трубконосых — Procelariiformes обладают способностью «отрыгивать» сильно пахнущее «желудочное масло» (Ardley, 1936), другие — имеют копчиковую железу, секрет которой

идентичен «желудочному маслу» (Rosenheim, Webster, 1927); и первое, и второе, вероятно, могут использоваться при маркировках гнездовой камеры в причудливом сплетении нор у колониальных форм (Matthews, 1929; Murphy, Harper, 1921; Murphy, 1936; Lockley, 1942 и др.). Питающиеся ночью буревестники Пайкрофта улетают далеко от своих нор, но по возвращении садятся в 2—3 м от своей норы и сразу же устремляются к гнезду (Bartle, 1968).

Из вышеприведенных примеров ясно, что при изучении органа обоняния птиц очень важно хорошо знать биологию, экологию и этологию изучаемых групп. Только в этом случае, используя различные методы современных исследований, можно будет наконец выяснить роль обоняния в жизни птиц.

Кроме того, такой подход позволит выбрать наиболее правильные направления физиологических и электрофизиологических исследований. Ибо воздействие на животных различными, не играющими никакой роли в их жизни пахучими веществами показывает всего-навсего, что клетка, группа клеток и целый орган, для которого по его расположению, строению и сравнению с другими группами животных предполагается функция реагирования на запахи, действительно на них реагирует. Однако это еще совсем не доказывает, какова роль этого органа в жизни животного, каков спектр биологически важных для него запахов.

На основании всего сказанного мы не склонны думать, что чувство обоняния у птиц является преобладающим чувством, однако мы не считаем также, что орган обоняния у них находится в регрессивном состоянии и не играет никакой роли в их жизни.

В заключение хочется еще раз заметить, что изучение органа обоняния птиц надо проводить не с целью выяснения его роли в процессах пищедобывания и доказательства возможности выработки у птиц условнорефлекторных пищевых реакций на пахучие вещества, а с целью выяснения его роли и участия в жизни птиц вообще.

ЛИТЕРАТУРА

Баяндуров Б. И. Условные рефлексы у птиц, т. 5. «Тр. Томск. ун-та», 1937.

Белоголовый Ю. А. К развитию головных нервов у птиц. «Тр. Ср. Анатом. ин-та Моск. ун-та», 1908, вып. 6.

Бронштейн А. А. Цито- и гистохимическое исследование органа обоняния. «Цитология», 1960, т. 2, № 2.

Бронштейн А. А. Локализация дегидраз в обонятельных клетках позвоночных. ДАН СССР, 1962а, т. 142, № 4.

Бронштейн А. А. Распределение нуклеиновых кислот, белка и некоторых его функциональных групп в обонятельных клетках позвоночных животных. «Цитология», 1962б, т. 4, № 4.

Бронштейн А. А. Гистохимия органа обоняния. «Арх. анатом., гистол. и эмбриологии», 1965, № 4.

Винников Я. А., Титова Л. К. Морфология органа обоняния. М., Медгиз, 1957.

Ганин М. С. Несколько фактов к вопросу об органе Якобсона у птиц. Харьков, 1890.

Зверев М. Д. Развито ли обоняние у хищных птиц? «Природа», 1952, № 7.

Ильичев В. Д. Функциональная морфология и «неоморфологические» критерии современной систематики. Сб. «Современные проблемы орнитологии». Фрунзе, 1965.

Ильичев В. Д. Адаптация слуховой системы птиц и их роль в эволюции. «Журн. общ. биол.», 1968, т. 29, № 1.

Киселева З. Н. Сравнительно-анатомическое изучение строения носовой полости птиц. «Сб. Памяти акад. М. А. Мензбира». М.— Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Микулин М. А. О развитии обонятельной функции птиц. «Природа», 1951, № 5.

Никитенко М. Ф. Головной мозг и пути его эволюции у позвоночных. «Успехи совр. биол.», 1963, т. 56, вып. 6.

Никитенко М. Ф. Эволюция и мозг. Минск, 1969.

Симкин Г. Н., Ильичев В. Д. Сигнализация и механизмы ее осуществления в общении животных. Сб. «Вопросы физиологии сенсорных систем». М.—Л., «Наука», 1966.

Сушкин П. П. К морфологии скелета птиц. Череп *Tinnunculus alau alaudarius*, с 6 табл. «Уч. зап. Имперского московского ун-та», 1898, вып. 14.

Чистяков Н. И. К строению носового лабиринта у африканского страуса (*Struthio molybdophanes*). М., 1904.

Шапошников Л. К. Строение головного мозга птиц в связи с особенностями функции отыскивания пищи. ДАН СССР, 1953, т. 91, № 3.

Шапошников Л. К. Об изменениях в органах чувств птиц в связи с особенностями отыскания ими пищи. «Зоол. журн.», 1954, т. 33, № 1.

Allison A. C. The morphology of the olfactory system in the vertebrates. «Biol. Rev.», 1953, vol. 28, No. 2.

Ardley R. A. B. The birds of the South Orkney Islands. Discovery reports XII. Cambridge Univ. Press, 1936.

Ask F. Uber die Entwicklung der orbitalen Drüssen bei Pygoscellis papua. Lends Univ. Arsskrift N. F. Afd. II, 1913, Bd. 9, Nr. 12.

Audubon J. J. «Ornithological biography», 1835, vol. 2.

Bachman J. Remarks in defense of Mr. Audubon, the author of the Biography of the Birds of America. «London's Mag. Nat. Hist.», 1834, vol. 7.

Bang B. G. Anatomical evidense for olfactory function in some species of Birds. «Nature», 1960, vol. 188, No. 4750.

Bang B. G. The surface pattern of the nasal mucosa and its relation to mucous flow. «J. Morphol.», 1961, vol. 109, No. 1.

Bang B. G. The nasal organs of the black and turkey vultures; a comparative study of the Cathartid Species *Coragyps atratus atratus* and *Cathartes aura aura* septentrionalis (with Notes on Cathartes aura Falklandica, *Pseudogyps bengalensis* and *Neophron percnopterus*). «J. Morphol.», 1964, vol. 115, No. 2.

Bang B. G. Anatomical adaptations for olfaction in the Snow Petrel. «Nature», 1965, vol. 205, No. 4970.

Bang B. G. The olfactory apparatus of Tubenosed Birds (Procellariiformes). «Acta anat.», 1966, vol. 65, No. 1—3.

Bang B. G. Olfaction in Rallidae (Gruiformes), a morphological study of thirteen species. «J. Zool.», 1968, vol. 156, No. 1.

Bang B. G., Cobb S. The size of the olfactory bulb in 108 species of Birds. «The Auk», 1968, vol. 85.

Bannister L. H. The fine structure of the olfactory surface of teleosteon fishes. «Quart. J. of the microscop. Sci.», 1965, vol. 106, No. 1.

Bartle J. A. Observations on the breeding of Pycroft's Petrel. Notornis. «Bull. ornithol. Soc. New-Zeeland», 1968, vol. 15, No. 2.

Beeb C. W. New World Vultures, part II. «Zool. Soc. Bull.», N. Y., 1909, No. 32.

Beeker A. Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den Sauriern, Vögeln und Säugethieren. «Morphol. Jahrb.», 1903, Bd. 31.

Benham W. B. The olfactory sense in Apteryx. «Nature», 1906, vol. 74.

Bloom G. Studies on the olfactory epithelium of the frog, and the toad with the aid of light and electron microscopy. «Zeitschr. Zellforsch. Mikrosk. Anat. Abt. Histochem.», 1954, Bd. 41.

Bojsen-Möller F. Glandulae nasalis anteriores in the Human nose. «Ann. Otol. Rhinol. Lar.», 1964, vol. 74.

Born G. Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amnioten Wirbelthiere. II. «Morphol. Jahrb.», 1879, Bd. 5, 401—429.

Brown H. E. and Beidler L. M. The fine structure of the olfactory tissue in the black vulture. «Fed. Proceed. (Amer. Soc. for exptl. biol.)», 1966, vol. 25, No. 2.

Bumm A. Das Grosshirn der Vögel. «Zeitschr. Wissens. Zool.», 1883, Bd. 38.

Cajal R. S. Structura de las bulbos olfactories de las aves. Barselona, 1890.

Calvin A. D., Williams C. M., Westermoreland N. Olfactory sensitivity in the domestic pigeon. «The Amer. J. Physiol.», 1957, vol. 188, No. 2.

Carus C. B. Versuche einer Darstellung der Nervensystems und insbesondere des Gehirns nach ihrer Bedeutung, Entwicklung und Vollendung im thierischen Organismus. Leipzig, 1814.

Cobb S. Observations in the comparative anatomy of the avian brain. «Perspect. Biol. Med.», 1960a, vol. 3, No. 3.

Cobb S. A note on the size of the avian olfactory bulb. «Epilepsia», 1960 б, vol. 1.

Cohn F. Zur Entwicklungsgeshcichte des Geruchsorgans der Hünchens. «Arch. mikr. Anat.», 1903, Bd. 61.

Comelin C. Collegium privatum Amstelodomense (цит. по Technau, 1936). Amsterdam, 1665.
Darwin C. Naturalist's voyage round the world (цит. по Strong, 1911). New ed. 1896, N. Y., 1834.
De Lorenzo A. J. Electron microscopic observations of the olfactory mucosa and olfactory nerve. «J. Biophys. Biochem., Cytol.», 1957, vol. 3.
Dieulafé L. Les fosses nasales des vertébrés (Morphologie et embryologie). «J. Anat. Phys.» Paris, 1904, Année 40.
Dieulafé L. Les fosses nasales des vertébrés. «J. Anat. Phys.». Paris, 1905, Année 41.
Disse J. Über die erste Entwicklung des Rhichnerven. «Zitzungsb. Ges. Bef. ges. Naturwiss.», 1876, Nr. 7.
Disse J. Die erste Entwicklung des Rhichnerven. «Anat. Hefte Abth. I», 1897, Bd. 9.
Disse J. Early development of the olfactory nerves. «J. Anat. Phys.». L., 1898, vol. 32 (n. s. V. 12), 12—16.
Edinger L. (mit A. Wallenberg und G. M. Holmes). Untersuchungen über die vergleichende Anatomie Gehirnes. 5. Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel. «Abh. Senckenl. nat. Gesch.», 1903, Bd. 20.
Edinger L. Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Thiere, Bd. 2. Leipzig, 1908a.
Edinger L. The relations of comparative anatomy to comparative psychology. «J. Comp. Neurol. Psychol.», 1908б, vol. 18, No. 5.
Elliot-Smith G. Notes upon the morphology of the cerebrum and its commissures in the vertebrate series. «Anat. Anz.», 1895, Bd. 11, No. 3.
Exner S. Weitere Studien über die Riechschleimhaut bei Wirbelthieren. «Sitzungsber. kais. Akad. Wiss.». Wien., 1872, Bd. 65, Abth. 3.
Fink E. Geruchsorgan und Richvermögen bei Vögeln. «Zool. Jahrb. Abt. Physiol.», 1965, Bd. 73, Nr. 3.
Gage S. P. Comparative morphology of the brain of the softshelled turtle (*Amyda mutia*) and English sparrow (*Passer domestica*). «Trans. Am. Micr. Soc.», 1896, vol. 17.
Gegenbaur C. Uber die Nasenmuscheln der Vögel. «Jenaische Zeitschr. Med. und Naturwiss.», 1873, Bd. 7, Nr. 3.
Giebel C. G. Die Muscheln in Geruchsorgan der Sinfögel nach C. J. Nitzsch's Untersuchungen. «Zeitschr. ges. Naturwiss.», 1876, Bd. 47 (n. f. Bd. 13).
Gill E. L. The Condor's sense of smell. «Trans. Nat. Hist. Soc. Northamberland and Durham», 1904, vol. 1.
Graziadei P. Electron microscopic observations on the olfactory mucosa of the cat. «Experientia» (Basel), 1965, vol. 21.
Graziadei P. Osservazioni al microscopio elettronico sula mucosa olfattiva di rana. «R. Acc. Naz. Lincei», 1966а, vol. 40.
Graziadei P. Electron microscopic observations of the olfactory mucosa of the mole. «J. Zool.», 1966б, vol. 149.
Graziadei P. Electron microscopic observations of the olfactory mucosa of vertebrates. «Electron microsc.», 1966в, vol. 2.
Graziadei P., Bannister L. H. Some observations on the fine structure of the olfactory epithelium in the domestic duck. «Zeitschr. Zellforsch.», 1967, Bd. 80, Nr. 2.
Hamrum Ch. L. Experiments on the senses of Taste and Smell in the Bob-White Quail (*Colinus virginianus virginianus*). «The amer. midl. Nat.», 1953, vol. 49, No. 3.
Herrick C. J. Illustrations of the surface anatomy of the brain of certain birds. «J. comp. Neurol. Psychol.», 1893, vol. 3.
Hill A. Can birds smell? «Nature», 1905, vol. 71, No. 1840.
Jacobson L. Sur une glande conglomerée appartement à la cavite nasale. La glande laterale de Stehson. «Nouv. Bull. Sci. Soc. Philom.» Paris, 1813, Bd. III (цит. по Technau, 1936).
Jobert M. Glandes nasales des Oiseaux. «Ann. Sci. Nat.» (5). XI, Paris, 1869 (цит. по Technau, 1936).
Kappers C. U. A., Theunissen W. F. Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommissuren. «Folia Neurobiol.». Leipzig, 1908, Bd. 1, Nr. 2.
Kappers C. U. A., Huber G. C., Crosby E. C. The comparative anatomy of the nerves system of vertebrates, including man. N. Y., 1936.
Klinckowström A. Les lobes olfactories du Fulmarus glacialis. (Biol. För. Förh.) «Ferh. biol. Ver. Stockholm», 1890, Bd. 3.
Kölliker A. v. Über die erste Entwicklung der olfattorii. «Zitzungsber. physik.-med. Ges. zu Würzburg», 1890, Bd. 14.
Krabbe K. H. Studies on the morphogenesis of the brain in birds. Copenhagen, 1952 (цит. по Bang, Cobb, 1968).

Kruuk H. Competition for food between vultures in East Africa. «Ardea», 1967, vol. 55, No. 3—4.
Lockley R. M. Shearwaters. Devin-Adair, N. Y., 1942 (цит. по Bang, 1966).
Marples B. J. The structure and development of the nasal glands of Birds. «Proceed. of the Zool. Soc.». L., 1932, part IV.
Marples G. Experimental studies of the ringed plover. «British Birds», 1931, vol. 25.
Marshall A. M. 1878. The development of the cranial nerves in the chick. «Quart. J. Mic. Sci.», 1878, vol. 18.
Matthews L. H. The birds of South Georgia. Discovery Reports 1. Cambridge Univ. Press, 1929.
Meckel J. Beiträge zur Anatomie des indischen Kasuars. «Arch. Anat. und Physiol. von Meckel», 1832 (цит. по Technau, 1936).
Michelsen W. J. 1959. Procedure for studing olfactory discrimination in pigeons. «Science», 1959, vol. 130.
Mihalkovics V. v. Nasenhöhle und Jacobson's Organ. Eine morphologische studie. «Anat. Hefte», 1898, Bd. II, Abth. 1.
Müller J. De glandalarumsecernentium structura. Leipzig, 1832 (цит. по Technau, 1936).
Münzer E., Wiener H. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Centralnervensystems der Taube. «Monatschr. Psychiatrie und Neurol.», 1898, Bd. 3, H. 5.
Murphy R. C. Oceanic Birds of South America. «Am. Mus. nat. Hist.», vol. 1. N. Y., 1936.
Murphy R. C., Harper F. A review of the Diving Petrels. «Bull. Amer. Mus. nat. Hist.», 1921, vol. 44.
Neuhaus W. On the olfactory sense of birds. In: «Olfaction and Taste», vol. 1. Pergamon press., 1963.
Nitzsch C. L. Über die Nasendrüssen der Vögel. «Meckel's Arch.», 1820. Bd. VI (цит. по Technau, 1936).
Okano Masoomi, Alvin F., Fommes S. P. Electron microscopic study of the distal border of the canine olfactory epithelium. «The J. Ultrastruct. Rec.», 1967, vol. 17, No. 5—6.
Owen R. Comparative anatomy and physiology of vertebrates, vol. 2. L., 1866.
Owen R. On Dinornis (Part XVI): Containing notices of the internal organs of some species, with a description on the brain and some nerves and muscles of the head of the *Apterux australis*. «Trans. Zool. Soc.», L., 1872, vol. 7.
Parker T. J. Observations on the anatomy and development of Apteryx. Phil. «Trans. Roy. Soc.», L., 1891, vol. 182 (B).
Preobraschensky S. S. Beiträge zur Lehre über die Entwicklung des Geruchsorgan des Huhnes. «Mittheilung. Embryol. Instit. Univ.», Wien, 1892, H. 5.
Raspail X. Les sens de l'odorat chez les oiseaux. «Bull. Soc. Zool. France», 1899, t. 24.
Reeker H. Zum Geruchsinn der Vögel. 27. «Jahresber. westfäl.», Prov.-Ver., 1899 (цит. по Strong, 1911).
Reese T. S. Olfactory cilia in the frog. «J. Cell. Biol.», 1965, vol. 25.
Rhoads S. N. The power of scent in the turkey vulture. «Am. Nat.», 1883, vol. 17.
Rosenheim O. and Webster T. A. The stomach oil of the fulmar petrel. «Biochem. J.», 1927, vol. 21.
Rouse J. E. Respiration and emotion in pigeon. «J. comp. Neur. Psychol.», 1905, vol. 15.
Schmidt-Nielsen K., Jorgesen C. B., Osaki H. Secretion of hypertonic solutions in marine birds. «Fed. Proceed.», 1957, vol. 16.
Schultze M. Untersuchungen über der Bau der Nasenschleimhaut namentlich die Structur und Endigungsweise der Geruchsnerven bei dem Menschen und den Wirbelthieren. «Abhaldungen der Naturwiss.», Ges. Halle, 1862, Bd. 7.
Schüpbach P. Beiträge zur Anatomie und Physiologie den Ganglienzellen im Zentralnervensystem der Taube. «Centralbl. Physiologie», 1904, Bd. 17.
Shibuya T., Tucker D. Single unit responses of olfactory receptor in vultures. In: «Olfaction and Taste». Pergamon press, 1967, vol. 2.
Siek M. H., Wenzel B. M. EEG corelates avian olfaction. «Feed. Proceed.». Washington, 1966, vol. 25, No. 2.
Snow D. Oil-Birds. Animals. «The internat. wildlife mag.», 1967, vol. 10, No. 7.
Soudek S. The sense of smell in Birds. «X Congres Intern. Zool.». Budapest, 1927, part 1.
Stager K. E. The role of olfaction in food location by the turkey vulture. «Contribs Sci. Los Angeles Conntry Museum», 1966, No. 81.
Stieda L. Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugethiere. «Zeitschr. Wiss. Zool.», 1869, Bd. 19, H. 1.

Salverda-ter Laag P. B. L'eau que preférent les oiseaux pour boire et se baigner. «Arch. Néerl. Physiol.», 1936, vol. 21.
Strong R. M. On the olfactory organs and the sense of smell in Birds. «J. Morphol.», 1911, vol. 22, No. 3.
Technau G. Die Nasendrüsse den Vögel. «J. Ornithol.», 1936, Bd. 84, No. 4.
Trujillo-Genoz O. Electron microscope observations on chemo-and mechanoreceptor cells of fishes. «Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat. Abt. Histochem.», 1961, Bd. 54.
Tucker D. Electrophysiological evidence for olfactory function in Birds. «Nature», 1965, vol. 207, No. 4992.
Turner C. H. Morphology of avian brain. «J. comp. Neurol. Psychol.», 1891, vol. 1.
Wagner H. O. Untersuchungen über Geruchsreaktionen bei Vögel. «J. Ornithol.», 1939, Bd. 87, H. 1.
Walter W. E. Some experiments on the sense of smell in Birds. «Arch. Néerl. Physiol. L'homme et Animaux», 1943, vol. 27.
Wenzel B. M. Olfactory prowess of the Kiwi. «Nature», 1968, vol. 22, No. 5172.
Zahn W. Über den Geruchssinn einige Vögel. «Zeitschr. vergl. Physiol.», 1935, Bd. 19, Nr. 5.

В. Р. Дольник, В. М. Гаврилов

ПОЛУКОЛИЧЕСТВЕННЫЙ МЕТОД РЕГИСТРАЦИИ ЛИНЬКИ У ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

В результате внедрения таких средств массового отлова, как паутинные сети, гельголандская ловушка и рыбачинская стационарная ловушка, орнитологи получили возможность отлавливать для кольцевания практически неограниченное количество птиц. Начался интенсивный поиск методов быстрого прижизненного анализа физиологического состояния пойманных птиц. Удалось разработать комплекс относительно простых измерений, позволяющих установить сезонное физиологическое состояние птицы. Наиболее плодотворными оказались, так называемые, «полуколичественные методы».

Разработка полуколичественного метода проходит три этапа. Первый — это глазомерная оценка степени проявления определенного признака в баллах. Человеку не представляет трудности относить разные случаи увеличения какого-либо признака к четырем естественным категориям: «нет», «мало», «средне», «много». Даже если изменчивость признака непрерывна, не трудно найти устойчивые условия границы между баллами. Ошибка глазомерной оценки у тренированного человека не выходит за пределы $\pm 0{,}5$ балла (Блюменталь, 1961; Блюменталь, Дольник, 1962; Hailman, 1965). Ошибка одного определения относительно высока, но статистическая ошибка среднего для выборки значения стремительно уменьшается при увеличении выборки. Это позволяет при наличии большого количества птиц получать данные с необходимой для большинства практических целей точностью. Если критерий границ баллов объективен, то расхождение в оценке признака независимыми исследователями практически отсутствует.

Второй этап — определение среднего количественного значения признака, которому соответствует каждый балл. Путем измерения данного признака количественным методом у птиц, отнесенных к каждому из баллов, устанавливается средняя цена балла, производится статистический анализ в отношении вариации и достоверности средних значений.

Третий этап — присвоение баллам номеров, соответствующих численному соотношению количества признака. В результате обеспечивается возможность суммировать балльные оценки отдельных птиц, вычислять средние и производить все расчеты так, как это делается при количественных методах измерения.

Таким образом, полуколичественный метод основан на глазомерном отнесении признака к тому или иному баллу; количественное выражение средних значений баллов найдено объективным методом; окончательный результат выражается в количественной форме. Полуколичественные методы — это статистические методы. Они действуют как количественные, когда выборка достаточно велика, но в отношении каждого отдельного определения они остаются качественными.

Первым большим успехом полуколичественных методов была разработка оценки жировых резервов у живых птиц. К настоящему времени этот метод разработан для большого количества видов и применяется во всем мире. Также успешно применяется метод определения половой активности у самцов по изменению размеров клоаки, а у самок — по стадиям наседного пятна. Разработан метод, позволяющий, зная длину крыла, балл жирности и вес тела, определять изменение содержания воды в теле птиц в разные сезоны.

Линька до сих пор остается наименее изученным в количественном отношении периодом в годовом цикле жизни птиц. В значительной мере это объясняется тем, что до сего времени не найдено удовлетворительного количественного метода измерения линьки. Сложность задачи в том, что линька включает в себя значительное число отдельных процессов, которые кажется невозможным без ущерба для полноты картины представить в суммарном выражении. Но в конечном счете линька — это регенерация выпавшего оперения, и главным показателем интенсивности линьки вполне может служить скорость регенерации общей массы перьев.

Несколько лет назад, продолжая количественное изучение сезонных циклов у птиц, мы приступили к изучению линьки. Для этих целей был разработан полуколичественный метод регистрации и измерения линьки у воробьиных птиц. В этом сообщении описывается метод регистрации и измерения линьки, и приводятся некоторые полученные этим методом результаты, позволяющие обсудить применимость и эффективность метода.

МЕТОДЫ ОПИСАНИЯ И АНАЛИЗА ЛИНЬКИ

Для получения полного представления о смене оперения требуется найти количественные критерии следующих показателей.

Продолжительность линьки. Необходимо иметь четкий признак начала и конца линьки. При работе с коллекционным материалом, с живыми птицами в природе, а также при сравнении нескольких описаний линьки у повторно пойманных окольцованных птиц часто требуется установить даты начала и конца линьки данной птицы или выборки или определить, насколько продвинулась птица в линьке за период времени между двумя поимками. Решение этой задачи сводится к нахождению метода, позволяющего изобразить линьку как линейный процесс, состоящий из ряда последовательных стадий.

Интенсивность линьки. Необходимо знать изменение интенсивности линьки во времени и иметь возможность сравнивать его у отдельных птиц или выборок. Решение задачи состоит в нахождении индекса интенсивности регенерации оперения.

Характеристика отдельных этапов смены оперения на участках тела или на всей птице. То есть такая система регистрации, которая позволяет обнаруживать все последовательные этапы смены пера от старого до нового.

Смена каждого пера проходит несколько фаз: выпадение старого пера, формирование (регенерация) нового пера в чехле («трубочке»), освобождение от чехла сформированной части пера («раскрытие кисточки»). Скорость этих процессов может быть разной. Смена набора перьев на птерилии бывает не одновременной и охватывает разное число одновременно регенерирующих перьев. Отдельные птерилии могут включаться в линьку не одновременно. В популяции или выборке птиц существует индивидуальная вариация сроков и характера этих процессов. Количественно охарактеризовать все эти процессы трудно, поэтому только в последние годы начался поиск методов, позволяющих количественно характеризовать линьку.

Еще в 1941 г. Кенди (Lesher, Kendeigh, 1941) применил метод регулярного подсчета количества перьев, выпавших у содержащихся в клетках птиц. Количество выпавших перьев дает представление об изменении интенсивности первого этапа смены перьев на всем теле птицы и позволяет удовлетворительно установить время начала регенерации. Скорость регенерации, соотношение ее на разных птерилиях и время окончания линьки этот метод не улавливает. Он непригоден для исследований в природе и на коллекционном материале и неудобен в отношении тех лабораторных птиц, которых исследователь вынужден часто брать в руки.

Вайз (Waise, 1956) применил (помимо подсчета выпавших перьев) следующий метод оценки линьки на живой птице. Тело птицы подразделено на участки: шея с головой, корпус и полетные перья (маховые и рулевые). Количество регенерирующих перьев (трубочек и кисточек вместе) на каждом участке тела оценивают четырехбалльным методом. При обработке материала количественная характеристика линьки получалась путем суммации следующих индексов:

	нет	мало	средне	много
голова и шея	0	1	2	3
туловище	0	2	3	4
полетные перья	0	3	4	5
выпавшие перья	0	1	2	3

Таким образом, отсутствию линьки соответствует индекс 0, а максимальный — 15. Отдельно оценивалась линька первостепенных маховых: регенерирует одно перо — мало, 2 — средне, 3 и больше — много. Этот метод характеризует начало и конец линьки, отчасти изменение ее интенсивности, но не позволяет представить линьку как линейный процесс, не разделяет фазы трубочки и кисточки, при суммировании теряется характеристика линьки на отдельных участках, невозможно сравнение лабораторных и диких птиц, так как у последних нельзя обнаружить выпавшие перья.

Мевалдт (Mewaldt, 1958) разделил линьку на 13 последовательных стадий (0 — линька не началась, 12 — закончилась), характеризуемых соотношением количества старых, регенерирующих и новых маховых перьев и участием в линьке отдельных птерилий. Метод позволяет установить стадию линьки у пойманной птицы или коллекционной тушки. Но он не отражает интенсивности линьки и не позволяет установить даты начала и конца ее, так как переход от стадии к стадии занимает разные отрезки времени.

Мортон и Мевалдт (Morton, Mewaldt, 1962) употребили балльный метод для определения интенсивности линьки группы птиц: линька каждой птицы оценивается визуально (нет — 0, мало — 1, средне — 2,

сильно — 3). Число птиц каждого балла умножалось на соответствующее цифровое значение балла, произведения суммировали и делили на общее число птиц.

Несколько авторов (Ashmole, 1962; Williamson, 1962; Ewans, 1966; Ewans et al., 1967; Newton, 1966) применяют следующее обозначение стадий линьки каждого полетного пера:

0 — старое перо; 1 — трубочка или отсутствие пера вследствие линьки; 2 — регенерирующее перо имеет менее $^1/_3$ полной длины; 3 — имеет менее $^2/_3$ полной длины; 4 — длина регенерирующего пера более $^2/_3$ полной длины; 5 — полностью выросшее перо.

Каждую стадию умножают на число первостепенных и второстепенных маховых и рулевых в этой стадии. Графическое изображение индекса линьки первостепенных и второстепенных маховых линейное. Это позволяет по двум осмотрам установить даты начала и конца линьки. Линька перьев тела, изменение интенсивности линьки, распределение ее по птерилиям не отражаются.

Циммерман (Zimmerman, 1965) усовершенствовал метод подсчета выпавших перьев, деля число полетных перьев на 1, число перьев головы и шеи на 15, число перьев тела на 5. Это соотношение приблизительно соответствует весу перьев на разных участках. Полученные индексы суммируются. Для оценки линьки при осмотре была применена четырехбалльная система: нет линьки; легкая линька (более 10 перьев на теле регенерирует), средняя (регенерирует от 10 до 25 перьев на теле или 2—4 полетных пера) и сильная линька (регенерирует более 25 перьев на теле или более 4 полетных).

Фостер (Foster, 1967) разделила поверхность тела птицы на участки: спина, брюхо, крыло, бедро, плечо, хвост, голова. По соотношению количества старых, регенерирующих и новых перьев и времени начала линьки на этих участках выделено 5 стадий линьки. Продолжительность стадий неодинакова.

Т. И. Блюменталь и В. Р. Дольник (Блюменталь, Дольник, 1966; Дольник, 1967; Dolnik, Blyumental, 1967) применили следующий метод. На основании знания последовательности смены первостепенных и второстепенных маховых выделено 11 стадий линьки (0 — линька не началась, 11 — закончилась). Каждая стадия характеризуется номерами маховых, находящихся в фазе старого пера, трубочки, кисточки и нового пера. По определительной таблице, зная, в какой фазе находится каждое маховое, можно определить стадию линьки данной птицы. Стадии выбраны таким образом, что при нормальной линьке продолжительность их одинакова. Следовательно, графическое изображение изменения стадий во времени линейное. Для неполетных перьев раздельно по птерилиям определяется четырехбалльным методом количество перьев в каждой фазе; изменение линьки во времени изображается в форме диаграмм.

РАЗРАБОТКА ПОЛУКОЛИЧЕСТВЕННОГО МЕТОДА

Мы объединили отдельные элементы перечисленных выше методов. При разработке количественных индексов основное внимание было уделено выяснению действительного количественного соотношения баллов и индексов, что достигалось путем подсчета и взвешивания перьев. Оказалось, что метод линейного изображения линьки маховых, разработанный Т. И. Блюменталь и В. Р. Дольником, удобнее других, так как он позволяет по индексу (стадии линьки) реконструировать полную картину (какие маховые в какой фазе смены пера).

Было решено исключить из описания линьки рулевые: и в природе, и особенно в лаборатории птицы часто теряют их, и регистрация утраченных рулевых, накладываясь на естественную смену, только затрудняет опознание стадии. Рулевые обычно сменяются равномерно в течение всей линьки и, следовательно, не влияют на индекс регенерации оперения.

Описание линьки раздельно по всем птерилиям, важное для целей птерилографии, не обязательно для описания с целью определения стадий линьки и ее интенсивности. При работе с живыми птицами такое раздельное описание делает процесс мучительным для птицы и не дает необходимой точности. Но мы сохранили разделение тела на три участка: голову (потому, что она линяет не одновременно с телом), спинную и брюшную части (последние часто линяют синхронно). Мы сохранили четырехбалльную систему, так как оценка в баллах для каждого состояния пера раздельно (старое, трубочка, кисточка, новое) удобнее и правильнее, чем более обобщенные.

Основным объектом, на котором разрабатывался метод, были зяблики (*Fringilla coelebs coelebs*), обитающие на Куршской косе Балтийского моря. Проверка на других видах воробьиных птиц показала, что метод применим для большинства видов. Использование метода для птиц других отрядов возможно, но числовые эквиваленты баллов и ключи для определения стадий линьки должны быть пересмотрены.

Зябликов до линьки помещали в клетки, имеющие сетчатый пол и потолок и стенки из пластика. Клетки стоят на подносе с бортиками. Для облегчения опознавания старого пера все оперение птиц перед линькой было окрашено родамином. Раз в 10 дней выпавшие на поднос перья собирали, а птиц осматривали. Собранные перья по внешнему виду разделяли на полетные, мелкое контурное и крупное контурное перья. Взвешивание показало, что полетные перья в 10 раз, а крупные контурные — в 5 раз тяжелее мелких контурных перьев. Соответственно количество собранных мелких перьев умножали на 1, крупных — на 5, полетных — на 10. Сумма произведений — индекс выпавших перьев (рис. 1, *А*).

В качестве границ баллов были выбраны следующие критерии: «нет» — перьев в данной фазе линьки нет; «мало» — глазомерно кажется, что до $^1/_4$ всех перьев в данной фазе; «средне» — кажется, что до $^1/_2$ перьев в данной фазе; «много» — кажется, что более $^1/_2$ перьев в данной фазе.

На погибших или умерщвленных птицах визуально оценивали линьку в баллах согласно указанным критериям. Затем выщипывали все перья, и подсчитывали реальное соотношение перьев в данной фазе линьки. Так было установлено, что в среднем баллу «мало» соответствует ситуация, когда в данной фазе находится 20% перьев; баллу «средне» — 40%, и баллу «много» — 60%. Следовательно, баллы соотносятся между собой как 0, 1, 2 и 3.

Взвешивание общего количества перьев на разных участках тела показало, что их массы соотносятся между собой как 1 (оперение головы), 4 (оперение спины), 5 (полетные перья) и 6 (оперение брюшной стороны).

Линька на отдельных участках наглядно может быть представлена в форме диаграмм для каждой птицы (рис. 1, *Б*). Для того чтобы представить соотношение масс перьев в разных фазах регенерации на всем теле, нужно умножить баллы каждого участка на эквиваленты масс оперения на этих участках, и полученные произведения (отдельно для каждой фазы смены пера) суммировать, как это представлено на

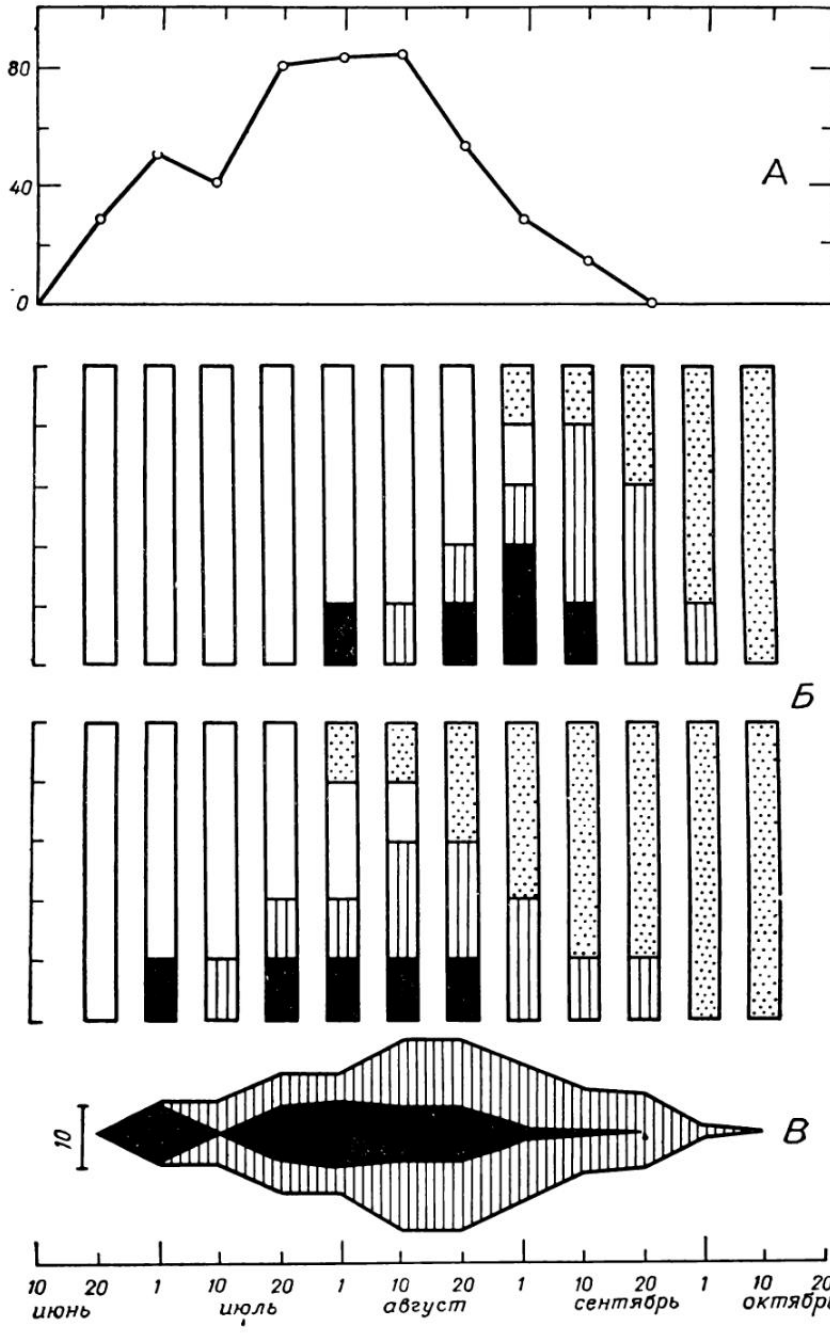


Рис. 1. Послебрачная линька взрослого самца *Fringilla c. coelebs:*
А — индекс выпадения перьев. *Б* — изменение соотношения старых перьев (светлая часть столбиков), трубочек (зачернено), кисточек (заштриховано) и новых перьев (покрыто точками) на голове (верхняя диаграмма), спине и брюхе (объединено по сходству, нижняя диаграмма). Одно деление шкалы — один балл. *В* — изменение соотношения массы трубочек и кисточек на всем теле. Слева — индекс массы, равный 10

рис. 1, *В*. При вычислении усредненного хода линьки у группы птиц нужно вычислить среднюю индексов масс линяющих перьев раздельно по фазам.

Для того чтобы интенсивность линьки можно было представить одним числом, нужно объединить данные о трубочках и кисточках. Если принять интенсивность регенерации пера в состоянии трубочки за 1, то очевидно, что интенсивность регенерации в состоянии кисточки в среднем равна 0,5. Действительно, к кисточкам относят как начинающие освобождаться от чехла перья (интенсивность регенерации в которых такая же, как в трубочках), так и фактически закончившие рост, но не освободившиеся до конца от чехла перья (интенсивность регенерации которых равна нулю). Наблюдения показывают (см. рис. 1, *Б*; табл. 1), что в состоянии кисточки перо находится в 2 раза больше

Таблица 1

Стадии линьки маховых перьев у зябликов (по Блюменталь, Дольник, 1966; с дополнениями)

Стадия	Первостепенные маховые										Второстепенные маховые							
	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6	7	8
1	с	с	с	с	с	с	с	с	с	**т**	**т**	с	с	с	с	с	с	с
2	с	с	с	с	с	с	с	с	**т**	**к**	к	с	с	с	с	с	с	с
3	с	с	с	с	с	с	с	**т**	**к**	к	к	с	с	с	с	с	с	с
4	с	с	с	с	с	с	**т**	**к**	к	н	н	с	с	с	с	с	с	**т**
5	с	с	с	с	с	**т**	**к**	к	к	н	н	с	с	с	с	с	**т**	**к**
6	с	с	с	с	**т**	**к**	**к**	к	н	н	н	**т**	с	с	с	с	**к**	**н**
7	с	с	с	**т**	**к**	**к**	**н**	н	н	н	н	**к**	**т**	с	с	с	**к**	**н**
8	с	с	**т**	**к**	**к**	**н**	**н**	н	н	н	н	**к**	**к**	**т**	с	**т**	**н**	**н**
9	с	**т**	**к**	**н**	**н**	**н**	**н**	н	н	н	н	**н**	**к**	**к**	**т**	**к**	**н**	**н**
10	**т**	**к**	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**	н	н	н	н	**н**	**н**	**н**	**к**	**к**	**н**	**н**
11	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**	н	н	н	н	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**	**н**

Примечание. с — старое перо; т — трубочка; к — кисточка; н — новое перо. Полужирным шрифтом выделены наиболее важные для определения стадии перья.

Таблица 2

Стадии линьки оперения тела у зябликов

Стадия	Голова	Спина	Брюхо	Кроющие	
				крыла	хвоста
1	5с	**1т** 1к	**1т** 1к	5с	5с
2	5с	**2к**	**2к**	**1т 1к**	**1т 1к**
3	**1т**	1т 2к	1т 2к	2к	2к
4	1т	2к	2к	2к	2к
5	1т **1к**	2к	2к	1т 1к	1к
6	2т 1к	**2т** 2к	1т 2к	1т	1т 1к
7	1т 2к	1т 2к	1т 2к	1т 2к	2к
8	2т **2к**	2к	2к	2к	2к
9	3к	2к	2к	1к	1к
10	2к	**1к**	**1к**	5н	1к
11	5н	5н	5н	5н	5н

Примечание. с — старое перо; т — трубочка; к — кисточка; н — новое перо. Число перед буквами — номера баллов: 1 — мало; 2 — средне; 3 — много; 5 — все оперение. Полужирным шрифтом указаны важные для определения стадии состояния оперения.

времени, чем в состоянии трубочки. Следовательно, истинная регенерация в состоянии кисточки в 4 раза ниже, чем в состоянии трубочки. Тогда индекс регенерации оперения птицы будет равен сумме индекса массы оперения в фазе трубочек плюс произведение индекса массы оперения в фазе кисточек на 0,25.

При изучении неполных линек (предбрачной, постювенильной) определение стадий линьки по маховым перьям невозможно. Мы попытались выделить 11 стадий линьки перьев тела, соответствующие стадиям линьки маховых, используя неодновременность линьки на разных участках тела (табл. 2; рис. 1, *Б*). Хорошо определяемы стадии 1, 2, 3, 5, 10 и 11. Остальные стадии определить не всегда удается. Однако мы сохраняем их для того, чтобы номера стадий линьки оперения тела соответствовали стадиям линьки маховых.

ПОЛУКОЛИЧЕСТВЕННЫЙ МЕТОД РЕГИСТРАЦИИ ЛИНЬКИ

При осмотре птицы, раздувая перья, на каждом из четырех участков (голова, спина, брюхо, маховые) визуально по четырехбалльной системе оценивают количество перьев в четырех фазах: старые перья, новые перья, трубочки и кисточки. Баллы имеют следующие номера и критерии: нет (0) — нет перьев в данной фазе; мало (1) — до $^1/_4$ перьев в данной фазе; средне (2) — до $^1/_2$ перьев в данной фазе; много (3) — более $^1/_2$ перьев в данной фазе; Проверка: сумма баллов старых и новых перьев, кисточек и трубочек должна составлять 5. В отношении первостепенных и второстепенных маховых записывают их порядковые номера и фазу смены. Осмотр окончен.

Стадия линьки маховых определяется по ключу, приведенному в табл. 1. Стадия линьки конкретной птицы может быть промежуточной. В таком случае выбирается одна из двух близких стадий, при этом следует помнить, что трубочка — более кратковременное образование, чем кисточка.

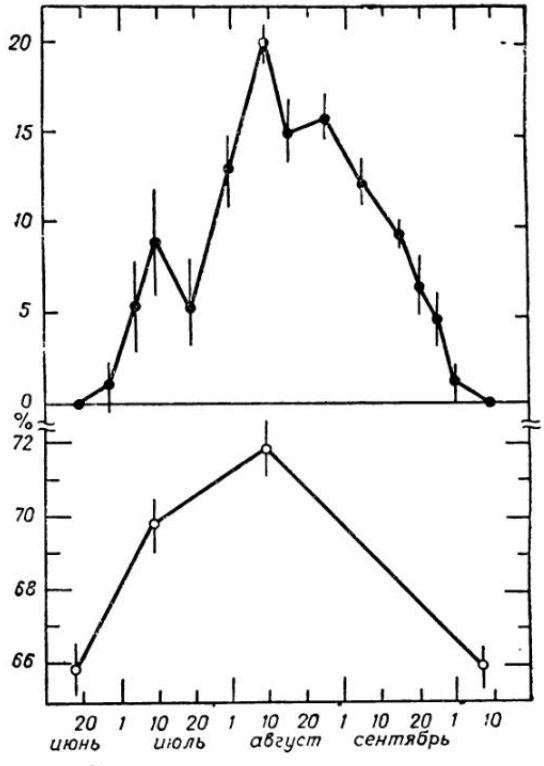


Рис. 2. *Вверху* — изменение индекса регенерации оперения у 35 взрослых *F. c. coebles* из популяции Куршской косы при естественных температурах и фотопериоде. *Внизу* — изменение содержания воды в теле во время линьки. Вертикальные линии при точках — величина стандартной ошибки (*SE*)

Стадия линьки перьев тела (если в этом есть необходимость) определяется по ключу, приведенному в табл. 2.

Для вычисления общей массы регенерирующих перьев балл кисточек и трубочек на каждом участке тела умножается на весовые экви-

валенты масс перьев на этих участках. Эти эквиваленты: для головы — 1, спины — 4, полетных перьев — 5, брюха — 6. Результаты суммируются раздельно в отношении кисточек и трубочек. Индекс регенерации оперения есть сумма полученного выше индекса общей массы перьев в фазе трубочек плюс 0,25 индекса массы перьев в фазе кисточек. Индекс регенерации отражает интенсивность синтеза кератина и формирования новых перьев в течение линьки (рис. 2).

Отметив на графике стадии линьки маховых при повторных осмотрах одной птицы (рис. 3, *А*), получим в случае нормальной линьки прямую линию, достижение которой стадии 1 показывает дату начала линьки, а стадии 11 — конца. Следовательно, имея два или несколько осмотров окольцованной птицы, мы можем рассчитать время начала и конца линьки и ее продолжительность. Нанося на график данные осмотров (в том числе и однократных) ряда особей и усреднив их, можно определить средние сроки, продолжительность и диапазон индивидуальных различий в линьке птиц данной популяции или группы (рис. 3, *Б*), птиц разных популяций (рис. 3, *Д*) или видов (рис. 3, *Е*).

ПОСЛЕБРАЧНАЯ ЛИНЬКА У ЗЯБЛИКОВ

Рассмотрим результаты регистрации естественной послебрачной линьки у зябликов. Сроки послебрачной линьки в популяции зябликов Куршской косы стабильны из года в год (рис. 3, *В*). Линька птиц, содержащихся в вольерах при естественной температуре и фотопериоде начинается в следующие сроки: по индексу выпадения перьев — 20/VI; по появлению первых трубочек на теле — на несколько дней позднее; по первой стадии линьки маховых — 27/VI. Индивидуальная вариация сроков начала линьки составляет 1 месяц. Свободноживущие птицы начинают линьку на две недели позднее вольерных, и индивидуальная вариация сроков начала линьки у них больше, вследствие разных сроков окончания размножения. Неразмножающиеся свободноживущие особи начинают линять одновременно с вольерными (рис. 3, *Г*).

Выпадение перьев заканчивается в первой декаде сентября, а регенерация — к 1/X (см. рис. 2). Линька маховых заканчивается к 25/IX. Эти сроки стабильны из года в год (рис. 3, *В*). Индивидуальная вариация сроков окончания линьки минимальна. Следовательно, во время линьки происходит синхронизация индивидуальных циклов. Ранее было показано, что у некоторых видов птиц особи линяют тем быстрее, чем позднее они начинают линять (Блюменталь, Дольник, 1966; Newton, 1966; Haukioja, Reponen, 1968).

Максимальная интенсивность регенерации оперения соответствует периоду от 5-й до 8-й стадии линьки маховых (1—25/VIII). Смена оперения тела происходит в два приема: первая порция начинает сменяться в начале линьки, и пока она регенерирует, остальные перья не линяют. Порция новых перьев защищает основную часть оперения, линяющего во вторую очередь (см. рис. 1, 2). Голова начинает линять одновременно со второй порцией перьев тела.

При словесном описании линьки удобно и часто применяется подразделение ее на начало, середину и конец. Рассмотрим, каким стадиям соответствуют они у наших птиц. Поскольку для организма важнейший показатель линьки — интенсивность процессов регенерации оперения, разделение линьки на три этапа целесообразно производить по изменению интенсивности регенерации. Зяблики находятся в начале линьки с 20/VI по 25/VII (1—4 стадии линьки маховых). В это время заменяется первая порция перьев и еще не началась линька головы. Середина

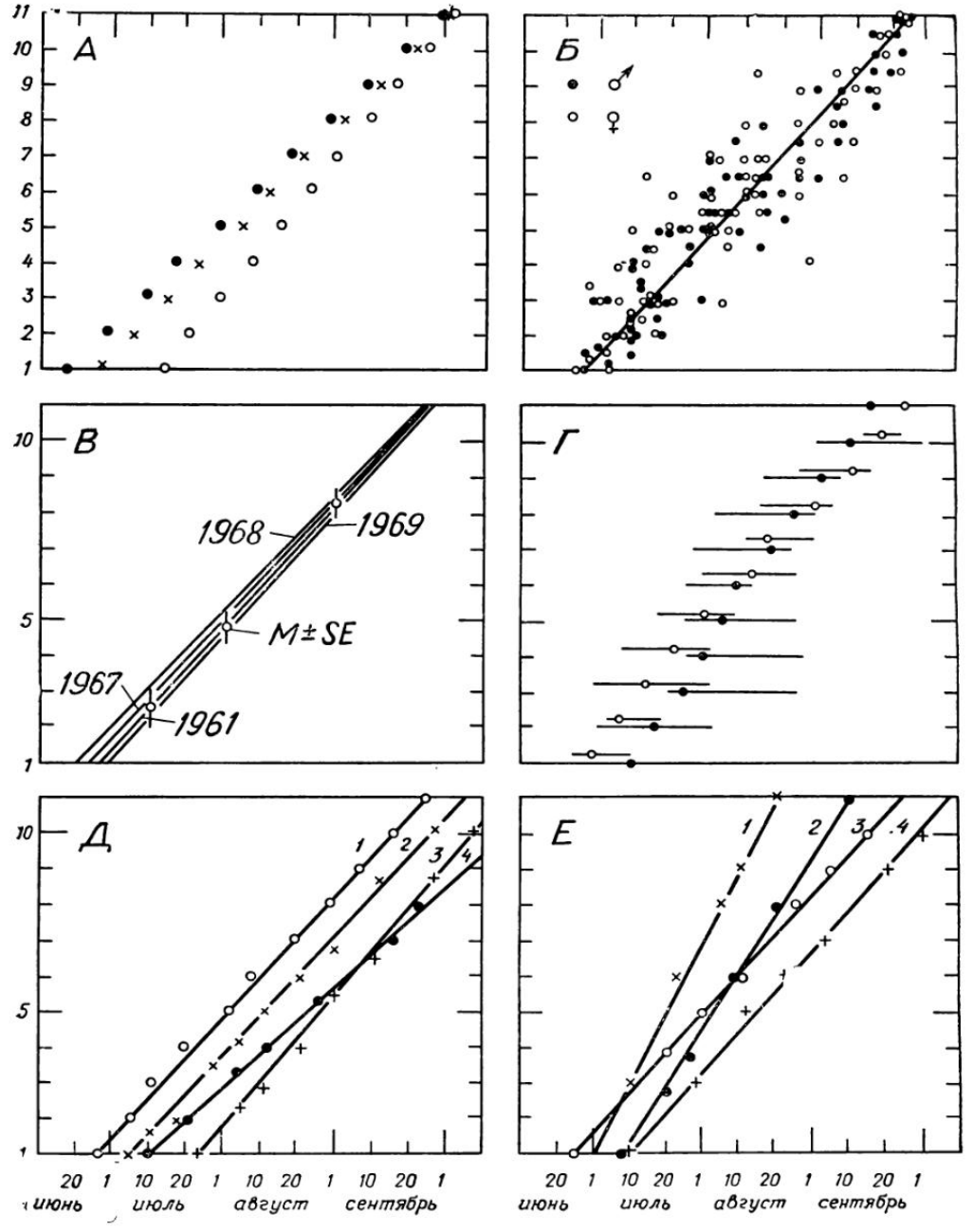


Рис. 3. Сроки линьки маховых перьев и стадии линьки маховых (ордината) у взрослых птиц:

А — три *F. c. coelebs* из популяции Куршской косы, начавшие линьку в разное время. *Б* — 35 *F. c. coelebs* из популяции Куршской косы при естественных температурах и фотопериоде. Линия — средние сроки. *В* — те же птицы, вариация по годам. *M±SE* — среднее значение стадий линьки за все годы и стандартная ошибка. *Г* — сравнение сроков линьки *F. c. coelebs* на Куршской косе в открытой вольере (35 птиц, светлые кружки) и в природе (568 птиц, черные кружки). Горизонтальные линии — диапазон индивидуальной вариабельности. *Д* — сроки линьки вольерных птиц разных популяций, содержавшихся при естественных для каждой популяции температурах и фотопериодах: *1* — 35 *F. c. coelebs* Куршской косы; *2* — 10 *F. c. coelebs* из популяции Карелии (62° с. ш., 34° в. д.); *3* — 12 *F. c. coelebs* из популяции восточного берега Ладожского озера (61° с. ш., 33° в. д.); *4* — 11 *F. c. coelebs salankoi* из Крымской популяции (45° с. ш., 34° в. д.). *Е* — сроки линьки разных видов в вольере на Куршской косе: *1* — *Fringilla montifringilla*; *2* — *Acanthis flammea*; *3* — *Spinus spinus*; *4* — *Pyrrhula pyrrhula* (по 10 самцов каждого вида)

линьки — с 25/VII по 1/IX (4—7 стадии линьки маховых). В этот период выпадает вторая, основная порция перьев на теле и голове и интенсивность регенерации самая высокая. Конец линьки — с 1/IX по 1/X (7—11 стадии маховых), выпадения перьев почти не происходит, трубочек на теле мало, и интенсивность регенерации снижается.

Анализ словесных описаний линьки полевыми орнитологами показывает, что обычно применяемые ими границы начала, середины и конца линьки смещены по сравнению с названными выше. В начале линьки не обращают внимания на выпавшие перья и начальные этапы образования трубочек, поэтому сроки начала линьки указывают позднее действительных. Птицы в конце линьки имеют много кисточек, и таких птиц относят к интенсивно линяющим. На самом деле регенерация оперения у таких птиц практически закончилась, и происходит механический процесс освобождения сформированного пера от чехла.

Общеизвестно, что усиление биосинтеза протеинов сопровождается увеличением содержания воды в организме. Изменение содержания воды в теле птиц во время линьки может, таким образом, служить показателем изменения скорости синтеза кератинов, необходимых для построения нового пера. Сравнение содержания воды в теле с индексом регенерации оперения показывает совпадение их изменений во время линьки (см. рис. 2).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛИНЬКУ

Специальные исследования, которые будут опубликованы отдельно, показали, что сроки начала и конца линьки у зябликов жестко фиксированы относительно календаря и не контролируются изменением внешних факторов непосредственно перед линькой и во время нее. Это обеспечивается тем, что начало и конец линьки отсчитывается от далеко отстоящей от времени линьки даты — начала весенних физиологических изменений в организме. Последние синхронизируются с календарем путем фотопериодической регуляции. Поэтому никакие воздействия внешних факторов или экспериментальные воздействия в летний период существенно не изменяют сроков начала и окончания линьки. Но сам процесс линьки, стратегия линьки, могут изменяться под воздействием внешних факторов.

Влияние температуры на скорость линьки. С начала июня взрослых зябликов разделили на три группы (по 10 птиц). Первую группу содержали при естественном изменении температуры и фотопериода, а две другие — на фотопериоде, равном естественному, но при следующих постоянных температурах: 7° — для второй группы и 26° — для третьей. Эти температуры соответствуют самым низким и самым высоким среднесуточным температурам на Куршской косе в период линьки. У всех птиц регулярно регистрировали линьку (рис. 4).

Сроки начала и окончания линьки при разных температурах существенно не отличались, но стратегия смены оперения была различной. Выпадение перьев (первой порции) при высокой температуре происходит интенсивнее, чем при низкой, а регенерация — более одновременная. Выпадение второй порции перьев при высокой температуре начинается до того, как первая порция полностью восстановится, и происходит с высокой скоростью. При низких температурах выпадение второй порции происходит сначала медленно, и только после того, как полиняет достаточное для теплозащиты количество перьев, темп линьки резко возрастает, и оставшиеся перья сменяются синхронно.

Эти изменения скорости линьки при высокой и низкой температурах отражаются на скорости смены маховых: прохождение одних стадий ускоряется, а других — замедляется. В результате графическое изображение линьки маховых перестает быть линейным (рис. 4).

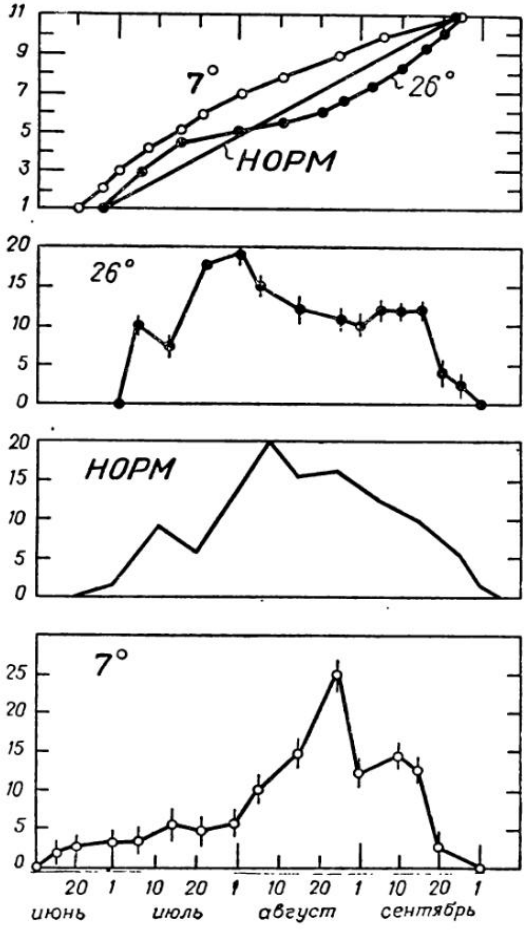


Рис. 4. Влияние температуры воздуха на ход линьки у взрослых *F. c. coelebs* Куршской косы при естественном фотопериоде. *Вверху* — стадии линьки маховых, *три нижних рисунка* — индексы регенерации оперения. *Норм.* — контрольные птицы при естественной температуре и фотопериоде

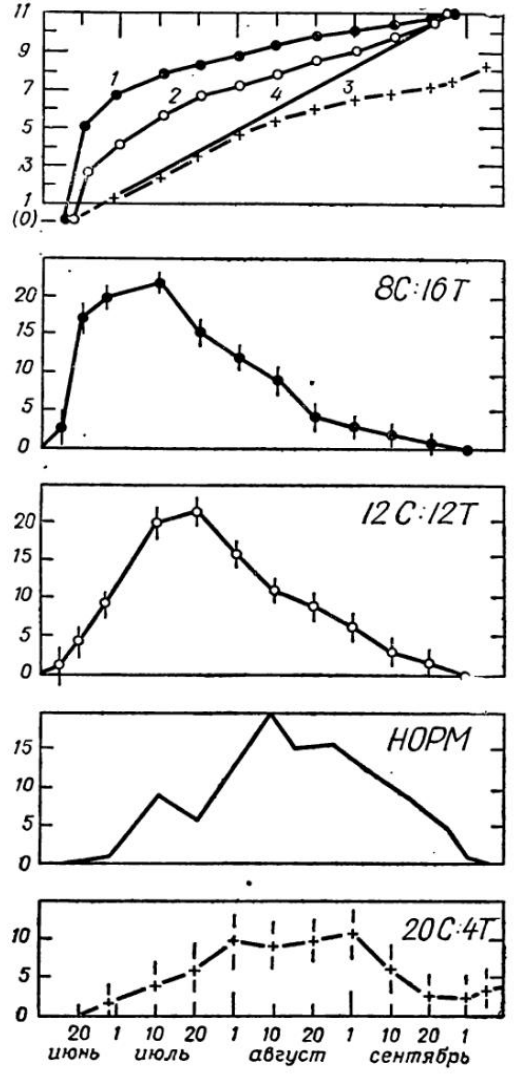


Рис. 5. Влияние фотопериода (8 час. света: 16 час. темноты; 12 час. света: 12 час. темноты; 20 час. света: 4 час. темноты и нормальный фотопериод) на ход линьки у взрослых *F. c. coelebs* Куршской косы

Очевидно, что стратегия линьки адаптивно изменяется в зависимости от температуры. При низкой температуре смена оперения в первую половину линьки происходит замедленно и равномерно; после того, как сформировалось достаточное для теплозащиты количество новых

перьев, оставшиеся перья стремительно заменяются во второй половине линьки. При высокой температуре в течение всей линьки количество трубочек велико. Поверхность трубочек с циркулирующей в них кровью — дополнительная система для рассеивания тепла при высокой температуре среды.

Влияние фотопериода на скорость линьки. 45 взрослых зябликов были разделены на 3 группы, каждая из которых с 1/VI была помещена на все время линьки в камеру, где поддерживалась постоянная длина дня. Для первой группы постоянный фотопериод составлял 8 час. света в сутки, для второй — 12 час. и для третьей — 20 час. Контрольные птицы линяли при естественном фотопериоде, который в начале линьки равен 20 час., а в конце — 13 час. Регулярно регистрировали линьку (рис. 5).

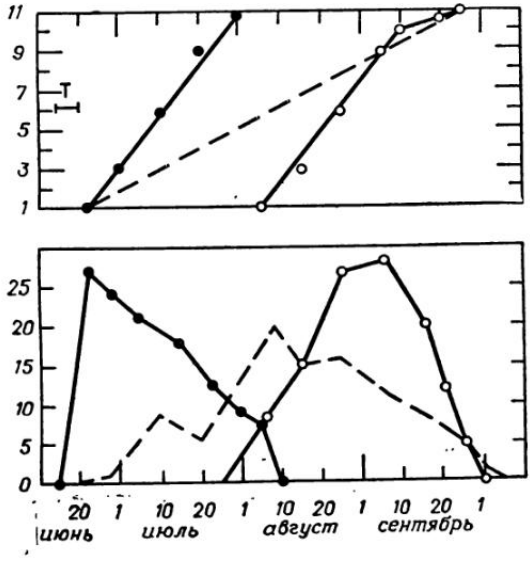


Рис. 6. Вызванная инъекцией тироксина (черные кружки) и естественная (светлые кружки) линьки у 4 взрослых *F. c. coelebs*. *Пунктир* — линька нетронутых птиц. *Вверху* — стадии линьки маховых, *внизу* — индекс регенерации оперения; период инъекций — горизонтальная черточка с буквой Т на верхнем рисунке

На коротких фотопериодах сроки начала и конца линьки существенно не отличались от контрольных птиц. Начальный период линьки (1—5 стадии маховых) птицы прошли стремительно, и скорость линьки была тем выше, чем короче фотопериод. Выпадение перьев и индекс регенерации оперения очень высоки. После достижения 5-й стадии линьки маховых скорость линьки снизилась до такой, при которой линька завершилась одновременно с контрольными птицами. Интересно, что у особей, которые приближались к завершению линьки раньше срока, на последних стадиях линьки некоторые только что перелинявшие маховые перья выпадали и линяли повторно. В результате такого дублирования стадий они закончили линьку одновременно с контрольными птицами.

На длинном фотопериоде линька началась одновременно с контрольными птицами. В начальный период линьки (до 5-й стадии) скорость смены маховых была подобна таковой у контрольных птиц. Позднее скорость начала снижаться и птицы пришли в состояние заторможенной линьки, которое выражалось в том, что рост пера в фазе трубочки был медленным, а достигнув фазы кисточки перо вообще переставало изменяться. Такое состояние продолжалось до декабря и было прекращено переводом птиц на короткий фотопериод.

Некоторые авторы, применявшие в качестве показателя линьки число выпавших перьев, пришли на основании подобных опытов к выводу, что продолжительность линьки обратно пропорциональна длине фотопериода (Lesher, Kendeigh, 1941; Kobayashi, Okubo, 1955). Выпа-

дение перьев в наших опытах зависело от фотопериода подобным образом, но общая продолжительность регенерации оперения не зависела от фотопериода (кроме 20-часового). Если рассматривать только период интенсивной регенерации, что на коротких фотопериодах он меньше. Интенсивность регенерации, напротив, на коротких фотопериодах выше.

Эти изменения характера линьки адаптивны: те птицы, которые вследствие позднего окончания размножения начинают линять позднее средних сроков в популяции, линяют при более коротком фотопериоде. Короткий фотопериод интенсифицирует начальные стадии линьки, в результате чего птица синхронизирует окончание линьки с популяцией.

Если у отдельных особей скорость линьки оказывается выше нормальной, они достигают средних стадий линьки раньше времени и, следовательно, при более длинном фотопериоде. В результате скорость линьки снизится до такой, пока цикл таких птиц не синхронизируется с популяцией. Возможно, что такова фотопериодическая основа обнаруженной рядом авторов синхронизации индивидуальных циклов во время линьки.

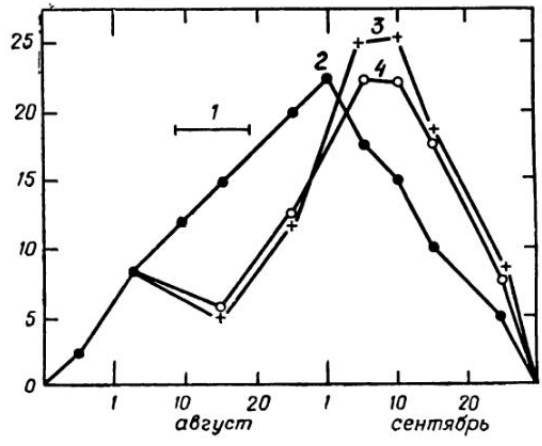


Рис. 7. Торможение постювенильной линьки у молодых *F. c. coelebs* Куршской косы инъекциями АКТГ (*3*) и пролактина (*4*):
1 — период инъекций, *2* — нетронутые птицы, ордината — индекс регенерации оперения

Влияние введения некоторых гормонов на скорость линьки. Как известно (Войткевич, 1962), инъекции тироксина и препаратов щитовидной железы вызывают у птиц выпадение оперения и его регенерацию. Внешне этот процесс напоминает линьку. Тироксин, возможно, участвует в регуляции естественной линьки у зябликов (см. статью И. Н. Добрыниной в настоящем сборнике).

Перед началом естественной линьки группе из 4 взрослых зябликов в течение шести дней ежедневно вводили внутримышечно по 0,25 мг тироксина. На четвертый — шестой день у всех птиц началось бурное выпадение перьев и образование трубочек. Регенерация оперения происходила стремительно, и к первой декаде августа произошла полная смена оперения на послебрачное (рис. 6). Сразу после окончания вызванной тироксином смены оперения началась естественная послебрачная линька, и все оперение сменилось вновь. Так как до обычного срока окончания линьки оставалось полтора месяца, линька протекала с очень большой скоростью. Она закончилась в нормальный для зяблика срок, но ее продолжительность была в 2 раза короче. Интересно, что вызванная в естественное время введением тироксина линька не заменила естественной линьки. Этот опыт показывает, что потенциально зяблики способны линять в 2 раза быстрее обычного.

Известно, что линька и осеннее миграционное состояние антагонистичны. Совмещение конца линьки с началом миграции приводит к за-

мещению линьки и неполному проявлению миграционного состояния. В последние годы показано, что гормональной основой миграционного состояния может быть усиление секреции пролактина и гормонов надпочечников (Meier, Farner, 1964; Meier et al., 1965). Мы располагаем данными о том, что эти гормоны участвуют в регуляции осеннего миграционного состояния у зябликов. Введение пролактина и адренокортикотропного гормона (АКТГ) вызывает у зябликов появление элементов миграционного состояния во время линьки. Интересно, что эти же гормоны тормозят протекание линьки (рис. 7). Одной группе, состоявшей из 4 молодых зябликов, вводили подкожно с 9 по 19/VIII по 3 ед. АКТГ на птицу ежедневно, а второй группе из 4 молодых птиц — по 2 ед. пролактина. В период введений регенерация оперения снизилась, а после окончания действия гормонов птицы увеличили интенсивность линьки и закончили ее одновременно с контрольными.

Известно, что некоторые дальние мигранты (Limicola, Sylvidae, Hirundidae) способны приостанавливать линьку на период осеннего миграционного состояния. После окончания миграции линька у них возобновляется. В связи с этим привлекательна идея, что торможение линьки на время миграции у этих видов базируется на обнаруженном нами действии гормонов, связанных с миграцией.

ОБСУЖДЕНИЕ ЭФФЕКТИВНОСТИ ПОЛУКОЛИЧЕСТВЕННОГО МЕТОДА

Методически результаты экспериментальных воздействий на линьку интересны тем, что позволяют оценить эффективность полуколичественного метода регистрации линьки. Как видно из рис. 3—6, стадии линьки маховых перьев могут служить хорошим критерием изменения скорости линьки. При изменении скорости графическое изображение стадий отклоняется от прямолинейного. Индекс регенерации оперения тоже чувствителен к изменениям линьки.

Очевидно, что площадь фигуры, ограниченной кривой индекса регенерации и осью времени, на графиках должна быть пропорциональна массе заменяемого оперения. Так как во всех опытах с взрослыми птицами линька была полной, площади фигур на рис. 4—6 должны быть одинаковы. И действительно, несмотря на все изменения характера и продолжительности линьки, эти площади почти одинаковы. Это показывает, что индекс регенерации оперения устойчиво соответствует действительному количеству регенерирующего пера.

ВЫВОДЫ

С помощью полуколичественного метода изучали линьку зябликов из популяции Куршской косы Балтийского моря.

Средние сроки начала и окончания линьки постоянны из года в год. У взрослых зябликов линька начинается 27/VII и заканчивается к 1/X. Молодые птицы заканчивают постювенильную линьку тогда же. Максимальная интенсивность регенерации оперения — с 1/VIII по 1/IX. Птицы, начинающие линьку позднее, линяют быстрее. Содержание в открытых вольерах существенно не изменяет сроки линьки, характерные для свободноживущих птиц.

Температура среды не изменяет сроков начала и окончания линьки, но влияет на ее стратегию. При низких температурах первая половина линьки происходит с малой скоростью. После того как сменившиеся за это время перья образуют достаточный для теплоизоляции слой, скорость линьки возрастает, и во вторую половину линьки она высокая. При высоких температурах линька более равномерная.

Фотопериодические условия во время линьки не изменяют сроков начала ее. На коротких фотопериодах начальные этапы линьки очень стремительны, но на последних этапах скорость линьки так низка, что линька заканчивается в естественные сроки. На длинных фотопериодах птицы линяют с невысокой скоростью, и к концу естественной линьки переходят в состояние заторможенной линьки, из которого могут быть выведены только воздействием коротких фотопериодов.

Фотопериодический контроль стратегии линьки может быть причиной того, что в естественных условиях рано и поздно начавшие линять птицы завершают линьку синхронно.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь Т. И. Линька и жирность некоторых воробьиных птиц на Куршской косе во время осеннего пролета 1959 г. Сб. «Экология и миграции птиц Прибалтики». Рига, 1960.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях. Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1962.

Блюменталь Т. И., Дольник В. Р. Географические и внутрипопуляционные различия в сроках размножения, линьки и миграции у некоторых перелетных воробьиных птиц. Сб. «Внутривидовая изменчивость животных и микроэволюция». Свердловск, 1966.

Войткевич А. А. Перо птицы. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Дольник В. Р. Годовые циклы биоэнергетических приспособлений к условиям существования у 16 видов Passeriformes. Сб. «Миграции птиц Прибалтики». Л., Изд-во АН СССР, 1967.

Ashmole N. P. The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. «Ibis», 1962, vol. 103 б.

Dolnik V. R., Blymental T. I. Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds. «Condor», 1967, vol. 69.

Evans P. R. Autumn movements, moult and measurements of the Lesser Redpoll *Carduelis flammea cabaret*. «Ibis», 1966, vol. 108.

Evans P. R., Elton R. O., Singlair G. R. Moult and weight changes of Redpolls *Carduelis flammea* in north Norway. «Ornis Fennica», 1967, vol. 44.

Foster M. S. Molt cycles in the Orange-crowned Warbler. «Condor», 1967, vol. 69.

Hailman J. P. Notes on quantative treatments of subcutaneous lipid data. «Bird-Banding», 1965, vol. 36.

Haukioja E., Reponen J. Varpusen (*Passer domesticus*) sulkasadosta. Porin Lintutiet. «Yhd. Vuosikirja», 1968, vol. 1.

Kobayashi H., Okubo K. Prolongation of molting period in the Canary by long day. «Science», 1955, No. 3140.

Lesher S. W., Kendeigh S. C. Effect of photoperiod on molting of feathers. «Wilson Bull.», 1941, vol. 53.

Meier A. H., Farner D. S. A possible endocrine basis for premigratory fattening in the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. «Gen. comp. Endocrinol.», 1964, vol. 4.

Meier A. H., Farner D. S., King J. R. A possible endocrine basis for migratory behavior in the White-crowned Sparrow, Zonotrichia leucophrys gambelii. «Animal Behav.», 1965, vol. 13.

Mewaldt L. R. Pterylography and natural and experimentally induced molt in Clark's Nutcracker. «Condor», 1958, vol. 60.

Morton M. L., Mewaldt L. R. Some effects of castration on a migratory sparrow (*Zonotrichia atricapilla*). «Physiol. Zool.», 1962, vol. 35.

Newton I. The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. «Ibis», 1966, vol. 108.

Waise C. M. Nightly unrest in caged migratory sparrows under outdoor conditions. «Ecology», 1956, vol. 37.

Williamson K. Post-nuptial molt in the Dunnock. «Bird Migrat.», 1962, vol. 2.

Zimmerman J. L. Bioenergetics of the Dickcissel, *Spiza americana*. «Physiol. Zool.», 1965, vol. 38.

Н. В. Кокшайский

МЕТОДЫ ВИЗУАЛИЗАЦИИ ДОБЫЧИ У ПТИЦ

Пищедобывательная деятельность птиц: поиски, обнаружение, схватывание добычи — сложный процесс, в котором взаимодействуют различные рецепторы и морфологические структуры, относящиеся к разным системам органов. Это взаимодействие обеспечивается посредством разнообразных поведенческих реакций: от стереотипных, наследственных, до индивидуальных, приобретенных в результате научения.

У многих птиц — пожалуй, у большинства видов — зрение играет ведущую роль при добывании пищи, и успешность кормежки, таким образом, в значительной степени зависит от того, насколько благоприятными будут условия зрительного восприятия потенциальных пищевых объектов. Далеко не всегда эти условия оказываются оптимальными, в частности, для птиц, питающихся животными кормами. Достаточно вспомнить хотя бы об использовании всякого рода укрытий, защитном поведении, покровительственной окраске различных организмов, служащих пищей для птиц. Но при более детальном исследовании пищедобывательной деятельности птиц у них удается отметить наличие специальных, чрезвычайно разнообразных и нередко очень сложных форм поведения, направленных на преодоление перечисленных трудностей. Одни из этих особенностей поведения как бы усиливают или дополняют функцию зрительных органов, а именно: делают скрытую от глаз добычу доступной зрительному восприятию, другие — в конечном счете ставят птицу в такую ситуацию, когда условия зрительного обнаружения добычи оказываются наиболее благоприятными.

По характеру воздействия на пищевые объекты подобные особенности поведения (они анализировались на примере цапель) могут быть названы приемами, или методами, визуализации добычи (Кокшайский, 1965). Разнообразные методы визуализации добычи свойственны, разумеется, не одним лишь цаплям. Они широко распространены среди представителей многих отрядов птиц (причем не только питающихся животными кормами) и заслуживают хотя бы краткого рассмотрения, что и делается дальше, конечно, без малейшей претензии на исчерпывающую полноту обзора вопроса, а скорее в порядке его постановки. Поскольку подробное описание пищедобывательного поведения цапель и общебиологическая оценка различных его особенностей были опубликованы (Кокшайский, 1966), данные, касающиеся этих птиц, приводятся здесь лишь в конспективной форме.

ПРОСТЕЙШИЕ ФОРМЫ ВИЗУАЛИЗАЦИИ ДОБЫЧИ

Простое разыскивание добычи с помощью зрения, не связанное с использованием каких-либо благоприятных ситуаций и не сопровождающееся никакими дополнительными действиями со стороны птицы, встречается совсем не так часто, как можно было бы думать.

Разгребание лесной подстилки и опавшей листвы скребущими движениями ног, как у куриных (что характерно и для многих других птиц), удаление кусков коры на сухих деревьях, переворачивание мелких камней, ворошение куч растительного мусора и прочие действия, ведущие к обнаружению возможных пищевых объектов, в сущности должны быть отнесены к простейшим формам визуализации добычи. Очень часто визуализация заключается в выпугивании скрывающейся или плохо заметной добычи, в приведении ее в подвижное и, следовательно, заметное для глаз состояние. Наконец, в ряде случаев птица сама не затрачивает никаких усилий на визуализацию добычи, используя для этой цели активность других животных, некоторые природные явления или различные аспекты хозяйственной деятельности человека.

Одной из наиболее простых форм активной визуализации добычи является высокая, на первый взгляд даже излишняя подвижность птицы на местах кормежки. Так, периоды усиленной беготни некоторых куликов (большой улит, черныш) на мелководье, чередующиеся с периодами спокойного добывания пищи, могут служить в первую очередь средством для приведения в подвижное состояние мелких водных беспозвоночных, находящихся в покое на дне; с еще большей определенностью такой вывод можно распространить на функциональное значение своеобразных движений кормящихся на мелководье куликов-плавунчиков (Simmons, 1961a). Очень высокая общая подвижность на местах кормежки довольно часто наблюдается у малой белой цапли.

По-видимому, исходные причины беготни на кормовых местах непосредственно к визуализации первоначально отношения не имели, будучи скорее связанными с преследованием подвижной добычи. Но постепенно оно могло приобрести и функцию выпугивания скрытых от глаз кормовых объектов. Повышенная двигательная активность птицы во время кормежки предусматривает использование не только задних конечностей, но также крыльев и хвоста (хотя бы для сохранения равновесия при резких поворотах и остановках). В некоторых случаях это могло служить основой для выработки более специализированных методов активной визуализации добычи.

ВЫПУГИВАНИЕ ДОБЫЧИ ДВИЖЕНИЯМИ НОГ, КРЫЛЬЕВ И ХВОСТА

Использование ног для выпугивания или по крайней мере экспозиции скрытых кормовых объектов известно для многих птиц. Очень много литературы имеется по куликам. Одно из первых описаний характерных движений ног у малого зуйка и чибиса относится к началу XX в. (Heinroth, 1916), причем здесь дается и достаточно рациональное с современной точки зрения объяснение функционального смысла этой повадки — стимуляция движения добычи. В дальнейшем было опубликовано большое число наблюдений над особенностями движений ног во время кормежки у куликов разных видов (Simmons, 1961a, б). Все эти наблюдения подтверждают высказанное О. Хайнротом объяснение, однако не всегда бывает ясно, с каким типом рецепции связано обнаружение движения потревоженной добычи.

Вибрирующие движения лап, характерные, например, для зуйков, могут способствовать зрительному восприятию добычи в тех случаях, когда она скрывается в верхних слоях мягкого грунта (Панов, 1964) и, следовательно, ее движения могут быть обнаружены с помощью зрения вследствие вызываемых добычей легких деформаций поверхности субстрата.

При «топотании» (т. е. быстром попеременном поднимании и опускании ног), осуществляемом на небольших изолированных участках мелководий, как показывают, например, наблюдения над *Ereunetes pusillus*, речь идет уже явно о визуализации добычи, так как в такой ситуации птица не прибегает к зондированию, а просто склевывает ставшие заметными кормовые объекты (Meyerriecks, 1959). В других случаях можно думать скорее о сочетании движений ног с осязательной (в широком смысле) рецепцией.

Очень характерны движения типа «топотания» для чаек, в гораздо меньшей степени — для крачек, причем для озерной чайки была определенно установлена врожденность этой поведенческой реакции (Rothschild, 1962). Существуют различные мнения о характере воздействия «топотания» на потенциальную добычу чаек. Одни авторы (Sparks, 1961) склонны приписывать основное значение стимуляции движения добычи, другие (Swennen, Baan, 1959) — нарушению поверхностного слоя грунта и обнаружению таким способом скрывающихся в нем кормовых объектов.

Анализ имеющихся наблюдений показывает (Tinbergen, 1962), что при «топотании» на мелководьях (*Larus argentatus*, *L. canus* и особенно *L. ridibundus*) основное значение имеет взбаламучивание воды и ила, ведущее к подъему на поверхность кормовых объектов (не обязательно даже животного происхождения), лежавших до того на дне. На червей литоральной зоны подобная активность птицы может влиять лишь отрицательно: они скрываются в более глубокие слои грунта. Однако в отношении некоторых групп дождевых червей эффект «топотания» может быть прямо противоположным. Имитируя сотрясения почвы, производимые движущимся в земле кротом, *L. argentatus* и *L. canus*, кормящиеся на лугах, с помощью «топотания» вызывают червей на поверхность и поедают (по другой версии, «топотание» этих чаек имитирует сотрясения почвы, производимые падающим дождем, что также должно вызывать червей на поверхность).

Сходные движения ног во время кормежки отмечались в ряде случаев также у гусеобразных (лебеди, гуси, в частности горный гусь, пеганка, кряква) и у обыкновенного фламинго (Tinbergen, 1962). Основная функция этих действий та же, что и в описанных выше примерах, — поднять со дна, из ила и сделать доступными различные скрытые кормовые объекты.

Специализированные движения ног, ведущие к выпугиванию затаившейся на дне или среди водной растительности добычи, достаточно широко распространены среди голенастых. В наиболее типичном случае нога несколько выносится вперед и скрытая под поверхностью воды лапа совершает вибрирующие движения над дном (иногда производятся скребущие движения). Различные варианты движений такого рода свойственны многим видам цапель. Известны они и для одного из аистов Нового Света — *Mycteria americana* (Rand, 1956).

Как будто бы сходные движения ног (по-видимому, также служащие для визуализации скрывающейся в траве неподвижной добычи) отмечены и среди воробьиных птиц, а именно у одного из американских дроздов, *Hylocichla guttata* (Brackbill, 1960).

Довольно широко распространено среди птиц выпугивание добычи (мелкая рыба, насекомые) с помощью крыльев. У цапель для этой цели служат как быстрое перемещение по кормовому участку с раскрытыми крыльями, так и неожиданное взмахивание («мерцание») ими. Особенно характерно использование выпугивающих движений крыльев для воробьиных. Оно отмечено при охоте за насекомыми, например, у обыкновенного скворца (Hailman, 1959), широко распространившегося в Северной Америке.

«Мерцание» крыльями — весьма распространенная повадка американских пересмешников (Mimidae). Поскольку резкое и неожиданное раскрывание и складывание крыльев у этих птиц наблюдается не только во время кормежки, но и при агрессивном поведении, в частности во время территориальных «диспутов», значение этой повадки при добывании пищи долгое время подвергалось сомнению и вызвало появление литературы дискуссионного характера. В настоящее время получены дополнительные доказательства того, что «мерцание» крыльями (в частности, у обыкновенного пересмешника) используется для выпугивания скрывающихся в траве насекомых. Так, было показано, что пересмешники применяют крылья во время кормежки только в случае присутствия такой добычи, выпугивание которой этим способом может быть эффективным (Hailman, 1960).

Возможно, что отрывистое взмахивание крыльями у стенолазов (*Tichodroma muraria*), кормящихся на скальных стенках, служит не для поддержания зрительной связи между особями (Kipp, 1961), а представляет собой также средство визуализации добычи.

Специализированные движения крыльев и хвоста — согласованные и выполняемые совершенно стереотипно — свойственны тропическим «веерохвостым» мухоловкам: *Elminia* в Африке, *Rhipidura* в Азии. Сущность этих движений как способа выпугивания скрывающихся среди листвы насекомых была убедительно показана в специальном исследовании, выполненном на *Elminia longicauda* (Hubbard, Hubbard, 1970).

Всякий раз, садясь на ветку, птица резко приоткрывает крылья, распускает хвост и в такой позе быстро поворачивается из стороны в сторону. Вспугнутые при этом насекомые тут же схватываются или преследуются в коротком полете.

Для индийских мухоловок из рода *Rhipidura* аналогичное поведение столь характерно, что оно приводится (правда, без обсуждения его функциональной роли) в качестве диагностического признака, облегчающего полевое определение этих птиц (Ali, 1968). Сходные в общем движения крыльев и хвоста известны и для некоторых американских Parulidae, но их роль в добывании пищи не исследовалась.

ВНУТРИВИДОВЫЕ И МЕЖВИДОВЫЕ ОБЪЕДИНЕНИЯ ДЛЯ ВИЗУАЛИЗАЦИИ ДОБЫЧИ

Коллективная охота, в которой участвует от двух до нескольких сотен особей одного вида, распространена среди птиц достаточно широко. В некоторых из таких охотничьих объединений нередко наблюдаются очень сложные действия, связанные к тому же с далеко идущим «разделением труда». В объединениях, возникающих преимущественно ради визуализации добычи, поведение каждой отдельной птицы, как правило, не отличается особенной сложностью, однако и здесь можно отметить определенную организованность.

В простейших случаях, например при кормежке стаи скворцов на покосе, структура объединения достаточно «рыхлая», птицы выдерживают общее направление перемещения по участку, но расстояния между ними могут меняться в довольно широких пределах. В объединениях с более строгой организацией, когда птицы передвигаются, выстроившись в определенную формацию (обычно в виде прямой линии) и сохраняя неизменный интервал между собой во время движения, преимущества коллективной визуализации добычи становятся более наглядными. Прежде всего, вследствие движения компактной массы птиц, визуализация делается более эффективной, требуя для своего осуществления меньше усилий со стороны каждой отдельной особи. Одновременно упорядочивается обследование территории и дополнительно повышается успешность охоты каждого члена объединения, так как добыча, ускользнувшая от одной птицы, обычно схватывается соседней с нею.

Такие более упорядоченные объединения характерны для многих птиц. Они наблюдались, например, у белых аистов в Белоруссии (Кокшайский, 1966, известны для некоторых куликов (в частности, для американской шилоклювки), цапель, различных воробьиных (Rand, 1954).

Еще более сложная организация охотящейся стаи, характерная для египетских цапель (а из водных птиц — для ряда представителей веслоногих), предусматривает определенный и довольно сложный порядок перемещения ее членов: задние птицы перелетают и опускаются впереди передних, затем перед ними опускается следующая партия и т. д. Таким образом, вся стая движется как бы по принципу игры в чехарду. Посадка взлетевших птиц служит эффективным средством выпугивания из травы скрывающихся в ней прямокрылых. Интересно, что возникают такие объединения у египетских цапель лишь при наличии многих особей.

Во всех описанных случаях именно преимущества упорядоченного воздействия на добычу вызывают объединение птиц в охотничьи (или кормежечные) стаи с большей или меньшей сложностью структуры организации. Иногда наличие подходящей добычи ведет к образованию упорядоченных объединений на кормежке и у таких птиц, которым это, казалось бы, совершенно не свойственно. Так, по наблюдениям А. В. Попова (1955), отдельные выводки кекликов в горах Таджикистана объединялись во время кормежки ради коллективного «прочесывания» склонов, где они в больших количествах добывали саранчовых.

Если положительное значение внутривидовых объединений с точки зрения вопроса о визуализации добычи заключается главным образом в том, чтобы возможно выгоднее распределить энергию, затрачиваемую на активную визуализацию, между объединившимися особями, то при межвидовых объединениях для визуализации добычи используется активность других животных, и в идеальном случае никакой энергии на визуализацию птицы сами уже не затрачивают. Это положение реализуется на практике обычно тем полнее, чем сильнее выражены экологические различия сочленов межвидовых ассоциаций.

Нет никакой возможности перечислить в кратком сообщении все уже известные в настоящее время случаи образования птицами межвидовых объединений для визуализации добычи. Поэтому ограничимся лишь несколькими характерными примерами.

Наиболее известным, пожалуй, примером объединений, состоящих из птиц нескольких различных видов, в нашей фауне могут служить так называемые смешанные синичьи стайки. Синицы образуют ядро таких объединений, к которому, особенно в конце лета, присоединяют-

ся и многие другие виды, например пеночки, мухоловки. Как показывают специальные наблюдения (Герке, 1932), именно эти присоединившиеся виды извлекают наибольшие выгоды в плане визуализации добычи от своего пребывания в составе стаи.

Неравномерное распределение птиц по территории, их объединение в многовидовые смешанные стаи особенно характерно для тропических лесов (Ali, 1968), где это явление наблюдается преимущественно в сухой сезон (совпадающий у большинства воробьиных со внегнездовым

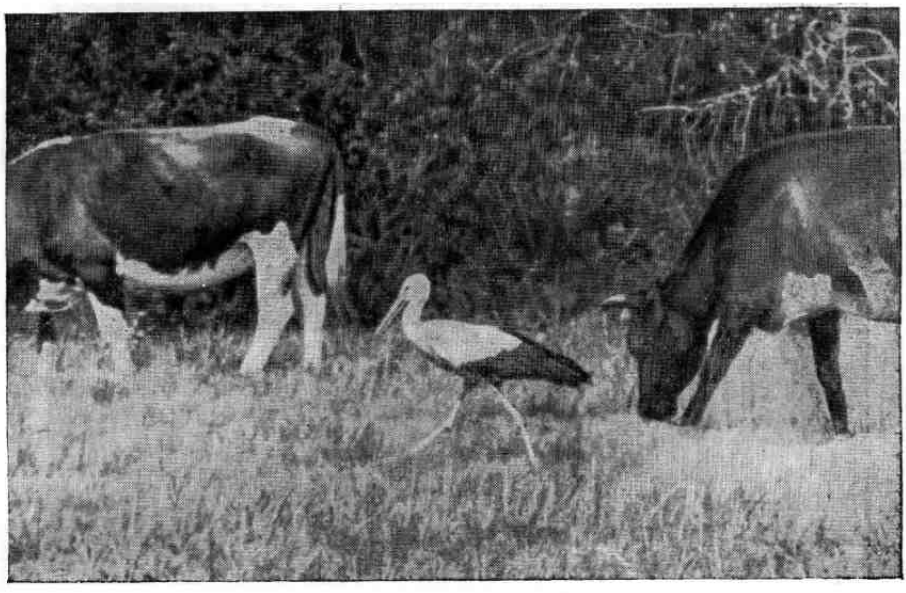


Рис. 1. Белый аист, сопровождающий стадо коров (Беловежская пуща)

периодом), когда численность лесных насекомых резко падает. О видовом и численном составе таких смешанных стай лесных тропических птиц разных частей света существует сравнительно большая литература (Rand, 1954), однако их экологическое значение долгое время оставалось неясным и вызывало разногласия. Лишь в последнее время появились детальные исследования, заставляющие признать, что одним из сильнейших стимулов, ведущих к образованию смешанных стай, являются выгоды, связанные с визуализацией добычи (Brosset, 1969).

Часто важную роль в образовании смешанных стай играет деятельность одного «лидирующего вида», активность которого создает для других, сопровождающих его видов нечто вроде новой экологической ниши, в иных ситуациях для них недоступной. В лесах Мадагаскара, например, к *Falculea pileata* (сем. Vangidae), кормящейся обитающими в древесине личинками насекомых и часто отдирающей куски сухой древесной коры, в засушливый сезон присоединяется до десятка видов воробьиных, принадлежащих к различным семействам (Petter, 1969).

Между разными видами птиц отмечаются и более кратковременные, иногда локальные или даже имеющие случайный характер объединения. Наблюдалось, например, что в ветренную погоду касатки ловили насекомых, скрывавшихся от ветра в траве и вспугиваемых кормящейся на земле стаей скворцов (Whitelegg, 1961). Скворцы на Фарерских островах использовали для обнаружения пищевых объектов дея-

тельность кормившихся на побережье камнешарок, роющихся среди прибрежного мусора (Williamson, 1947). В Казахстане пеганки подбирали пищевые объекты с поверхности воды, взмученной характерными движениями ног кормящихся фламинго (Слудский, 1960).

Весьма значительно число видов птиц, объединяющихся с домашним скотом. Смысл этих объединений заключается в том, что при пастьбе или других перемещениях скота из травы и с поверхности почвы вспугиваются различные мелкие животные, которых и ловят сопро-

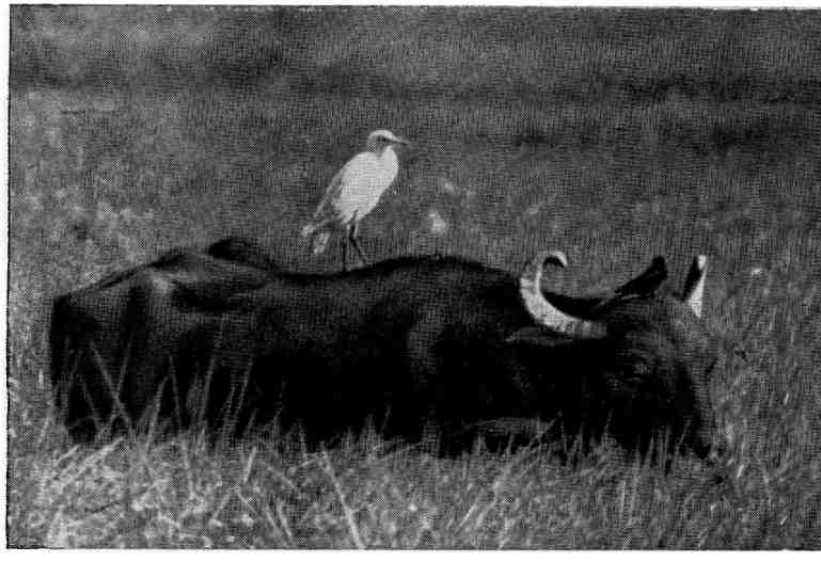


Рис. 2. Египетская цапля и черный дронго на домашнем буйволе (Бхаратпур, Индия)

вождающие стада птицы. В Белоруссии белые аисты значительную часть своего времени проводят среди пасущихся по пойменным лугам небольших речек коровьих стад (рис. 1). Движущийся скот в такой ситуации (особенно при переходах с места на место) вспугивает мелких лягушек, которых и ловят аисты, суетливо бегая среди идущих коров. В зависимости от биотопа среди выпугиваемых животных могут преобладать и насекомые. В Средней Азии стада скота для визуализации добычи (насекомых) часто использует обыкновенная майна (Юдин, 1940).

В Азербайджане в ассоциациях со скотом ради визуализации добычи может участвовать до 17 видов птиц, в том числе белый аист, египетская цапля, черный коршун, обыкновенный и розовый скворцы, ворона (Кокшайский, Мустафаев, 1968). Набор видов птиц, держащихся возле скота, значительно расширяется в тропических странах. Так, в начале сухого сезона (ноябрь) в Индии возле пасущихся буйволов, в дополнение к египетским цаплям, держащимся вместе с ними и в Азербайджане, мы регулярно отмечали черных дронго (*Dicrurus adsimilis*). Дронго ловили в воздухе насекомых, вспугиваемых движением животных, и использовали в качестве присад либо ветви ближайших деревьев, либо спины и головы самих буйволов (рис. 2). Наблюдать, чтобы дронго склевывали насекомых на теле буйволов, на что имеются указания (Наумов, Яблоков, 1968), нам не приходилось.

В тропиках ради ловли выпугиваемой добычи птицы сопровождают и многих диких млекопитающих. Те же египетские цапли в Африке регулярно держатся возле слонов. Крупных млекопитающих африканских саванн регулярно сопровождают питающиеся прямокрылыми пурпурные щурки (Fry, 1969). Интересно, что эта повадка характерна только для *Merops nubicus*, но не для *M. nubicoides* (указанный автор рассматривает обе формы в качестве подвидов). Образование очень устойчивых ассоциаций с кормящимися или движущимися по лесу стаями обезьян известно для большого числа видов птиц (Stott, 1947; Brosset, 1969).

К несколько неожиданным объединениям принадлежат ассоциации птиц с хищными рыбами (они описаны, например, для ряда видов цапель). Основную роль здесь играет не столько визуализация, сколько то, что в результате охотничьей активности водного хищника добыча становится доступной для птиц. Замечательны также ассоциации птиц (в них может участвовать более 20 видов) с колоннами странствующих муравьев тропических лесов Африки и Америки. У некоторых из таких птиц, в частности, у наиболее подробно изученного американского *Gymnopithys bicolor* (сем. Formicariidae), приспособление к сопровождению колонн странствующих муравьев зашло так далеко, что наложило глубокий отпечаток на ряд экологических и даже морфологических особенностей вида (Willis, 1967).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СИТУАЦИЙ, СПОСОБСТВУЮЩИХ ВИЗУАЛИЗАЦИИ ДОБЫЧИ

Существенное значение в пищедобывательной деятельности птиц имеет отыскание и использование ситуаций, облегчающих зрительное восприятие кормовых объектов. Правда, не всегда бывает легко решить, в каком случае основное значение имеет то, что добыча делается заметной, а в каком — вообще доступной.

Различные стороны хозяйственной деятельности человека часто бывают благоприятны для птиц (Мустафаев, 1967). Разнообразные транспортные средства, и особенно движущиеся сельскохозяйственные машины, выпугивают животных, которые могут быть пойманы держащимися поблизости птицами. Общеизвестно следование птиц разных видов за плугом во время пахоты, обычно присутствуют некоторые виды птиц и при сенокошении. Пуск воды в системы орошения в засушливых районах способствует выпугиванию различных животных, на которых охотятся концентрирующиеся в таких местах птицы.

Степные пожары (например, в Африке) привлекают большое количество различных птиц, в том числе и обе формы пурпурных щурок (Fry, 1969), кормящихся спасающимися от огня животными. В Индии обычным посетителем лесных и травяных пожаров является черный дронго (Ali, 1968).

Иногда дикие животные создают для птиц ситуации, значительно облегчающие добывание пищи. Так, по наблюдениям Л. М. Шульпина, большая горлица использует порои кабана, собирая корм на освобожденных им от дерна участках (Ковшарь, 1966). В снежные зимы тундряная куропатка кормится на местах, расчищенных от снега пасущимися северными оленями (Семенов-Тян-Шанский, 1960). На Урале рогатые жаворонки и пуночки иногда кормятся в степи вместе с копытящими снег лошадьми (Кириков, 1953).

Важную роль в обнаружении птицами удобных для кормежки мест или скоплений пищи играет «наведение на добычу» (Кокшайский,

1966). Оно осуществляется благодаря постоянному наблюдению за поведением особей своего вида или других видов, широко распространено среди птиц и может рассматриваться в качестве своеобразного элемента визуализации добычи.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКИЕ СООБРАЖЕНИЯ

Исследование поведенческих аспектов пищедобывательной деятельности птиц, в том числе и методов визуализации добычи, представляет широкий общебиологический интерес. Использование различных способов визуализации добычи значительно расширяет кормовые возможности отдельных видов птиц за счет добывания ими таких объектов, которые иначе оставались бы недоступными. Поэтому учет роли поведенческих механизмов питания позволяет глубже и полнее понять характер существующих в биоценозах трофических связей, объясняет причины некоторых неожиданных изменений спектра питания ряда видов и уточняет представления о внутри- и межвидовых отношениях у птиц.

Большой интерес представляет вопрос о происхождении и эволюции связанных с визуализацией добычи особенностей поведения. Некоторые специализированные движения, применяемые при визуализации добычи, наблюдаются и в других ситуациях, например фигурируют в ритуалах территориального или брачного поведения. Однако выяснить первоначальную природу и проследить эволюционные изменения таких движений, как показывает приводившийся выше пример американских пересмешников, бывает весьма трудно.

В ряде случаев эффективность поведенческих актов усиливается благодаря соответствующим морфологическим особенностям (яркая окраска лапы, усиливающая ее пугающее действие у малой белой цапли; размеры и форма хвоста у «веерохвостых» мухоловок; своеобразные изменения в строении ног, — в частности, элементы синдактилии — у *Gymnopithys bicolor*, позволяющие птице использовать вертикальные присады, которые только и дают возможность находиться в выгодной позиции по отношению к колонне странствующих муравьев). Замечательно, однако, что зачастую в осуществление достаточно специфичных движений те или другие органы вовлекаются без какой-либо морфологической перестройки; следовательно, используются их потенциальные, в обычных условиях не находящие себе применения возможности.

Более того, координируя взаимодействие весьма далеких друг от друга органов и систем, поведение расширяет предоставляемые анатомическим строением функциональные возможности, как бы усиливая, дополняя и продлевая функции соответствующих систем рецепции или органов захвата пищи. И наконец, поведение, во всяком случае у высших животных, дает, видимо, самый первый толчок в начальных эволюционных преобразованиях органов и их систем.

ЛИТЕРАТУРА

Герке А. А. К биоценологии синичьих стай. «Зоол. журн.», 1932, т. 11, вып. 3—4.

Кириков С. В. В лесах и степях Южного Урала. Путевые записки зоогеографа. М., Географгиз, 1953.

Ковшарь А. Ф. Птицы Таласского Алатау. «Тр. запов. Казахстана, т. 1 Тр. гос. запов. Аксу-Джабаглы», 1966, вып. 3.

Кокшайский Н. В. Роль поведения в формировании особенностей питания цапель. Сб. «Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве». М., «Наука», 1965.

Кокшайский Н. В. Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель). Сб. «Механизмы полета и ориентации птиц». М., «Наука», 1966.

Кокшайский Н. В., Мустафаев Г. Т. Об ассоциациях птиц с домашними животными в Азербайджане. «Уч. зап. Азерб. гос. ун-та», сер. биол. наук, 1967 (1968), № 4.

Мустафаев Г. Т. О роли хозяйственной деятельности человека в создании обилия пищи для птиц. «Уч. зап. Азерб. гос. ун-та», сер. биол. наук, 1967, № 2.

Наумов Д. В., Яблоков А. В. 20 000 километров по Индии. М., «Наука», 1968.

Панов Е. Н. О способах питания некоторых видов куликов. «Зоол. журн.», 1964, т. 43, вып. 1.

Попов А. В. Хозяйственное значение некоторых видов птиц Таджикистана и опыт их привлечения на лесопосадки. «Тр. АН ТаджССР», 1955, т. 33.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. «Тр. Лапландского гос. запов.», 1959 (1960), вып. 5.

Слудский А. А. Фламинго в СССР и задачи его охраны. Сб. «Охрана природы и озеленение», 1960, вып. 4 (Птицы водоемов).

Юдин Н. М. Майна, или афганский скворец — *Acridotheres tristis* L. Его биология и распространение в Средней Азии (из материалов Ташкентского зоологического сада). «Тр. Узбекистанск. зоол. сада», 1940, т. 2.

Ali S. The book of Indian birds, 8th ed. Bombay, 1968.

Brackbill H. Foot-quivering by foraging Hermit Thrushes. «Auk», 1960, vol. 77, No. 4.

Brosset A. La vie sociale des Oiseaux dans une forêt équatoriale du Gabon. «Biol. Gabonica», 1969, vol. 5, n° 1.

Fry C. H. The evolution and systematics of bee-eaters (Meropidae», «Ibis», 1969, vol. 111, No. 4.

Hailman J. P. «Wing-twitching» and insect capture by the Starling. «Auk», 1959, vol. 76, No. 2.

Hailman J. P. Insects available for a mockingbird wing-flashing in February. «Condor», 1960, vol. 62, No. 5.

Heinroth O. Bericht über die Jahresversammlung der Deutschen Ornithologischen Gesellschaft in Berlin am 17 und 18. Oktober 1915. «J. Ornithol.», 1916, Bd. 64, Nr. 1.

Hubbard J. P., Hubbard C. L. Foraging behavior in the Blue Flycatcher. «Auk», 1970, vol. 87, No. 1.

Kipp F. A. Zur Flugbiologie von Mauerläufer und Wiedehopf unter Hinweis auf einige weltere Vogelarten. «J. Ornithol.», 1961, Bd. 102, Nr. 3.

Meyerriecks A. J. «Foot-paddling» feeding behavior in a Semi-palmated Sandpiper. «Wilson Bull.», 1959, vol. 71, No. 3.

Petter J.-J. Notes sur les associations d'Oiseaux propres à la forêt malgache. «Biol. Gabonica», 1969, vol. 5, n° 1.

Rand A. L. Social feeding behavior of birds. «Fieldiana: Zoology», 1954, vol. 36, No. 1.

Rand A. L. Foot-stirring as a feeding habit of Wood Ibis and other birds. «Amer. Midland Natur.», 1956, vol. 55, No. 1.

Rothschild M. Development of paddling and other movements in young Black-headed Gulls. «Brit. Birds», 1962, vol. 55, No. 3.

Simmons K. E. L. Foot-movements in plovers and other birds. «Brit. Birds», 1961a, vol. 54, No. 1.

Simmons K. E. L. Further observations on foot-movements in plovers and other birds. «Brit. Birds», 1961б, vol. 54, No. 11—12.

Sparks J. H. The relationship between foot-movements and feeding in shore birds. «Brit. Birds», 1961, vol. 54, No. 9.

Stott K., Jr. Fairy Bluebird — Long-tailed Macaque association on Mindanao. «Auk», 1947, vol. 64, No. 1.

Swennen C., Baan G. van der. Tracking birds on tidal flats and beaches. «Brit. Birds», 1959, vol. 52, No. 1.

Tinbergen N. Foot-paddling in gulls. «Brit. Birds», 1962, vol. 55, No. 3.

Whitelegg J. R. Swallows associating with Starlings to feed. «Brit. Birds», 1961, vol. 54, No. 11—12.

Williamson K. Field-notes on the Faeroe Starling. «Ibis», 1947, vol. 89, No. 3.

Willis E. O. The behavior of bicolored antbirds. «Univers. California Publ. in Zool.», 1967, vol. 79.

ЭКОЛОГИЯ, ФАУНИСТИКА, ОРНИТОГЕОГРАФИЯ

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

А. И. Иванов

ЕЩЕ РАЗ О ФАУНИСТИКЕ

На I Всесоюзной орнитологической конференции мне пришлось выступать с докладом об орнитофаунистических исследованиях в Советском Союзе, говорить о том, что сделано и делается в этой отрасли орнитологии в нашей стране и каковы смысл и задачи орнитофаунистических исследований (Иванов, 1960). Многие участники конференции, особенно из числа тех, кто работает на периферии, приняли это выступление очень одобрительно. Причина этого была в том, что слово, сказанное с трибуны Всесоюзной конференции в защиту фаунистических исследований, превращалось для периферийных работников в важный документ, помогающий им более смело отстаивать свое право проводить очень нужные, хотя и «неактуальные» фаунистические исследования.

Со времени I Всесоюзной орнитологической конференции прошло не так уж много лет, чтобы стоило подводить итоги. Однако в области фаунистики, при некоторых успехах, положение в целом отнюдь не улучшилось. Есть ряд тревожных симптомов, побуждающих вновь возвращаться к наболевшему вопросу. Очень досадно выступать на страницах «Орнитологии» со статьей публицистического характера, занимая место, которое лучше было бы использовать для научной работы. Тем не менее мы должны обсудить современное положение фаунистики в нашей стране, и прежде всего положение с кадрами орнитологов-фаунистов. Мы наблюдаем сейчас очень нежелательное явление — заметное увеличение среднего возраста фаунистов из-за слабого притока молодежи. Причин для этого много. Одна из наиболее важных — потеря интереса у начинающих орнитологов к фаунистическим исследованиям. Все чаще и чаще приходится наблюдать у молодежи стремление к превращению в крайне узких специалистов, более или менее хорошо знакомых лишь с минимальным числом видов птиц, составляющих предмет исследования начинающего орнитолога. При этом совершенно не учитывается то, что орнитолог-фаунист, знакомясь с большим кругом видов, получает обширную информацию об их биологии, приобретает хорошие навыки полевых исследований в самых различных природных условиях и уменье собирать высококачественный коллекционный материал. Последнее обстоятельство очень важно, так как зачастую «визуальные» экологические наблюдения, не подтвержденные коллекционным материалом, собранным с пониманием дела, повисают в воздухе. Лишь камеральная обработка коллекций позво-

ляет подвести под эти наблюдения надежный фундамент. Кроме того, нельзя забывать и о музеях, которые должны иметь постоянный приток свежего материала. А приток этот заметно сократился, резко упало и качество поступающего в музеи коллекционного материала. Научные коллекции, как известно, несут двойную функцию — на них учатся и они же служат материалом для исследований.

Разумеется, что при фаунистических исследованиях начинающий орнитолог не сможет собрать очень большой и полный экологический материал, равноценный тому, который он получает при изучении небольшого числа объектов. Но этот недочет вполне искупается тем широким кругозором, который приобретается при фаунистических исследованиях и который впоследствии позволит сознательно выбрать наиболее перспективную отрасль орнитологии, ждущую углубленной разработки. Не нужно забывать о том, что почти все наши крупнейшие орнитологи прошлого и настоящего выросли на фаунистических исследованиях, а не в погоне за «выгодными», «модными» и «диссертабельными» темами. Это не помешало им внести очень большой вклад в самые различные отрасли орнитологии от функциональной морфологии до зоогеографии и филогении птиц, а не только в фаунистику, с которой они начинали.

Приходится только пожалеть, что эта элементарная истина далеко не всегда находит отклик среди студенческой молодежи, а что еще хуже — не находит отклика среди тех, кто должен воспитывать студентов. Число преподавателей, которые могли бы привить студентам хорошие навыки полевых фаунистических исследований и интерес к ним, заметно сокращается. Явное предпочтение отдается узкоспециальным исследованиям. Среди студентов начинает бытовать представление о том, что фаунистика это давно пройденный этап, который ничего нового в науке дать не может, зато исследования по бионике, генетике, физиологии и т. д. могут быть очень выигрышными для молодого зоолога, особенно для «рвущегося в науку» и уже на студенческой скамье мечтающего об ученой степени.

Сейчас становится очевидным, что фаунистические исследования более или менее обширных территорий должен вести коллектив орнитологов, а не орнитолог-одиночка, так как объем работы слишком велик. Это тоже одно из обстоятельств, которые отпугивают молодых зоологов от фаунистики, так как делить результаты коллективной работы трудно, а следовательно, и мало шансов выделить свой вклад для подготовки диссертации. Однако тому, кто хочет действительно пройти хорошую орнитологическую школу, нужно искать выход из этого положения. Тому же, кто считает фаунистику чем-то азбучным и крайне примитивным, можно сказать, что начатки грамоты тоже в своем роде примитивны, однако никто еще не дошел до вершин науки, не освоив азов.

Второй важный вопрос — это проблема неисследованных территорий. Начать следует с Сибири. На орнитологических конференциях в последнее время много говорят о необходимости изучения орнитофауны культурного ландшафта. Прежде всего следует еще раз возразить против правомерности употребления термина «культурный ландшафт», который трактуется иногда крайне широко. На самом деле это антропогенный ландшафт, порожденный иногда стремлением возможно более рационально преобразовать природу в интересах человека. Но как бы ни называть вновь возникающий ландшафт, нам нужно во всех деталях знать то, что ему предшествовало, знать первичный ландшафт во всей совокупности составляющих его элементов, в том числе фауны птиц,

знать его, если можно так выразиться, «от нулевого цикла». Только в этом случае мы можем судить о путях становления антропогенного ландшафта, о тех закономерностях, по которым он будет развиваться, и составить прогнозы на будущее.

Образование антропогенного ландшафта происходит сейчас во всех природных зонах от тундры до пустыни, хотя бы пребывание человека и носило там сугубо временный характер. Говоря об образовании антропогенного ландшафта в зоне тундры, можно сослаться, в частности, на север Аляски. Уже начальные стадии разведки на нефть и газ, которую американские нефтяные компании ведут сейчас в тундре Аляски с применением современной техники, резко нарушили равновесие в природе. Мощные гусеничные вездеходы геофизических разведочных партий во всех направлениях избороздили тундру. Снимая вместе с растительным покровом тонкий слой почвы, гусеницы вездеходов обнажают мерзлый грунт, который начинает интенсивно таять с образованием глубоких рытвин. Возникает самый настоящий тундровый «бэдленд», т. е. бросовые земли. Гибнут оленьи пастбища и места кормежки гусей и белых куропаток, оказывается вредное влияние и на других полезных птиц и зверей.

Антропогенные изменения ландшафта можно наблюдать сейчас и в зоне тайги, в местах, которые до недавнего времени были очень мало обжиты человеком. Открытие газа и нефти в недрах Тюменской и Томской областей уже приводит к серьезным изменениям природы края. А пройдет 10—15 лет, и в пустынных некогда районах возникнут нефтяные промыслы и города, пройдут железные дороги, линии электропередач и нефтепроводы, начнется интенсивная вырубка лесов и резко возрастет число лесных пожаров, тогда непроходимые западносибирские урманы быстро сменит «культурный» ландшафт. Тогда уже будет поздно изучать орнитофауну «целинной» тайги, и эталон, с которым можно было бы сверять все изменения фауны, будет безвозвратно утрачен. Сейчас у нас нет такого эталона, так как все опубликованные до сих пор сводки по орнитофауне Западной Сибири, особенно по ее таежной зоне, крайне схематичны, а зачастую и далеки от истины из-за слабой изученности территории. Заполнение этого пробела было бы весьма почетной задачей для орнитологов Новосибирска и Томска. К сожалению, те немногочисленные орнитологи, которые есть в Новосибирске, заняты чисто конъюнктурной проблемой «Птицы и арбовирусы» (со стремлением заставить заниматься этой проблемой не только всех орнитологов Сибири и Дальнего Востока, а и орнитологов Казахстана и Средней Азии). Что же касается Томска, то Томский университет, бывший некогда орнитологическим центром Сибири и рассадником орнитологических кадров, полностью утерял былую славу, и фаунистические исследования считаются здесь сейчас чуть ли не зазорным занятием.

Положение, аналогичное тому, что сейчас только складывается в Тюменской и Томской областях, уже четко определилось в бассейне Ангары. Постройка Братской ГЭС внесла много изменений в природу долины Ангары и обширного района, тяготеющего к Братску как крупному энергетическому и промышленному центру. Постройка Усть-Илимской ГЭС еще более ускорит процесс «преобразования» природы и создания «культурного» ландшафта. Здесь уже сейчас трудно восстановить «нулевой» цикл, так как никаких детальных фаунистических работ по бассейну Ангары у нас нет. Сейчас речь может идти только об изучении более поздних стадий формирования современного ландшафта. К сожалению, ни Красноярск, ни Иркутск, в сфере влияния

которых лежит Приангарье, нельзя назвать особенно активными орнитологическими центрами. Во всем огромном Красноярском крае можно насчитать буквально единицы орнитологов. Немногим лучше положение в Иркутске, но основное внимание иркутских орнитологов обращено к Байкалу, где предположено создать орнитологическую станцию. А ведь Ангарой и Байкалом не исчерпывается необъятное поле деятельности орнитологов центральной Сибири.

Орнитологи Якутии до недавнего времени действовали довольно активно. Помимо ряда частных работ, главным образом по северу Якутии, была опубликована и сводка по республике в целом (Воробьев, 1963) [1]. Сейчас же наблюдается какой-то спад активности. Создается впечатление, что опубликование сводки К. А. Воробьева, надо сказать, весьма конспективной, рассматривается как некий завершающий этап, когда поставлена точка. На самом же деле появление любой сводки это не более чем этап, во время которого выявляются территории, подлежащие изучению. А их в Якутии остается еще более чем достаточно: это и огромный бассейн Вилюя и многие другие районы республики.

Орнитофауне районов, лежащих к востоку от Якутии, а именно Колымскому нагорью, посвящена всего одна новая работа (Кищинский, 1968). Из печати вышла сейчас монография Л. А. Портенко по птицам о. Врангеля и Чукотского полуострова. По смежному с Чукотским полуостровом району — Коряцкой земле — Л. А. Портенко собрал материал, но к обработке его практически еще не приступлено. Ничего нового не имеем мы по Камчатке и вынуждены в случае надобности обращаться к старым работам. Курильские острова и Сахалин по сути дела еще ждут своих исследователей. Правда, по птицам Сахалинской обл. опубликована работа А. И. Гизенко (1956), но трудно сказать чего больше принесла эта книга — вреда или пользы. Достоверность многих сведений, сообщаемых А. И. Гизенко сомнительна, а в то же время самый факт региональной монографии, независимо от ее качества, зачастую закрывает путь для дальнейших исследований, так как «все уже изучено и описано». В лучшем положении оказались только самые южные Курильские острова, которым посвящена книга В. А. Нечаева (1969).

Охотское побережье представляет значительный интерес для орнитолога. Материалы, собранные С. И. Снигиревским и хранящиеся сейчас в Зоологическом институте АН СССР, после его смерти остались неопубликованными. Статьи же зоогеографов школы А. П. Кузякина, посвященные учетам птиц в этом районе, дают крайне мало для познания орнитофауны Охотского края. Пока у нас нет сводных работ и по Приамурью. Нет сомнений в том, что результаты многолетних исследований И. А. Нейфельдт на Амуро-Зейском плато и А. Б. Кистяковского и Л. А. Смогоржевского на Бурее и в низовьях Амура весьма ценны и интересны, но результаты этих исследований пока остаются неопубликованными. В южном Приморье сейчас работает группа активных молодых орнитологов, внесших много нового в те данные по орнитофауне Приморья, которыми мы располагали до сих пор. К сожалению, результаты этих новых исследований публикуются с большим трудом.

Переходя от Сибири и Дальнего Востока к другим районам Советского Союза, прежде всего следует остановиться на Казахстане. Дело,

---

[1] В мои задачи не входит перечисление всех фаунистических работ, в том числе и сводок, опубликованных после I Всесоюзной орнитологической конференции, поэтому даются лишь самые необходимые ссылки на литературу.

начатое по инициативе И. А. Долгушина — написание коллективной сводки по птицам Казахстана, к счастью, не заглохло после его смерти. Недавно вышел в свет четвертый том этой капитальнейшей региональной сводки. Хочется надеяться, что орнитологи Казахстана доведут дело до конца и выпустят в свет оставшийся том сводки.

В республиках Средней Азии исследование птиц идет неравномерно. В Киргизии выпущена в свет сводка по птицам республики, но по своим и внешним и внутренним достоинствам она неизмеримо ниже сводки по птицам Казахстана. Кроме того, значительная часть республики — Туркестанский, Алайский и Ферганский хребты — практически не была затронута исследованиями и отражена в сводке весьма поверхностно. Сейчас же орнитологи Киргизии ставят перед собой задачи, очень далекие от фаунистики.

В соседнем с Киргизией Узбекистане опубликованы очередные выпуски «Фауны УзбССР», посвященные птицам. Надо сказать, что они не блещут обилием оригинального материала. Как очень положительное явление следует отметить публикацию книги «Животный мир Средней Азии» (Захидов, Мекленбурцев, 1969).

В Таджикистане помимо частных работ (Абдусалямов, 1964; Попов, 1959; Потапов, 1966), вышла и сводка по Памиро-Алаю (Иванов, 1969), в которой отмечены все пробелы в познании орнитофауны обширного горного междуречья Сырдарьи и Амударьи. Хочется думать, что эта сводка не закроет путь дальнейшим исследованиям орнитофауны Таджикистана, а лишь стимулирует их.

В Туркмении, как известно, была опубликована значительная часть сводки по птицам республики (Дементьев, 1952; Рустамов, 1958). Осталось написать еще одну часть сводки, охватывающую примерно половину семейств воробьиных птиц, но по каким-то причинам этот рубеж оказался непреодолимым, о чем можно только сожалеть. Не опубликована до сих пор и систематическая часть работы В. С. Залетаева по птицам северных пустынь Закаспия.

Кавказ, — безусловно, одна из наиболее интересных и своеобразных частей Советского Союза. И именно здесь мы можем видеть совершенно удивительную картину. Изучением Кавказа, в частности Закавказья, ведают три академии наук союзных республик, причем в составе каждой из академий имеется Институт зоологии. Есть на Кавказе естественноисторические музеи, несколько больших заповедников, шесть университетов (считая в том числе университет в Ростове-на-Дону), педагогические институты и другие учебные и исследовательские учреждения. Зоологи, работающие в этих многочисленных учреждениях, составляют большую потенциальную силу. Появление узколокальных работ (Бёме, 1958; Жордания, 1962; Волчанецкий, Пузанов и Петров, 1962; Ткаченко, 1966 и др.) пока, к сожалению, не меняет положения. Мне думается, что решение этой задачи — дело чести орнитологов Кавказа. Вероятно, рационально было бы привлечение к этой работе орнитологов, знающих орнитофауну Кавказа, и из других республик.

В заключение следует вкратце остановиться на положении в европейской части страны. Если начать с севера, то прежде всего следует отметить активность коллектива Кандалакшского заповедника. Несмотря на узкоспециальные задачи, стоящие перед сотрудниками заповедника, они сумели сделать многое для изучения орнитофауны побережий Белого и Баренцева морей. Хотелось бы, чтобы эта активность распространялась и на внутренние части Кольского полуострова. В Карелии после выхода в свет работы И. А. Нейфельдт (1958)

особой активности незаметно; до сих пор север и восток Карелии ждут исследователей.

Орнитологи Ленинградского университета формально закончили работу по теме «Птицы Ленинградской области», собран большой новый материал, но сводки нет еще даже в рукописи.

В республиках Прибалтики некогда обсуждался вопрос о создании книги «Птицы Прибалтики», которая отражала бы орнитофауну обширного региона, включающего также Псковскую и Ленинградскую области, но результатов пока нет. В этой части страны не происходит таких грандиозных перемен, как в Сибири, тем не менее сводка была бы очень полезна. Пока же из новых работ можно упомянуть «Птиц Литвы» (Иванаускас, 1957, 1959, 1964). Появилась сводка и по Белоруссии (Федюшин, Долбик, 1967).

Хорошим вкладом в изучение орнитофауны Московской и некоторых смежных областей можно назвать книгу Е. С. Птушенко и А. А. Иноземцева (1968). Следует отметить и появление сводки по Среднему и Северному Уралу (Данилов, 1969). Пока, правда, опубликована лишь небольшая часть работы.

Орнитологи Волжско-Камского края, сплоченные В. А. Поповым, давно закончили сводки по этому обширному региону. Жаль только будет, если сводка появится в конспективном виде — тогда она явно не оправдает затраченных на нее усилий. Что же касается Среднего и Нижнего Поволжья, то здесь нет практически никакого движения.

Положение, которое сейчас наблюдается на Украине, тоже нельзя назвать удовлетворительным. После выхода в свет I тома «Фауны Украины», посвященного птицам, прошло много лет, и пока нет ни очередных томов «Фауны Украины», ни региональных работ, если не считать малоудачную работу Ф. И. Страутмана (1963). Украинские орнитологи находят возможность работать на Амуре, в Дагестане, заниматься изучением ориентации птиц или их интерьерных особенностей, тогда как их родная природа меняется буквально на глазах — достаточно вспомнить о долине Днепра. Некоторое исключение представляет Крым, и хочется надеяться, что работа Ю. В. Костина по птицам Крыма будет издана.

Из этого краткого обзора видно, что поле деятельности для орнитологов-фаунистов в нашей стране огромно и что с большой пользой для дела можно приложить свои силы в любой части страны — будь то центр или далекая окраина.

Помимо этих двух кардинальных вопросов есть и еще ряд моментов, на которых следует остановиться хотя бы самым беглым образом. В частности, это низкий в среднем уровень фаунистических статей, которые иногда содержат грубые ошибки, происходящие и от незнания орнитологии и от плохого знакомства с литературой. Такие статьи очень легко уязвимы для критики и ничего, кроме ущерба, для орнитологии принести не могут. В появлении подобных статей несут равную долю ответственности и автор и редактор, пропустивший в печать заведомый брак. Очень засоряют литературу бесчисленные тезисы докладов, в которых по два-три раза сообщается одно и то же. Умножая список «трудов» автора, они не приносят науке решительно никакой пользы. В таких случаях вина целиком лежит на редакторах тезисов, слишком либерально относящихся к присылаемому материалу.

Наконец, нельзя не отметить заметное падение таксидермических навыков у молодых орнитологов, которые не могут приготовить в полевых условиях достаточно сносную шкурку птицы, чтобы ее было не стыдно включить в основную музейную коллекцию. А хорошая музей-

ная коллекция имеет первостепенное значение и для фаунистики, и для других разделов орнитологии.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямов И. А. Птицы горного Зеравшана. Душанбе, 1964.

Бёме Р. Л. Птицы еЦнтрального Кавказа. «Уч. зап. Северо-Осетинск. пед. ин-та», 1958, т. 23, вып. 1.

Волчанецкий И. Б., Пузанов И. И., Петров В. С. Материалы по орнитофауне северо-западного Кавказа. «Уч. зап. Харьковск. ун-та», 1962, т. 130.

Воробьев К. А. Птицы Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Гизенко А. И. Птицы Сахалинской области. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Данилов Н. Н. Птицы Северного и Среднего Урала. «Тр. Уральск. отд. МОИП», 1969, вып. 3.

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

Жордания Р. Г. Орнитофауна Малого Кавказа (в границах Грузинской ССР). Тбилиси, 1962.

Захидов Т. З., Мекленбурцев Р. Н. Природа и животный мир Средней Азии, т, 1. Ташкент, 1969.

(Иванаускас Т. Л.) Ivanauskas T. L. Lietuvos pauksciai. Вильнюс, 1957, т. I; 1959, т. II; 1964, т. III.

Иванов А. И. Орнитофаунистические исследования в СССР. «Тр. проблемн. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР», 1960, т. 9.

Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. Л., «Наука», 1969.

Нейфельдт И. А. Об орнитофауне Южной Карелии. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1958, т. 25.

Кищинский А. А. Птицы Колымского нагорья. М., «Наука», 1968.

Нечаев В. А. Птицы южных Курильских островов. Л., «Наука», 1969.

Попов А. В. Птицы Гиссаро-Каратегина. Душанбе, 1959.

Потапов Р. Л. Птицы Памира. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1966, т. 39.

Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. Изд-во МГУ, 1968.

Рустамов А. К. Птицы Туркменистана, т. II. Ашхабад, 1958.

Страутман Ф. И. Птицы Западных областей Украины, т. I и II. Львов, 1963.

Ткаченко В. И. Птицы Тебердинского заповедника. «Тр. Тебердинск. заповедника», 1966, вып. 6.

Федюшин А. В., Долбик А. С. Птицы Белоруссии. Минск, 1967.

Л. А. Портенко

ИЗМЕНЧИВОСТЬ АРЕАЛОВ ПТИЦ

В развитии зоогеографии птицы сыграли первостепенную роль. Очень часто широкие теоретические обобщения строились крупнейшими зоогеографами на основе распространения птиц. При этом авторы исходили из положения о незыблемости ареалов или по крайней мере их относительной стабильности. Другими специалистами в порядке общей предпосылки высказывались сомнения в постоянстве ареалов птиц на том основании, что птицы, обладая способностью полета, могут легче расселяться через рубежи, непреодолимые для нелетающих животных.

Накопившийся опыт орнитофаунистических исследований показал, что хотя подвижностью птиц как существенным фактором нельзя пренебрегать, однако привязанность птиц к определенным территориям не вызывает сомнений. При этом важнейшее значение имеет территория, на которой выводятся птенцы. Они малоподвижны, часто совсем беспомощны и бывают привязаны к месту прочнее всякого другого животного, не владеющего полетом. На начальных стадиях роста, как у большинства других животных, птенцы требуют совсем другую пищу, чем взрослые птицы, и найти этот особый корм и прочие сопутствующие условия для их жизни можно далеко не везде. Именно поэтому гнездовой ареал служит прочной основой для зоогеографических выводов.

Картирование гнездовых ареалов долгое время проводилось схематично, без детального уточнения границ. По этой причине проф. Э. Штреземанн (Stresemann, Portenko, 1960, 1967) организовал издание «Атласа распространения палеарктических птиц». Опыт работы над ним оказался в разных отношениях поучительным.

Во-первых, отсутствовали данные о распространении птиц на значительных территориях. Во-вторых, во многих случаях нет точных указаний на гнездование, особенно у южных границ ареалов, где на лето задерживаются неполовозрелые особи. В-третьих, выяснилось, что накопившиеся литературные сведения охватывают заметную глубину времени, иногда свыше 100 лет, в течение которых птиц находили там, где их нет теперь, и находят — где их не было прежде.

Эти изменения в составе орнитофауны бросались в глаза каждому, кто вел наблюдения в течение ряда лет. Чаще регистрируются случаи резкого падения численности и сокращения ареала птиц крупных и редких, вследствие либо прямого истребления их как объектов неумеренной охоты, либо вследствие коренной переделки местности (вырубки лесов, распашки целины, затопления и т. п.). Однако в орнитологической ли-

тературе накопилось много сведений об изменении границ распространения видов, на которых деятельность человека влияет в меньшей степени. В некоторых случаях установлены волнообразные колебания границ в зависимости от чередующихся неурожайных лет и благоприятных для размножения, либо под влиянием перемен климата, или просто от погодных условий.

Изменения очертаний ареала могут принимать характер медленного и постепенного общего наступания или отступания. Такие случаи описывались неоднократно. Нам например, случилось проследить продвижение щурок (*Merops apiaster* L.) к северу в Киевской обл., где проводились регулярные наблюдения в течение 10 лет (1915—1925 гг.). На восточной границе области, вдоль высокого берега Днепра, щурки местами не представляли редкости. В 1924 г. добыта серия ниже Ржищева, но только в 1950 г. впервые найдены их гнездовые колонии во внутренних частях области, под Стеблевым и Почапинцами, близ Шендеровки.

Остановимся на случаях поступательного продвижения видов птиц на очень большие расстояния. В прошлом столетии среди зоогеографов пользовался известностью пример быстрого расселения дубровника (*Hypocentor aureola* Pall.) из Зауралья в Центральные области России. Литературная сводка об этом расселении содержится в статьях А. Н. Промптова (1934), а также Г. П. Дементьева и Е. С. Птушенко (1940).

Очевидно, эта овсянка издавна расселялась к западу и в прошлом столетии была уже известна под Архангельском, у Онежского озера и в Смоленской губернии, но, вероятно, появлялась в разном количестве. В 20-х годах нынешнего столетия она достигла Ботнического залива в Финляндии (Merikallio, 1958); в 60-х годах дважды была зарегистрирована в Норвегии. В начале июля 1968 г. Э. Штреземанн (Stresemann, 1968) встретил дубровника в северной Норвегии. Дубровник долетал с востока и гнездился под Ленинградом, по Днепру у северной границы Белоруссии и близ Киева, под Новгород-Северском, по Волге вниз до Саратова и Сарпы, достигал Внутренней Монголии. Сам факт расселения не подлежит сомнению, но дубровник достигал крайних пределов в разные годы. Составляя карту для «Atlas...», мы на основании литературных данных, накопившихся за последние 150 лет, сочли возможным провести сплошной линией южную границу этого вида, но вынуждены были вынести за границы ареала отдельные находки на гнездовье, расположенные очень далеко от проведенной сплошной черты.

Сходное непостоянство передовой линии у птиц, наступающих с востока на запад, установлено у нескольких видов. Для примера можно назвать синехвостку (*Janthia cyanura* Pall.), князька (*Cyanistes cyanus* Pall.), кулика-дутыша (*Heteropygia melanotos* Vieill.) — виды, свойственные разным ландшафтным зонам.

В противоположном направлении, из Европы и Зауралья на восток, расселяется зяблик (*Fringilla coelebs* L.). В конце прошлого столетия, по И. Я. Словцову (1892), зяблик гнездился в Тюменском и Туринском округах, но под Омском встречался только в пролетное время. В 1896 г. М. Д. Рузский (1897) отметил зяблика в числе наиболее часто встречавшихся видов в березовых лесах по пути от Петропавловска к Кокчетаву и наблюдал его в Тюкалинском округе на Иртыше. В 1905 г., по словам Г. Э. Иоганзена (1907), зяблик, кажется, впервые был замечен под Томском, а в 1906 г. найдено даже гнездо. По мнению Ганса Иогансена (Johansen, 1944), с 1915 г. численность этих птиц в Западной Сибири внезапно возросла. В июле 1927 г. И. А. Долгушин (Хахлов,

1937) встретил четырех поющих самцов у с. Киик, на р. Ине, к востоку от Новосибирска, но далее численность этого вида заметно снижалась. В 1944 г., по К. А. Юдину (1952), зяблики появились под Красноярском. В мае 1956 г. Е. Е. Сыроечковский и Э. В. Рогачева (1958) наблюдали поющих самцов в небольшом числе у Комсы, недалеко от устья Подкаменной Тунгуски. 11—14 июня 1965 г. поющие самцы вместе с самками были отмечены В. И. Безбородовым (1968) в Тулунском районе Иркутской обл.

Перечисленные почти за 100 лет находки свидетельствуют о сравнительно медленном поступательном движении зябликов к востоку от Иртыша и почти до Байкала. Это расселение, несомненно, связано, с одной стороны, с изменением ландшафта под воздействием человека, а с другой — с приобретенной доверчивостью птицы и привыканием уживаться по-соседству с людскими поселениями. Увеличение площади гарей и вырубок соответствует тому облику светлых и разреженных лесонасаждений, небольших рощ и парков, какие населяются зябликом в европейской части ареала.

Напомню общеизвестные примеры сравнительно быстрого расселения в западных частях нашей страны и в Западной Европе таких видов, как кольчатая горлица (*Streptopelia decaocto* Frivald.), сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus* Hempr. et Ehrenb.), канареечный вьюрок (*Serinus serinus* L.). Можно привести немало сходных случаев и для других частей СССР, а тем более для других стран.

Замечательный случай точно установлен для дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.). Будучи широко распространенным в Евразии от Скандинавии до Якутска, он неожиданно появился на гнездовье в Гренландии. В деталях это переселение было описано Ф. Саломонсеном (Salomonsen, 1951).

В январе 1937 г. стая рябинников была занесена штормом из юго-западной Скандинавии, сначала на остров Ян-Майен, затем в северо-восточную Гренландию, откуда дрозды перелетели на ее юго-западную оконечность. До этого случая для Гренландии были известны только единичные залеты в 1925 и 1935 гг. Часть стаи задержалась, и в 1941 г., например, наблюдалась группа из 14 рябинников. В 1942 г. один был добыт, а в 1943 и 1944 гг. найдены кладки. В 1948 г. было установлено гнездование четырех пар, а по словам жителей, эти птицы у них появились 10—12 лет назад. В 1949 г. были найдены гнезда, кладки, птенцы — словом, дрозды стали обычными обитателями занятых территорий в юго-западной Гренландии. Хотя неизвестно, сколь долго продлится существование этой новой колонии рябинников, тем не менее нет ничего, что явно угрожало бы их дальнейшему пребыванию.

Этот необычный случай переселения европейской птицы через Атлантический океан в Гренландию закончился удачно по ряду благоприятно сложившихся обстоятельств.

Во-первых, дрозды летели стайно. Одиночные залеты, разумеется, не привели бы к переселению. В Исландии живет особый подвид дрозда-белобровика, *Turdus iliacus coburni* Sharpe. Казалось бы, из Исландии перелететь в Гренландию ближе, чем из Скандинавии, но белобровики попадали в Гренландию одиночками и вообще не ведут такого стайного образа жизни, как рябинники. Правда, не всегда перелет стаи ведет к оседанию на новом месте. Известен случай, когда тысячная стая чибисов была занесена бурей из Европы в Нью-Фаундлэнд, однако этот залет не привел к переселению. Следовательно, одного стайного образа жизни мало.

Во-вторых, рябинники мирятся с зимними условиями пребывания и хотя зимой кочуют, но при наличии корма задерживаются, несмотря на стужу. Замечательно, что переселившиеся в Гренландию дрозды стали оседлыми, найдя условия жизни подходящими. Может быть, часть птиц, залетевших в Гренландию в 1937 г., отправилась к югу дальше в море, но это могло кончиться для них почти верной гибелью. Исключительные условия изоляции выработали у рябинников новую биологическую особенность, благодаря которой гренландская популяция рябинников продолжает существовать.

В-третьих, рябинники нашли очень удобные для их жизни места, сходные с теми, на каких они обитали в Скандинавии. Избегая холодного побережья, они заняли защищенные территории в фиордах, с относительно мягким климатом, при средней температуре июля около +10° и количестве осадков до 500—800 мм в год, с довольно богатой для субарктики растительностью: зарослями кустарников ивы и даже с участками березового леса. Необходимо подчеркнуть, что эти благоприятные условия сложились в результате потепления климата на 5° выше, чем 50 лет назад.

В-четвертых, переселившиеся дрозды не встретили конкурентов. Из мелких воробьиных птиц там обитают только чечетки (*Acanthis flammea* L.) и подорожники (*Calcarius lapponicus* L.), занимающие частью другие ниши и легко уступающие натиску энергичного и сильного дрозда. В Исландии рябинники зимой встречаются регулярно, иногда даже большими стаями, но имеют конкурента в лице местного белобровика.

Случай переселения рябинника в Гренландию кажется исключительным, но если рассматривать его на фоне многовековой истории, то его можно считать, хотя и редким, но вполне обычными для расселения вида.

В 50-х годах сенсацию вызвал факт гнездования египетской цапли (*Bubulcus ibis* L.), обнаруженной в Америке. Эта птица, широко распространенная в южной Палеарктике, в Восточной и Эфиопской области, всегда отличалась переменой мест гнездовий в связи с возрастанием численности. После 20-х годов, например, было установлено заметное увеличение ее числа в Южной Африке. В 1948 г. она появилась в северной Австралии и встречалась сотнями особей. Правда, в 1933 г. 18 особей этого вида (подвид *B. i. coromandus* Bodd.) были ввезены в Австралию, но они не прижились. По общему признанию, инвазия 1948 г. была совершенно естественной, т. е. без вмешательства человека. Воздушный путь от Индонезии до Австралии не так уж длинен. Гораздо удивительнее то, что египетская цапля преодолела водное пространство Атлантического океана, между западным побережьем Африки и восточным Америки. Еще в 1877—1882 гг. она была отмечена на границе Британской и Нидерландской Гвианы, затем несколько особей наблюдалось в 1911—1912 гг.

В конце первой мировой войны египетских цапель видели в Колумбии. В мае 1937 г. в Британской Гвиане впервые был добыт достоверный экземпляр (Wetmore, 1963). Только в 1943 г. был добыт в Венесуэле второй для Южной Америки экземпляр. С тех пор количество египетских цапель постоянно возрастало. К концу 1946 г. в Нидерландской Гвиане они насчитывались сотнями, а в 1953 г. общее число их достигло 1112. В 50-х годах поступали сведения из Боливии (Sprunt, 1955). Затем эта птица появилась в Перу: в 1953 г. было замечено 4 экз., в 1960 г. — 2 экз., в 1964 г. — 52 экз. В 60-х годах она наблюдалась по обе стороны Андов и у озер на горном плато, на высоте 3640—3550 м над ур. м. (Frazier, 1964).

Особый интерес представляет встреча египетской цапли в ноябре 1961 г. между островами Кокос и Клиппертон, в 920 км к западу от Центральной Америки. Птица следовала за кораблем и была добыта (Lint, 1962). Этот случай свидетельствует о взятом птицей направлении далее к западу и доказывает лишний раз, что египетская цапля не останавливается перед таким рубежом, как открытый океан.

Первые сообщения о египетской цапле для Северной Америки поступили из Флориды в 1941 или 1942 гг. В 1953 г. наконец были обнаружены места гнездовий. В 1955 г. популяция во Флориде состояла из нескольких тысяч особей, а в 1956 г. было зарегистрировано свыше тысячи гнезд. Затем гнездование было установлено для Луизианы, Южной и Северной Каролины. Центром обилия оставалась Флорида, но вдоль атлантического побережья эта цапля была встречена до Виргинии, Нью-Джерси, Нью-Йорка, Массачусетса и штата Мэн. Наконец она проникла в Канаду; гнездо было найдено в Саскачеване.

Нельзя сказать, что расселение египетской цапли происходило помимо влияния человека. В значительной степени ее пребывание связано с наличием домашнего скота. Поэтому местами ей оказывалось покровительство.

Большой орнитологической новостью явилось также гнездование краснозобика (*Erolia ferruginea* Pontopp.) на севере Аляски, у мыса Барроу. Гнездовой ареал этого кулика ограничен тундрой от Таймыра до Большого Баранова мыса, на северном побережье Чукотского полуострова, причем в восточной части ареала он редок и только на северном Таймыре обычен и характерен для страны. У мыса Барроу были известны два случая залетов в начале лета: 6 июня 1883 г. и 25 июня 1956 г. В течение 11 лет, начиная с 1951 г., там велись наблюдения над местной орнитофауной, и краснозобик был замечен только один раз. В 1962 г. в окрестностях неожиданно появилась небольшая популяция, из 10 или 12 пар. Пять самцов заняли гнездовые участки; затем удалось найти два гнезда с кладками, которые, к сожалению, были разорены поморниками. Тем не менее факт гнездования небольшой популяции у Барроу документально установлен. Он замечателен, так как расстояние до самого восточного, известного до сих пор пункта гнездования составляет 1440 км (Holmes, Pitelka, 1964).

Попытка к расселению оказалась неудачной, и неизвестно, осядет ли когда-нибудь краснозобик на Аляске на постоянное жительство. Случай этот интересен как пример того, что маленькая популяция обособилась и пыталась гнездиться в совсем чужой стране. Едва ли гнездование краснозобика в тундре подвержено воздействию человека, но на пролетных путях, простирающихся до Южной Африки, о. Шри-Ланка (о. Цейлон) и Австралии этот кулик может претерпеть преследование. В частности, оно могло привести к тому, что стая изменила привычное направление.

В Новой Зеландии еще в прошлом столетии поселилось несколько австралийских видов птиц, преодолевших расстояние над морем до 1000 миль. Подобные примеры можно привести и для других стран.

Случаи резкого изменения ареалов птиц и их границ довольно многочисленны, но они не происходят регулярно или в беспрерывной последовательности. Множество ареалов в главных чертах продолжает существовать в таких пределах, какие позволяют руководствоваться ими в зоогеографических выводах. Тем не менее становится очевидным, что не все ареалы, с точки зрения их постоянства, равноценны. Поэтому необходимо всегда помнить, что в фаунистических списках, по которым, например, один зоогеографический округ отличается от другого,

приводится разнородный материал по прочности границ распространения перечисляемых видов.

Установленные случаи изменения ареалов птиц позволяют учитывать ту глубину времени, в течение которого они могут происходить. Случай с рябинником или египетской цаплей, возможно, произошел впервые за всю многовековую историю вида, но важно, что такие существенные изменения контуров ареала являются современными событиями. Они могли быть сто, тысячу лет назад, но вовсе нет оснований в таких предположениях удаляться в глубь геологических эпох.

Искать корень вещей в далеком прошлом или, конкретнее говоря, искать те истоки, откуда сформировалась какая-нибудь местная фауна, — задача очень заманчивая и увлекательная, но с полной надежностью решать ее без палеонтологического материала по птицам, исходя только из фактов их современного распространения, уже нельзя. В исторической части работ по фауне птиц нередко выводы касаются ледникового периода, его длительности, образования горных хребтов или мостов между материками, изменения очертаний материков или их подвижности, поднятий и опусканий суши, и тому подобных геологических факторов, удаленных от нас на многие тысячелетия и даже миллионы лет. При этом упускается из виду, что в течение огромного периода времени, от тех пор и доныне, ареалы птиц могли претерпевать изменения более значительные, чем те, какие зарегистрированы теперь, на протяжении всего лишь десятилетий.

В таких выводах, охватывающих события геологической давности, помимо их чрезмерной гипотетичности, если не сказать фантастичности, есть еще одно порочное качество. Они уводят исследователя в сторону, отвлекают от объяснения реальных причин нахождения вида птиц в пределах своего ареала. Это очень важная задача, еще ожидающая своего решения. В большинстве случаев трудно понять, что именно обусловливает границы ареала там, где, казалось бы, ничто не препятствует заселению птицами местности по соседству.

Мы затронули вопросы изменчивости ареалов птиц, на распространение которых не влияет хозяйственная деятельность человека или влияет только косвенно. В огромном большинстве случаев воздействие человека очень велико. В историческое время, начиная с XVII столетия, около 90 видов вымерло или истреблено. Некоторые виды и теперь находятся под угрозой вымирания, другие сократили свои ареалы до крайности. Ввоз ряда видов в чужие для них страны нарушает более или менее естественное распределение фауны птиц.

В связи с обнаруженными изменениями ареалов птиц для зоогеографии возникли новые задачи. Может встать вопрос, не наступил ли даже кризис в классической зоогеографии или, по крайней мере, в орнитогеографии. Несомненно, некоторые трудности и осложнения появились, но в основном зарегистрированные случаи изменений ареалов не поколебали значения гнездового ареала птиц как материала для зоогеографических выводов, и обнаруженные исключения могут быть объяснены методами той же классической зоогеографии.

В настоящее время особенно вырисовывается необходимость тщательного детального и глубоко продуманного изучения гнездовых ареалов птиц и не в их статике, а в динамике.

ЛИТЕРАТУРА

Безбородов В. И. О расширении ареала зяблика. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Дементьев Г. П., Птушенко Е. С. Расселение и географическое распространение *Emberiza aureola* Pallas. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1940, т. XLIX.

Иоганзен Г. Э. Материалы для орнитофауны степей Томского края. Томск, 1907.

Промптов А. Н. Биология дубровника (*Emberiza aureola* Pall.) в связи с вопросом о расселении видов птиц. «Зоол. журн.», 1934, т. XIII, вып. 3.

Рузский М. Д. Краткий фаунистический очерк южной полосы Тобольской губернии. «Ежегодн. Тобольск. губ. музея», 1897.

Словцов И. Я. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губ. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», 1892, вып. 1.

Сыроечковский О. О., Рогачева Э. В. Новые сведения о распространении некоторых птиц в приенисейской тайге. «Проблемы Севера», 1958, вып. 2.

Хахлов В. А. Кузнецкая степь и Салаир (Птицы). «Уч. зап. Пермск. гос. пед. ин-та», 1937, вып. 1.

Юдин К. А. Наблюдения над распространением и биологией птиц Красноярского края. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1952, т. IX, вып. 4.

Frazier F. P. New records of Cattle Egrets in Peru. «Auk», 1964, vol. 81, No. 4.

Holmes R. T., Pitelka F. A. Breeding behavier and taxonomic relationships of the Curlew Sandpiper. «Auk», 1964, vol. 84, No. 3.

Johansen Hans. Die Vogelfaune Westsibiriens. «J. Orn.», 1944, Bd. 92, H. 1/2.

Lint K. C. Cattle Egret expands Range. «Auk», 1962, vol. 79, No. 3.

Merikallio E. Finnish birds. Helsinki, 1958.

Salomonsen F. The immigration and breeding of the Fieldfare (*Turdus pilaris* L.) in Greenland. «Proceed. X-th Intern. Ornith. Congr.», 1951.

Sprunt A., Jr. The spread of the Cattle Egret. «Smithsonian report for 1954». Washington, 1955.

Stresemann E., Portenko L. A. Atlas der Verbreitung Palaearktischer Vögel. Lief. 1, 2. Berlin, 1960, 1967.

Stresemann E. Begegnung mit *Emberiza aureola* und *Emberiza pusilla* in Finnemarken (Nord-Norwegen). «J. Orn.», 1968, Bd. 109, H. 4.

Wetmore A. An early record of the Cattle Egret in Colombia. «Auk», 1963, vol. 80, No. 4.

Р. Н. Мекленбурцев

ИСТОРИЯ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ УЗБЕКИСТАНА

Началом исследований фауны позвоночных животных Средней Азии принято считать 1820 г., когда зоологи Э. А. Эверсманн и К. Пандер пересекли с севера на юг Кызылкумы, следуя из Оренбурга в Бухару. Одним из частных результатов этой поездки было получение первых сведений об орнитологической фауне Узбекистана. Спустя 20 лет маршрут Э. А. Эверсманна повторил А. Леманн, но ему удалось проникнуть вверх по Зеравшану в горы за Самаркандом. Оба путешествия были не более чем рекогносцировки, и орнитофауну Узбекистана в его теперешних границах можно было считать неизвестной для науки до экспедиций Н. А. Северцева, который в 1866 г. впервые посетил Ташкент. В 1874 г. Н. А. Северцев посетил низовья Амударьи, а в 1877 г. — Дальверзинскую степь и Фергану.

Одновременно с Н. А. Северцевым по Узбекистану путешествовал А. П. Федченко. В конце 1868 г. он прибыл в Ташкент, а в январе 1869 г. был уже в Самарканде. Долину Зеравшана он исследовал как ниже, так и выше Самарканда, причем поднимался в горы за пределы Узбекистана. В следующем году он снова посещал Самарканд и его окрестности, а в 1871 г. А. П. Федченко совершил свое знаменитое путешествие в Ферганскую долину и Алайский хребет.

Н. А. Северцев собрал такой богатый материал, что сумел составить почти полный список позвоночных животных исследованных им областей, выяснить закономерности их географического распространения и распределения в связи с высотой. В обобщающую работу Н. А. Северцева вошли данные А. П. Федченко по долине Зеравшана, где самому Н. А. Северцеву или его препараторам не удалось побывать. После выхода в свет этого замечательного труда (Северцев, 1872), изученность орнитофауны Узбекистана оказалась на уровне изученности многих центральных губерний России.

Разумеется, Н. А. Северцев и А. П. Федченко покрыли маршрутами далеко не всю территорию современного Узбекистана. Последующим исследователям предстояло многое сделать для уточнения границ ареалов и деталей вертикального размещения птиц, особенно по выяснению различных вопросов биологии. Уже в 1873—1874 гг. М. Н. Богданов приступил к подобным локальным исследованиям в Кызылкумах и низовьях Амударьи. В поездке 1874 г. участвовал М. А. Бутлеров. М. Н. Бог-

данов (1882) опубликовал обстоятельную работу, а М. А. Бутлеров (1879) сравнительно небольшую статью, посвященную исключительно птицам.

В 1888 г. вышла работа Ф. Д. Плеске (Pleske), основанная на сборах В. Ф. Руссова, который в составе экспедиции А. Ф. Миддендорфа, собирал птиц в районе Чиназа, Самарканда, Шахрисабга и Байсуна. Следует указать работу В. Л. Бианки (Bianchi, 1888), основанную на коллекции птиц, собранной Г. Е. и М. Г. Грум-Гржимайло при их путешествии из Самарканда на Памир. Она содержит первые сведения об орнитофауне южного Узбекистана, которая была совершенно неизвестна Н. А. Северцеву и не вошла в его сводку. Небольшая статья о фауне млекопитающих и птиц Приаральских степей была опубликована А. М. Никольским, проехавшим по северным Кызылкумам, дельте Амударьи и Устюрту летом 1886 г.

В 1876 г. открыли Ташкентский музей, который способствовал популяризации знаний о природе современного Туркестана. Орнитологические экспонаты музея были представлены примерно сотней видов птиц, но только незначительная часть их была собрана на территории нынешнего Узбекистана. Описание их с самыми общими сведениями по распространению и биологии было сделано Н. А. Маевым (1887). Весь дореволюционный период существования музея ограничивался показом природы и не вел никаких научных исследований. В 1890 г. в Фергане была напечатана книга В. Кушелевского. Им упомянуты наиболее обычные виды с краткими и схематичными сведениями по распространению и биологии. В 1892 г. в южных Кызылкумах, Нуратинских горах и Зеравшанской долине экскурсировал Д. К. Глазунов. Собранные им птицы находятся в зоологическом музее АН СССР и использованы в сводных работах по фауне Средней Азии и Советского Союза.

Интересные материалы по распространению и биологии птиц содержатся в статье И. Штольцмана (Stolzmann, 1897). Эта статья основана на сборах Т. Барея, который коллекционировал птиц в Коканде и Маргилане в 1892 и 1894 гг. Сборы Т. Барея хранились в Варшавском музее и были вторично описаны А. Дунаевским (Dunajevski, 1937). Кроме материалов Т. Барея в эту работу включено несколько экземпляров птиц, доставленных в Варшавский музей из Ферганы В. Гарлинским.

В 1897 г. вышла небольшая статья К. Флорике (Floricke), правда, она содержит небогатый материал, но одно указание в ней представляет определенный интерес. Автор говорит о встрече в Бухаре стаи священных ибисов. Это наблюдение не приводится ни в одной из наших сводок, вероятно, вследствие его необычайности, но оно привлекает внимание, так как священного ибиса трудно спутать с какой-нибудь другой птицей.

Летом 1898 г. территорию нынешнего Узбекистана посетила экспедиция Общества любителей естествознания, этнографии и антропологии. Ее маршрут захватил долину Зеравшана выше Самарканда и долину Амударьи. Сборы зоолога этой экспедиции Н. В. Богоявленского поступили в Музей Московского университета и вошли во многие сводочные работы.

Богатый материал по птицам Средней Азии вообще и в частности Узбекистана был собран Г. Лоудоном, дважды посетившим территорию нынешней Узбекской республики. В те времена железнодорожный путь начинался в Красноводске и достигал Ферганской долины. В 1896 г. Лоудон проехал только до Самарканда, а в 1903 г. до ст. Мельниково

в центральной Фергане. Статьи Г. Лоудона (Loudon, 1901, 1910) содержат обильные данные по биологии, сезонным явлениям и систематике.

В этот же период (1904 г.) низовья Амударьи, Бухару, Самарканд и Истемес (в Сырдарьинской обл.) посетил Э. Цугмайер. В написанной им статье (Zugmeier, 1906) он приводит краткие и общие данные примерно о 20 видах птиц.

В 1907 и 1908 гг. в Зеравшанской долине и горах Актау собирал птиц и млекопитающих Д. Кэррузерс. Все свои сборы он передал в Британский музей. Млекопитающие были обработаны О. Томасом, а птицы — Д. Кэррузерсом. Материалы этой обработки изложены им в статье (Karuthers, 1910).

Дореволюционный период исследований орнитофауны Узбекистана завершается работами Н. А. Зарудного, одного из самых трудоспособных и плодотворных исследователей орнитофауны Средней Азии. Им собраны богатейшие коллекции и опубликовано огромное количество работ (Зарудный, 1896, 1915а, 1915б, 1910—1915, 1910—1923). Н. А. Зарудный описал около двухсот видов и подвидов птиц, многие из которых характерны для фауны Средней Азии и Узбекистана. В значительной мере благодаря его таксономическим работам познание систематического состава птиц Узбекистана можно считать в основном завершенным.

В течение тринадцатилетнего периода исследований Н. А. Зарудного он не был единственным орнитологом Узбекистана. Кроме него здесь работали Л. А. Молчанов, Н. А. Бобринский, С. М. Алексеев и В. Я. Лаздин. В 1911 и 1912 гг. Л. А. Молчанов предпринял две экскурсии в низовья Амударьи и описал их в небольших статьях (Молчанов, 1911, 1912). Забегая несколько вперед, укажем, что Л. А. Молчанов продолжал заниматься орнитологией до самых последних лет, хотя основным предметом его исследований стала метеорология. Поэтому он не уделял птицам надлежащего внимания и его работы иногда имели дилетантский характер. В 1933 г. он издал определитель. Эта книга содержит краткие сведения популярного характера о 160 видах птиц. Следующая работа Л. А. Молчанова вышла из печати в 1953 г. В ней приведены очень общие данные о воробьиных птицах и несколько подробнее описаны охотничье-промысловые виды. В 1957 г. Л. А. Молчановым была опубликована статья, в которой он знакомит охотников с хищными птицами, рекомендует борьбу с вредными видами и охрану полезных.

С. М. Алексеев написал только одну газетную статью, в которой изложены впечатления о пешей экскурсии по южному Узбекистану в 1911 г. В течение нескольких лет им было собрано довольно много птиц.

В 1914 г. в составе Бухарской почвенной экспедиции Туркестан посетил Н. А. Бобринский. Он собрал небольшую коллекцию птиц, преимущественно в долинах рек Ширабада и Сурхана. Эта коллекция поступила в Музей Московского университета. Экспедиция В. Я. Лаздина, предпринятая в 1915 г. на Памир, затронула самую южную окраину Узбекистана. Немного птиц было им собрано в долине Амударьи у Термеза. Эти сборы вместе с остальной коллекцией после смерти В. Я. Ладзина поступили к Н. А. Зарудному и были описаны им в работе «К познанию орнитофауны Памира и Припамирья» (1926). Наконец, надо остановиться на известной работе академика М. А. Мензбира (1914), основанной на накопленных к тому времени литературных и коллекционных материалах, которых оказалось достаточно для очень углубленного и тщательного зоогеографического анализа орнитофауны Туркестана.

К концу дореволюционного периода птицы Узбекистана были хорошо изучены в систематическом отношении. Довольно полно были выяснены их ареалы, характер пребывания и сезонные явления. Значительно хуже оказалась изученной биология подавляющего большинства видов. Биологические сведения большей частью ограничивались материалами Н. А. Зарудного, приведенными в его крупных работах. Кроме того, некоторым видам, например райской мухоловке, зеленушке, монгольскому пустынному вьюрку, им были посвящены специальные биологические монографии. Крайне слабо были затронуты вопросы значения птиц в различных отраслях хозяйства. В журнале «Природа и охота», в «Охотничьей газете» напечатано немало статей, из которых легко можно заключить о необычайном обилии многих видов пернатой дичи — фазанов, рябков, водоплавающих птиц и т. д. Кое-какие цифровые данные о добыче этих птиц приведены в специальной работе Н. А. Зарудного (1915).

Все эти данные позволяют сопоставить положение с охотничьей орнитофауной в дореволюционное и нынешнее время и прийти к выводу о ее оскудении. Совершенно не затронутым оставался до революции вопрос о значении птиц в сельском хозяйстве. Во всяком случае никаких специальных исследований в этом направлении не проводилось.

После Великой Октябрьской революции ведущее положение в изучении фауны позвоночных животных Средней Азии занял Среднеазиатский университет, организованный в 1920 г. Кафедрой зоологии позвоночных ежегодно организовывались экспедиции, но большей частью они направлялись за пределы Узбекистана. В Узбекской ССР проводилась часть работы по изучению биологии воробья для выяснения его вредной деятельности и способов истребления. Эта работа была выполнена университетом вместе со станцией защиты растений. В исследованиях принимало участие несколько студентов, а руководил ими проф. Д. Н. Кашкаров. Материал собирался в разных местах, в частности в г. Пскенте и в долине р. Чирчик, в 50 км ниже Ташкента. В результате двухлетних работ были выяснены особенности биологии домового, испанского и полевого воробьев. Все полученные данные изложены в двух статьях (Кашкаров и др., 1927; Аринкина, Колесников, 1927). Характер вредной деятельности воробьев описан в особой работе (Русинова, 1926). Найти эффективные меры борьбы не удалось, так как химия в то время еще не располагала достаточным выбором сильно действующих ядов. К этому же периоду относится работа З. Л. Сатаевой (1937), в 1928 и 1929 гг. изучавшей особенности видового состава птиц в зависимости от сезона.

После отъезда в 1932 г. проф. Д. Н. Кашкарова кафедра под руководством проф. Н. А. Бобринского продолжала вести исследования по наземным позвоночным. В тридцатых годах были обследованы горы Нуратау, орнитологическая фауна которых не была освещена в литературе. Кроме того, проводилась работа по изучению фазана, в ходе которой выяснили, что долина Кашкадарьи довольно плотно заселена фазанами. Обе эти темы велись Р. Н. Мекленбурцевым, а их результаты опубликованы в статьях (Мекленбурцев, 1937, 1940, 1948). Кроме того, Х. С. Салихбаевым, Г. С. Султановым и П. Левиевым были обследованы южные предгорья Гиссарского хребта с целью выяснения промысла и охоты в хозяйстве местного населения. В опубликованных ими в 1938 г. работах содержится небольшой материал об охотничьих птицах южного Узбекистана (Левиев, 1938; Салихбаев, 1938; Султанов, 1938).

В период с 1941 по 1960 г. кафедра участвовала в нескольких больших комплексных экспедициях. В экспедиции на Устюрте принимал

участие И. И. Колесников, который опубликовал статью (1952), в Кызылкумской экспедиции в течение ряда лет работал И. И. Колесников и Т. З. Захидов. В Кашкадарьинской экспедиции исследования по птицам проводил Р. Н. Мекленбурцев и опубликовал результаты их в статье (1958). За это время вышло еще несколько его статей (Мекленбурцев, 1950, 1959а, 1959б). В послевоенные годы И. И. Колесниковым и Д. Д. Железняковым было сделано предварительное обследование орнитофауны Чирчик-Ангренского водораздела с целью организации заповедника. Результаты этого обследования изложены Д. Ф. Железняковым в статье (1959). Наконец, кафедрой была проведена работа по изучению птиц в переносе эктопаразитов грызунов. При сборе материала по этой теме было предпринято несколько поездок по Узбекистану и смежным республикам. Результаты двухлетних работ обобщены Р. Н. Мекленбурцевым (1962).

В 1933 г. в Самарканде был организован Узбекский государственный университет, переименованный впоследствии в Самаркандский. Орнитологи этого университета вели свои исследования преимущественно в бассейне Зеравшана. Основоположником этих исследований был С. К. Даль, который опубликовал несколько статей, касающихся орнитофауны Зеравшанской долины и ограничивающих ее хребтов — Туркестанского и Зеравшанского (Даль, 1936, 1941).

После отъезда С. К. Даля исследования по птицам продолжали Б. Г. Туркевич, М. В. Калужина, А. К. Сагитов и М. М. Ахмедов. Проф. Б. Г. Туркевич (1936) занимался изучением особенностей строения внутреннего уха высших позвоночных. В этом же направлении работали М. М. Ахмедов (1959, 1961, 1966) и А. К. Сагитов. А. К. Сагитовым подготовлена диссертация на тему «Эколого-морфологические особенности костного лабиринта птиц». При ее выполнении им было напечатано несколько статей с описанием особенностей костного лабиринта некоторых птиц (Сагитов, 1964, 1966), кроме того, им опубликован ряд статей и заметок, содержащих данные по экологии птиц (1959, 1961, 1962, 1966). М. В. Калужиной написано две небольших статьи по орнитологии (1961). Ряд статей опубликовали А. Д. Джуманиязов (1966) и М. А. Батырова.

Одним из старейших учреждений Узбекистана, проводивших орнитологические исследования, надо считать Среднеазиатскую станцию защиты растений. Ею было проведено две работы по птицам, имеющим значение в сельском хозяйстве. О работе по изучению воробьев, которая велась вместе с кафедрой зоологии позвоночных САГУ, уже было сказано. Вторая работа была сделана сотрудниками станции, чтобы выяснить размеры пользы и вреда розового скворца. Полевые исследования начались в Дальневерзинской степи весной 1929 г. Ими был охвачен весь период пребывания розового скворца в Средней Азии. Результаты были изложены автором работы М. Н. Серебренниковым (1930). В 1931 г. полевые работы были продолжены Р. Н. Мекленбурцевым, обследовавшим Нуратау, Туркестанский хребет и Моголтау. Собранные материалы были изложены им в статье (1931). Этими двумя работами ограничиваются исследования Станции защиты растений, посвященные птицам.

Выше было указано, что первым учреждением, проводившим зоологические исследования в Узбекистане, был Туркестанский музей. После выхода в свет статьи А. Н. Маева (1887) только в 1925 и 1927 гг. музеем были изданы работы с орнитологическим содержанием. Однако их можно не упоминать, так как они основаны на материале, собранном за пределами Узбекистана. Лишь в 1960 г. вышла из печати работа

Л. А. Балан, в которой приведено несколько находок, уточняющих границы ареалов некоторых птиц. Затем ею издано еще две статьи (1956, 1966). Основная работа музея, касающаяся орнитофауны, попрежнему заключалась в ознакомлении местного населения со значением птиц в природе и хозяйстве и в популяризации знаний о них.

Кроме Ташкентского музея в Узбекистане при советской власти открыто еще несколько музеев, в которых представлена орнитофауна различных частей республики. Таковы Самаркандский, Наманганский, Янгиюльский и другие музеи. Сотрудники некоторых из них на основании своих сборов и наблюдений публикуют небольшие заметки. Например, заметка сотрудника Наманганского музея Н. Маленкова о появлении майны в окрестностях Намангана (1961). Сотрудником Самаркандского музея А. Н. Богдановым написана большая работа, в которой содержится много собранных им биологических наблюдений (1956).

Известную роль в познании орнитофауны Узбекистана сыграли педагогические институты. К сожалению, публикуемые ими работы не всегда имеют значение для практики или представляют научный интерес. В качестве одной из наименее удачных работ следует считать брошюру сотрудника Бухарского педагогического института Н. М. Маслова (1947). Автор слабо знаком с птицами и около 20% определений заведомо неправильны. Сообщаемые им сведения настолько общи и элементарны, что в большинстве случаев не вносят ничего нового в литературу. Более ценный материал содержит небольшая заметка другого сотрудника этого института А. М. Аллаярова (1957). В ней приведены факты, показывающие, что майна вместе с пользой приносит в сельском хозяйстве и вред, питаясь плодами, виноградом и посеянными зернами пшеницы и проса.

На невысоком научном уровне написаны доцентом Самаркандского педагогического института М. М. Ахмедовым две статьи (1948, 1950). В этих работах автор сообщает о распространении, численности и значении охотничьих птиц долины Зеравшана. Работа сделана настолько схематично, что из нее почти невозможно почерпнуть сведения о специфике значения и существования птиц в Зеравшанской долине. Значительно более ценный и интересный материал содержится в работах Нукусского государственного педагогического института. Можно упомянуть статьи Н. А. Рашкевича (1962, 1963, 1965). Затем в Нукусе работает А. М. Мамбетжумаев, также опубликовавший несколько работ (1962, 1964, 1965). Кроме этих статей А. М. Мамбетжумаевым подготовлена к печати работа по гнездовой биологии южной бормотушки, основанная на очень большом материале.

Заповедники Узбекистана, несомненно, могли бы дать много интересных работ по птицам. К сожалению, два из трех организованных в Узбекистане заповедников были закрыты, прежде чем в них развернулись зоологические исследования. Еще более достойно сожаления, что закрытыми оказались наиболее интересные заповедники — Амударьинский, расположенный в дельте Амударьи, и Гуралашский, который находился на северных склонах Туркестанского хребта. Предварительное обследование орнитофауны последнего было сделано Н. В. Мининым и им опубликована лишь небольшая статья (1939). В Амударьинском заповеднике не было даже предварительного обследования, сделанного специалистом-зоологом, и лишь одним из сотрудников, Б. Н. Максимовым, был собран материал по биологии черной вороны. При участии Г. И. Ишунина был опубликован только раздел о питании (Ишунин, Максимов, 1962). Собранная сотрудниками Амударьинского заповедника коллекция птиц состояла главным образом из водоплавающих, шкур-

ки которых были сделаны очень неаккуратно. Коллекция долго находилась без надзора и стала непригодной для хранения. Наиболее интересные экземпляры поступили в научные сборы кафедры зоологии позвоночных САГУ. Эти находки описаны Р. Н. Мекленбурцевым (1948).

Третий заповедник Узбекистана — Чаткальский горно-лесной — оказался в лучшем положении, здесь постоянно работали зоологи и ими опубликован ряд работ по птицам. Общее описание орнитофауны дано Д. Ф. Железняковым и И. И. Колесниковым (1958). Дополнением к этой статье служит заметка Б. М. Петрова (1958). Две статьи по кеклику напечатаны М. М. Останенко по материалу, собранному ею в заповеднике (1958, 1965).

Значительный вклад в изучение птиц Узбекистана внесла республиканская Академия наук. Свыше двадцати лет орнитологи лаборатории наземных позвоночных Академии ведут исследования птиц, преимущественно занимаясь вопросами их значения в охотничьем и сельском хозяйстве. С этой целью ежегодно предпринимаются экспедиционные выезды в самые различные районы Узбекистана. Большая работа предпринята Академией для обобщения и объединения обширной литературы по птицам Узбекистана. Для этой цели предназначена сводка под общим названием «Фауна УзбССР», второй том которой посвящен птицам. Помимо того, лабораторией опубликовано несколько заметок о птицах Узбекистана. Главными работами орнитологов Узбекской академии наук кроме «фауны» можно считать статьи Х. С. Салихбаева (Салихбаев, 1950, 1956, 1963; Салихбаев, Остапенко, 1964). Затем надо указать работу В. П. Костина (1956). Большая часть сводки по фауне птиц Узбекистана выполнена Х. С. Салихбаевым. Им описаны такие важные отряды, как куриные, гусеобразные и воробьиные (последние не закончены). Отряды кукушек, козодоев, удодов, ракшеобразных, стрижей и дятлов описаны О. П. Богдановым, кулики и голенастые — А. Н. Богдановым, а дрофы, гагары, журавли, пастушковые, рябки и голуби — Р. Н. Мекленбурцевым.

Сотрудниками Академии наук Узбекистана выполнено несколько кандидатских диссертаций, посвященных изучению птиц. Такова, например, диссертация Д. Ю. Кашкарова «Гусеобразные Узбекистана», часть которой опубликована в виде небольших статей. Такова же диссертация Т. А. Павленко «Фауна позвоночных Голодной степи» или М. М. Остапенко «Зимующие птицы бассейна р. Сурхандарьи». По этим работам также напечатано по нескольку небольших статей (Павленко, 1962; Остапенко, 1963).

Нельзя не высказать сожаления о том, что орнитологические коллекции Института зоологии очень долгое время хранились в совершенно неприспособленном помещении и упаковке, что приводило к их гибели. Недоброкачественные коллекции не позволяли серьезно заниматься систематикой, значение которой зоологами Академии вообще несколько недооценивается. Это иногда приводит к погрешностям, которых не лишена даже сводка по фауне (например, очерки о кукушках и большом сорокопуте). Среди зоологических работ, выполненных Каракалпакским филиалом Узбекской академии наук, можно назвать кандидатскую диссертацию К. К. Кенжегулова «Рыбоядные птицы дельты Амударьи». Сообщения по большому баклану (другим веслоногим, некоторым аистообразным) и серебристой чайке вышли из печати в «Узбекском биологическом журнале» (1965, № 5) и «Вестнике Каракалпакского филиала АН УзбССР» (1964, № 4; 1965, № 2 и 3).

Помимо Узбекской Академии наук, в изучении орнитофауны Узбекистана участвовала Казахская Академия наук. Сотрудником этой Ака-

демии М. Н. Кореловым в 1948 и 1949 гг. был изучен участок бассейна Чаткала, входивший в то время в Казахскую республику. Результаты изучения изложены им в статье (Корелов, 1956), которая содержит полный список птиц той части бассейна Чирчика, которая охватывает низовья рек Пскема, Чаткала и Угама. В ней дано описание горного подвида полевого жаворонка. Эта находка до сих пор остается последней систематической новинкой фауны птиц УзбССР.

Несколько работ по орнитологии вышло в «Трудах Узбекского зоологического сада». Некоторые из этих статей (работы Г. С. Султанова, Х. С. Салихбаева и П. Л. Левиева) уже были упомянуты. Необходимо отметить еще статью Н. М. Юдина (1940), где были подведены итоги наблюдений по биологии майны и ее продвижению в Узбекистане. Там же опубликованы две статьи З. Л. Сатаевой.

Наряду с местными орнитологами в Узбекистане продолжали вести исследования зоологи научных организаций Москвы и Ленинграда. Одной из таких первых поездок служит экскурсия студентов МГУ Н. М. Дукельской, Л. В. Шапошникова и Б. Ф. Церевитинова. Все они работали в 1925 г. между Бухарой и Самаркандом и передали свои орнитологические сборы в Зоологический музей МГУ. Неоднократно посещал Узбекистан один из ведущих орнитологов Советского Союза Н. А. Гладков. В 1931 г. он совместно с Г. В. Никольским проплыл по Амударье от г. Чарджоу до Аральского моря. В 1933 г. эти же исследователи в течение мая и июня экскурсировали в дельте Амударьи. Наконец, в 1934 г. они спустились по Амударье от г. Керков до устья. После длительного перерыва Н. А. Гладков продолжил свои исследования и в 1948 г. посетил о. Комсомольский, где пробыл с 21/V по 5/VI. Результаты экспедиций освещены Н. А. Гладковым в статьях (1931, 1933, 1936а, 1936б, 1938, 1947, 1949).

В 1952, 1954, 1955 гг. в Северных Кызылкумах работала экспедиция под руководством проф. Н. П. Наумова, обследовавшая окраины Каракалпакской АССР и Бухарской обл. Узбекистана. Одним из ее участников В. Г. Кривошеевым написана работа по позвоночным животным (1958). В этой статье содержится немало сведений по закономерностям ландшафтного и сезонного распределения и биологических связей птиц обследованной местности.

Наконец, можно еще упомянуть исследования аспиранта Зоологического института АН СССР Ж. Л. Лаханова, который в 1962—1963 гг. собирал материал для своей диссертации по орнитофауне Юго-Западных Кызылкумов. Им опубликовано несколько небольших сообщений о биологии хищных птиц (Лаханов, 1965а, 1965б, 1966). Разумеется, кроме перечисленных работ остались не упомянутыми мелкие заметки и сообщения о птицах, опубликованные попутно — при описаниях других животных. Не названы также работы общего характера, где содержатся суммированные сведения о птицах Узбекистана.

Стоит еще сказать о таком важном вопросе, как кольцевание птиц. В Узбекистане ему уделялось явно недостаточное внимание. Лишь в Чаткальском горно-лесном заповеднике было окольцовано несколько десятков кекликов, воробьев и ласточек. Около 20 белых аистов окольцевала в 1959 г. сотрудница Бюро кольцевания М. И. Лебедева. Эта работа была продолжена кафедрой зоологии позвоночных Ташкентского государственного университета. В 1965 г. ее сотрудниками окольцовано 20, в 1966 г. — 125, а в 1967 г. — 114 белых аистов. Кроме того, кафедрой в 1966 г. окольцовано 50 квакв и несколько серых цапель, а в 1958 и 1959 гг. — около 200 перепелов. Конечно, это далеко недостаточно и кольцеванию требуется уделить больше времени и внимания.

Помимо перечисленных научных учреждений, специалистов-зоологов и литературных источников, в изучении птиц Узбекистана известную роль сыграли охотничьи журналы. В журнале «Природа и охота», выходившем во второй половине прошлого и начале нынешнего столетия, часто печатались статьи об охоте на пернатую дичь в Ташкенте, Самарканде, Фергане и других местах теперешнего Узбекистана. Несмотря на то что в этих статьях не всегда удается понять, о каком виде птицы идет речь, из них можно сделать заключение о необычайном обилии всех видов охотничьих птиц. Эти данные представляют ценный материал для сравнения с нынешним положением. В журнале «Наша охота» иногда печатались статьи строго научного характера, например, такие работы С. А. Бутурлина, как «Настоящие фазаны» или «Скворцы». В двадцатых годах в Ташкенте выходил журнал «Туркестанский охотник», в котором иногда публиковались работы популярного характера, знакомившие охотников с птицами Среднеазиатских республик. Такие же статьи встречались и на страницах общесоюзного журнала «Боеп-охотник». В течение нескольких последних лет в Ташкенте печатался «Бюллетень окружного совета Всеармейского военно-охотничьего общества ТуркВО». В этом журнале были статьи, освещающие состояние охотничьих хозяйств Средней Азии, положение с некоторыми охотничьими и хищными птицами и т. п. В «Бюллетене» принимали участие специалисты-зоологи — сотрудники Узбекской академии наук, Ташкентского университета, Горно-лесного заповедника и т. д.

Нельзя обойти молчанием роль научных изданий. Много чрезвычайно ценных работ напечатано в «Материалах по фауне и флоре Российской империи», в «Ежегоднике Зоологического музея Академии наук», и в «Известиях Туркестанского отдела географического общества» и др. Значительное место изучению птиц Туркестана отводил журнал «Орнитологический вестник», выходивший в Москве с 1910 по 1917 г. В нем печаталось много статей Н. А. Зарудного, в частности его «Заметки по орнитологии Туркестана». Этот журнал не был массовым изданием и находил своих читателей в очень небольшом кругу лиц, интересующихся природой.

Начиная с 1958 г. Московский университет выпускает почти ежегодно сборники статей по птицам под общим названием «Орнитология». Эти сборники способствовали широкому развитию орнитологических исследований. Тот успех и всеобщее признание, которыми они пользуются у орнитологов Советского Союза, указывают на важность всестороннего изучения птиц. Не затрагивая общего значения этого издания, нельзя не остановиться на той большой роли, которую оно выполняет в развитии орнитологической науки в Узбекистане. Сборники чрезвычайно облегчили публикацию статей, что особенно важно для начинающих. Благодаря этому орнитологи Узбекистана получили возможность легко и быстро знакомиться с работой орнитологов научных учреждений Советского Союза. С другой стороны, они также легко могут знакомить со своими исследованиями орнитологов СССР и зарубежных стран, где «Орнитология» пользуется постоянным вниманием.

Подводя общий итог изученности птиц Узбекистана, еще раз можно отметить, что их видовой состав выяснен и дополнения возможны лишь за счет редко и случайно залетающих видов. Хорошо известен как характер пребывания всех представителей орнитофауны, так и их ареалы. Впрочем, границы последних несомненно будут уточняться, тем более, что они интенсивно изменяются вместе с изменением ландшафтов. Биотопическое размещение птиц в общих чертах выяснено еще Н. А. Северцевым и во многом уточнено исследованиями последних десятилетий.

Однако в этом направлении требуется еще много работы. Другие вопросы экологии — размножение, питание и другие — тоже требуют дополнительных исследований. Очень много работы предстоит по выяснению значения птиц в хозяйстве как охотничьем, так и сельском. Лишь недавно орнитологи приступили к изучению эпидемиологического значения птиц.

При решении всех этих задач нельзя забывать и о систематике, без овладения которой любая работа в природе превращается в пустое занятие и приносит только путаницу. Надо также не упускать из вида, что конечная цель орнитологических исследований — это получение настолько полных знаний обо всех сторонах жизни птиц, которое позволило бы до конца понять их место в природе и хозяйстве.

ЛИТЕРАТУРА

Аллаяров А. М. К биологии и географическому распространению индийской майны в Бухарской области. Бухарск. гос. пед. ин-т. Авторефер. докл. научно-теорет. конф., 1957.

Аринкина Т. А., Колесников Н. Н. Дальнейшие наблюдения над биологией воробья и над приносимым им вредом. «Бюлл. САГУ», 1926, № 13.

Ахмедов М. М. Охотничье-промысловые птицы Зеравшанской долины. «Тр. Самаркандск. гос. объединен. пед. и учит. ин-та», 1948, т. VI.

Ахмедов М. М. Распределение охотничьих промысловых птиц Зеравшанской долины по временам года с некоторыми био-экологическими данными. «Тр. Самаркандск. гос. объединен. пед. и учит. ин-та», 1950, т. VI.

Ахмедов М. М. Сравнительно-морфологические особенности внутреннего уха некоторых птиц. «Тр. Узб. гос. ун-та», нов. сер., 1959, вып. 88.

Ахмедов М. М. Сравнительно-морфологические особенности органа равновесия некоторых речных уток, встречающихся в условиях Зеравшанской долины. «Тр. Узб. гос. ун-та», нов. сер., 1961, вып. 110.

Ахмедов М. М. Материалы к изучению анатомического строения костного лабиринта крохалей. «Тр. Самаркандск. гос. ун-та», нов. сер., 1966, вып. 156.

Балан Л. А. О коллекции птиц музея природы АН УзбССР. «Узб. биол. журн.», 1960, вып. 6.

Балан Л. А. Берегите птиц Узбекистана. Ташкент, 1965.

Балан Л. А. Типы новоописаний птиц в коллекции Н. А. Зарудного. Сб. «Позвоночные животные Средней Азии». Ташкент, 1966.

Батыров М. Л. К изучению биологии закаспийского седоголового щегла. «Тр. Самаркандск. гос. ун-та», нов. сер., 1966, вып. 156.

Богданов М. Н. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кызылкум. Ташкент, 1882.

Богданов А. Н. Птицы бассейна р. Зеравшан. «Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН УзбССР», 1956, т. 5.

Бутлеров М. А. Орнитологическая фауна местности Нукуса, лежащей между Амударьей и Куван-джармой. «Тр. СПб. о-ва естествоиспыт.», 1879, т. X.

Гладков Н. А. Орнитологические результаты поездки на Амударью летом 1931 г. «Бюлл. МОИП», 1932, т. XI, вып. 3—4.

Гладков Н. А. О фауне охот-промысловых птиц нижней Амударьи. «Природа и социалистическое хозяйство», 1933, т. 6.

Гладков Н. А. Экологические особенности поймы Амударьи по отношению к населяющей ее орнитофауне. «Вопросы экологии и биоценологии», 1936а, вып. 3.

Гладков Н. А. Новые данные по распространению птиц в дельте Амударьи. «Бюлл. САГУ», 1936б, вып. 21, № 10.

Гладков Н. А. Заметки об орнитологической фауне культурных участков Туркестана. «Бюлл. МОИП», 1938, т. XVII, вып. 5—6.

Гладков Н. А. Некоторые изменения в списке Амударьи. «Сб. трудов Зоол. музея МГУ», 1947, т. IV.

Гладков Н. А. Наблюдения над птицами о. Комсомольского. «Охрана природы», 1949, вып. 8.

Даль С. К. К изучению фауны наземных позвоночных. «Тр. Узб. гос. ун-та», 1936, т. VII.

Даль С. К. Позвоночные низовьев р. Зеравшан. «Тр. Узб. гос. ун-та», 1936, т. XII.

Даль С. К. К экологии наземных позвоночных Зеравшанской долины. «Тр. Узб. гос. ун-та», 1936, т. VII.

Даль С. К. Определитель птиц Зеравшанской долины. Воробьиные. «Тр. Узб. гос. ун-та», нов. сер., 1941, т. 21.

Джуманиязов А. Д. Материалы по постэмбриональному росту и развитию малой горлицы. «Тр. Самаркандск. гос. ун-та», нов. сер., 1966, вып. 156.

Джуманиязов А. Д. Материалы по постэмбриональному росту и развитию сороки. Там же.

Железняков Д. Ф. Материалы к орнитофауне Чирчик-Ангренского водораздела. «Тр. САГУ», 1959, вып. 123.

Железняков Д. Ф., Колесников И. И. Фауна позвоночных Горно-лесного заповедника. «Тр. Горно-лесного заповедника», 1958, вып. 1.

Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Закаспийского края. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», 1896, вып. 2.

Зарудный Н. А. Краткий очерк охотничьего промысла в Сырдарьинской области. «Туркм. сем. хоз.», 1915а.

Зарудный Н. А. Птицы пустыни Кызылкум. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», 1915б, вып. XIV.

Зарудный Н. А. Птицы Аральского моря. «Изв. Туркменск. отд. ИРГО», 1915, т. XII, вып. 1.

Зарудный Н. А. Заметки по орнитофауне Туркестана. «Орнитол. вестн.», 1910—1915.

Зарудный Н. А. К познанию орнитофауны Памира и Припамирья. «Бюлл. МОИП», 1926, т. 35.

Ишунин Г. И., Максимов Б. Н. О питании черной вороны в прибрежной зоне дельты Амударьи. Сб. «Орнитология», вып. 5. Изд-во МГУ, 1962.

Кашкаров Д. Н. и др. Наблюдение над биологией воробья и над приносимым им вредом. «Бюлл. САГУ», 1927, № 16.

Колесников И. И. О позвоночных животных южного Устюрта и их хозяйственном значении. «Тр. САГУ», 1952, вып. XXII.

Колужина М. В. Материалы по биологии и хозяйственному значению Зеравшанского фазана. «Тр. Узб. гос. ун-та», нов. сер., 1961, вып. 110.

Корелов М. Н. Фауна позвоночных Бостандыкского района. Сб. «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». Алма-Ата, 1956.

Костин В. П. Заметки по орнитофауне левобережья низовья Амударьи и Устюрта. «Тр. Ин-та зоол. и паразитол.», 1956, вып. 8.

Кривошеев В. Г. Материалы по эколого-географической характеристике фауны наземных позвоночных северных Кызылкумов. «Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина», 1958, т. XXIV.

Кушелевский В. Материалы для медицинской географии и санитарного описания Ферганской области, 1890.

Лаханов Ж. Л. О биологии саксаульной сойки. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Лаханов Ж. Л. О биологии хищных птиц. «Узб. биол. журн.», 1965, № 5.

Лаханов Ж. Л. О биологии жаворонков, пустынного ворона и пустынного сорокопута. «Тр. Узб. гос. ун-та», нов. сер., 1966, вып. 156.

Левиев П. Охотничьи и промысловые звери и птицы Сарыассийского района. «Тр. Узб. зоосада», 1938, вып. 1.

Маев Н. А. Каталог зоологического отделения Ташкентского музея. Ташкент, 1887.

Маленкова Н. Заметка о появлении майны в окрестностях Намангана. «Правда Востока», 30 мая 1961 г., № 124.

Мамбетжубаев А. М. О нахождении степной чечетки, черного и белокрылого жаворонка в окрестностях Нукуса. «Зоол. журн.», 1962, т. 41, вып. 12.

Мамбетжубаев А. М. О видовом составе птиц Каракалпакской АССР. «Вестн. Каракалпакск. фил. АН УзбССР», 1964, вып. 3.

Мамбетжубаев А. М. К гнездовой биологии рыжей славки в низовьях Амударьи. «Узб. биол. журн.», 1965, № 3.

Маслов Н. К. Птицы Бухарской области. «Сб. научных трудов Бухарск. гос. пед. ин-та», 1947.

Мекленбурцев Р. Н. Несколько дополнений к фауне птиц нижней Амударьи. «Охрана природы», 1948, № 6.

Мекленбурцев Р. Н. Материалы по фауне птиц и млекопитающих хребта Нуратау. «Тр. САГУ», 1937, вып. 26.

Мекленбурцев Р. Н. Данные по распространению и экологии зеравшанского фазана. «Бюлл. МОИП», 1940, т. XIX, вып. 5—6.

Мекленбурцев Р. Н. Материалы по систематике и экологии амударьинского фазана. «Изв. АН УзбССР», 1948, № 1.

Мекленбурцев Р. Н. Материалы по наземным позвоночным бассейна р. Кашкадарьи. «Тр. САГУ», 1958, вып. 130.

Мекленбурцев Р. Н. Материалы по экологии и сельскохозяйственному значению голубей УзбССР. «Тр. САГУ», 1950, вып. XIII.

Мекленбурцев Р. Н. Наблюдения по осеннему пролету перепела в окрестностях Ташкента. «Тр. САГУ», 1959, вып. 123.

Мекленбурцев Р. Н. Материалы по распространению жаворонков Средней Азии. «Тр. САГУ», 1959, вып. 123.

Мекленбурцев Р. Н. К вопросу о переносе птицами эктопаразитов. «Тр. Ташкентск. гос. ин-та», 1962, вып. 196.

Мекленбурцев Р. Н. К биологии, распространению и экологии розового скворца *Pastor roseus* L. в Средней Азии. «Тр. САГУ», 1934, вып. 16.

Мензбир М. А. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. «Приложение к тр. Врем. о-ва содействия успехам прикладн. наук», 1914, № 4.

Минин Н. В. Некоторые закономерности в летнем питании кеклика на северном склоне Туркестанского хребта. «Вопросы экологии и биоценологии», 1939, вып. 4.

Молчанов Л. А. Летняя орнитофауна дельты Амударьи. «Орнитол. вестн.», 1912, № 4.

Молчанов Л. А. О птицах Айбугира. «Орнитол. вестн.», 1913, № 3.

Молчанов Л. А. Охотничьи и промысловые птицы Средней Азии. Ташкент, 1933.

Молчанов Л. А. Птицы Узбекистана. Ташкент, 1953.

Молчанов Л. А. Хищные звери и птицы, вредители охотничьего хозяйства Средней Азии. «Бюлл. Окружн. совета военно-охотничьего о-ва», 1957, № 4.

Остапенко М. М. К вопросу о питании каменной куропатки в юго-западных отрогах Чаткальского хребта. «Узб. биол. журн.», 1958, № 1.

Остапенко М. М. Видовой состав и распределение зимующих птиц бассейна р. Сурхан. «Вопр. биол. и краевой медицины», 1963, вып. 4.

Остапенко М. М. Материалы по экологии каменной куропатки в юго-западных отрогах Чаткальского хребта. «Тр. Чаткальск. горно-лесного заповедника», 1965, вып. 2.

Павленко Т. А. Позвоночные животные Голодной степи. Сб. «Животный мир Голодной степи». Алма-Ата, 1962.

Петров Б. М. Новые данные по млекопитающим и птицам Горно-лесного заповедника. «Тр. Горно-лесного заповедника», 1958, вып. 1.

Рашкевич Н. А. Зимняя орнитофауна тугаев Каракалпакии. Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1963.

Рашкевич Н. А. Об экологии и хозяйственном значении серебристой чайки в низовьях Амударьи. «Вестн. Каракалпакск. УзбССР», 1962, вып. 4.

Рашкевич Н. А. Численность и некоторые черты экологии птиц в тугаях низовьев Амударьи. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Русинова К. И. Питание воробьев по анализу содержимого желудков. «Бюлл. САГУ», 1926, № 13.

Сагитов А. К. Вестибулярный анализатор и степень подвижности куриных птиц. «Тр. Самаркандск. гос. ун-та», 1964, вып. 137.

Сагитов А. К. Вороновые птицы Зеравшанской долины. «Тр. Узб. гос. ун-та», нов. сер., 1959, вып. 88.

Сагитов А. К. Физико-географические особенности Зеравшанской долины и вертикальное распределение воробьиных птиц. Там же.

Сагитов А. К. Материалы по биологии чернолобого сорокопута. Там же.

Сагитов А. К. К биологии мухоловок Зеравшанской долины. «Тр. Узб. гос. ин-та», нов. сер., 1961, вып. 110.

Сагитов А. К. Зимующие воробьиные птицы Зеравшанской долины. Там же.

Сагитов А. К. О вертикальных миграциях воробьиных птиц Зеравшанской долины. Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1962.

Сагитов А. К. Эколого-морфологические особенности костного лабиринта вороновых птиц. «Тр. Самаркандск. гос. ун-та», нов. сер., 1966, вып. 156.

Сагитов А. К. Индивидуальная изменчивость костного лабиринта куриных птиц. Там же.

Сагитов А. К. О гнездовании певчей славки в бассейне Зеравшана. «Тр. Самаркандск. гос. ун-та». Там же.

Сагитов А. К. Гнездовая жизнь иволги. Там же.

Салихбаев Х. С. Охотничьи и промысловые звери и птицы Гузарского района. «Тр. Узб. зоосада», 1938, вып. 1.

Салихбаев Х. С. Охотничье-промысловые животные дельты Амударьи и меры их рационального использования. «Мат-лы по производительным силам Узбекистана», 1950, вып. 1.

Салихбаев Х. С. Позвоночные животные защитных лесных насаждений Узбекистана. «Тр. Ин-та зоол. и паразитол.», 1956, вып. 8.

Салихбаев Х. С. Охотничье-промысловые звери и птицы северных склонов Туркестанского хребта. Сб. «Охотничье-промысловые животные Узбекистана». Ташкент, 1963.

Салихбаев Х. С., Остапенко М. М. Птицы. Сб. «Позвоночные животные юга Узбекистана». Ташкент, 1964.

Сатаева З. Л. Смена сезонных аспектов авифауны по Ташкенту и его окрестностям. «Тр. САГУ», 1937, вып. 29.

Северцов Н. А. Вертикальное и горизонтальное распределение туркестанских животных. «Изв. О-ва любителей естеств. антроп. и этногр.», 1872, т. VIII, вып. 2.

Серебренников М. Н. Розовый скворец *Pastor roseus* L. и его образ жизни и экономическое значение в Узбекистане. Ташкент, 1930.

Султанов Г. С. Охотничьи и промысловые звери и птицы Шерабадского района. «Тр. Узб. зоосада», 1938, вып. 1.

Туркевич Б. Г. Анатомическое строение костного лабиринта, как один из систематических признаков птиц и млекопитающих. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1936, т. IV, вып. 2.

Юдин Н. М. Майна или афганский скворец. «Тр. Узб. зоол. сада», 1940, т. II.

Dunajevski A. Uwagi o niektorych ptakach srodkowo asjatyckich. «Acta ornithol.», 1937, t. 2, № 6.

Floricke K. Ornithologische Ergelnisse einer Reise durch Transkaukasien, Transkaukasien und die Bucharci. «Ornithol. J.», 1897, Bd. VIII.

Karuthers D. On the Birds of the Zarafschan Basin in Russian Turkestan. «Ibis», 1910.

Loudon H. Ergebnisse einer ornithologischen Sammelreise nach central-Asien. «Ornithol. J.», 1901, Bd. XIII.

Loudon H. Meine dritte Reise nach Central-Asien und ihre Ornithologische Ausbeute. «J. Ornithol.», 1910.

Pleske Th. Revision der Turkestanichen Ornis. «Mem. Acad. Imp. Sciences SPb.», VII Sér., 1888, n° 3.

Stolzmann I. Oiseaux de la Ferghana. «Bull. Soc. Imp. natur. Moscou», 1897.

Zugmeier E. Beobachtungen über die vorderasiatische vogelfauna. «Ornithol. J.», 1906, Nr. 1.

Г. Т. Мустафаев

ОБЗОР ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ ЗА СОВЕТСКОЕ ВРЕМЯ

Специального исследования по истории изучения птиц в Азербайджанской ССР до настоящего времени не было опубликовано. Только в тезисах доклада К. М. Гамбарова (1961), статье Д. Г. Туаева (1965) и первом разделе научно-популярной книги Г. Т. Мустафаева и А. И. Ханмамедова (1971) приведены некоторые сведения по данному вопросу. В истории познания птиц Азербайджана можно выделить три основных периода.

Первый период охватывает орнитологические исследования до середины XVIII в. В этот период о птицах Азербайджана знали уже немало, но все сведения о них были разбросаны в фольклоре, старых памятниках письменности и художественной литературе. Под влиянием восточных стран с их древней культурой в Азербайджане создано о птицах много народных сказок, песен, танцев, поговорок и стихов, причем с очень определенной и верной характеристикой. Все это требовало, безусловно, тонкого знания птиц.

Второй период охватывает орнитологические исследования со второй половины XVIII в. до советской власти. Для этого периода характерно накопление данных о птицах и появление научной литературы. Однако все имеющиеся орнитологические сведения о птицах Азербайджана в это время были разбросаны в фаунистической литературе по России, Кавказу, Ирану, Туркестану и даже Палеарктике в целом. Работы Гмелина, Палласа, Эйхвальда, Менетрие, Гогенакера, Нордмана и других натуралистов содержат интересные сведения о птицах Азербайджана. Особенно много фактов о наших птицах имеется в книгах М. Богданова (1879), Г. Радде (1884), М. Мензбира (1895), К. А. Сатунина (1907, 1912). Книги, статьи и научные отчеты Бленфорда, Зибома, Никольского, Молокосевича, Зарудного, Калиновского, Лоудона, Хартерта, Билькевича, Шаврова, Уайзерби, Карамзина, Станчинского, Цысса и ряда других старых натуралистов содержат некоторые материалы по птицам Азербайджана. Вышли в это время статьи и книги, где речь идет специально о птицах Азербайджана или его отдельных районов. Можно указать на книгу «Животный мир Мугани» (1912) и некоторые статьи К. А. Сатунина, а также на отдельные статьи Г. Радде, Г. Лоудона, П. В. Серебровского и других авторов.

Таким образом, до Великой Октябрьской революции орнитологии в Азербайджане фактически не было. Все экспедиции, имевшие значе-

ние для орнитологического познания Азербайджана, организовывались научными учреждениями других стран и главным образом на частные средства.

Третий период охватывает изучение птиц за Советское время. Для этого периода характерно всестороннее и плановое исследование птиц, создание большого местного коллекционного фонда, научных учреждений и специальной орнитологической литературы, а также большая роль местных кадров орнитологов в этих работах. Большинство из орнитологических исследований проводились по плану Института зоологии АН АзССР, Естественноисторического музея им. Зардаби и кафедры зоологии позвоночных Азербайджанского государственного университета им. С. М. Кирова. Развитие орнитологии стало настолько значительным и разносторонним, что очерк его удобнее будет делать, придерживаясь отдельных проблем или групп близких вопросов.

ИЗУЧЕНИЕ ИСКОПАЕМОЙ ФАУНЫ ПТИЦ

Изучение ископаемых птиц в Азербайджане заслуженно пользуется мировой известностью. Почти все палеорнитологические исследования проводились в советское время. Очень много сведений по ископаемым птицам Азербайджана содержат публикации А. Рябинина (1934), М. А. Мензбира (1939), П. В. Серебровского (1935, 1940, 1940а, 1941, 1945, 1948), В. В. Богачева (1938, 1939, 1940), Р. Д. Джафарова (1943), Н. К. Верещагина (1945), Р. Султанова (1947) и особенно Н. И. Бурчак-Абрамовича (1949, 1949а, 1950 и др.).

Еще 20 лет назад Н. И. Бурчак-Абрамовичем (1951) написана обобщающая работа «К истории фауны наземных позвоночных Азербайджана», в которой приведены находки скелета мелкой птички из воробьиных в отложениях сарматского моря, остатков страуса и мелкой птицы в Эльдаре, урмиорниса и двупалого страуса в марагинской гиппарионовой фауне и список 97 видов птиц бинагадинских битумов. С 1948 г. по настоящее время фауна ископаемых птиц Азербайджана, особенно бинагадинская фауна, пополнялась новыми видами, благодаря последовательным исследованиям Н. И. Бурчак-Абрамовича (1952, 1953, 1953а, 1955, 1959, 1961, 1962, 1965, 1966) и частично других палеобиологов (Богачев, 1959 и др.). Список видов бинагадинских птиц доведен до 106 (Бурчак-Абрамович, 1966). Установлено, что бинагадинское месторождение четвертичной фауны птиц очень богато в качественном и количественном отношениях и не имеет равного себе.

Н. И. Бурчак-Абрамовичем (1939, 1949б, 1951а, 1952а, 1953б, 1953в, 1962а, 1966) подробно изучены ископаемые страусы Кавказа и Украины, сделаны обстоятельные обобщения об ископаемых страусах Старого Света, о причинах вымирания некоторых представителей бескилевых птиц в прошлом и настоящем и т. д. Представляет большой интерес работа Н. И. Бурчак-Абрамовича (1958) по третичным птицам СССР, а также статья о находках скелета археоптерикса (Бурчак-Абрамович, Гамбаров, 1964).

С. М. Аслановой и Н. И. Бурчак-Абрамовичем (1968) в окрестностях с. Перикишкюль на Апшеронском полуострове выявлен своеобразный примитивный лебедь, населявший Кавказ в верхнем олигоцене.

Таким образом, палеорнитологическими исследованиями, проведенными в Азербайджане, охвачены ископаемые птицы не только Азербайджана, но и всего СССР и даже Старого Света в целом.

ИЗУЧЕНИЕ СОВРЕМЕННОЙ ФАУНЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПТИЦ

Относительно подробное изучение птиц Азербайджана до Советской власти протекало именно в фаунистическом аспекте. По некоторым работам старых натуралистов можно составить список видов птиц Азербайджана или его некоторых природных районов. Но любой из таких списков будет неполным, а чаще всего — устаревшим. Поэтому вполне естественно, что перед орнитологами Советского Азербайджана встала, в первую очередь, задача полной «инвентаризации» птиц республики. Началось изучение авифауны отдельных физико-географических районов республики.

В работе П. В. Серебровского (1925) даны краткие заметки о 144 видах птиц, отмеченных в южных склонах Большого Кавказа (район Закаталы). В летние периоды 1936—1939 гг. и частично в последующее время изучена орнитофауна восточной части южного склона Главного Кавказского хребта К. М. Гамбаровым (1954), где отмечено всего 180 видов птиц, из них 167 — гнездящихся, 1 — зимующий, 7 — пролетных, 3 — случайно залетных и 2 — с неустановленным характером пребывания. В Закатальском государственном заповеднике отмечены И. Ф. Попковой и А. С. Попковым (1965) 94 вида птиц: оседлых — 52, перелетно-гнездящихся — 28, с неустановленным характером пребывания — 14. В. В. Виноградовым и С. И. Чернявской (1965) изучена орнитофауна Бождагов, где зарегистрировано 95 видов птиц: оседлых — 27, перелетно-гнездящихся — 25, зимующих — 16, пролетных — 9, случайно залетных — 5, с неустановленным характером пребывания — 13.

А. И. Ханмамедовым, Г. Т. Мустафаевым (1965) и Д. Г. Туаевым (1965) изучена орнитофауна Шахдаго-Дивичинского района Большого Кавказа (северо-восточная часть Азербайджана) в 1959—1961 гг. В этом районе обнаружены 254 вида птиц, из них оседлых 82, перелетно-гнездящихся — 86, зимующих — 15, пролетных — 92, случайно залетных—3. А. Я. Тугариновым и Е. В. Козловой-Пушкаревой (1935, 1938) зарегистрировано на юго-западном побережье Каспия 184 вида птиц зимой 1934—1936 гг. В работе Ю. А. Исакова и К. А. Воробьева (1940) даны краткие заметки о 240 видах птиц на южном Каспии. Весной 1937 г. А. И. Ивановым (1952) зарегистрированы и частично добыты 145 видов птиц в Ленкоранской низменности и на о. Сара. В. С. Грековым (1960) отмечены некоторые птицы на юго-западном побережье Каспия, не включенные в список птиц данного района в прежних фаунистических работах. В. И. Заблоцкий и Л. И. Заблоцкая (1963) написали эколого-фаунистический обзор чайковых птиц юго-западного побережья Каспия. Установлено наличие короткопалой пищухи в лесах Талыша (Степанян, 1966).

В первом выпуске «Труды заповедников Азербайджана» (1965) большое место занимают фаунистические статьи по Кызылагаджскому заповеднику В. В. Виноградова, С. И. Чернявской и В. С. Грекова, где приведен 231 вид птиц: оседлых — 36, перелетно-гнездящихся — 31, зимующих — 86, пролетных — 57, случайно залетных — 13, с неустановленным характером пребывания — 8. Затем список гнездящихся птиц Кызылагача дополнен Г. Т. Мустафаевым и М. К. Газанчяном (1967) 11 видами и доведен, следовательно, до 78. А. К. Рустамовым (1945) и Г. П. Дементьевым (1948) разбирался глубокий теоретический вопрос, связанный с орнитофауной Азербайджана, т. е. орнитогеографические связи Копетдага с Гирканией, к чему А. К. Рустамов (1961) вернулся еще раз. В 1964—1968 гг. Г. Т. Мустафаевым подробно изучены птицы Талыша. Список видов птиц Кызылгаджского заповедника доведен до

258, из них оседлых — 46, перелетно-гнездящихся — 41, зимующих — 97, пролетных — 52, случайно залетных — 22. Орнитофауна Ленкоранской низменности содержит 278 видов: оседлых — 58, перелетно-гнездящихся — 42, зимующих — 93, пролетных — 62, залетных — 23. В горно-лесной зоне Талыша зарегистрировано 123 вида птиц, а в Нагорной степи — 134, в том числе, соответственно, оседлых — 60 и 52, перелетно-гнездящихся — 42 и 46, зимующих — 12 и 21, пролетных — 10 и 19, случайно залетных — 3 и 6. Всего для Талыша установлено 305 видов птиц.

А. И. Ханмамедовым изучена в 1955—1957 гг. орнитофауна Нахичеванской АССР, где отмечены 188 видов, в том числе 155 гнездящихся. Изучена авифауна Апшеронского полуострова и соседних районов (Гамбаров, Газанчян, 1958; Гамбаров, 1960; Бурчак-Абрамович, Гамбаров, 1961; Газанчан, Мустафаев, 1968). Всего отмечено здесь 195 видов и подвидов птиц: гнездящихся — 46, зимующих — 32, пролетных — 100, случайно залетных — 12, с неустановленным характером пребывания — 5. Н. И. Бурчак-Абрамовичем (1946) отмечен залет священных ибисов в окрестности г. Баку. Этим же автором (1962) установлено гнездование средиземноморского сокола в Кобыстане. К. М. Гамбаровым собран определенный материал по орнитофауне Прикуринской низменности и бывших Самурских лесов, а К. М. Гамбаровым и Г. Т. Мустафаевым — по авиафауне лесных насаждений в Мильской степи. Имеется специальная статья К. М. Гамбарова (1947) о распространении некоторых птиц в Азербайджане. А. И. Ханмамедовым (1956, 1966, 1971) изучено распространение куриных птиц в Азербайджане. Г. Т. Мустафаевым (1959) подробно изучено распространение сороки, серой вороны и грача в Азербайджане. Особое внимание уделялось размещению грачевников (Мустафаев, 1960). Изучено распространение птиц, гнездящихся колониями или группами в Нахичеванской АССР (Мустафаев, Ханмамедов, 1965) и Кызылгаджском заповеднике (Мустафаев, 1966; Мустафаев, Кязимов, 1966).

Разбирались особенности распространения зеленой и золотистой щурок (Газанчян, Мустафаев, 1961; Мустафаев, Ханмамедов, 1961) и черногрудого воробья (Гамбаров, Мустафаев, 1966). Имеется специальная статья А. И. Ханмамедова и Г. Т. Мустафаева (1967) о современном распространении фазана в Азербайджане. Работа Р. Г. Мустафаевой (1967) содержит интересные сведения по распространению черного, певчего, белозобого дроздов и дерябы, а В. И. Васильева (1968) — рыбоядных птиц в Азербайджане. В специальной работе Г. Т. Мустафаева (1968) приведены новые данные по распространению и характеру пребывания около 50 видов птиц в Азербайджане. Ч. А. Агаевой (1969, 1972, 1972а) хорошо изучены птицы Зуванда (Талыш). Таким образом, птицы всех природных районов Азербайджана, без Малого Кавказа, изучены в фаунистическом отношении хорошо. Однако обобщающей работы о фауне птиц всего Азербайджана, их распространении и характере пребывания здесь почти нет.

В книге К. М. Гамбарова «Каталог птиц Азербайджана (отряд воробьиные)» даны краткие сведения о 186 видах и подвидах. В книге «Животный мир Азербайджана» (1951) приведено для республики 329 видов птиц: оседлых — 141, перелетно-гнездящихся — 88, зимующих — 49, пролетных — 29, случайно залетных — 17, с неустановленным характером пребывания — 5. Но обе эти работы устарели и список птиц Азербайджана (особенно подвидовой список) нуждается в уточнении и исправлении. По нашей ревизии, орнитофауна АзССР содержит 357 видов.

Современная зимовка

В Кура-Араксинской низменности и прибрежной полосе Каспия, особенно на его юго-западном берегу, издревле сконцентрированы зимовки перелетных птиц, являющиеся крупнейшими в мире и имеющие важное охотничье значение. Это всегда привлекало и продолжает привлекать внимание орнитологов-экологов. О зимовке птиц в Ленкоранской низменности еще сорок с лишним лет назад привел некоторые сведения В. В. Витович (1930). В 1932 г. Научно-исследовательский институт птицепромышленности командировал в АзССР зоолога Н. И. Соболевского для изучения зимовья и промысла водоплавающих птиц на Ленкоранском побережье Каспия. Эта поездка преследовала цель дать физико-географическую характеристику района, видовой состав зимующих птиц, методы промысла водоплавающих птиц и значение Кызылгаджского заповедника для сохранения зимовок. Н. И. Соболевский проводил исследования в районе от р. Армянка до г. Ленкорань в течение двух месяцев (февраль—март). Результаты опубликованы в виде статьи «Условия зимовья и промысел водоплавающих птиц на Ленкоранском побережье Каспийского моря» (1938). Однако эта статья опубликована довольно поздно и материалы, лежащие в ее основе, никак не могли удовлетворить требования теории и практики в отношении данного вопроса.

Два года спустя после Н. И. Соболевского зимовку птиц в Талыше исследовали А. Я. Тугаринов и Е. В. Козлова-Пушкарева, что и понятно, так как район этот нуждался в подробном изучении. Экспедиция была организована Зоологическим институтом АН СССР. Однако эти зоологи непосредственно в районе исследования были около полутора месяцев (1/II—19/III). Базой работы были в основном Кумбаши (до 6/III) и, в меньшей степени, с. Алексеевка (10 дней). Удалось собрать 310 экз. шкурок птиц и образцы их пищи, а также провести наблюдения по зимней жизни птиц. Результаты опубликованы в виде небольшой монографии (Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1935), где дается краткая географическая характеристика района, перечень найденных птиц и некоторые наблюдения по их жизни. В конце книги сделаны замечания в порядке обобщения по следующим вопросам: изменения состава и численности, миграция и оседлость зимующих птиц, их питание, формирование зимнего комплекса, конец зимовок, гнездовые области зимующих птиц и их экологическая группировка на зимовках. Однако, как пишут сами авторы, из-за краткости времени исследования поставленные вопросы разрешены поверхностно. Экология отдельных видов птиц на зимовке, орнитокомплексы и их приуроченность к стациям, значение кормовых ресурсов для формирования зимовки и т. д. остались невыясненными.

Зоологический институт Азербайджанского филиала Академии наук с согласия ЗИН АН СССР организовал вторую поездку А. Я. Тугаринова и Е. В. Козловой-Пушкаревой в Талыш, которая состоялась с середины октября 1935 г. до середины января 1936 г. Базой работы был Кызылагаджский заповедник им. С. М. Кирова. В общей сложности эти зоологи провели в полевой работе более двух месяцев. Задачей второй поездки было изучение зимней орнитофауны на территории Кызылагаджского заповедника. Результаты этой работы опубликованы (Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938). В ней разбирались вопросы, связанные с зимней жизнью птиц в заповеднике и на островах Сара, Бурунки и Кулагин, и описана жизнь орнитокомплексов различных биотопов, где большое место занимают срочные наблюдения авторов.

В 1931—1932 и 1934 гг. собран большой орнитологический материал Ю. А. Исаковым на западном побережье, а в 1935—1939 гг. — К. А. Воробьевым на восточном побережье Каспия. Первый выпуск «Трудов Всесоюзного орнитологического заповедника Гасан-Кули» (1940) содержит итоги этих работ. В дальнейшем зимовка птиц в Азербайджане всегда была в центре внимания орнитологов. В специальной статье Е. П. Спангенберга и С. С. Турова (1938) даны новые сведения о зимовке птиц в Азербайджане. Статьи Н. К. Верещагина (1940, 1943, 1945, 1946, 1950 и др.) и его книга «Охотничьи и промысловые животные Кавказа» (1947) содержат интересные сведения о зимовке птиц в Азербайджане. В статьях Ю. А. Исакова и О. Н. Сазоновой (1947), а также Н. К. Верещагина и А. Г. Дюнина (1949) описано поведение птиц при сильных заморозках, в частности зимой 1939/40 г. на восточно-закавказских зимовках.

В 50-х годах Ю. А. Исаков (1949, 1951), Е. П. Спангенберг и С. С. Туров (1950) совершили кратковременные поездки в Азербайджан и им удалось изучить зимовки птиц и пути их сохранения. В специальной статье Н. К. Верещагина (1950) освещается состояние и перспективы использования охотничьих угодий Азербайджана, а в работе В. В. Виноградова (1967) — охотничьи угодья, в том числе зимовки птиц в Мильской степи. Состояние зимовки птиц в Азербайджане в те годы изучено и М. К. Газанчяном (1951) и Д. Г. Туаевым (1957), особенно Д. Г. Туаевым (1957а, 1957б, 1957в, 1958) — зимовка речных уток в Кызылгаджском заповеднике. В книге «Атлас Азербайджанской ССР» (1963) дано современное размещение зимовок птиц (Ханмамедов, Мустафаев) и карта зимовки важнейших видов птиц в Кызылгаджском заповеднике (Туаев).

Продолжалось изучение современного размещения зимовок птиц и их зимней жизни в низменном Талыше, особенно в Кызылгаджском заповеднике (Виноградов, 1959; Доброхотов, 1963; Газанчян, 1960, 1962, 1963, 1965; Дроздов, 1966; Греков, 1962, 1965; Исаков, 1965; Олигер, 1967; Туаев и Васильев, 1967). Изучена зимовка охотничье-промысловых птиц на озерах и, частично, суши Мильской степи (Виноградов, 1963, 1967). В статьях Г. Т. Мустафаева (1964, 1969); В. Т. Бутьева, О. А. Волкова и Н. Н. Дроздова (1965) и А. М. Алекперова и Г. Т. Мустафаева (1966) разбирался вопрос о гибели и перегруппировке птиц на зимовках под влиянием сильного похолодания при сочетании глубокого снега, а также влияние на зимовку наиболее мягких зим без снежного покрова. Интересные сведения содержит статья Г. Т. Мустафаева, Е. М. Чиликиной и Ш. Якубова (1969).

Пролет птиц

Пролет птиц в АзССР изучен слабо. Но все же сообщения Г. Радде (1885), М. Мензбира (1895) и других старых натуралистов о пролете птиц в Закавказье уточнены и пополнялись работами ряда орнитологов Советского Азербайджана. В работах А. Я. Тугаринова и Е. В. Козловой-Пушкаревой (1935, 1938), Ю. А. Исакова и К. А. Воробьева (1940) даны интересные сведения о пролете птиц на южном и юго-западном Каспии. С начала марта до середины мая 1937 г. А. И. Ивановым (1952) собрано много материалов по птицам и проведены весенние наблюдения над ними у Кумбаши и Калиновки в районе устья р. Виляжчай и на о. Сара.

В сборнике «Памяти академика Петра Петровича Сушкина» (1950) помещены две работы по птицам Талыша. Первая из них — А. Я. Ту-

гаринова «Весенний пролет птиц у берегов Талыша», где дается общий календарь пролета, краткие заметки по пролету 136 видов птиц, а в конце работы — условия пролета, пролетные популяции и комплексы. Вторая работа — Е. В. Козловой «Формирование летнего комплекса птиц на островах Каспийского моря» характеризует отлет зимующих и весенний прилет летних птиц на островах Сара и Кулагин. В. В. Виноградовым (1967) изучен пролет водно-болотных птиц в Мильской степи.

Много новых наблюдений и фактов о пролете птиц в Азербайджане содержат почти все вышеуказанные фаунистические и экологические работы орнитологов. Также немало сведений по данному вопросу содержится в монографических работах по отдельным видам или группам птиц Азербайджана. Имеются сообщения о миграциях отдельных видов, в частности большого баклана (Гладков, 1957; Соколова, 1959).

Гнездовая жизнь и линька птиц

Почти все орнитофаунистические работы по летнему комплексу фауны Азербайджана содержат определенные фрагменты по гнездовой жизни и частично по особенности линьки птиц. Довольно богаты фактами в этом отношении работа К. М. Гамбарова (1954) по южному склону Большого Кавказа, статьи Д. Г. Туаева (1965), Г. Т. Мустафаева и А. И. Ханмамедова (1969) по птицам северо-восточной части Азербайджана, а также В. В. Виноградова и С. И. Чернявской (1965) и В. С. Грекова (1965) по птицам Кызылгаджского заповедника.

Монографически исследована А. Г. Дюниным (1948) биология чайки-хохотуньи — одного из наиболее массовых видов птиц в Кызылагаджском заповеднике 25—30 лет назад. Интересные сведения о летней жизни некоторых птиц в Азербайджане содержит книга Е. П. Спангенберга «Рассказы натуралиста» (1958). А. И. Ханмамедовым (1955, 1955а, 1956, 1965, 1971) изучена биология кеклика, фазана, турача, каспийского улара и кавказского тетерева (Ханмамедов, Асланбекова, 1965) в Азербайджане. А. И. Ханмамедовым (1962, 1965б, 1971) написаны специальные статьи по биологии куриных птиц в северо-восточной части Азербайджана. Имеются статьи М. К. Газанчяна к биологии турача (1948) и каменной куропатки (1952). Изучена линька турача (А. К. Рустамов, 1956) и всех куриных птиц в Азербайджане (Ханмамедов, Мустафаев, рукопись). Статья А. К. Оганеева (1954) посвящена биологии большого баклана в Кызылгаджском заповеднике.

Подробно изучена биология, в том числе гнездовая жизнь, сороки, серой вороны и грача в Азербайджане (Рустамов, Мустафаев, 1958; Мустафаев, 1958, 1959), а также линька этих птиц (Мустафаев, 1960). Обращено внимание на роль построек вороновых для гнездования других видов птиц в Прикуринской низменности (Мустафаев, 1962, 1963). Впервые найдена К. М. Гамбаровым (1956) белохвостая пигалица в гнездовое время на озерах Мильской степи и указано на ее вероятное гнездование здесь, что в дальнейшем достоверно установлено и изучено В. В. Виноградовым (1963). Изучена гнездовая жизнь черноголовой овсянки (Гамбаров, Багирова, 1957) и сравнительная экология всех овсянковых Азербайджана (Гамбаров, Мустафаев, Сильвестрова, 1961). Опубликованы статьи по экологии жулана (Ханмамедов, Мустафаев, 1960; Агамалиев, 1961), зеленой щурки (Газанчян, Мустафаев, 1961) и золотистой щурки (Мустафаев, Ханмамедов, 1961). Г. Т. Мустафаевым изучены особенности размножения и постэмбрионального развития белоусой славки (1960), дубоноса (1962) и сизого голубя (1963).

Н. И. Бурчак-Абрамовичем (1962) впервые установлено гнездование средиземноморского сокола в Кобыстане. Имеются работы В. В. Виноградова о гнездовании черного грифа на Бездаге (1963а) и водоплавающих и болотных птиц на озерах Ах-гель в Мильской степи (1965). Некоторые работы Н. В. Кокшайского (1964, 1965, 1966) об экологической морфологии цапель содержат материалы из Азербайджана. Представляет научный интерес статья Л. А. Смогоржевского и С. И. Золотухина (1965) о зимнем размножении обыкновенной оляпки в Талыше. Д. Г. Туаевым и В. И. Васильевым изучена биология большой поганки (1965а), белоглазого и красноносого нырков (1965) и усатой синицы (1965б) в Азербайджане, а В. С. Грековым (1965) — гнездование лысухи и султанской курицы в Кызылгаджском заповеднике. Хорошо изучена Р. Г. Мустафаевой (1964, 1965, 1965а, 1966, 1966а, 1967) экология черного, певчего, белозобого дроздов и дерябы в Азербайджане. Представляет интерес исследование В. И. Васильева (1968) по экологии рыбоядных птиц в Азербайджане. Подробно изучена В. С. Грековым (1965а), Г. Т. Мустафаевым и К. Д. Кязымовым (1965, 1965а, 1966) жизнь гнездовых колоний голенастых и веслоногих, а частично — жизнь гнездовых колоний всех птиц (Мустафаев, Кязымов, 1966а) в Кызылагаджском заповеднике. Опубликована статья К. М. Гамбарова и Г. Т. Мустафаева (1966) о биологии черногрудого воробья в Азербайджане и сообщения Г. Т. Мустафаева по экологии египетской цапли (1969) и гирканского домового воробья (1969а).

Питание птиц

Специальных работ по питанию птиц в Азербайджане мало. А. А. Красавцев (1937) опубликовал небольшую заметку о пище турача. В одной из работ Н. А. Гладкова и В. С. Залетаева (1955) разбирался вопрос о питании серебристой чайки на Каспийском море. А. И. Ханмамедовым (1956, 1956а) приводятся материалы по питанию горлицы, сапсана, пустельги, черного коршуна, болотного луня, сизоворонки, удода, золотистой щурки, большой синицы, полевого и домового воробьев, хохлатого жаворонка, зарянки, серой мухоловки, скворца, грача и сойки в Азербайджане. В другой статье этого автора (1961) речь идет о питании серой куропатки, кеклика, фазана, перепела, горлицы, сизоворонки и золотистой щурки в Куба-Хачмасской зоне Азербайджана.

Г. Т. Мустафаевым (1958а, 1959, 1961) изучено питание сороки, грача и серой вороны, а также вредных птиц Азербайджана (1967). Довольно подробно изучено питание большого баклана на юго-западном Каспии (Туаев, Васильев, Магеррамов, 1965), питание черного, певчего, белозобого дроздов и дерябы (Мустафаева, 1965б, 1967). В статье В. И. Васильева (1967) говорится о питании обыкновенной чайки, обыкновенной крачки и большой поганки. Подробно изучено питание гнездовых птенцов голенастых и веслоногих птиц в Кызылагаджском заповеднике (Мустафаев, Кязымов, Аббасов, 1967).

Кроме вышеперечисленных специальных работ по питанию птиц Азербайджана, многие из фаунистических и экологических работ содержат материалы по данному вопросу (Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1935, 1938; Исаков, 1940; Исаков, Воробьев, 1940; Дюнин, 1948; Туаев, 1957а, 1957б, 1957в, 1958; Мустафаева, 1967; Виноградов, 1967; Васильев, 1968). Хороший материал по питанию кеклика содержит статья М. К. Газанчяна (1954), черноголовой овсянки — К. М. Гамбарова и Х. А. Багировой (1957), жулана — А. И. Ханмамедова и Г. Т. Муста-

фаева (1960), золотистой щурки — Г. Т. Мустафаева и А. И. Ханмамедова (1961), зеленой щурки — М. К. Газанчяна и Г. Т. Мустафаева (1961) и т. д.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

В первых орнитологических работах имелись сугубо приблизительные оценки численности птиц, полученные методом субъективного учета. Почти во всех фаунистических и даже многих экологических работах по птицам Азербайджана численность их выражалась в неопределенных терминах «много», «средне», «мало» и т. п Только за последние 35—30 лет появились работы, содержащие результаты объективного учета.

Наиболее хорошо изучена в количественном отношении зимовка птиц в Кызылагаджском заповеднике. Первая попытка изучения численности птиц, зимующих в заповеднике, сделана А. Я. Тугариновым и Е. В. Козловой-Пушкаревой (1935, 1938). В дальнейшем численность птиц, зимующих в Кызылагаче, разбиралась почти во всех работах, касающихся зимовки птиц в заповеднике. Можно указать в этом отношении на работы Д. Г. Туаева (1957), В. В. Виноградова и С. И. Чернявской (1963), М. К. Газанчяна (1963, 1965а), Б. П. Доброхотова (1963), В. С. Грекова (1965), Ю. А. Исакова (1965), Т. И. Олигера (1967) и т. д.

В работе Г. Т. Мустафаева и Ч. А. Агаевой (1969) дана биомасса птиц Кызылгаджского заповедника и ее сезонные изменения. Летняя численность основных птиц Кызылагаджского заповедника изучена В. С. Грековым (1965а), а также Г. Т. Мустафаевым и К. Д. Кязымовым (1965, 1966а). В. В. Виноградовым (1963, 1965, 1967) изучена численность охотничье-промысловых птиц на озерах Мильской степи. Исследованиями А. Г. Дюнина (1948) по чайке-хохотунье, А. И. Ханмамедова (1955, 1955а, 1956, 1971 и др.) по куриным, Г. Т. Мустафаева (1959) по вороновым, Р. Г. Мустафаевой (1967) по дроздам и В. И. Васильева (1968) по рыбоядным птицам охвачено современное состояние численности этих групп птиц в Азербайджане.

За последние 10 лет проводились существенные исследования по населению птиц отдельных ландшафтов Азербайджана. Так, А. М. Чельцовым-Бебутовым (1959) написана статья методического характера о количественной оценке птичьего населения открытых ландшафтов, а Н. Н. Дроздовым (1963) — придорожного населения птиц по материалам, собранным в низменном Азербайджане. Исследовано зимнее население птиц Ширванской степи (Злотин, 1963), горно-лесной зоны северного Азербайджана (Дроздов, 1963) и Талыша (Мустафаев, Агаева, 1968; Мустафаев, 1968), Н. Н. Дроздовым (1963, 1965) изучено летнее и осеннее население птиц в культурных ландшафтах Зуванда и летнее население птиц основных ландшафтов всего Азербайджана. Г. Т. Мустафаевым (рукопись) подробно изучено население птиц Талыша и его сезонное изменение в биотопическом разрезе.

РОЛЬ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА В ИЗМЕНЕНИЯХ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

В фаунистических и экологических работах ряда зоологов (Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1935, 1938; Исаков, 1940; Верещагин, 1947; Дюнин, 1948; Гамбаров, 1954; Ханмамедов, 1956; Мустафаев, 1959; Виноградов, 1967; Васильев, 1968 и т. д.) имеются попытки выяснения роли человека и его деятельности в распространении и жизни птиц Азербайджана или его отдельных районов. Почти все работы об азербай-

джанских зимовках птиц содержат высказывания о воздействии человека на них. Есть специальные статьи о роли деятельности человека в изменениях фауны и населения птиц в Азербайджане, а также указания ряда зоологов (Белов, 1924; Витович, 1924, 1930; Мышецкий, 1929; Головин, 1935; Благовещенский, 1935; Шапошников, 1936; Бёме, 1937 и др.) на отрицательное воздействие неограниченной охоты на запас ценных птиц. Особое внимание на это обратили Г. П. Дементьев (1949), Н. К. Верещагин (1946, 1950, 1960) и другие зоологи нашей страны. Опубликованы статьи Д. Г. Туаева (1957, 1962, 1965) о перспективах существования зимовок водоплавающих птиц в связи с рыбохозяйственными мероприятиями и о некоторых изменениях в фауне водоплавающих и болотных птиц в Азербайджане.

А. Г. Дюниным (1960) даны основные изменения состава орнитофауны Малого Кызылагаджского залива в связи с его опреснением, а Н. И. Бурчак-Абрамовичем и К. М. Гамбаровым (1961) — изменения в фауне и населения птиц в связи с освоением Кобыстана. Ф. Ф. Алиевым и А. И. Ханмамедовым (1963) разбирались результаты и перспективы акклиматизации птиц, а Г. Т. Мустафаевым (1964, 1965) и Ю. А. Исаковым (1965) — основные причины, в том числе антропогенные, уменьшения запаса птиц на зимовках в Азербайджане и мероприятия по их сохранению. В статье Г. Т. Мустафаева и К. Д. Кязымова (1966а) говорится об изменении размещения гнездовых колоний птиц в Кызылагаджском заповеднике за последние годы и роль человека в нем. В работах Н. Н. Дроздова (1963, 1963а, 1963б, 1965, 1968) дана подробная характеристика значения культурных ландшафтов и его отдельных фаций для фауны и населения птиц в Азербайджане.

Г. Т. Мустафаевым (1967, 1967а) разбирались вопросы, связанные с ролью хозяйственной деятельности человека в создании обилия пищи для птиц и в обнаружении пищи птицами. Им же написаны работы (Мустафаев, 1967а, 1968а, 1969, 1970, 1970а, 1970б, 1971, 1971а, 1971б, 1972) о связи птиц с поселениями человека в Азербайджане. В одной из работ Г. Т. Мустафаева (1969) приведены новинки по распространению и характеру пребывания около 50 видов птиц в Азербайджане и роль человека в этом. В специальной работе Н. В. Кокшайского и Г. Т. Мустафаева (1967) разбирались вопросы об ассоциациях птиц с домашними животными. Г. Т. Мустафаевым и М. К. Газанчяном (1969) установлен список редких и исчезающих птиц Азербайджана, вероятные причины их редкости, а также пути восстановления численности и предотвращения полного исчезновения этих птиц. Изучена гибель животных, в том числе птиц на автомобильных дорогах (Алекперов, Мустафаев, 1971).

ИЗУЧЕНИЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ ПТИЦ

Внутренние паразиты птиц Азербайджана изучены неплохо, причем почти все работы в этом отношении выполнены за советское время. В области паразитофауны домашних птиц защищены три докторских и несколько кандидатских диссертаций, опубликовано около 50 научных работ (книг, статей, сообщений). Также много сделано по изучению гельминтофауны отдельных экологических групп диких птиц. Защищены две докторские и шесть кандидатских диссертаций, опубликованы две монографии и около 50 научных статей.

Так, завершены монографические исследования Г. Б. Касимова (1956) по гельминтофауне куриных птиц. Довольно подробно изучена гельминтофауна охотничье-промысловых водоплавающих птиц (Шах-

тахтинская, 1953, 1953а, 1959, 1959а). Вышло много интересных работ по гельминтофауне рыбоядных птиц Кызылагаджского заповедника (Саилов, 1962, 1962а, 1965, 1965а, 1966). Завершены исследования Н. А. Фейзуллаева (1962) по фауне и экологии гельминтов голенастых птиц в низменных районах Азербайджана. Сделаны дополнения к изучению гельминтов цаплевых (Фейзуллаев, 1961; 1963; Шахтахтинская, Саилов, 1966), чайковых (Саилов, 1963; Керимова, 1964), веслоногих (Атакишиев, 1964; Саилов, 1965) и поганок (Саилов, 1966). В монографии С. М. Ваидовой (1968) о фауне и экологии паразитических червей рыбоядных птиц всего Азербайджана даны результаты исследований автора за 1961—1965 гг. и обобщена литература. Выполнена интересная работа по фауне и экологии гельминтов хищных птиц Ленкоранской области (Самедов, 1967).

Представляют большой интерес результаты другого направления — изучение паразитофауны птиц отдельных природных районов Азербайджана. Так, в Ленкоранской области изучена гельминтофауна не только рыбоядных птиц, но и многих других (Поспелова-Штром, Штром, 1940; Касимов, Ваидова, Фейзуллаев, 1959, 1962, 1963). Большинство из этих работ выполнено в 1955—1960 гг. Имеются специальные работы по гельминтофауне птиц Кура-Араксинской низменности (Касимов, Фейзуллаев, 1965), Нахичеванской АССР (Садыхов, 1964, 1967) и Апшеронского полуострова (Гаджизалов, 1963). Отдельные статьи Н. М. Ширинова (1962), С. М. Ваидовой (1963), З. М. Шахтахтинской и Д. И. Саилова (1965), Д. И. Саилова (1967), а также научно-популярная книга Г. Б. Касимова и Н. А. Фейзуллаева (1964) содержат много новых сведений о внутренних паразитах диких птиц Азербайджана. С. М. Ваидовой проводятся исследования по гельминтофауне птиц Азербайджана в эколого-географическом освещении.

Имеется явное отставание в изучении эктопаразитов птиц Азербайджана. Только в последнее время сотрудники Института зоологии АН АзССР начали обращать особое внимание на эту группу паразитов птиц. Довольно подробно исследованы гамазовые клещи птиц и их гнезд (Гаджиев, 1968). Изучены аргасовые клещи птиц (Абусалямов, 1966). Частично исследованы эктопаразиты врановых (Мустафаев, 1959), дроздов (Мустафаев, 1967) и куриных (Ханмамедов, 1971). Выполнена кандидатская диссертация З. А. Мустафаевой (1972) по эктопаразитам синантропных птиц Азербайджана. Начато изучение краснотелковых клещей птиц (Л. В. Мульярская) и пухоедов водно-болотных птиц (Т. А. Дубовченко). С 1967 г. изучаются паразитоценозы перелетных птиц (М. А. Мусаев, А. Т. Гаджиев, А. В. Мулярская, Т. А. Дубовченко, С. М. Ваидова, Н. Зейниев).

ПОПУЛЯРИЗАЦИЯ И СОСТОЯНИЕ ОХРАНЫ ПТИЦ

Охранные мероприятия для птиц Азербайджана известны с древних времен; можно выделить три формы: стихийно-народную, государственную, сознательно-общественную. Наиболее длительную историю имеет первая форма. Например, уничтожение аиста, горлицы, ласточки, соловья, а также разорение гнезд любой птицы у ряда народов считается грехом. Создано много легенд и народных поговорок о полезных птицах, вызывающих сочувствие к ним и, наоборот, о вредных птицах (например, воробьях).

Начиная с раннего средневековья, а может быть, и со времен рабовладельческих государств, существовали запреты охоты в бекских, ханских и шахских владениях. Однако все эти запреты служили опре-

деленной группе людей, и ценные птицы охранялись не для народа, а для феодалов, ханов, беков и шахов. Птицы, как и любые другие ресурсы природы Азербайджана, использовались хищнически, к чему не могли равнодушно относиться ученые — любители природы. В начале текущего столетия ими было составлено несколько проектов об охране Азербайджанских зимовок охотничье-промысловых птиц. Однако все эти желания ученых исполнились только после Великой Октябрьской революции.

В 1926 г. Наркомзем АзССР объявил Кызыл-Агачский залив охотничьим заказником, а через три года, по постановлению Совета Народных Комиссаров СССР, этот залив был объявлен заповедником всесоюзного значения, где запрещалось всякого рода хозяйственное использование территории. Так был создан Заповедник им. С. М. Кирова. В начале своего существования он занимал площадь 180 тыс. га водных и земельных угодий, а в настоящее время — 88 тыс. га. Под заповедник отведены Большой залив, северная часть Малого залива, Куринская коса без поселков и рыбного завода на ней, степь на севере и северо-западе Большого залива и, наконец, северная часть п-ова Сара. За последние 30—40 лет численность зимующих в заповеднике птиц резко сократилась. Но это общее повсеместное явление. Кызылагаджский заповедник имел и имеет большое значение для охраны птиц. Здесь располагается одна из крупнейших в мире зимовок, дающая приют сотням тысяч уток, лысух, множеству гусей, цаплям, фламинго, куликам, стрепетам и другим птицам, имеются наиболее крупные в СССР гнездовые колонии голенастых птиц (200 000 гнезд).

Много птиц охраняется и в других заповедниках, а также заказниках Азербайджана. Всего в АзССР созданы 8 заповедников, общей площадью 170 тыс. га, и 14 государственных заказников, общей площадью — 200 тыс. га. Имеется два госохотхозяйства (площадь — 32 тыс. га) и два госплемпитомника (площадь — более 200 га).

Издан закон правительства АзССР об охране природы. В конце 1967 г. создан Госкомитет Совета Министров Азербайджана с 17 госинспекциями по охране природы. За короткое время своей деятельности он провел в жизнь ряд полезных мероприятий. С 1963 г. по настоящее время охране природы содействует добровольное общество охраны природы с 15 межрайонными отделениями. В обществе до 500 тыс. членов. Вопрос охраны птиц занимает определенное место в работах средних школ республики. На трех факультетах Азербайджанского государственного университета (биологическом, геологическом и юридическом) читается специальный курс по охране природы.

Однако почти все государственные и общественные мероприятия направлены на охрану объектов промысловой и спортивной охоты, тогда как большинство видов птиц (косвенно полезных) охраняется слабо. Нет ясности в Азербайджане по вопросу полезности и вредности «несъедобных» птиц. Недостаточна работа по привлечению полезных птиц. Странно, что в Азербайджане до сих пор по-существу не проводится «День птиц», если местами бывает, то это носит стихийный характер. А между тем по научной основе охраны и привлечения птиц имеется ряд популярных книг (Ханмамедов, Мустафаев, 1959, 1962; Мустафаев, 1965; Мустафаев и Ханмамедов, 1962, 1971), а также научно-популярных статей (Мустафаев, 1965, 1967, 1968; Джафаров, Мустафаев, 1968). Опубликовано очень много научных статей и сообщений о необходимости охраны птиц в Азербайджане (Белов, 1924; Витович, 1924, 1930, 1958; Головин, 1935; Бутурлин, 1935; Благовещенский, 1935; Шапошников, 1936; Бёме, 1937; Дементьев, 1949; Исаков, 1951, 1965; Чегодаев, 1957;

Виноградов, 1959; Бурчак-Абрамович, Гамбаров, 1961 и др.). Почти все работы по вопросам зимовки, пролета, гнездовой жизни, питания, а также роли деятельности человека в изменениях фауны и населения птиц Азербайджана содержат отдельные высказывания авторов о необходимости охраны птиц. Вышло учебное пособие Г. Т. Мустафаева (1970) «Охрана природы» (на азерб. языке) для вузов республики. Все эти работы должны составить научную основу рационального использования, охраны и привлечения птиц в Азербайджане.

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ОРНИТОЛОГИИ В АЗЕРБАЙДЖАНЕ

Как видно из вышеизложенного, в Азербайджане получили большой размах научные исследования в области палеорнитологии, фауны и населения птиц, их паразитофауны и экологии. В то же время имеется неоправданное отставание в отдельных областях орнитологии. Так, фауна птиц Малого Кавказа до сих пор остается неизученной, что мешает обобщению данных, полученных по другим природным районам Азербайджана. Почти во всех республиках СССР вышли в свет монографические сводки по фауне птиц, а в АзССР — пока нет. Это сильно тормозит дальнейшие исследования, а иногда способствует параллелизму и повторению в изучении птиц. Институт зоологии АН АзССР и кафедра зоологии позвоночных Азербайджанского государственного университета взялись за составление монографии «Птицы Азербайджана». Учитывая то, что Талыш является одним из наиболее интересных районов Палеарктики и птицы здесь изучены лучше, чем в любом другом районе Азербайджана, необходима монография по птицам этого района.

За последние годы Институт зоологии АН АзССР уделяет специальное внимание исследованию экологии небольших естественных групп птиц. Это направление, которым руководит профессор А. К. Рустамов, вполне оправдывает себя в деле подготовки высококвалифицированных кадров орнитологов, а также в решении многих теоретических и практических вопросов орнитологии в популяционном разрезе, и поэтому заслуживает дальнейшего расширения.

В связи с высоким развитием и сложной структурой народного хозяйства в Азербайджане, необходимо шире поставить здесь изучение птиц культурных ландшафтов и роли хозяйственной деятельности человека в изменениях фауны и населения, а также особенностей экологии птиц в новых ландшафтах.

Имеется большое отставание в области морфологии и систематики птиц в Азербайджане. Необходимо организовать эколого-морфологическое изучение птиц, в том числе их линьки, которое может дать полезные материалы для бионики. Очень много вопросов в области изучения внутривидовой систематики птиц ожидают своего решения. Весьма желательно организовать работы по экспериментальному изучению экологии птиц. Мало работ по разработке научных основ использования птиц как биологических агентов по борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства Азербайджана. Необходимо усилить научные работы в области рационального использования охотничье-промысловой фауны и шире развивать изучение медицинского и ветеринарного значения птиц. Заметно отстает изучение эктопаразитов птиц. Нужно проводить работы по изучению биомассы птиц в отдельных ландшафтах, изучение миграций птиц, их пролет, вертикальные кочевки, ориентации и т. д.

Учитывая прогрессирующее сокращение площадей, служащих местом зимовки промысловых птиц и резкое снижение их численности, необходимо разрабатывать комплекс мероприятий, обеспечивающих охрану и обогащение птиц в Азербайджане, особенно на зимовках, являющихся наиболее крупными в СССР. Необходимо организовать комплексные исследования отдельных ландшафтов и экосистем в республике. Сейчас, после постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР «Об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов» для этого появились реальные предпосылки.

ЛИТЕРАТУРА

Агаева Ч. А. Нахождение некоторых птиц в Зуванде в зимнее время. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1969, № 1.

Агаева Ч. А., Джафаров Г. Д. Некоторые особенности авифауны Зуванда. «Мат-лы научн. конф. молодых ученых, посвящ. 50-летию Азерб. гос. ун-та им. С. М. Кирова». Баку, 1969.

Агаева Ч. А. Краткие сообщения о некоторых птицах в горах Талыша (первое сообщение). «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1972, № 2.

Агаева Ч. А. Краткие сообщения о некоторых птицах в горах Талыша (второе сообщение). «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1972а, № 4.

Алекперов А. М., Мустафаев Г. Т. О роли метеорологических факторов в зимней жизни наземных позвоночных животных в Талыше. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1966, № 3.

Алиев Ф. Ф., Ханмамедов А. И. Результаты и перспективы акклиматизации птиц в Закавказье. Сб. «Акклиматизация животных в СССР». Алма-Ата, 1963.

Алиев Ф. Ф. Ханмамедов А. И. О расселении наземных позвоночных в области западного побережья Каспийского моря и его островов. Зоогеография суши. Тез. III Всес. совещ. по зоогеогр. суши. Ташкент, 1965.

Базиев Ж. Х. Современное распространение и численность каспийского улара в Закавказье. «Зоол. журн.», 1967, т. 46, № 5.

Бапковский В. Б. К орнитофауне Закавказья. «Изв. Кавказск. музея», 1913, т. VII, вып. 3—4.

Банников А. Г. Заметка о фазане в низовьях р. Самура. «Уч. зап. Моск. городск. пед. ин-та», 1955, вып. 38.

Белов Н. К. Кое-что о причинах оскудения дичи в Закавказье. «Спорт и охота в Закавказье», 1924, № 5.

Бёме Л. Б. О тураче (*Francolinus francolinus*) в Закавказье. БМОИН, 1937, т. XI, вып. 1.

Богданов М. Птицы Кавказа. «Тр. О-ва естествоиспыт. Казанск. ун-та», 1879, т. VIII, вып. 4.

Бурчак-Абрамович Н. И. Улар на горе Арагау (Алагез). «Природа», 1946, № 10.

Бурчак-Абрамович Н. И. Залет священных ибисов в окрестности Баку. «Докл. АН АзербССР», 1946, т. 11, № 1.

Бурчак-Абрамович Н. И. Средиземноморский сокол в фауне СССР. «Зоол. журн.», 1959, т. 38, вып. 2.

Бурчак-Абрамович Н. И. К гнездованию средиземноморского сокола в Азербайджане (Кобыстане). «Уч. зап. АГУ», 1962, № 4.

Бутурлин С. А. Турач. «Боец-охотник», 1935, № 2.

Васильев В. А. Рыбоядные птицы Азербайджана. Автореф. канд. дисс. Баку, 1968.

Верещагин Н. К. Зимовки стрепетов и дрофы в восточном Закавказье. «Изв. Азерб. фил. АН», 1940, № 5.

Верещагин Н. К. Промысловые птицы и звери Азербайджана и их народнохозяйственное значение. «Изв. Азерб. фил. АН», 1943, № 5.

Верещагин Н. К. Животный мир Азербайджана. Кн. «Физическая география Азербайджанской ССР». Баку, 1945.

Верещагин Н. К. Гибель птиц от нефти в Азербайджане. «Зоол. журн.», 1946, т. 25, вып. 1.

Верещагин Н. К. Охотничьи и промысловые животные Кавказа. Баку, 1947.

Верещагин Н. К. Зимовка и промысел водоплавающей птицы в Азербайджане. «Тр. Ин-та зоол. АН АзербССР», 1950, т. XIV.

Верещагин Н. К. Особенности распространения турача в Азербайджане и перспективы расширения его ареала. «Охрана природы и озеленение», 1960, вып. 2.

Виноградов В. В. В Кызыл-Агачском заповеднике. «Охота и охотн. хоз-во», 1959, № 10.

Виноградов В. В. К размножению черного грифа на Бездаге. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Виноградов В. В. Гнездование белохвостой пигалицы в Закавказье. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Виноградов В. В. Зимовки охотничье-промысловых птиц на озерах Ах-гель. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Виноградов В. В., Чернявская Е. И. Методы учета массовых скоплений водоплавающих и степных птиц на зимовках в Кызыл-Агачском заповеднике. Сб. «Организация и методы учета птиц и вредных грызунов». М., Изд-во АН СССР, 1963.

Виноградов В. В., Чернявская С. И. Материалы по орнитологии Кызыл-Агачского заповедника. «Тр. заповедников Азербайджана», 1965, вып. 1.

Виноградов В. В. О гнездовании и зимовке водоплавающих птиц и болотных птиц на озерах Ах-гель в Мильской степи. «География ресурсов водоплавающих птиц в СССР», т. 1. М., 1965.

Виноградов В. В. Биологические ресурсы водно-болотных охотничьих угодий Мильской степи, их производственность и перспективы хозяйственного использования. «Тр. заповедников Азербайджана», 1967, вып. 2.

Витович В. В. Об охране пролетной дичи в Азербайджане. «Спорт и охота», 1924, № 8—10.

Витович В. В. Интересный случай. «Охотник», 1928, № 10.

Витович В. В. Кызыл-Агачский заповедник. «Охотник», 1930, № 8.

Витович В. В. Турач Закавказский. «Охота и охотн. хоз-во», 1958, № 12.

Витьев В. В., Волкова О. А., Дроздов Н. Н. Влияние суровой зимы 1963/64 гг. на численность водоплавающих птиц Кызыл-Агачского заповедника. «География ресурсов водоплавающих птиц в СССР», т. 1. М., 1965.

Газанчян М. К. К биологии и охотничье-промысловому значению турача в Азербайджане. Баку, 1948.

Газанчян М. К. Некоторые данные по биологии охотничье-промысловых птиц на зимовках Всесоюзного Кызыл-Агачского заповедника. «Тр. АГУ», сер. биол., 1951, т. IV.

Газанчян М. К. К биологии каменной куропатки в Азербайджане. «Тр. АГУ», сер. биол., 1952, вып. VI.

Газанчян М. К. Охотничье-промысловые птицы Азербайджана и состояние их запасов. Тез. докл. Баку, 1960.

Газанчян М. К. К вопросу об охране охотничье-промысловых птиц Азербайджана. «Мат-лы III Всес. орнитол. конф.», кн. 1. Львов, 1962.

Газанчян М. К. К вопросу о современном размещении охотничье-промысловых птиц в Азербайджане. «Мат-лы III Всес. конф. по вопросам зоогеографии суши». Ташкент, 1963.

Газанчян М. К. Там где зимуют водоплавающие. «Охота и охотн. хоз-во», 1963а, № 12.

Газанчян М. К. Численность, размещение и состояние охраны охотничье-промысловых птиц в Кызыл-Агачском заповеднике в начале формирования их зимнего комплекса в 1964 г. «География ресурсов водоплавающих птиц в СССР», т. 1. М., 1965.

Газанчян М. К. Численность, размещение и состояние охраны охотничье-промысловых птиц в Кызыл-Агачском заповеднике в начале формирования их зимнего комплекса. «Мат-лы совещ. по вопросам географии ресурсов водоплавающей дичи». Изд. МОИП, 1965.

Газанчян М. К. Численность, размещение и состояние зимовки охотничье-промысловых птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. «Мат-лы IV Всес. орнитол. конф.». Алма-Ата, 1965.

Газанчян М. К., Гамбаров К. М. Материалы по птицам Апшеронского полуострова. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1958, № 1.

Газанчян М. К., Мустафаев Г. Т. К биологии зеленой щурки в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1961, № 6.

Газанчян М. К., Мустафаев Г. Т. Дополнение к списку гнездящихся птиц Кызыл-Агачского заповедника. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1967, № 3.

Газанчян М. К., Мустафаев Г. Т. К списку птиц Апшеронского полуострова (второе дополнение). «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1968, № 2.

Гамбаров К. М. Каталог птиц Азербайджана (отряд воробьиных). Баку, 1941.

Гамбаров К. М. К распространению некоторых птиц в АзербССР. «Докл. АН АзербССР», 1947, № 7.

Гамбаров К. М. Материалы по орнитофауне восточной части южного склона Главного Кавказского хребта и прилегающей низменности. «Тр. Ин-та зоол. АН АзербССР», 1954, т. 17.

Гамбаров К. М. Нахождение и вероятное гнездование белохвостой пигалицы в Мильской степи. «Уч. зап. АГУ», 1956, вып. 7.

Гамбаров К. М. Дополнение к списку птиц Апшеронского полуострова. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1960, № 6.

Гамбаров К. М., Багирова Х. А. Распространение и биология черноголовой овсянки в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», 1957, № 6.

Гамбаров К. М., Газанчян М. К. Материалы по птицам Апшеронского полуострова. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1958, № 1.

Гамбаров К. М., Мустафаев Г. Т. О распространении и биологии черногрудого воробья в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1966, № 3.

Гамбаров К. М., Мустафаев Г. Т., Сильвестрова Н. Я. Сравнительная экология основных видов овсянковых птиц в Азербайджане. «Мат-лы научн. сессии, посвящ. итогам и перспективам развития зоол. исслед. в Азербайджане». Баку, 1961.

Гладков Н. А. Гнездовые размещения и миграции большого баклана на Каспийском и Аральском морях. «Тр. II Прибалтийск. орнитол. конф.». М., Изд-во АН СССР, 1957.

Гладков Н. А., Залетаев В. С. О рыбохозяйственном значении серебристой чайки на Каспийском море. «Вопросы ихтиологии», 1955, вып. 4.

Головин Д. К. К защите птиц на Кавказских зимовках. «Охотник», 1935, № 2.

Греков В. С. Находки некоторых птиц на юго-западном побережье Каспия. Сб. «Орнитология», вып. 3. Изд-во МГУ, 1960.

Греков В. С. О зимовке фламинго в Кызыл-Агачском заповеднике. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1962.

Греков В. С. Зимовка водоплавающих птиц в Кызыл-Агачском заповеднике в период с 1955—1958 гг. «География ресурсов водоплавающих птиц СССР», т. 1. М., 1965.

Греков В. С. К экологии лысухи, летующей на юго-западе Каспия. «Тр. заповедников Азербайджана», 1965, вып. 1.

Греков В. С. Гнездование лысухи и султанской курицы в Кызыл-Агачском заповеднике. «География ресурсов водоплавающих птиц в СССР», т. 1. М., 1965.

Греков В. С. Колонии голенастых и веслоногих птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Даль С. К. Позвоночные животные Памбакского хребта. «Зоол. сборник АН Армянской ССР», вып. 5. Ереван, 1948.

Дементьев Г. П. Материалы по орнитологии Северного Ирана. «Тр. Центр. бюро кольцев.», 1948, вып. VII.

Дементьев Г. П. Редкие птицы — памятники природы СССР. Турач. «Охрана природы», 1949, № 5.

Джафаров Ш. М., Мустафаев Г. Т. Роль биологических факторов в развитии производства. «Коммунист Азербайджана» (на азерб. яз.), 1968, № 8.

Динник Н. Я. Путешествия по Закавказскому округу и Дагестану. «Изв. Кавказск. отд. РГО», 1912, т. XX, вып. 2.

Динник Н. Я. Путешествие по Закатальскому округу и Дагестану. «Изв. Кавказск. отд. РГО», 1912, т. XX, вып. 2.

Доброхотов Б. П. Современное состояние зимовки птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Дроздов Н. Н. Зимнее население птиц горно-лесной зоны северного Азербайджана. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Дроздов Н. Н. Контрасты Азербайджанской зимы. «Природа», 1966, № 12.

Дроздов Н. Н. Распределение и структура природного населения птиц в полупустынях. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Дроздов Н. Н. К характеристике населения птиц в различных ландшафтах Азербайджана. Зоогеография суши. Тез. III Всес. совещ. по зоогеогр. суши. Ташкент, 1963.

Дроздов Н. Н. Сравнение летнего и осеннего населения птиц в культурных ландшафтах Зуванда. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Дроздов Н. Н. География летнего населения птиц в избранных ландшафтах Азербайджана. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Дроздов Н. Н. О роли заповедников в охране птиц Кавказа. Нальчик, 1967.

Дроздов Н. Н. Фауна и население птиц культурных ландшафтов. Сб. «Орнитология», вып. 8. Изд-во МГУ, 1967.

Дроздов Н. Н. Культурные ландшафты аридных областей СССР и их орнитофауна. Автореф. канд. дисс. М., 1968.

Дюнин А. Г. Чайка-хохотунья на юго-западном Каспии. М., 1948.

Дюнин А. Г. Изменение состава орнитофауны Малого Кызыл-Агачского залива в связи с его опреснением. Сб. «Охрана природы и озеленение», вып. 4. М., 1960.

Жордания Р. Г. Орнитофауна Малого Кавказа (в пределах ГрузССР). Тбилиси, 1952.

Жордания Р. Г. Новые данные о короткопалой пищухе на Кавказе. Тбилиси, 1967.

Заблоцкий В. П., Заблоцкая Л. И. Эколого-фаунистический обзор чайковых птиц юго-западного Каспия и их рыбохозяйственное значение. «Тр. Астраханск. заповедника», 1963, вып. 8.

Зарудный Н. Орнитологическая фауна Закаспийского края. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», 1796, вып. 1.

Зарудный Н. А. Экскурсии по Северо-Восточной Персии и птицы этой страны. «Записки АН», 1900, т. VIII, сер. 1; т. IX, сер. 1.

Зарудный Н. А. Птицы Восточной Персии. «Зап. Русск. геогр. о-ва», 1903, т. 34, вып. 2.

Злотин Р. И. Зимнее население птиц Ширванской степи. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Иванов А. И. Весеннее наблюдение над птицами на юго-западном побережье Каспия. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1952, т. IX, вып. 4.

Исаков Ю. А. Экология зимовки водоплавающих птиц на южном Каспии. «Тр. Всес. орнитол. запов. Гассан-Кули», 1940, вып. 1.

Исаков Ю. А. Современное состояние зимовок водоплавающих птиц на западном берегу Каспийского моря. «Тр. Центр. бюро кольцев.», 1949, вып. 7.

Исаков Ю. А. Кызыл-Агачский заповедник в заливе им. С. М. Кирова. Кн. «Заповедники СССР», т. 1. М., Географгиз, 1951.

Исаков Ю. А. Судьба зимовок водоплавающих птиц в юго-восточном Закавказье. «География ресурсов водоплавающих птиц в СССР», т. 1. М., 1965.

Исаков Ю. А., Воробьев К. А. Обзор зимовок и пролета птиц на южном Каспии. «Тр. Всес. орнитол. запов. Гасан-Кули», 1940, вып. 1.

Исаков Ю. А., Сазонова О. Н. Холода на птичьих зимовках Каспийского моря в 1939—1944 гг. «Научн.-метод. зап. Главн. упр. по заповедникам», 1947, т. IX.

Карамзин А. Н. Охрана зимовья птиц на юго-западном и южном побережье Каспийского моря. «Тр. XIII съезда естествоиспыт. и врачей в Тифлисе в 1813 г.», 1916, т. VI.

Козлова Е. В. Формирование летнего комплекса птиц на островах Каспийского моря. «Сб. памяти акад. П. П. Сушкина». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Кокшайский Н. В. Закономерности линьки и полет птиц. Кн. «Функциональная морфология птиц». М., «Наука», 1964.

Кокшайский Н. В. Роль поведения в формировании особенностей питания цапель. Сб. «Рыбоядные птицы и их значение в рыбном хозяйстве». М., «Наука», 1965.

Кокшайскиий Н. В. Морфология и поведение (на примере пищедобывательной активности цапель). Кн.: «Механизмы полета и ориентации птиц». М., «Наука», 1966.

Кокшайский Н. В., Мустафаев Г. Т. Об ассоциациях птиц с домашними животными в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1967, № 4.

Красавцев Б. А. Заметка о составе пищи кавказского турача. «Изв. Северо-Кавказск. пед. ин-та», 1937, т. XIII.

Марков Е. Л., Молокосевич Л. Л. Закатальский заповедник. Баку, 1935.

Мензбир М. А. Птицы России. М., 1895.

Мензбир М. А. Охотничьи и промысловые птицы европейской части Кавказа. М., 1900.

Мехтиев М. А. Закатальский госзаповедник. «Тр. заповедников Азербайджана», 1965, вып. 1.

Мустафаев Г. Т. К питанию и хозяйственному значению сороки в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», сер. с. х. и биол., 1958, № 4.

Мустафаев Г. Т. К эмбриональному развитию сороки. «Докл. АН АзербССР», 1958, т. XIV, № 9.

Мустафаев Г. Т. Экологические особенности массовых видов птиц семейства врановых в Азербайджане. Автореф. канд. дисс. Баку, 1959.

Мустафаев Г. Т. Питание грача в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1960, № 2.

Мустафаев Г. Т. О линьке некоторых вороновых птиц. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1960, № 3.

Мустафаев Г. С. О размещении грачевых колоний в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», сер. с. х. и биол., 1960, № 4.

Мустафаев Г. Т. Размножение белоусой славки в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1960, № 6.

Мустафаев Г. Т. О размножении и постэмбриональном развитии дубоноса в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1962, № 3.

Мустафаев Г. Т. Постройка врановых как место гнездования полезных птиц. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Мустафаев Г. Т. Особенности размножения сизого голубя в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1963, № 1.

Мустафаев Г. Т. О значении неблагоприятных метеорологических факторов для зимовки птиц на юго-западном Каспии. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1964, № 3.

Мустафаев Г. Т. Естественные враги вредителей (на азерб. яз.). Баку, 1965.

Мустафаев Г. Т. Давайте охранять природу. «Наука и жизнь» (на азерб. яз.), 1965, № 6.

Мустафаев Г. Т. Размещение гнездовых колоний птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. «Мат-лы IV Всес. зоогеогр. конф.». Одесса, 1966.

Мустафаев Г. Т. Вредные птицы. «Наука и жизнь» (на азерб. яз.), 1967, № 1.

Мустафаев Г. Т. Роль хозяйственной деятельности человека в создании обилия пищи для птиц. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1967, № 2.

Мустафаев Г. Т. Роль хозяйственной деятельности человека в обнаружении пищи дикими птицами. Сб. «Природа Северного Кавказа и ее охрана». Нальчик, 1967.

Мустафаев Г. Т. Степень внедрения диких птиц в населенные пункты — хороший показатель отношения населения к животным. Сб. «Природа Северного Кавказа и ее охрана». Нальчик, 1967.

Мустафаев Г. Т., Газанчян М. К. Дополнение к списку гнездящихся птиц Кызыл-Агачского заповедника. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1967, № 3.

Мустафаев Г. Т. Новые данные о распространении и характере пребывания птиц в Азербайджане (первое сообщение). «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1968, № 3.

Мустафаев Г. Т. Зимнее население птиц горно-лесной зоны Талыша. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1968, № 4.

Мустафаев Г. Т. Синантропизация птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Мустафаев Г. Т. К экологии гирканского домового воробья в Талыше. «Мат-лы V орнитол. конф.». Ашхабад, 1969.

Мустафаев Г. Т. К экологии египетской цапли в Азербайджане. «Мат-лы, посвящ. 50-летию АГУ». Баку, 1969.

Мустафаев Г. Т. Зимовка белого аиста на юго-западном побережье Каспия. «Природа», 1969, № 1.

Мустафаев Г. Т. К изучению размножения птиц в населенных пунктах Азербайджана. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1960, № 4.

Мустафаев Г. Т. Влияние суровой зимы 1969 г. на зимовку птиц в Азербайджане. Баку, 1969.

Мустафаев Г. Т. О связи птиц Азербайджана с поселениями человека. Сб. «Животный мир Туркмении (наземные позвоночные)». Ашхабад, 1970.

Мустафаев Г. Т. Охрана природы (на азерб. яз.). Баку, 1970.

Мустафаев Г. Т. О региональности и степени гнездования птиц на постройках человека. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1972, № 1.

Мустафаев Г. Т. Значение антропогенных ландшафтов в вертикальном распространении птиц в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1972, № 2.

Мустафаев Г. Т., Агаева Ч. А. Зимнее население птиц Зуванда. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1968, № 2.

Мустафаев Г. Т., Агаева Ч. А. Биомасса птиц Кызыл-Агачского заповедника. «Мат-лы V орнитол. конф.». Ашхабад, 1969.

Мустафаев Г. Т., Газанчян М. К. Состояние и основные задачи охраны редких и исчезающих наземных позвоночных животных в Азербайджане, 1969.

Мустафаев Г. Т., Газанчян М. К. Редкие и исчезающие виды наземных позвоночных животных Азербайджана и их охрана. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1969, № 1.

Мустафаев Г. Т., Кязымов К. Д. Особенности размножения рыбоядных птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. Сб. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Мустафаев Г. Т., Кязымов К. Д. Жизнь гнездовых колоний рыбоядных птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1965, № 2.

Мустафаев Г. Т., Ханмамедов А. И. Материалы по распространению некоторых птиц, гнездящихся колониями или небольшими группами в НахАССР. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1965.

Мустафаев Г. Т., Кязымов К. Д. Результаты статистического изучения экологии рыбоядных птиц в юго-западном Каспии. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1966, № 1.

Мустафаев Г. Т., Кязымов К. Д. Современное состояние гнездовых колоний птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1966, № 4.

Мустафаев Г. Т., Кязымов К. Д., Аббасов Г. М. Питание гнездовых птенцов голенастых и веслоногих птиц в Кызыл-Агачском заповеднике. «Изв. АН АзербССР», сер. биол., 1968, № 5.

Мустафаев Г. Т., Ханмамедов А. И. Способы биологической борьбы против сельскохозяйственных вредителей. Баку, 1962.

Мустафаев Г. Т., Ханмамедов А. И. К экологии золотистой щурки в Куба-Хачмасской зоне Азербайджана. «Изв. АН АзербССР», сер. биол. и мед., 1961, № 1.

Мустафаев Г. Т., Ханмамедов А. И. Материалы по экологии сухопутных птиц Северо-Восточной части Азербайджана. «Изв. АН АзербССР», сер. биол., 1968, № 5.

Мустафаев Г. Т., Ханмамедов А. И. Птицы Азербайджана и их хозяйственное значение (на азерб. яз.). Баку, 1971.

Мустафаев Г. Т., Чиликине Е. М., Ягубов Ш. Влияние сверхэкстремальной суровой зимы 1969 г. на зимовку птиц в Азербайджане. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1969, № 3.

Мустафаева Р. К. К экологии черного дрозда в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», сер. биол., 1964, № 5.

Мустафаева Р. К. Экология белозобого дрозда в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», сер. биол., 1965, № 2.

Мустафаева Р. К. К изучению гнезд и гнездового материала дроздов Азербайджана. Сб. «Фауна и экология наземных позвоночных Азербайджана». Баку, 1965.

Мустафаева Р. К. Очерки экологии дроздов в Восточном Закавказье (второе сообщение). «Изв. АН АзербССР», сер. биол., 1966, № 4.

Мустафаева Р. К. Экология дроздов в Восточном Закавказье. Автореф. канд. дисс. Баку, 1967.

Мышецкий Н. А. Заготовка водоплавающих птиц, зимующих в Ленкоранской низменности. «Коммунальное хозяйство», 1929, № 3—4.

Нестерова П. В. О географическом распространении каспийской горной индейки. М., 1911.

Оганесова А. К. Большой баклан в Кызыл-Агачском заповеднике. «Природа», 1954, № 12.

Олигер Т. И. Еще о численности птиц, зимующих в Кызыл-Агачском заповеднике (февраль 1963 г.). Сб. «Орнитология», вып. 8. Изд-во МГУ, 1967.

Попкова И. В., Попков А. С. Птицы и млекопитающие Закатальского гос. заповедника. «Тр. заповедников Азербайджана», 1965, вып. 1.

Пахульский А. И. Рыбоядные птицы южных морей СССР и их вред. Изд-во МОИП, 1951.

Радде Г. Орнитологическая фауна Кавказа. Тифлис, 1884.

Рустамов А. К. Европейская лесная «гирканская» фауна в Копет-Даге. «Изв. Туркменск. фил. АН СССР», 1941, № 3—4.

Рустамов А. К. О линьке турача. «Зоол. журн.», 1956, т. 35, № 8.

Рустамов А. К. Об орнитологических связях Копет-Дага с Гирканией. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1961, т. 15.

Рустамов А. К., Мустафаев Г. Т. Экологический анализ гнездовой жизни некоторых вороновых птиц. «Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТуркмССР», 1958, т. 3.

Сатунин К. А. Материалы к познанию птиц Кавказского края. Тифлис, 1907.

Сатунин К. А. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края. «Изв. Кавказск. отд. Русского геогр. о-ва», 1910, т. XX, № 2.

Сатунин К. А. О зоогеографических округах Кавказского края. «Изв. Кавказск. музея», 1911—1912, т. VII, вып. 1.

Сатунин К. А. Систематический каталог птиц Кавказского края. «Зап. Кавказск. отд. Русск. геогр. о-ва», 1912, т. XXVIII, вып. 2.

Сатунин К. А. Животный мир Мугани. Тифлис, 1912.

Сатунин К. А. Орнитологические наблюдения в степях восточного Закавказья. «Изв. Кавказск. отд. Русск. геогр. о-ва», 1914.

Сатунин К. А. Охотничьи и промысловые птицы Кавказского края. «Охота», 1915, № 3.

Сатунин К. А. К зимней авифауне степей Восточного Закавказья. «Изв. Кавказск. отд. Русск. геогр. о-ва», 1916, т. XXIII, вып. 3.

Сатунин К. А., Гизенгаузен Б. Д. Орнитологические наблюдения в Талыше. «Природа и охота», 1902.

Серебровский П. В. Результаты орнитологических наблюдений в Закавказском округе Закавказья в 1916 г. «Новые мемуары МОИП», 1925, т. XVIII, вып. 2.

Скокова Н. Н. О сезонном размещении и миграциях большого баклана на Каспийском море. Сб. «Миграции животных», вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Смогоржевский Л. А., Золотухина С. И. К биологии обыкновенной оляпки в Талыше. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Соболевский Н. И. Условия зимовья и промысел водоплавающих птиц на Ленкоранском побережье Каспийского моря. «Уч. зап. геогр. ф-та Моск. пед. ин-та», 1938.

Спангенберг Е. П., Судиловская А. М. Класс птиц в книге «Животный мир Азербайджана». Баку, 1951.

Спангенберг Е. П. Рассказы натуралиста. М., «Молодая гвардия», 1958.

Станчинский В. В. Орнитологическая экскурсия в восточное Закавказье. «Орнитол. вестн.», 1914, кн. 4.

Степанян Л. С. Эндемизм и реликтовость в авифауне Кавказа. Одесса, 1966.

Страутман Ф. И. Взаимопроникновение авифауны низменностей и горных систем Карпат, Крыма и Кавказа. Тез. докл. II Всес. орнитол. конф., ч. 3. М., 1959.

Туаев Д. Г. Результаты количественного учета речных уток, зимующих в Кызыл-Агачском заповеднике им. Кирова. «Докл. АН АзербССР», 1957, № 3.

Туаев Д. Г. Перспективы существования зимовок водоплавающих птиц в связи с рыбохозяйственными мероприятиями в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», 1957, № 4.

Туаев Д. Г. Экология речных уток, зимующих в Кызыл-Агачском заповеднике им. Кирова. «Изв. АН АзербССР», 1957, № 7.

Туаев Д. Г. Экология речных уток, зимующих в Кызыл-Агачском заповеднике им. Кирова. «Изв. АН АзербССР», 1957, № 9.

Туаев Д. Г. Экология речных уток, зимующих в Кызыл-Агачском заповеднике им. Кирова. «Изв. АН АзербССР», 1958, № 2.

Туаев Д. Г. Материалы по фауне и экологии водоплавающих птиц Самур-Дивичинской низменности Азербайджана. Сб. «Фауна и экология наземных позвоночных Азербайджана». Баку, 1965.

Туаев Д. Г. К истории создания Кызыл-Агачского государственного заповедника им. Кирова и исследований его орнитофауны. «Тр. заповедников Азербайджана», 1965, вып. 1.

Туаев Д. Г. Некоторые изменения в фауне водоплавающих птиц и болотных птиц в Азербайджане. Сб. «Новости орнитологии», Алма-Ата, 1965.

Туаев Д. Г., Васильев В. И. Усатая синица в Азербайджане. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Туаев Д. Г., Васильев В. И., Магеррамов Ч. М. Новые данные по питанию большого баклана в условиях юго-западного побережья Каспия. «Уч. зап. АГУ», сер. биол., 1965, № 7.

Туаев Д. Г., Васильев В. И. Особенности экологии белоглазого и красноносого нырка в Азербайджане. Сб. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Туаев Д. Г., Васильев В. И. Птичьи зимовки в Азербайджане. «Тр. V Всес. совещ. по охране природы», 1967.

Теодори. На местах зимовья водоплавающей дичи. «Боец-охотник», 1937, № 12.

Тугаринов А. Я., Козлова Е. В. Зимовка птиц в Талыше. «Тр. Азерб. фил. АН СССР», сер. зоол., 1935, т. XXIII.

Тугаринов А. Я., Козлова Е. В. Жизнь птиц на зимовке в Кызыл-Агачском заповеднике им. Кирова. «Тр. Азерб. фил. АН СССР», сер. зоол., 1938, т. 34.

Тугаринов А. Я. Весенний пролет птиц у берегов Талыша. «Сб. памяти акад. П. П. Сушкина». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Ханмамедов А. И. К биологии кеклика в Азербайджане. «Тр. Ин-та зоол. АН АзербССР», 1955, № 8.

Ханмамедов А. И. К биологии фазана в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», 1955, № 3.

Ханмамедов А. И. О питании некоторых птиц Кура-Араксинской низменности. «Изв. АН АзербССР», 1955, № 10.

Ханмамедов А. И. Турач в Азербайджане, его распространение, экология и хозяйственное значение. «Тр. Ин-та зоол. АН АзербССР», 1956, № 9.

Ханмамедов А. И. Материалы по орнитофауне Нахичеванской АССР. «Тр. Ин-та зоол. АН АзербССР», 1960, вып. 21.

Ханмамедов А. И. О питании некоторых видов птиц Куба-Хачмасской зоны. Баку, 1961.

Ханмамедов А. И. О распространении и численности каменной и серой куропаток в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», 1961, № 4.

Ханмамедов А. И. К биологии серой куропатки в северо-восточной части Азербайджана. «Изв. АН АзербССР», 1962, № 1.

Ханмамедов А. И. К биологии куриных в северо-восточной части Азербайджана. «Мат-лы III Всес. орнитол. конф.». Львов, 1962.

Ханмамедов А. И. Материалы к биологии каспийского улара на Малом Кавказе. «Изв. АН АзербССР», 1964, № 3.

Ханмамедов А. И. К биологии Каспийского улара на Малом Кавказе. «Мат-лы IV Всес. орнитол. конф.». Алма-Ата, 1965.

Ханмамедов А. И. Материалы к биологии куриных в северо-восточной части Азербайджана. Сб. «Фауна и экология наземных позвоночных в Азербайджане». Баку, 1965.

Ханмамедов А. И. К размножению кавказского тетерева в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», 1965, № 3.

Ханмамедов А. И. Размещение куриных в Азербайджане. «Мат-лы IV Зоогеогр. конф.». Одесса, 1966.

Ханмамедов А. И. Куриные Азербайджана (на азерб. яз.). Баку, 1971.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. Роль птиц в борьбе с вредителями лесных садоводческих и зерновых культур АзербССР. Баку, 1959.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. К экологии кавказского жулана в Азербайджане. «Изв. АН АзербССР», 1960, № 6.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. Охотничьи птицы Азербайджана (на азерб. яз.). Баку, 1962.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. Сухопутные птицы в северо-восточной части Азербайджана. «Изв. АН АзербССР», 1965, № 2.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. Вольерное разведение фазанов. «Производство совхозов и колхозов», 1965, № 8.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. Сухопутная орнитофауна северо-восточной части Азербайджана. «Изв. АН АзербССР», сер. биол., 1965, № 2.

Ханмамедов А. И., Мустафаев Г. Т. Современное распространение и численность фазана в Азербайджане. Сб. «Природа Северного Кавказа и ее охрана». Нальчик, 1967.

Чегодаев С. Охота на кекликов в Азербайджане. «Охота и охотн. хоз-во», 1957, № 12.

Чельцов-Бебутов А. М. Опыт количественной оценки птичьего населения открытых ландшафтов. Сб. «Орнитология», вып. 2. Изд-во МГУ, 1959.

Чернявская С. И. Природа Кызыл-Агачского гос. заповедника. «Тр. заповедников Азербайджана», 1965, вып. 1.

Шапошников Л. О. О тураче в Закавказье. «Боец-охотник», 1936, № 5.

Т. П. Шеварева

О НАЛИЧИИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ У СВИЯЗИ В ПРЕДЕЛАХ СССР

Материалы, получаемые в результате кольцевания птиц, все шире используются при решении многих теоретических и практических вопросов. Однако выясняется, что не все авторы, пользующиеся материалами кольцевания, владеют методикой их обработки. Это побуждает нас коротко перечислить здесь важнейшие принципы, на которых строится использование метода кольцевания птиц для изучения их биологии.

Во-первых, часто не замечают разницы между двумя типами мечения птиц — индивидуальным и массовым — и не знают границ их применения. Отличия заключаются в следующем: индивидуальное мечение служит для детального изучения поведения немногих особей в течение сравнительно небольшого срока наблюдения (обычно не более одного полевого сезона работы) и на ограниченной территории в несколько десятков километров. Для повышения эффективности этого способа используются цветные кольца и метки, различимые в бинокль; окрашивание оперения птиц в яркие цвета; прикрепление к животным миниатюрных радиопередатчиков и т. п.

Массовое мечение птиц позволяет судить об особенностях сезонного размещения, присущих популяции в целом. При этом сведения о поведении изучаемой популяции получают на основании сообщений о встречах помеченных особей. В этом случае каждое сообщение о добыче окольцованной особи имеет интерес лишь в сумме с другими такими же сообщениями. Установленные таким способом закономерности являются статистическими.

Главное преимущество массового кольцевания птиц заключается в том, что сведения о жизни изучаемой популяции мы получаем в течение многих лет, во все сезоны года и с обширной территории, крайние пределы которой удалены от места кольцевания за десятки тысяч километров.

Следует отметить, что подход к изучению биологии птиц с помощью индивидуального и массового мечения отражает коренные различия в методологии современной науки вообще. О различиях в приемах изучения особи и популяции много сказано в обзоре Э. Макфедьена (1965), который говорил и о необходимости применения качественных показателей в экологии животных, т. е. об использовании статистических методов.

Пренебрежение этими важными положениями приводит, например, к тому, что смешивают два различных понятия: консервативное поведение особи и консерватизм сезонного размещения популяции. В результате на основе залетов отдельных особей в несвойственные популяции места делают выводы о полном отсутствии пространственного разграничения популяций в нашей стране на всем пространстве от западных границ до Енисея. Между тем с помощью кольцевания уже установлено, что привязанность особей к территории изменяется с возрастом и окончательно определяется лишь после достижения ими половозрелости. Отдельные особи могут ослабеть или отстать от стаи во время пролета, заблудиться, сменить партнера и улететь вслед за ним в чужой гнездовой район и т. п. Поведение же популяции в целом отличается гораздо большим постоянством; из года в год она занимает один и тот же гнездовый район и улетает оттуда на зиму в один или несколько зимовочных регионов, постоянных для данной популяции.

Изучая территориальные связи птиц, часто рассматривают такие разные вопросы, как эволюционное значение миграций птиц и практические задачи ведения охотничьего хозяйства. Между тем существо этих вопросов совершенно различно, и методический подход к их решению не может быть одинаковым. Для теоретических построений переход в другую популяцию даже одной особи из тысячи существующих, вероятно, может иметь какое-то значение, для практики же охотничьего хозяйства достаточно знать, что около 80—90% выживших уток возвращается к местам своего рождения. На этом основании уже можно делать выводы о наличии популяций, что способствует рациональному ведению охотничьего хозяйства.

Затем представляется неясным вопрос о «границах» между популяциями. Линейных границ (как бы заборов между птицефермами) нет и не может быть в природе, поэтому правильнее говорить о пограничной или переходной зоне, которая может быть достаточно широкой (например, включать в себя ряд областей, расположенных по течению верхней Волги и т. п.). Как границу можно рассматривать такую территорию, откуда 50% птиц улетает в одну сторону, а 50% — в другую. В таком случае линию можно провести там, где даже для птенцов из одного гнезда оба направления миграций вероятны в равной мере[1].

Несколько замечаний о способах картирования сезонного размещения и миграций птиц. Самый простой способ, когда соединяют прямой линией место кольцевания и встречи окольцованной особи, оправдывает себя только в тех случаях, если линия может в какой-то мере отразить реальное направление движения птицы. А это лишь при условии, что между мечением и добычей этих птиц прошло не более трех-четырех месяцев. Во всех остальных случаях (в особенности по прошествии нескольких сезонов) проведение линий крайне нецелесообразно, так как может ввести в заблуждение малоподготовленного читателя, невольно создавая впечатление о несуществующих направлениях миграций.

Из сказанного ясно, что с методологической точки зрения карты, опубликованные в статье А. М. Чельцова-Бебутова и А. К. Кошкиной (1968), составлены крайне неудачно. Там соединены прямыми линиями места кольцевания и встреч окольцованных уток даже через много лет после мечения, а, кроме того, условные знаки мест встречи не указывают на сезон добычи. Последнее особенно важно отметить, так как все

[1] Такое явление отмечено в природе для белого аиста: из пограничной области р. Везер (ФРГ) два птенца из одного гнезда мигрировали на запад, а два других — на восток (Schüz, 1962).

встречи окольцованных уток, в том числе и свиязей, на территории нашей страны произошли не в гнездовое время, а в сезон охоты, т. е. в период весенних и осенних миграций. Если учесть это обстоятельство, то мы увидим на приведенной в их статье карте (рис. 5, стр. 22), как отчетливо разграничиваются две популяции свиязи: одна — населяющая север европейской части СССР и северное Зауралье, а другая — юго-запад Западной Сибири (помеченная на линьке в дельте Волги). Большинство линий, условно отображающих на этой карте территориальные связи, идет двумя компактными пучками. Некоторый перекрест этих линий, вызванный, в основном, осенними кочевками и миграциями этих уток, вполне естествен, так как во время пролета разные популяции вполне могут пролетать над одной и той же территорией (хотя часто это бывает в несколько различные сроки).

Таким образом, противоречивые суждения о наличии или отсутствии популяций у уток в значительной мере основаны на неправильном понимании самой сути статистических закономерностей, выявляемых с помощью массового кольцевания. Только дальнейшее развитие массового мечения птиц и применение количественных методов обработки полученных данных позволит создать теорию сезонного размещения птиц, которая сможет сочетать в себе элементы консерватизма территориальных связей и расселения птиц, так же как физики создали теорию, объединившую в себе явления, связанные и с волновой, и с корпускулярной природой света, казавшиеся прежде взаимоисключающими.

СЕЗОННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ СВИЯЗИ

Из речных уток свиязь совершает в нашей стране наиболее далекие миграции. Некоторые особи, окольцованные в странах Западной Европы, встречаются даже за Енисеем, куда не долетают другие виды уток, зимующие в Европе. В связи с этим высказывается суждение, что свиязь не может обладать такими же четкими территориальными связями, как кряква (вид наиболее склонный к оседлости), географические популяции которой были нами описаны ранее (Шеварева, 1968). Однако население свиязей нашей страны также отчетливо разделяется на несколько крупных географических популяций. Лучше всего изучена европейская популяция свиязи, так как помимо данных, полученных с помощью мечения свиязей в нашей стране, имеется обширный материал по встречам этих птиц, окольцованных во время зимовок в Англии, Голландии, Бельгии, Дании и других странах Европы. Приведенные ниже обобщения основаны на анализе 1071 данного о встречах окольцованных свиязей.

В европейской части нашей страны молодые свиязи в августе еще не покидают районов своего гнездования. Они встречаются в это время поблизости от мест кольцевания даже в Канино-Тиманском районе Архангельской обл. Движение птиц к юго-западу отмечено в начале сентября: молодая свиязь к 7/VIII улетела из Мурманской области на юг Финляндии (900 км к юго-западу). К началу октября молодые свиязи уже мигрируют далеко за пределы нашей страны: в это время их встречают в Польше, Дании и даже Ирландии, т. е. на расстоянии от 1300 до 2600 км к западу и юго-западу от места их кольцевания.

В зимнее время свиязи, окольцованные во всей северной полосе европейской части СССР от Ленинградской и Мурманской областей до Коми АССР, встречены преимущественно у берегов Северного моря и на Атлантическом побережье Европы (в сумме 92%), лишь одна птица, родившаяся в Коми АССР, оказалась на зимовке в Италии (8%,

табл. 1). Следовательно, птицы, помеченные зимой в странах Западной Европы, омываемых Северным морем, принадлежат к этой же популяции. Наиболее массовое мечение зимующих свиязей проводилось в Англии и Голландии. Встречи окольцованных там особей помогают нам уточнить гнездовой ареал европейской популяции свиязи.

Таблица 1

Зимовки свиязей, окольцованных на гнездовье и линьке в европейской части СССР (включая Астраханский заповедник) и в Казахстане

Районы зимовок и раннего пролета	Количество встреченных экземпляров с ноября по март											
	окольцованных на гнездовье в европейской части СССР				помеченных на линьке в дельте Волги				помеченных на линьке на озерах Западной Сибири и Северного Казахстана			
	XI	XII—II	III	всего, %	XI	XII—II	III	всего, %	XI	XII—II	III	всего, %
Северное и Атлантическое побережье Западной Европы	4	6	1	92	1	17	—	26	2	—	—	4
Италия, юг Франции и Испания	1	—	—	8	4	15	3	31	4	4	3	21
Балканы	—	—	—	—	3	7	3	19	1	4	4	17
Черное море	—	—	—	—	2	1	1	6	1	—	1	4
Запад Каспийского моря	—	—	—	—	1	7	1	13	—	10	1	21
Восток Каспийского моря и Средняя Азия	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	8	25
Пакистан и Индия (запад)	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	4
Африка (Алжир, Тунис, Египет, Эфиопия, Восточное Средиземноморье)	—	—	—	—	—	4	—	5	—	2	—	4
Всего, абс. и %		12		100		70		100		52		100

Сроки кольцевания этих птиц представлены в табл. 2. Из этой таблицы мы видим, что массовое кольцевание наших свиязей начинается в Голландии с октября, а в Англии на месяц позже — только с ноября. Птицы же, помеченные там в августе и сентябре, в СССР встречаются редко, они не относятся к числу регулярных мигрантов из нашей страны. Мечение зимующих свиязей продолжается в Англии и Голландии вплоть до конца марта. На весеннем пролете их отлавливают также — по пути в нашу страну — в Бельгии и Дании. Самые поздние из пролетных особей, прилетевших в тот же год для гнездования в Советский Союз, пойманы в Дании на о. Лолланн 20/IV.

Каждый год уже во второй половине апреля (через 1—3 месяца после их кольцевания) у нас добывают много свиязей, помеченных голландскими, английскими, датскими и бельгийскими кольцами. Пункты их встреч показаны на карте (рис. 1). В это время открывается весенняя охота на водоплавающих птиц в РСФСР. Окольцованных птиц охотники добывают в центральных областях европейской части страны преимущественно на верхней Волге, Оке и в верховьях Дона. Лишь немногие птицы успевают в апреле пересечь среднюю Волгу и долететь до Урала.

Таблица 2

Кольцевание свиязей на местах зимовок в зарубежных странах и СССР

Месяц кольцевания	Количество экземпляров, добытых в СССР после кольцевания						
	в Англии	в Голландии	в Бельгии	в Дании	в Исландии	в Индии и Пакистане	в СССР Гасан-Кули
Июнь	—	2	—	—	1	—	—
Июль	—	—	—	—	7	—	—
Август	2	6	—	—	4	—	—
Сентябрь	5	4	—	—	—	—	1
Октябрь	2	50	—	8	—	—	11
Ноябрь	12	66	2	2	—	—	17
Декабрь	23	52	11	1	—	1	—
Январь	55	79	5	—	—	3	—
Февраль	49	62	9	2	—	3	—
Март	33	61	11	—	—	—	—
Апрель	3	10	—	1	—	—	—
Май	—	—	—	—	—	—	—
Всего . . .	184	392	38	14	12	7	29

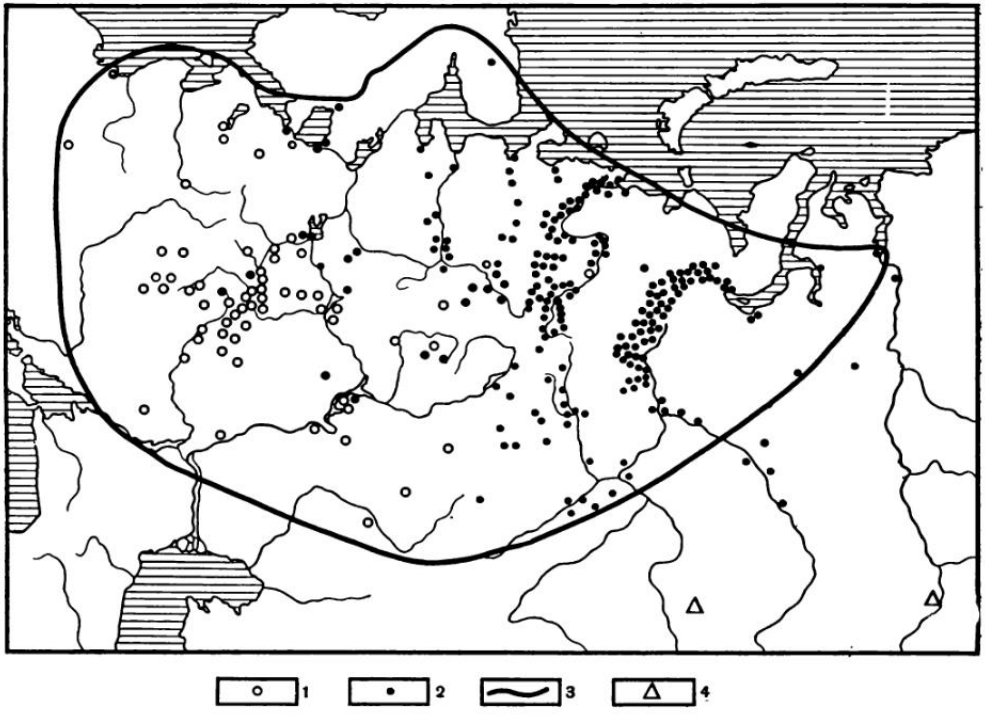


Рис. 1. Места встреч свиязей, окольцованных на зимовках в Англии, Нидерландах и Бельгии:

1 — на пролете в апреле; *2* — на пролете в предгнездовое время (май — начало июня); *3* — территория, на которой были встречены свиязи во время осенних миграций (август — сентябрь); *4* — встречи двух особей за пределами этой территории

Размещение окольцованных особей по территории нашей страны в мае показано в табл. 3 и на рис. 1. Табл. 3 показывает, что свиязи, зимующие на Северном море, встречаются в мае и начале июня, или на севере европейской части СССР (40—45% всех окольцованных особей), или на севере за Уралом — в Ханты-Мансийском и Ямало-Ненецком национальных округах Тюменской области (28—42%). Остальные птицы еще находятся на пути к этим местам: они пересекают Средний и Южный Урал (8—14%) и другие области. На рис. 1 видно, что районом самых массовых встреч окольцованных птиц является левобережье нижней Оби и ее левые притоки. В начале июня некоторые особи обнаружены, видимо, на гнездовье, по рекам Пур, Таз, Вах и даже на левом берегу в самых низовьях Енисея. Таким образом, на севере Западной Сибири свиязи, улетающие на европейские зимовки, занимают на гнездовье все междуречье Оби и Енисея в их нижнем течении, т. е. проникают дальше к востоку, чем шилохвости из аналогичной европейской популяции, которые, как правило, не распространяются на правый берег Оби. Лишь очень небольшая доля птиц, окольцованных на Европейских зимовках, достигает в Западной Сибири ее юго-восточных областей (всего 1—3%). Это важно отметить, так как там уже гнездятся птицы, зимующие в Азии (табл. 3).

Таблица 3

Распределение окольцованных свиязей по территории СССР в предгнездовое и послегнездовое время (с мая по сентябрь), %

Место встреч в СССР (регионы)	Районы кольцевания на линьке и зимовке									
	Северное море (зимовка): Англия, Голландия				Азия (зимовки): Туркмения, Пакистан, Индия		Северный Казахстан (линька)		Дельта Волги (линька)	
	V	VIII—IX	V	VIII—IX	V	VIII—IX	V	VIII—IX	V	VIII—IX
Европейская часть СССР										
Север	45	17	40	21	—	—	—	—	—	—
Северо-запад	3	12	2	10	—	—	—	—	—	—
Прибалтика	—	12	—	9	—	—	—	—	—	—
Юго-запад	—	7	—	5	—	—	—	—	—	—
Верхнее Поволжье	3	12	2	3	—	—	—	—	—	—
Центр	2	9	2	16	—	—	—	—	2	14
Восток	2	2	2	2	—	—	—	—	—	—
Среднее Поволжье	—	10	1	8	—	—	—	—	—	—
Северо-западный Каспий	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Западная Сибирь										
Средний и Южный Урал	14	10	8	11	33	10	15	24	19	24
Север Зауралья	28	7	42	11	9	30	28	24	41	19
Юго-восток Западной Сибири	3	2	1	2	58	50	55	20	30	10
Северный и Центральный Казахстан	—	—	—	—	—	10	—	28	4	19
Иркутская обл. и Якутия	—	—	—	1	—	—	2	—	4	—
Прочие места					—	—	—	4	—	14
Всего: абс.	101	42	177	122	12	10	53	25	49	21
%	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Осеннее размещение свиязей по территории нашей страны отличается от весеннего в связи с тем, что селезни уже летом улетают на линьку далеко от гнездовых мест. Поэтому взрослые птицы в августе, в отличие от молодых, могут быть встречены далеко за пределами их гнездовых районов. Действительно, рис. 1 и табл. 3 показывают, что свиязи в августе равномерно занимают всю территорию европейской части СССР, за исключением низовий Волги, Днепра и Дона, т. е. не посещают побережий Каспийского и Черного морей. Они не линяют ни

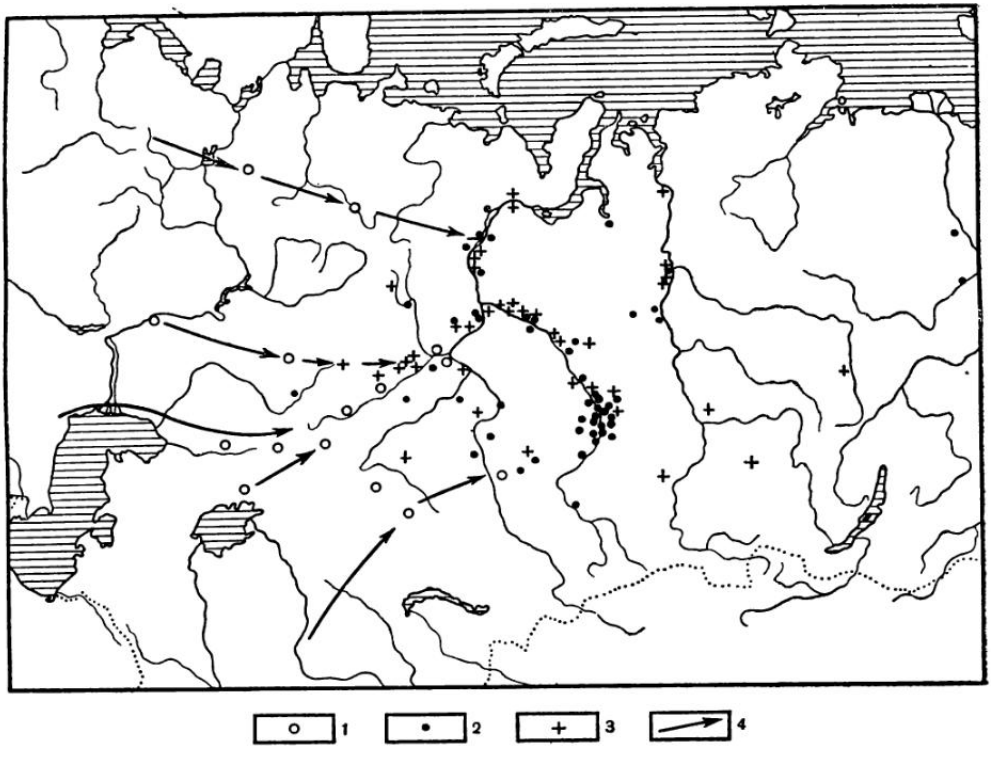


Рис. 2. Места весенних встреч свиязей, окольцованных на линьке на озерах Северного Казахстана (*1*, *2*) и в дельте Волги (*3*):
1 — в апреле; *2* — в мае и начале июня; *3* — в мае; *4* — направления весенних миграций

в дельте Волги, ни в Казахстане, хотя и гнездились частично на севере Западной Сибири, и встречаются в августе по долинам нижней Оби, нижнего Иртыша, Тавды и Тобола. Пролетают свиязи в это время и через горный Урал (по долинам рек). Из междуречья Оби и Енисея все птицы уже в августе, видимо, откочевали на юго-запад или на юг вверх по течению Енисея.

Таким образом, гнездовая область европейской популяции свиязи простирается в северной полосе нашей страны от Мурманской обл. до низовьев Енисея (левый берег), включая бассейны рек Северной Двины, Вычегды, Печоры, Тавды, Сосьвы, нижнего течения Оби, Пур, Таз и Вах. Южная граница распространения этой популяции, по данным кольцевания, проходит от Ленинградской обл. к Рыбинскому водохранилищу и через среднее течение Вятки и Камы к Свердловску и низовьям Тобола. Мест массовых скоплений на линьку для этой популяции не

выявлено, видимо, она проходит в низовьях наших рек, впадающих в Белое, Печорское и Карское моря.

О сезонном размещении западносибирской популяции свиязи мы можем судить на основе кольцевания линных птиц на озерах Кургальджин Целиноградской обл., в Наурзумском заповеднике Кустанайской обл. и на оз. Байтак в Иргизском районе Актюбинской обл. Птицы, помеченные в этих трех областях Северного Казахстана, в дальнейшем встречаются в одних и тех же местах, поэтому мы их рассматриваем совместно. Судя по пунктам встреч окольцованных птиц, к этой же популяции относятся и те связи, которые были помечены на зимовке в районе Гасан-Кули (Туркмения), в Пакистане и на северо-западе Индии. Из табл. 3 и рис. 2 можно видеть, что 55% птиц, окольцованных на линьке в Северном Казахстане, и 58% птиц, помеченных на зимовках в Туркмении, Пакистане и Индии, добывают в мае в юго-восточных областях Западной Сибири, особенно в бассейне средней Оби, главным образом в пределах Томской области, а также на левом берегу Енисея в его среднем течении от устья Подкаменной до устья Нижней Тунгуски (в Туруханском р-не).

Таким образом, гнездовая область западносибирских птиц располагается к югу и востоку от территории, занимаемой европейской популяцией. В отличие от других видов уток свиязи западносибирской популяции улетают для гнездования и за Енисей. Отдельных окольцованных особей встречают вплоть до Лены: две особи в первый же год после их мечения были встречены в Якутии (рис. 2). Большинство встреч взрослых птиц осенью (август — начало сентября) приходится на среднюю Обь — от Сургута в Ханты-Мансийском нац. окр. до Парабельского и Каргасокского районов Томской обл., а реже на Енисее, в Туруханском районе (близ Чулково). Путь их осенней миграции проходит в юго-западном направлении через районы оз. Чаны в Новосибирской обл. и далее к Балхашу (окольцованная самка встречена в конце сентября у оз. Балхаш). С нижней Оби пролет идет на юг по Тоболу через Курганскую обл. (пакистанская птица). В начале октября основная масса этих птиц встречается в Казахстане — Актюбинская и Карагандинская области. В конце октября свиязи прибывают на зимовку в Туркмению. Уже с 29/X начинается отлов зимующих свиязей сотрудниками Красноводского заповедника в районе Чекишляра. Окольцованные птицы затем всю зиму держатся в районе залива Кара-Богаз-Гол, на Атреке и других водоемах Туркмении.

Места зимовок у свиязей, линяющих на озерах Северного Казахстана, очень разнообразны[1] (табл. 1). В год кольцевания они достигают и европейских зимовок (в Италии, Греции и Болгарии), и африканских (Эфиопия); остаются у берегов Каспийского моря в Азербайджане, проводят зиму на юге Узбекистана, в Туркмении на юге Казахстана; и долетают до низовьев р. Инда в Пакистане. Только через несколько лет после мечения отдельных птиц могут встречать в Англии. В целом западносибирские птицы размещаются по местам зимовок следующим образом: в странах Западной Европы — 42%, в Закавказье и Средней Азии в пределах СССР — 50%, в Африке — около 4%, в Пакистане тоже около 4%. Вероятно, последние две величины сильно занижены, так как процент возвращаемых колец из стран Азии и Африки во много раз ниже, чем из Европы.

Естественно, что пути, которыми эти птицы весной возвращаются

[1] Важно помнить, что на линьке в разные сроки на каждом из озер могут быть окольцованы птицы разных популяций.

в нашу страну, тоже очень разнообразны. О них можно судить по апрельским встречам окольцованных птиц. Один путь массовой миграции начинается от северо-западных берегов Каспийского моря и Нижнего Поволжья и через Башкирию приводит к низовьям Тобола. Этих же мест достигают и птицы, летевшие от восточных берегов Каспия через Тургай. Второй путь, которым пользуется большая часть этой популяции, проходит через Центральный Казахстан к северу и северо-востоку. Им пользуются птицы, зимовавшие на Восточном Каспии, юге Средней Азии и в Пакистане. Третий путь начинается от зимовок в Западной Европе. Однако численность птиц на этом пути относительно невелика. Пролет отмечен встречами меченых птиц в Вологодской обл. и Коми АССР. Далее эти птицы направляются к низовьям Оби и составят самую западную (малочисленную) группу особей, входящих в западносибирскую популяцию. Свиязи, окольцованные на зимовке в районе Гасан-Кули (Туркмения), в Пакистане пользуются только одним направлением пролета — через Казахстан. В середине марта гасанкулийские птицы встречены в Ташаузской обл., а 17/IV — на пролете в Актюбинской обл. Казахстана. В это же время пакистанские птицы встречались близ Кзыл-Орды (в год мечения) и близ Ленинабада, а 29/IV — уже в Тарском районе Омской обл., на Иртыше. В мае свиязи, окольцованные и в том и в другом районе зимовки, встречались преимущественно между средним течением Оби и Енисея, где и находятся их гнездовья.

Важно отметить, что западносибирские свиязи встречаются зимой не по всему Индостану, а только в бассейне р. Инда. Точно так же свиязи, помеченные в Пакистане, встречались на гнездовье именно в юго-восточной части Западной Сибири, т. е. в области гнездования западносибирской популяции. Это позволяет считать, что Пакистан наряду с южным Каспием является одним из основных мест зимовки птиц западносибирской популяции. В бассейне Ганга зимует другая, восточносибирская популяция, к которой лишь иногда присоединяются птицы из Западной Сибири, и тогда они улетают с чужой стаей в Якутию.

Свиязи, окольцованные на линьке в Астраханском заповеднике, не составляют самостоятельной географической популяции, так как не занимают в гнездовое время обособленной территории. Они тоже входят в западносибирскую популяцию, хотя и обладают рядом особенностей по сравнению с птицами, описанными выше. Несмотря на то что отдельные особи «астраханских» птиц встречаются на гнездовье и в низовьях Оби и в низовьях Енисея (см. рис. 2), где гнездятся в массе птицы европейской популяции, они не смешиваются с ними, так как, — мы это видели выше, — особи европейской популяции никогда не появляются на линьке в дельте Волги. Кроме того, основная масса птиц, линявших в Астраханском заповеднике прошлым летом, встречается на гнездовье значительно южнее, чем особи европейской популяции, главным образом вверх по Оби от устья Иртыша, а не вниз. Они встречаются и еще выше по течению Оби, там где, как видно на рис. 2, преобладают свиязи, линявшие на озерах Казахстана. Меньшая часть птиц, окольцованных в дельте Волги, оказывается в последних числах мая на левом берегу Енисея, в Туруханском районе, а изредка даже на его правобережных притоках — Подкаменной Тунгуске и Ангаре.

Таким образом, основные места гнездования — общие у птиц, помеченных на линьке в Казахстане и в дельте Волги, т. е. они образуют единую западносибирскую популяцию. Отличия же состоят в том, что ни весной, ни осенью астраханские не пересекают Центрального Казахстана с севера на юг, а только пролетают в широтном направлении через его северную часть. Основной их пролет проходит в апреле через

нижнее Поволжье и р. Урал к Тоболу и несколько севернее через район Свердловска к месту слияния Иртыша и Оби. Осенью их пролет проходит еще более узким путем от Тазовской губы, где, видимо, часть особей линяет (не возвращаясь в Астраханский заповедник), по направлению на устье Иртыша и далее вверх по Тоболу, а затем Эмбе или Уралу к Каспийскому морю, куда часть свиязей прилетает уже по окончании линьки, в августе и сентябре.

О том, что это птицы, которые в данном году для линьки в Астраханский заповедник не прилетали, говорит схема разлета помеченных птиц из дельты Волги непосредственно в год кольцевания. Она показывает, что свиязи покидают дельту Волги уже в сентябре и нигде не задерживаясь улетают прямо в западном направлении через юг Украины к южно-европейским зимовкам: уже в первой половине октября они достигают южной Греции, южной Франции и юга Испании. У северных берегов Западной Европы тоже появляются «астраханские» свиязи, причем улетающие из дельты Волги птицы появляются там поздно, только в декабре, т. е. спустя два месяца после появления их на берегах Средиземного моря. Следовательно, во-первых, нет прямого пролета птиц из дельты Волги осенью на северо-запад, а во-вторых, свиязи в течение зимы не держатся в каком-либо одном месте, а широко кочуют в пределах Западной Европы с юга на север и обратно. Доля астраханских птиц на зимовке в странах Западной Европы постоянна и составляет 75—76% от общего количества встреч окольцованных особей.

Гнездовая область западносибирской популяции свиязи располагается восточнее, чем у других видов речных уток. Даже птицы, окольцованные на линьке в Астраханском заповеднике, совсем не встречаются на гнездовье в европейской части нашей страны. Свиязи этой популяции гнездятся, в основном, в междуречье Оби и Енисея в их среднем течении. Табл. 4 позволяет судить об относительном обилии свиязей разных популяций в этом районе. Из нее видно, что нижнее течение Оби (вниз от устья Иртыша) — район преобладания европейской популяции, среднее течение Оби от устья Иртыша до устья р. Вах и бассейн этой реки — места, откуда западносибирские птицы в значительной мере улетают на линьку в дельту Волги, а свиязи, гнездящиеся от устья р. Вах вверх по Оби до устья р. Томь, чаще оказываются на линьке на казахстанских озерах. И «астраханские», и «казахстанские» свиязи регулярно гнездятся по левому берегу Енисея в его среднем течении, по рекам Турухан, Елогуй и др. Отдельных птиц изредка встречают и за Енисеем: на Нижней Тунгуске, Ангаре и даже Вилюе и Лене (см. рис. 2), где уже гнездится восточносибирская популяция.

Таблица 4

Сравнительные данные о встречах окольцованных свиязей в Западной Сибири (май — сентябрь)

Район кольцования	Из встреченных в Западной Сибири, %			
	Нижняя Обь	Средняя Обь	между Обью и Енисеем	всего
Англия и Голландия	84	6	10	100
Астраханский заповедник	20	42	38	100
Озера Северного Казахстана . . .	13	65	22	100
Гасан-Кулийский район, Туркмения	7	55	38	100

Как и у других видов уток, у свиязи зафиксированы случаи смены мест гнездования, линьки и зимовки. Представляет интерес выяснить относительную численность таких особей для каждой популяции в разные сезоны.

В нашей стране зарегистрировано сравнительно немного случаев переселения свиязей из одних гнездовых районов в другие. Например, птица, окольцованная 18/VIII в заповеднике Жувинтас Литовской ССР (видимо, гнездившаяся неподалеку, так как в это время дальних миграций еще не отмечено), через 3 года — в сентябре — была встречена близ г. Инты в Коми АССР. Вероятно, она загнездилась на Печоре или в низовьях Оби. Свиязь — единственный вид уток, у которого происходит некоторый обмен особями между западной и восточносибирской популяциями. Как уже отмечалось выше, две свиязи, окольцованные на озерах Кургальджин и Аксуат в Казахстане, были обнаружены на следующий год летом на Вилюе и Лене, в Якутии. Вероятно, они улетели туда вместе со стаями восточносибирских птиц после зимовки в Индии.

Иногда такие особи-абмигранты осуществляют связь между более отдаленными географическими популяциями. Так, в Восточной Сибири изредка появляются свиязи, помеченные в странах Западной Европы, но всегда спустя несколько лет после мечения. Например, две свиязи с голландскими кольцами были обнаружены на второй год после мечения — в конце мая — в Иркутской обл. и ровно через 6 лет после кольцевания — 16/VIII — на р. Лене, в 70 км от Якутска. Обращает на себя внимание то, что это не обычные птицы, гнездящиеся в нашей стране и зимующие в Голландии, а особи, окольцованные там летом, может быть, из числа недавно поселившихся в этой стране. В таком случае они были бы менее консервативными и могли легко менять направление пролета и район гнездования. Однако на восток Сибири ни одна птица напрямик из Голландии не прилетела. Их появление в этих местах связано с двукратной сменой популяции: на первый год они на европейских зимовках включились в стаю западносибирских птиц, на следующую зиму они могли оставаться у берегов Каспийского моря или в Азербайджане (там встречена на зимовке свиязь с голландским кольцом), или в Туркмении (одна из свиязей, окольцованных в Гасан-Кули, на следующую зиму улетела в Голландию), а в последующие годы, улетев на зимовку в Индию, перейти там в восточносибирскую популяцию.

Нет оснований предполагать, что такой переход особей из одной популяции в другую является односторонним и направлен только к востоку. Донкер (Donker, 1959), анализировавший результаты кольцевания свиязи в Европе, считает обратный переход недоказанным. Но мы имеем прямые данные о том, что некоторые особи, родившиеся в нашей стране, оседают для гнездования в странах Западной Европы. Например, одна из свиязей, окольцованных на линьке в Астраханском заповеднике, через два года после мечения, в июне, была обнаружена в северной Швеции, другая — 1/IX в Голландии, третья — 23/IX тоже на юге Швеции. Птица, помеченная на озере Кургальджин в Казахстане, через 3 года — 25/IX — находилась в Дании, хотя прямого пролета из Казахстана в Данию нет и т. д. Эти данные подтверждают известные факты оседания свиязей на гнездование за пределами ареала вида — в Голландии или обмен особями с популяцией свиязей, гнездящихся в Швеции. Однако доля таких птиц от общего количества регулярно

гнездящихся и мигрирующих всегда невелика. Так, из общего количества птиц, окольцованных в Астраханском заповеднике и встреченных в предгнездовое и гнездовое время, с мая по сентябрь, в странах Западной Европы встречены 3 особи, а за то же время в районах Западной Сибири, где обычно гнездится эта популяция, 65 особей. Таким образом, «осевшие» в Европе птицы составляют около 4%. Из птиц, помеченных на Кургальджине, в Европе встречена только 1 особь из 77, т. е. около 1,3%. Доля их меньше там потому, что вообще казахстанские птицы реже улетают на зиму к северным берегам Европы, чем астраханские.

Известно, что в Западной Европе гнездятся две географических популяции свиязи: скандинавская и исландская. О связи скандинавских птиц с популяциями, гнездящимися в нашей стране, уже говорилось выше. Гораздо более необычным многим авторам представляется появление в СССР свиязей, родившихся в Исландии. Тем более, что наши свиязи на зимовку в Исландию не улетают. Однако еще В. Н. Вучетич (1939) справедливо отметил, что образовывать смешанные пары с нашими птицами они могут на зимовке в Англии, где регулярно встречаются зимой и исландские птицы, и свиязи европейской популяции Советского Союза. Данные о встречах окольцованных птиц показывают, что все исландские свиязи были обнаружены в нашей стране не менее чем через год после их мечения. Таким образом, прямой миграции стаи молодых птиц прямо из Исландии не было ни разу. Как правило, при эмиграции целой стаи несколько особей добывают в один и тот же год, но все исландские свиязи были обнаружены в нашей стране в различные годы. Следовательно, это были обычные абмигранты. О том, что они летят вместе с нашими птицами, а не самостоятельно, можно судить потому, что все пункты встреч их в СССР приходятся на зону пролета и гнездования нашей европейской популяции от Архангельской обл. и Коми АССР до Оби.

Мечение свиязей проводилось в Исландии регулярно, но в небольших количествах. Например, за 1932—1939 гг. в Исландии было получено всего 13 колец с этого вида птиц. Из них 6 окольцованных особей были добыты на территории Исландии и 7 — за ее пределами [1], из них 2 — в СССР, что составляет около 15% (Fuglamerkingar IV, V—VIII, 1936, 1940). Точно так же увлекают с собой наши птицы, зимующие в Англии и Голландии, и часть местных особей, окольцованных в этих странах с июня по август, когда наших прилетных птиц там еще нет. Это 8 птиц, окольцованных в Голландии (среди них уже упоминавшийся абмигрант, улетевший в Якутию) и 2 — в Англии (см. табл. 2). Доля их среди регулярных мигрантов невелика — всего 1—2%.

Возраст птицы для абмигрантов не имеет решающего значения, так как исландские птицы были встречены в СССР и в годовалом, и в двухлетнем, и в трехлетнем возрасте. Среди них были и молодняк и одна самка, помеченная уже во взрослом возрасте. Точно также обе птицы, помеченные в Голландии в июне, были взрослыми, самец, улетевший в Якутию, также был взрослым. Абмиграциям в равной мере подвержены и самцы, и самки.

---

[1] В том числе одна птица обнаружена через 1,5 месяца после кольцевания в заливе Св. Лаврентия, в Канаде, куда часть исландских птиц регулярно улетает на зимовку. Исландской популяции свойственны два направления осеннего отлета — на юго-запад (в Канаду) и на юго-восток (в Англию). Весной, улетая на родину, некоторые молодые особи, у которых эти направления еще недостаточно четко закреплены, могут полететь из Англии на северо-восток (а не на северо-запад), и тогда они окажутся на севере нашей страны — в Архангельской обл. и Коми АССР.

Данных о возвращении свиязей к местам линьки немного: один селезень пойман на следующий год близ места кольцевания на Обжоровском участке Астраханского заповедника, другой был убит 24/VIII в дельте Волги. Еще две свиязи (самец и самка) обнаружены в Астраханской обл. в конце октября. Они могли прилететь туда уже по окончании линьки. На оз. Кургальджин в Казахстане через год после мечения были повторно пойманы два селезня свиязи, на расстоянии 1,5—2,5 км от места прошлогоднего отлова. Приходится считать, что свиязи реже возвращаются к местам прошлогодней линьки, чем кряквы и шилохвости. Это отметила еще Е. Н. Теплова (1957).

Выше было показано, что дельта Волги и обширный район Северного Казахстана, это единый район линьки для западносибирской популяции свиязи. О том, сколько птиц ежегодно меняет места линьки, можно судить на основе следующих данных: на пути из Астраханского заповедника к местам зимовок в августе—сентябре было добыто только 28% всех окольцованных птиц, а в Западной Сибири и Казахстане, куда птицы после линьки из дельты Волги не прилетают, — еще 72% (см. табл. 3). Из птиц, помеченных на оз. Кургальджин, в Казахстане тоже было встречено 28%, 4% в местах зимовок, а остальные 68% находились в августе и сентябре к северу и востоку от прошлогоднего места линьки, т. е. линяли ближе к гнездовым местам, чем в прошлом году. Таким образом, около 70% свиязей ежегодно меняет место линьки, но в пределах зоны, свойственной для данной популяции. Они оказываются или близ мест гнездования в Западной Сибири, или на озерах Северного Казахстана, или в дельте Волги. При этом они не смешиваются с птицами европейской популяции, которые никогда не появляются ни в дельте Волги, ни в Казахстане.

Таким образом, отмеченные абмиграции свиязи содействуют некоторому обмену особями между пятью разными географическими популяциями: исландской, скандинавской, европейской, западносибирской и восточносибирской. Но обмен этот в количественном отношении весьма незначителен и представляет интерес только в плане эволюционно-теоретическом. Практически же основное ядро каждой популяции свиязи ежегодно мигрирует традиционными путями в свойственные каждой из них места зимовок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, мы видели, что на территории нашей страны от западных ее границ до Енисея есть по крайней мере две самостоятельных географических популяции свиязи: европейская и западносибирская. Европейская популяция занимает на гнездовье территорию всех северных областей от Кольского полуострова до левого берега нижнего течения Енисея. Ни на пролете, ни на линьке эти птицы не посещают Центрального Казахстана, низовий Волги и Днепра. Зимовки их расположены в основном по берегам Северного моря и Атлантического побережья Европы. Гнездовая область западносибирской популяции располагается только в Сибири, причем к югу и юго-востоку от предыдущей территории, т. е. в бассейне Иртыша, и между средним течением Оби и средним Енисеем. Поскольку детальное районирование популяций возможно только в результате кольцевания птиц на гнездовье или зимовке [1], то мы не имеем пока достаточных данных для подразделения западносибирских птиц. Однако и там наблюдается вполне закономерное посте-

[1] На линьке всегда представлена смесь разных популяций.

пенное изменение преобладающих направлений отлета и мест зимовок: так, с нижнего Иртыша и ближайших к его устью частей Оби птицы после линьки в дельте Волги преобладают на зимовках по берегам Средиземного моря и отчасти в Азербайджане, а для птиц из междуречья Оби и Енисея, линявших в различных областях Северного Казахстана, преобладающими становятся зимовки на Каспийском море (в том числе у его юго-восточных берегов), в Средней Азии и в бассейне р. Инд. Восточносибирская популяция зимует в бассейне р. Ганг и других местах юго-восточной Азии, а дальневосточная — в Японии и других странах.

ЛИТЕРАТУРА

Вучетич В. Н. Сезонное размещение и миграция уток по данным кольцевания в СССР, вып. 3. М., 1939.

Гнеденко Б. О будущем прикладной математики. «Наука и жизнь», 1970, № 1.

Макфедьен Э. Экология животных. М., «Мир», 1965.

Теплова Е. Н. Результаты кольцевания свиязи в СССР. «Тр. Бюро кольцевания», 1957, вып. 9.

Чельцов-Бебутов А. М., Кошкина А. К. Консервативны ли территориальные связи речных уток? Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Шеварева Т. П. Географические популяции кряквы в СССР. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Donker J. K. Migration and distribution of the pigeon, *Anal penelope* L., in Europe, based on ringing results. «Ardea», 1959, vol. 47, No. 1—2.

Schüz E. Über die nordwestliche Zugschede des Weissen Storchs. «Vogelwarte», 1962, Bd. 21, Nr. 4.

Fuglamerkingar IV. Ar. (The Bird-ringing Scheme's 4 th year). Reykjavik, 1936.

Fuglamerkingar V—VIII. Ar. Reykjavik, 1940.

ПТИЦЫ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ

А. А. Кищинский

К ЭКОЛОГИИ БЕЛОЙ КУРОПАТКИ НА НОВОСИБИРСКИХ ОСТРОВАХ

Новосибирская популяция белой куропатки (*Lagopus lagopus*) во многих отношениях представляет интерес. Известно, что вид *L. lagopus* имеет субарктическое и бореальное распространение, и подзона арктической тундры — предел его продвижения на север. В арктические тундры белая куропатка проникает недалеко и на зиму откочевывает в кустарниковую тундру и лесотундру. Единственным исключением является популяция, населяющая Новосибирские острова и большую часть года обитающая в условиях арктических пустынь и северной части арктических тундр. Популяционно-экологические особенности, которые выработались у новосибирских куропаток в столь необычных для вида условиях, крайне интересны. Следует иметь в виду, что именно на Новосибирских островах отсутствует тундряная куропатка *Lagopus mutus* [1] — вид, обычно распространенный гораздо дальше на север и населяющий многие арктические острова, где обитают популяции, своеобразные в экологическом отношении. Напрашивается мысль о параллелизме в развитии высокоарктических популяций обоих видов.

Наконец, требует решения вопрос об изоляции новосибирской популяции, степени ее отличий в общем ряду форм *Lagopus lagopus* и, следовательно, о ее таксономическом статусе. Заслуживает внимания вопрос об исторических корнях нынешнего распространения белых куропаток в восточносибирском секторе Арктики.

Первые упоминания о новосибирских куропатках имеются уже в работе М. М. Геденштрома (1830), но лишь А. Бунге (Bunge, 1887) впервые указал, что здесь обитает именно этот вид. Довольно подробные наблюдения над новосибирской белой куропаткой были проведены в течение круглого года зоологами Русской полярной экспедиции на яхте «Заря» (Бируля, 1907). В последние десятилетия некоторые материалы, собранные Г. Л. Рутилевским (1958, 1963), Б. Н. Городковым и Е. С. Короткевичем (1957), С. М. Успенским (1963), касаются в основном экологии птиц в летний период. Основой для настоящего

[1] Не исключено, что тундряная куропатка в очень малом количестве обитает на останцовых массивах о. Б. Ляховского. В ЗИН имеется оттуда самец от 4/VII 1929 г. (№ 9311). Предположительные указания на это есть и у А. А. Бирули (1907).

сообщения послужили наблюдения, проведенные нами в марте — мае 1968 г. на островах Котельном и Бельковском [1].

Белая куропатка населяет весь Новосибирский архипелаг; отдельные пары гнездятся даже на о. Беннета (Успенский, 1963). Птицы проводят на островах значительную часть зимы, улетая лишь на время полярной ночи. По данным А. А. Бирули (1907), куропатки откочевывают с островов в конце октября — ноябре и вновь появляются в марте — апреле. М. И. Бруснев в 1903 г. видел мигрировавших куропаток в проливах между островами уже с 24/II. Во время перелета через проливы птицы отдыхают в торосах (Бруснев, 1904; Бируля, 1907). В 1935—1951 гг. куропатки прилетали на острова в середине февраля — начале апреля (таблица). Мы встречали куропаток по всему о. Котельному и на о. Бельковском, начиная с конца марта. Впоследствии мы не наблюдали «прилета» или увеличения численности птиц, а в начале мая пары уже находились на гнездовых местах. Некоторая часть популяции остается на островах на всю зиму и встречается даже в разгар полярной ночи. Это отмечал еще А. А. Бируля (1907).

Даты прилета белых куропаток на Новосибирские острова (по данным полярных станций)*

Станция	Год							
	1935	1940	1941	1948	1949	1950	1951	1952
Кигилях	27/II (3/III)	31/III	—	1/IV	18/III	22/III	16/II (4/III)	10/I (14/I)
Санникова	—	—	—	16/III (26/III)	15/III (15/IV)	8/III (20/IV)	—	—
Котельный	—	—	20/III (25/III)	середина IV	—	—	24/III (5/IV)	—

* Даты без скобок — первое появление куропаток, даты в скобках — массовый прилет

При маршрутных учетах в марте — апреле на о. Котельном отмечено 34 особи на 190 км подходящих местообитаний, а на о. Бельковском — 3 на 50 км (при ширине учетной полосы 100—160 м). Таким образом, плотность популяций на о. Котельном была близка к 1,5 особям на 1 км^2, а на о. Бельковском — к 0,5 на 1 км^2. Маршруты показали, что куропатки приурочены в конце зимы к прибрежным частям островов (до 10—20 км от берега), а во внутренних частях, где значительно меньше выдувов, они почти не встречаются. Учитывая это, общую численность птиц на о. Котельном можно считать близкой к 10 тыс., на о. Бельковском — 2—3 тыс. особей.

Маршрутные учеты пар на гнездовых участках были проведены в начале брачного периода (3—6/V) на о. Котельном. На 140 км маршрута (около 1500 га площади) было учтено 15 пар; плотность популяции в начале гнездования в благоприятных местах — около 1 пары на 1 км^2, а общая численность птиц, гнездящихся на о. Котельном — 5—7 тыс. пар. Местами плотность может быть значительно выше (например, у м. Вознесения на Новой Сибири в 1902 г., см. Бируля, 1907). Численность куропаток, по словам охотников-промысловиков,

[1] Кроме того, некоторые сведения взяты из фенологических дневников полярных станций Кигилях, Шалаурово, Санникова и Котельный за 1935—1952 гг. Благодаря любезности проф. А. И. Иванова изучены коллекционные материалы, имеющиеся в ЗИН АН СССР. Ботанические определения произведены проф. Б. А. Тихомировым. В полевых исследованиях принимал участие В. А. Папонов.

много лет живущих на островах, меняется по годам. В 1968 г. она была сравнительно невысокой. Несомненно, что в целом для новосибирской популяции характерна значительно более низкая плотность, чем, например, для субарктических популяций.

В отличие от субарктических популяций белых куропаток, скапливающихся на зиму в узколокализованных биотопах (поймах рек, кус-



Рис. 1. Растения, служащие пищей куропаткам в зимнее время:

1 — веточки *Salix polaris* (а — деревянистые нижние и омертвевшие верхние части побега, не поедаемые куропатками, б — живые зимнезеленые части побега и зимующие почки, интенсивно используемые птицами); 2 — семенные коробочки *Papaver radicatum*; 3 — розетки *Potentilla emarginata* (а — общий вид розетки с мертвыми наружными листьями и зеленой «почкой» внутри, б — зеленые «почки», служащие птицам пищей); 4 — семенные коробочки *Cerastium bialynickii*; 5 — лист *Saxifraga nivalis*; 6 — плодоложа *Ranunculus nivalis*; 7 — зеленые побеги *Stellaria (edwardsii* ?); 8 — розетка *Saxifraga caespitosa* (а — общий вид розетки с мертвыми наружными листьями и зеленой «почкой» внутри, б — зеленая «почка», служащая пищей); 9 — розетки *Draba* sp. с отмершими листьями снаружи и зелеными внутри

тарниковой тундры и лесотундры) и образующих там большие стаи, новосибирская популяция зимой использует всю заселенную территорию сравнительно равномерно и распределена диффузно. Птицы встречаются в прибрежных частях островов более или менее повсеместно (там, где есть выдувы и места для ночевок) поодиночке, по двое или стайками по 8—9 особей. Средний размер группы в марте — апреле 3,0. По общему впечатлению, новосибирские куропатки сохраняют зимой и некоторую привязанность к территории.

Зимнее питание новосибирской куропатки коренным образом отличается от питания субарктических популяций. На островах отсутствуют кустарники; из-под снега на выдувах торчат только сухие стебли и листья злаков и осок, которые куропатка не ест. Птицы раскапывают неглубокий (2—5 см) снег у основания кочек на выдувах, на вершинах и склонах холмов в сухой холмистой тундре, и выклевывают вегетативные части растений, ушедшие осенью под снег в зеленом состоянии и «законсервированные» морозом. Судя по поедям, в наибольшем количестве используются тонкие зеленые побеги и свежие корешки *Salix polaris* (отмершие верхние части побегов с прошлогодними листьями отбрасываются), зеленые розетки и зимующие почки *Saxifraga caespitosa*, *Potentilla emarginata*, *Draba* sp., семенные коробочки *Papaver polare* (рис. 1).

В зобах двух самцов, добытых 7/IV и 4/V, от 55 до 95% содержимого составляли побеги с почками, почки и мелкие обкусанные сверху зеленые веточки *Salix polaris* (длиной 2—7 мм, изредка до 18—26 мм) и небольшое количество обрывков корешков того же размера; общее число кусочков 637—1436, общая длина обкусанных побегов 315—

822 см. Существенную долю составляли свежие семенные коробочки *Papaver polare* (до 30% содержимого), зеленые прикорневые розетки *Draba* sp. (до 10%), свежие зеленые листовые «почки» *Potentilla emarginata* и сухие семенные коробочки *Cerastium bialynickii*. Единично встречались зеленые листья *Salix polaris, Cochlearia arctica, Papaver polare, Saxifraga nivalis*, злаков sp., плодоложа *Ranunculus nivalis*, зеленые листовые розетки *Saxifraga caespitosa*, побеги *Stellaria* (*edwardsii?*); мхи *Dicranium elongatum* и *Dicranium* sp., лишайник sp. Около 20—30% содержимого зобов составлял гравий 2—4 мм в поперечнике; сбор его на тундровых выдувах и морских косах не представляет труда. Вес полного зоба 33,0 г. Зобы 4 птиц, вскрытых 10—13/III 1902 г., имели почти такое же содержимое (Бируля, 1907).

В целом для зимнего питания новосибирской популяции, в отличие от субарктических популяций, характерно отсутствие грубых веточных кормов и, следовательно, качественно иной химический состав пищи, в частности, бедность ее клетчаткой и богатство протеином (известно, что зимнезеленые части арктических травянистых растений содержат до 20—25% протеина). Интересно также, что зимнее питание очень сходно с летним (Городков, Короткевич, 1957), опять-таки в противоположность питанию субарктических популяций, для которого характерны кардинальные сезонные различия, в частности, в качестве потребляемых кормов. Некоторую параллель можно обнаружить здесь с питанием тундряной куропатки в высоких широтах — на Шпицбергене и в Гренландии (Johnsen, 1941; Gelting, 1937).

Стоит отметить, что новосибирская популяция дикого северного оленя, зимующая на островах, добывает корм примерно так же и поедает те же части растений (олени, кроме того, в большом количестве едят зеленые подснежные листья осок и злаков). Иногда куропатки сопутствуют стадам оленей, пользуясь результатами тебеневки.

Отличительной чертой новосибирских куропаток является зимнее накопление подкожного жира, который сохраняется до весны. Это было отмечено еще А. А. Бирулей (1907). Самцы, добытые нами в апреле — мае, сохраняли отложения жира по птерилиям до 4—5 мм. Для птиц рода *Lagopus* это приспособление вообще необычно, и его можно считать следствием достаточно долгой эволюции в высокоарктических условиях. Здесь также можно провести аналогию с тундряной куропаткой Шпицбергена, которая, в отличие от прочих популяций этого вида, сильно жиреет (Johnsen, 1941). Интересно, что способность к жиронакоплению параллельно развилась в однородной среде у двух близких форм. Биологический смысл этого явления можно видеть в следующем. В отличие от субарктических популяций, постоянно обеспеченных кормом (хотя бы веточным), в арктической пустыне вследствие пурги и снегопадов куропатки могут испытывать более длительные голодовки; способность к накоплению резервных веществ в этих условиях полезна и могла быть закреплена отбором.

Вес добытых нами самцов 705 и 719 г, что значительно превышает вес птиц из материковых тундр Евразии в соответствующий сезон (Семенов-Тян-Шанский, 1960).

В арктической тундре с ее плотными снегами места, удобные для ночевки куропаток, имеются далеко не везде. Птицы ночуют там, где есть надувы рыхлого снега: либо на байджарахах [1] и между ними, либо

[1] Байджарахи (якутск.) — конические бугры высотой до нескольких метров, образующиеся в результате таяния трещинных льдов, обнажаемых при эрозии склонов. Байджарахи, располагающиеся грядами вдоль склонов (в особенности приморских), очень характерны для ландшафта Новосибирских островов.

в прибрежных торосах, либо на песцовых пастях. Приуроченность значительной части зимующей популяции к приморской местности объясняется отчасти и бóльшим обилием там мест для ночевки. На ночевку в торосы собирается до 15 птиц. Днем таких стай не встречалось, видимо, они непостоянны и после ночевки разбиваются. Во второй половине апреля, при почти круглосуточном дне, куропатки спят и среди дня; случалось вспугивать спящих птиц днем, при ярком солнце. Все найденные лунки очень неглубокие (глубиной 10—14 см; рис. 2); по-

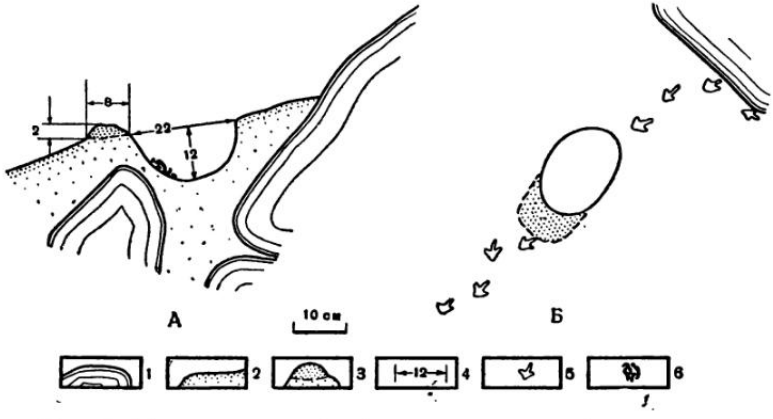


Рис. 2. Место ночевки белой куропатки в прибрежных торосах. О. Котельный, 15 апреля 1968 г. А — разрез, Б — план:
1 — торосы; 2 — снег; 3 — выброс снега перед ночевочной лункой; 4 — размеры в см; 5 — следы куропатки; 6 — помет птицы в лунке

видимому, спящая птица не закрыта снегом, а сидит, вжавшись в снеговую ямку. Выходит куропатка из лунки «пешком», следов от крыльев у лунок видеть не приходилось.

Весенние периодические явления начинаются в совершенно иной фенологической обстановке, чем у субарктических популяций. Самцы начинают весеннюю линьку в апреле. Первые самцы с перьями брачного наряда наблюдались в 1902 г. 28/IV (Бируля, 1907); в 1935—1939 гг., по данным полярных станций, 18 апреля — 3/V; нами в 1968 г. — 16 апреля. Все самцы, встреченные 3—6/V 1968 г., имели полный или почти полный брачный наряд. А. А. Бируля в 1902 г. наблюдал таких самцов с 16 мая до конца июня. В ЗИН имеется самец в полном брачном наряде от 21/V 1901 г. (№ 24138). Календарно сроки предбрачной линьки самцов совпадают с таковыми в лесотундре и южной тундре, но фенологически они значительно отличаются. В лесотундре к началу мая устанавливаются положительные дневные температуры и появляется множество проталин, а на Новосибирских островах в это время еще настоящая зима. Так, на о. Котельном во второй половине апреля 1968 г. средние суточные температуры равнялись — 15—20°, а максимальные — 12—19°; проталины появляются только в конце мая. Правда, и в конце апреля — начале мая много выдувов, и это отчасти маскирует самца в брачном наряде. У самок весенняя линька начинается во второй половине мая (Бируля, 1907); в ЗИНе есть 3 самки с о. Б. Ляховского от 20—24/V 1929 г., начавших весеннюю линьку. Брачный период в 1968 г. начался в первых числах мая. Все куропатки, встреченные 3—6/V, держались парами на гнездовых местах, и самцы токовали, хотя и неинтенсивно. В это время еще лежал сплошной снег; среднесуточные температуры равнялись

—13—19°, а максимальные —10—15°. Таким образом, фенологическая обстановка весенних явлений в жизни новосибирской популяции и, следовательно, сигнальные моменты, корректирующие их развитие, иные, чем в субарктических популяциях.

Территории, занимаемые отдельными парами в начале мая, имели в поперечнике около 500 м. Каждая из них представляла собой участок холмистой тундры с большим количеством выдувов и обязательной грядой байджарахов, служащих и местами ночевки, и «наблюдательными пунктами» самцов. Для того же используются и песцовые пасти. В понижениях и логах ручьев — «рассохах», занесенных глубокими снегами, куропатки не держались.

Врагов у новосибирской куропатки зимой мало. Песцы их почти не ловят; остатки куропатки в помете песца мы нашли лишь однажды и не обнаружили ни в одном из 137 вскрытых желудков. Полярные совы на зиму обычно улетают. Куропатки очень осторожны, постоянно осматривают окрестности, сидя на вершинах холмов, пастях и байджарахах, и обычно не подпускают человека ближе чем на 70—100 м; отстрел их зимой труден. Эта осторожность объясняется, вероятно, боязнью песцов и сов; вездеход птицы иногда подпускают метров на 30. Добываются охотниками в зимнее время случайно и вряд ли более нескольких десятков в год. Специально на куропаток не охотятся, а убить птицу из карабина (при охоте на оленей) не просто. Общая зимняя гибель от естественных врагов и человека, видимо, ничтожна.

Новосибирская белая куропатка была выделена П. В. Серебровским в самостоятельный подвид *Lagopus lagopus birulai* Sser., 1926, на основании более крупных размеров (длина крыла самцов 223—240 мм, самок 206—215 мм). Впоследствии таксономическая самостоятельность этой формы была подвергнута сомнению, и большинство современных исследователей не признает ее. Несколько более крупные размеры сами по себе еще не решают вопрос о самостоятельности популяции. Однако, во-первых, этот признак (соответствующий, кстати, правилу Бергманна) достаточно устойчив. Во-вторых, брачное и летнее перо у птиц обоих полов, хранящихся в коллекции ЗИН (9 экз.), темнее, чем у *L. lagopus* из материковой Якутии, и не ржавого, а каштанового оттенка. Наконец, следует принять во внимание и особенности экологии новосибирской популяции. Она весьма существенно отличается от якутских материковых популяций, известных по исследованиям А. А. Романова (1934) и др. Некоторые из экологических черт новосибирских птиц, например, качественный характер зимнего питания, способность к накоплению жира, фенологическая приуроченность весенней линьки и брачного периода и т. д., могли появиться лишь в результате достаточно длительного существования в высокоарктических условиях. Дифференциация новосибирской популяции от материковых, на наш взгляд, вполне может быть оценена подвидовым уровнем, и наименование *Lagopus lagopus birulai* следовало бы вернуть в употребление.

Интересно, что в экологии высокоарктических популяций *L. lagopus* и *L. mutus* выработались некоторые параллельные черты (диффузное распределение, характер сезонных изменений питания, способность к накоплению жира). Эти параллелизмы, а также особенности распространения обоих видов в высокой Арктике могут быть объяснены историческими причинами.

Из современных геологических представлений следует, что в позднечетвертичное время на месте окраинных морей восточносибирского сектора Арктики существовала обширная озерно-аллювиальная равнина, простиравшаяся к северу до 78—80° с. ш., лишенная горных

поднятий (кроме останцовых массивов нынешних Новосибирских островов), свободная от покровных льдов и занятая (в самом конце плейстоцена, в каргинское время) южнотундровой и лесотундровой растительностью (Сиско, 1962; Баранова, Бискэ, 1964). Как на материке, так и на Новосибирских островах найдена богатая ископаемая фауна той эпохи, относимая к верхнепалеолитическому комплексу. Естественно предположить, что в конце плейстоцена эту сушу заселяла и белая куропатка — обычный представитель того же комплекса (хотя с самих островов ископаемых находок ее нет). Впоследствии, в результате трансгрессии моря, новосибирская популяция *Lagopus lagopus* была изолирована от материковых (зимние кочевки на материк, вероятно, сформировались еще в период сухопутной связи). Острова разъединились с материком не раньше конца каргинского века, т. е. не более 10 тыс. лет назад (Сиско, 1962). Таким образом, возраст обособления новосибирской популяции можно оценить несколькими тысячами лет. Голоценовые изменения климата постепенно трансформировали среду обитания популяции. Еще во время послеледникового климатического оптимума на о. Котельном существовали кустарниковые тундры (Городков, 1956; Сиско, 1962), а к концу голоцена там сформировались современные арктические тундры и арктические пустыни. Новосибирская популяция смогла выжить, вероятно, выработав описанные выше экологические особенности и претерпев изменения, оцениваемые уже таксономически.

Тундряная куропатка не смогла освоить верхнечетвертичную сушу арктического шельфа, по-видимому, из-за отсутствия подходящих горных биотопов. Зато она заселила острова приатлантической Арктики — Землю Франца-Иосифа, Шпицберген, Гренландию, Канадский архипелаг. Белая куропатка не проникла на арктические острова, кроме Новосибирских — ни на Северную Землю, ни на Шпицберген, ни на Землю Франца-Иосифа. Эти острова никогда не соединялись с равнинами, где в верхнечетвертичное время мог обитать этот вид. Поскольку ни на одном из высокоарктических островов близкие виды *Lagopus lagopus* и *Lagopus mutus* не обитали совместно, экологическая дифференциация между ними (существующая везде, где оба эти вида живут рядом) не выработалась. Наоборот, сходные условия высокой Арктики определили, вероятно, параллельные направления отбора, сформировавшие у обоих близких видов сходные экологические особенности.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф. История рельефа Сибири и Дальнего Востока. Северо-восток СССР. М., «Наука», 1964.

Бируля А. А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири. «Зап. Академии наук по физ.-мат. отд.», т. XVIII, № 1, вып. 2. СПб., 1907.

Бруснев М. Отчет начальника экспедиции на Новосибирские острова для оказания помощи барону Толлю. «Изв. Академии наук по физ.-мат. отд.», т. XX, № 2, 1904.

Геденштром М. М. Отрывки о Сибири. СПб., 1830.

Городков Б. Н. Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Городков Б. Н., Короткевич Е. С. Питание белой куропатки в зоне арктических пустынь. «Зоол. журн.», 1957, т. 36, вып. 9.

Романов А. А. О белой куропатке *(Lagopus albus)* Лено-Хатангского района. «Тр. Арктическ. ин-та», 1934, вып. 11.

Рутилевский Г. Л. Птицы острова Большого Ляховского. Сб. «Проблемы Арктики», вып. 4. Л., «Морской транспорт», 1958.

Рутилевский Г. Л. Птицы о. Столбового. «Тр. Арктическ. и Антарктическ. научн.-исслед. ин-та», 1963, т. 224.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. «Тр. Лапландск. гос. запов.», 1960, вып. 5.

Сиско Р. К. Четвертичный период и палеогеография. «Тр. Арктическ. и Антарктическ. научн.-исслед. ин-та», 1962, т. 236.

Успенский С. М. Птицы и млекопитающие о. Беннета. «Тр. Арктическ. и Антарктическ. научн.-исслед. ин-та», 1963, т. 224.

Bunge A. Berichte uber die Expedition nach den Neusibirischen Inseln und dem Jana-Lande. «Beitrage zur Kenntnis des Russischen Reiches», Bd. III. SPb, 1887.

Gelting P. Studies on the foord of the East-Greenland Ptarmigan especially in the relation to vegetation and snowcover. «Meddel. om Grønland», t. 116, No. 3. København, 1937.

Johnsen S. Remarks on the Svalbard Ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus* Sundev.). «Berg. Mus. Årbok», 1941, Hf. 3, Nr. 8.

ПТИЦЫ ЛЕСОВ

Э. В. Ивантер

ГЛУХАРЬ И БЕЛАЯ КУРОПАТКА В КАРЕЛИИ [1]

ГЛУХАРЬ

Глухари Карелии характеризуются средними для вида размерами и весом (табл. 1) и относятся к подвиду *Tetrao urogallus urogallus* L.

Таблица 1

Размеры и вес взрослых глухарей

Показатели	Самцы (18)			Самки (14)		
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
Вес тела, г	3400	4816	4074	1650	2170	1902
Длина, мм						
тела	785	998	918,0	684	720	697,5
крыла	352	411	393,4	286	314	298,2
хвоста	245	369	307,2	187	228	209,5
цевки	76	92	84,5	58	75	68,0
клюва	35	46	41,5	31	38	36,1

По месяцам вес глухарей изменяется незначительно; лишь в декабре у самок и в марте у самцов он несколько увеличивается. Птицы, добытые в южных районах Карелии, имели вес в среднем на 50—70 г выше, чем глухари из северной части республики. Финские исследователи (Voipio, 1956; Koskimies, 1958 и др.) объясняют это тем, что на юге Карельской АССР встречается более крупная раса *T. u. major*, тогда как северные птицы принадлежат к более мелкой восточной (uralensis-karelicus). О. И. Семенов-Тян-Шанский (1960) же полагает, что разница зависит от того, что на севере молодой глухарь переходит на зимний рацион и перестает расти на более ранней стадии, чем на юге. Мы разделяем последнюю точку зрения.

[1] Статья завершает цикл публикаций, посвященных изучению тетеревиных птиц Карелии (Ивантер, 1962а, б, 1963, 1965, 1967, 1968а, б). Материалы для нее собраны нами на территории Карельской АССР при стационарных (заповедник «Кивач», окрестности пос. Салми, мыс Картеш) и экспедиционных исследованиях в 1958—1964 гг. Здесь использованы также опросные сведения и некоторые ведомственные материалы (архив республиканской госохотинспекции, коллекционный фонд лаборатории зоологии Карельского филиала АН СССР и др.).

Глухарь распространен по всей территории Карелии, причем заселяет ее более равномерно, чем другие виды боровой дичи. Зимние маршрутные учеты, проведенные нами в различных районах республики [1], показали, что численность глухаря в Карелии невелика: на 1000 га угодий учтено в среднем за ряд лет 4,9 этих птиц, с колебаниями по отдельным годам и районам от 0,7 до 14,0 (табл. 2). Эти цифры близки к данным, полученным в других областях Северо-Запада СССР и в прилежащих к Карелии районах Финляндии. Так, в Ленинградской обл. на 1000 га леса приходится в среднем 4—10 птиц, в Вологодской — 7—8,3, в Новгородской — 7,1, в Архангельской — 2—9,5, в Коми АССР — 6—8,8, в Мурманской обл. — 6,4, в Финляндии — 8—9 (Карпович, 1963; Русаков, 1963; Merikallio, 1958). В центральных областях европейской части Союза численность глухаря гораздо ниже — 0,7—3,7 (Приклонский, Теплов, 1962).

Таблица 2

Результаты зимних маршрутных учетов глухаря в 1961—1964 гг. (экз. на 1000 га)

Районы	Годы				Среднее
	1961	1962	1963	1964	
Северная Карелия	3,3	4,8	4,5	8,1	5,2
Калевальский	3,6	6,3	?	6,6	5,5
Кемский	3,2	5,0	5,7	?	4,6
Беломорский	?	1,9	1,7	9,6	4,4
Средняя Карелия	3,1	6,4	4,4	7,1	5,3
Сегежский	4,2	6,9	3,9	14,0	7,2
Медвежьегорский	5,6	8,4	?	6,1	6,7
Суоярвский	1,9	2,4	2,3	3,9	2,6
Кондопожский	2,5	5,8	5,5	4,5	4,8
Южная Карелия	2,3	5,1	4,7	4,6	4,4
Прионежский	2,1	6,8	4,3	4,3	4,4
Олонецкий	?	3,6	3,1	4,8	3,8
Сортавальский	3,0	5,2	6,9	?	5,0
В среднем	2,9	5,4	4,5	6,6	4,9

Осенью численность глухаря обычно несколько выше. Так, в заповеднике «Кивач» на 1000 га угодий в среднем за ряд лет мы регистрировали осенью 10,6 птицы; в Медвежьегорском районе (дер. Федотово) — 9,7; в Лоухском (мыс Картеш) — 7,3; в Ругозерском — 8,8; в Калевальском — 13,7; в Олонецком (пос. Салми) — 14,7; в окрестностях с. Кончезеро (Кондопожский район) — 11,3. Довольно высока численность глухарей в Пудожском районе, где на 1000 га угодий учтено в июле — августе 19,3 особи.

Зимой наиболее предпочитаемые глухарями угодья — сосновые ассоциации, особенно ягодные и лишайниковые сосняки и облесенные сосной сфагновые болота (табл. 3). В процессе учетов на эти угодья пришлось более 75% всех встреч глухарей. Еловые леса посещаются

[1] Глухари, как и другие тетеревиные, учитывались в январе — марте 1961—1964 гг. методом «ленточных проб» с определением средней ширины полосы учета в соответствии с рекомендациями В. Н. Карповича (1963). Общая длина учетных маршрутов за все время работы составила свыше 5000 км (включая протяженность учетных ходов, пройденных егерями и лесной охраной).

реже (лишь в Пудожском и части Медвежьегорского района, где преобладают ельники, глухари встречаются в них довольно часто), а лиственные насаждения (особенно мелколесье) глухари в этот сезон избегают. Наибольшее количество птиц мы регистрировали обычно в сосновых лесах по долинам рек, на краю болот, по границе с вырубками и гарями, т. е. на контакте леса и открытых стаций.

Таблица 3

Сезонное размещение глухарей по угодьям (встречи на маршрутах)

Основные типы угодий	Зима*		Весна		Лето		Осень		За весь год	
Сосняки лишайниковые, брусничнo-вересковые и скальные	0,8	24,2	0,6	18,7	1,2	12,9	0,9	16,6	0,9	16,5
Сосняки-зеленомошники (черничнo-травяные и др.)	1,2	36,3	1,3	40,6	2,5	26,9	1,8	33,3	1,8	33,1
Ельники-зеленомошники	0,1	3,0	0,1	3,1	0,6	6,5	0,7	13,0	0,4	7,3
Ельники болотно-травяные и приручейные	0,2	6,1	0,1	3,1	1,6	17,2	0,5	9,2	0,6	10,7
Смешанные леса по берегам водоемов	0,4	12,1	0,1	3,1	1,6	17,2	0,7	13,0	0,7	12,9
Спелые лиственные леса	0,1	3,0	0,3	9,4	1,2	12,9	0,2	3,7	0,4	7,3
Вырубки и гари	—	—	—	—	0,1	1,1	0,2	3,7	0,08	1,5
Сфагновые сосняки и моховые болота	0,5	15,3	0,7	22,0	0,5	5,3	0,4	7,5	0,6	10,7

* Первая колонка цифр — на 10 км маршрута, вторая — %.

Зимний участок обитания глухаря обычно невелик и составляет в среднем 0,16—0,5 км². Отдельные птицы занимали еще меньшую территорию. Нам известен, например, случай, когда стайки из трех глухарей в течение января — февраля 1958 г. держалась на площади не более 400 м² у четырех выбранных ими для кормежки сосен.

В середине зимы глухари регистрировались преимущественно на деревьях (60—80% встреч). На снег они опускаются только, чтобы зарыться в него на ночевку. Лишь в сильные морозы встреченные на снегу или выпугнутые из лунок глухари составляли до 70% учтенных птиц.

Зимой большинство глухарей держится группами (показатель стайности — 2,9) из птиц одного пола. Обычно они состоят из 2—5 особей, но мы видели стаи и до 16 птиц. По данным Коскимиеса (Koskimies, 1957), средняя величина зимних стай глухаря в Финляндии равна 8,5, в Карелии же только 4,6 (наши наблюдения). С образованием наста глухари часто и подолгу бродят по снегу и участок их суточной деятельности значительно расширяется (до 1 км²).

Весной большинство птиц мы регистрировали в сосновых борах и в сфагновых сосняках. Из 43 известных нам глухариных токов 16 (37,2%) располагались в ягодных сосняках, 10 (23,2%) в сфагновом сосняке и на болотах, 8 (18,6%) — на склонах облесенных сосной «сопок», 6 (13,9%) — в лишайниковых борах и 3 (7,1%) — на опушке смешанного сосново-елового леса. Самки в этот период тяготеют к ягодным соснякам, а позднее и к лиственным насаждениям, что связано с гнездованием. Весной глухари становятся более подвижными и значительно чаще, чем зимой, регистрируются в полете (26% встреч).

С окончанием токов птицы расселяются шире. Наиболее плотно населены ими ягодные сосняки и смешанные сосново-еловые насаждения по краям болот; резко повышается число встреч в лиственных лесах (особенно в березняках с примесью ели) и в приручейных ельниках. Найденные нами гнезда глухарок располагались обычно вблизи токовищ.

Приблизительно с середины июля самки с выводками и взрослые самцы переселяются в приручейные и болотно-травяные ельники. Самцы в это время линяют, ведут скрытый образ жизни и нуждаются в хороших защитных условиях. Самки с выводками довольно обычны летом и в сосняках, которые привлекают их наличием ягод и песчаных ванн (73% копанок отмечено в чистых сосняках). Но в этом случае птицы держались обычно по границе сосняка с ельником или другими угодьями, обеспечивающими их укрытием в случае опасности. В июне — июле глухари встречаются преимущественно поодиночке (показатель стайности 1,2; 13% встреч птиц в стаях). В августе линяющие самцы и самки без выводков уже встречаются группами (показатель стайности 1,6).

В бесснежный период глухари держатся почти исключительно на земле (89% встреч), лишь в случае опасности они иногда садятся на деревья.

Осенью глухари по-прежнему предпочитают ягодные сосняки и сосново-еловые насаждения. В это время характерны вылеты глухарей на дороги и берега водоемов за галькой. В таких местах мы наблюдали иногда 5—6 птиц на площади не более 1 га (на Белом море 3—7 шт. на 1 км берега). С конца сентября начинают формироваться зимние стаи (в октябре показатель стайности 2,6; 62% встреч птиц в стаях). Глухари становятся оживленнее и чаще встречаются в полете (41% встреч).

В течение всего снежного периода глухарь в Карелии питается почти исключительно хвоей сосны (табл. 4). Первогодние шишечки сосны, хвоя и плоды можжевельника, хвоя ели и «подснежные» корма (зеленые части и ягоды черники, брусники и клюквы) встречаются в зобах редко и в очень небольшом количестве. В это время вес содержимого наполненного зоба у самцов может достигать 250—320 г, составляя в среднем 101,6 г. С появлением проталин (в апреле) глухарь несколько чаще употребляет в пищу перезимовавшие под снегом ягоды брусники и клюквы и молодые ростки и листья вечнозеленых кустарничков, побеги и листья андромеды и стебли хвоща, но и в это время основу питания по-прежнему составляет сосновая хвоя.

В бесснежный период пища взрослых птиц значительно разнообразнее. Основу ее составляют вегетативные части травянистых растений (в первую очередь черники, голубики и хвоща), ягоды (черника, брусника, голубика и вороника), семена марьянника и насекомые (особенно жуки, муравьи и гусеницы бабочек). Вес содержимого зоба значительно меньше, чем зимой, и составляет в среднем 41,7 г (6,3—113,5).

Питание молодых глухарей (исследовано 4 пуховичка и 8 птенцов в возрасте до 2 месяцев) отличается более интенсивным потреблением животного корма (у пуховичков насекомые составляли 80—90% содержимого зобов) и семян. В остальном же они едят те же корма, что и взрослые, только в несколько ином соотношении (табл. 4).

Вес камешков в желудках самцов равен в среднем 31,4 г, а у самок только 17,4 г. Меньше всего их бывает в середине лета (период наименьшего потребления грубого корма) — 9—11 г; больше всего —

Таблица 4

Питание глухаря в Карелии
(в % от общего числа исследованных зобов с пищей)

Показатели	Старше 3 месяцев		До 2 месяцев (молодые)
	снежный период	бесснежный период	
1	2	3	4
Число зобов с пищей	16	25	10
Пустых зобов, %	11,1	13,8	16,6
Средний вес содержимого зоба, г	101,6	41,7	27,7
Средний вес гастролитов, г	32,6	11,7	6,3
Генеративные органы древесных растений			
Сосна (первогодние шишечки)	12,5	—	—
Береза (сережки)	6,2	4,0	—
Ольха (сережки)	—	4.0	—
Ива (цветы)	—	4,0	—
Вегетативные части древесных растений			
Сосна (хвоя)	93,8	28,0	—
Можжевельник (хвоя)	12,5	8,0	—
Ель (хвоя)	12,5	20,0	—
Осина (листья, побеги)	—	20,0	—
Рябина (листья, концевые побеги)	—	4,0	—
Береза (листья, побеги, почки)	—	8,0	—
Ива (листья, верхушечные части побегов, почки)	—	4,0	—
Ольха (листья)	—	4,0	—
Вегетативные части (ближе не определенные)	12,5	8,0	—
Генеративные органы травянистых растений			
Пушица (цветочные бутоны)	—	16,0	—
Черника (цветы)	—	8,0	10,0
Голубика (цветы)	—	4,0	—
Ястребинка (цветы)	—	4,0	10,0
Цветы (ближе не определенные)	—	4,0	10,0
Вегетативные части травянистых растений			
Черника (побеги, почки, листья)	18,7	48,0	20,0
Голубика (побеги, листья)	18,7	32,0	40,0
Андромеда (листья)	12,5	8,0	10,0
Брусника (листья, почки)	6,2	8,0	—
Вороника (побеги, листья)	—	4,0	10,0
Багульник (листья)	6,2	—	—
Хвощ (концевые части стеблей)	—	24,0	20,0
Кислица (листья)	—	4,0	—
Кассандра (листья)	—	4,0	—
Подбел (листья)	—	8,0	—
Ожика (листья)	—	8,0	—
Осока (листья)	—	4,0	—
Зеленые части травянистых растений (ближе не определенные)	—	8,0	10,0

Продолжение табл. 4

1	2	3	4
Мхи и лишайники (побеги)	—	8,0	10,0
Ягоды и плоды			
Брусника	18,7	36,0	10,0
Клюква	25,0	16,0	—
Черника	12,5	48,0	40,0
Можжевельник	12,5	4,0	10,0
Шиповник	—	8,0	—
Голубика	—	28,0	40,0
Вороника	—	20,0	50,0
Морошка	—	8,0	—
Костяника	—	4,0	—
Грибы	—	8,0	—
Семена			
Осока	6,2	20,0	30,0
Марьянник	—	32,0	50,0
Лютик	—	4,0	—
Семена (ближе не определенные) . .	—	12,0	10,0
Животные корма			
Моллюски	—	20,0	10,0
Пауки	—	8,0	30,0
Прямокрылые (кузнечики, кобылки)	—	4,0	10,0
Жуки	—	16,0	30,0
Личинки жесткокрылых	—	8,0	10,0
Личинки пилильщиков	—	4,0	20,0
Муравьи и их яйца	—	20,0	50,0
Двукрылые и их личинки	—	4,0	20,0
Гусеницы бабочек	—	4,0	40,0
Перепончатокрылые	—	4,0	—
Насекомые (ближе не определенные)	—	8,0	20,0
Личинки насекомых (ближе не определенные)	—	12,0	20,0

зимой (49,9 г). В желудках некоторых глухарей было много твердых семян растений. Камешков, однако, там было не меньше, чем обычно, поэтому роль семян в качестве гастролитов представляется нам у глухаря незначительной.

Первые признаки токования — «чертежи» на снегу — в южных районах Карелии мы наблюдали с середины марта, на севере — в начале апреля. В это время заметно передвижение глухарей к местам токов. Самое раннее токование отмечено 4/IV 1959 г. (заповедник «Кивач»), самая поздняя дата начала токов — 28/IV 1958 г. (с. Райгуба, Кондопожский район). На севере тока начинаются обычно во второй половине апреля — начале мая.

В начале периода токов часть птиц токует на снегу, приплясывая, как тетерева, позднее все глухари поют только на деревьях (обычно на старых соснах и «сушинах»). Разгар токования наблюдается во второй половине апреля — первых числах мая. Так, продолжается на юге республики до 10—30/V, а на севере — до начала — середины июня.

Добытые в разгар токования самцы имели сильно увеличенные семенники: вес пары семенников составлял в среднем 2,1 г, а размеры 16,7×13,2 мм (левый семенник весом и размерами, как правило, превосходил правый).

В Карелии характерны небольшие тока (по 2—5 самцов). Максимальное число самцов, отмеченных на одном току, — 18, а по данным опроса охотников — 30 [1]. На севере республики и в некоторых малонаселенных районах Средней Карелии тока обычно несколько крупнее (табл. 5). Наши данные о численности токовиков в Карелии близки к цифрам, полученным на территории Финляндии (Koivisto, Pirkola, 1961).

Таблица 5

Количество глухарей на токах в Карелии (личные наблюдения и данные опроса)

Районы	Минимальное		Максимальное		Наиболее обычное		Среднее	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Северная Карелия	2	1	22	16	5—6	3—4	6,8	4,4
Средняя Карелия	1	1	30	15	4—5	3	5,7	3,5
Южная Карелия	1	1	20	10	4	2—3	5,1	3,1
Всего	1	1	30	16	4—6	3	5,9	3,7

Площадь тока обычно не превышает 8—10 га, но нам известны случаи, когда тока занимали площадь до 45—80 га (чаще всего на облесенных сосной моховых болотах). Каждый из токующих самцов имеет индивидуальный участок (0,5—1 га), совокупность которых и образует токовище.

Плотность размещения токов различна. В заповеднике «Кивач», например, на площади 100 км² мы отметили 6 глухариных токов (0,6 на 1000 га), в районе ст. Алхо — 4 тока на 300 км² (0,13 на 1000 га), в окрестностях пос. Салми — 3 на 250 км² (0,12 на 1000 га), у пос. Гакукса (Пудожский район) — 4 на 120 км² (0,33 на 1000 га), в районе с. Ухта (Калевала) — 5 на 80 км² (0,62 на 1000 га), в окрестностях оз. Топозера 8 на 60 км² (1,33 на 1000 га) и т. д. В среднем на 1000 га угодий на севере Карелии учтено 0,3 тока, в центральной части (Суоярвский, Сегежский, Медвежьегорский район) — 0,45, на юге республики — 0,28.

Самки появляются на токах лишь в разгар токования, причем их бывает всегда меньше, чем самцов (табл. 5). Наиболее активно токуют глухари в облачную погоду с температурой 0—2°. В разгар токования связь с погодой менее заметна.

Места токов, как правило, постоянны, но иногда, обычно в связи с вырубками леса, глухари покидают исконные токовища и токуют в новых местах. Так, один из токов в районе оз. Сундозера, существовавший более 50 лет, в результате вырубки территории тока в 1958 г. перемес-

[1] Один из опрошенных охотников рассказал о существовании в Суоярвском районе якобы еще более мощных глухариных токов — до 50 и более самцов, однако достоверность этого сообщения вызывает сомнения.

тился на 1,5 км в сторону. Но рубка леса, не затрагивающая непосредственно площадь тока, даже если она ведется у самых ее границ, не заставляет глухарей бросать токовище.

В Карелии на токах заметна весьма активная роль годовалых самцов («крекатней»). Они появляются на токах не к концу периода токования, как это бывает на Урале, в Коми АССР и в ряде других областей Союза (Теплов, 1947; Кириков, 1952; Крутовская, 1958; Гаврин, 1959 и др.), а в разгар его. Судя по состоянию половой системы 4 добытых в это время крекатней, все они, очевидно, принимали участие в размножении. Семенники их имели вес 612—639 мг и размеры 11—13×15—19 мм, т. е. значительно больше, чем у старых глухарей в период покоя (180—220 мг; 7—9×10—12 мм).

Все 18 обнаруженных нами гнезд глухаря располагались по соседству с токовищами, обычно не далее 500 м. В пяти случаях (28%) гнезда находились у берега озера или на краю болота, но чаще они располагались на небольших сухих возвышенностях (44%) или на ровных боровых участках. Довольно часты случаи находок глухариных гнезд у дорог и построек (55% известных нам гнезд). Но это объясняется, вероятно, лишь тем, что участки у дорог и построек посещаются наблюдателями относительно чаще, чем другие стации.

В 70% случаев гнезда располагались под небольшими елочками, реже у основания сосенок, берез или у старых пней; одно гнездо находилось под прикрытием вывороченного корня. Гнездо имеет вид небольшого углубления в лесной подстилке, диаметром 25—35 см и глубиной лотка 6—8 см. Выстилка, как правило, очень скудная, из сухой травы, мха и редких перьев. Лишь гнездо, найденное 11/V 1959 г. на моховом болоте у оз. Гимойламби (заповедник «Кивач»), было обильно выстлано обрывками мха, стеблями осоки, различных злаков и перьями. Это объяснялось, очевидно, необходимостью поднять гнездо, чтобы избежать отсыревания яиц.

На юге Карелии глухарки начинают нестись в середине мая (табл. 6), на севере — в конце этого месяца. Массовое гнездование наблюдалось обычно во второй половине мая — начале июня. Период яйцекладки значительно растянут, и почти ненасиженные кладки встречались иногда до конца июля. Насиживающая глухарка весьма осторожна и не подпускает ближе, чем на 8—10 м. Спугнутая с гнезда, она возвращается обратно через 1—2 час. (наблюдения в заповеднике «Кивач»), а в среднем по 7 случаям — через 1 час 18 мин.

Количество яиц в кладке (по 16 гнездам) — 5—11, в среднем 7,4. По числу яиц гнезда распределились следующим образом:

Число яиц в кладке	5	6	7	8	9	10	11
Число гнезд	1	3	5	4	2	—	1

В 1957 г. средняя величина кладки равнялась 7,3, в 1958 — 7,1, в 1959 г. — 7,2, в 1960 — 7,2, в 1961 — 7,0, в 1962 — 7,3. Поздние кладки содержали обычно меньше яиц: в среднем 6,8. Болтуны составили 5% (2 из 40 яиц). Длина яиц 54,6—59,1 мм, ширина 40,2—42,5 мм (измерено 36 штук). Вес ненасиженных яиц (13 шт.) 46,5—52,3 г (в среднем 48,4). Окраска бледно-кофейная, иногда светло-желтая, с мелкими бурыми крапинами. В описанном выше гнезде, найденном 11/V 1959 г., яйца были вообще без крапинок.

В гнезде с 6 яйцами, найденном 10/VI 1959 г., последнее 7 яйцо было отложено 11/VI, а птенцы вывелись 8 июля. Инкубационный период длился в данном случае 27 суток. Вылупление птенцов от момента наклева первого яйца до освобождения от скорлупы последнего птенца длилось около суток. Выведшиеся птенцы весили в среднем

Таблица 6

Фенология размножения глухаря в южных районах Карелии

Показатели	Годы						Среднее
	1957	1958	1959	1960	1961	1962	
Переход среднесуточной температуры через 0°	15/IV	26/IV	13/IV	6/IV	15/IV	2/IV	13/IV
Переход среднесуточной температуры через 5°	11/V	22/V	26/IV	5/V	23/V	5/V	10/V
Черчение крыльями	15/III	2/IV	10/III	13/III	20/III	25/III	19/III
Начало токования	14/IV	28/IV	4/IV	11/IV	7/IV	17/IV	14/IV
Интенсивное токование	24/IV—6/V	4/V—16/V	14/IV—2/V	22/IV—9/V	29/IV—17/V	26/IV—14/V	23/IV—11/V
Последнее токование	16/V	30/V	10/V	15/V	28/V	25/V	21/V
Первая кладка	—	23/V	7/V	16/V	19/V	15/V	16/V
Массовое гнездование	—	3—12/VI	15—25/V	—	24/V—7/VI	25/V—10/VI	24/V—6/VI
Последняя свежая кладка	6/VII	26/VII	3/VII	—	11/VII	13/VII	12/VII
Первый выводок	12/VI	27/VI	1/VI	—	16/VI	18/VI	15/VI
Массовые выводки	20—30/VI	1—25/VII	7—20/VI	18—28/VI	25/VI—10/VII	23/VI—6/VII	20/VI—5/VII
Последние выводки пуховичков	20/VIII	10/VIII	10/VII	—	1/VIII	3/VIII	27/VII

35,8 г (34,9—37,1). Первые выводки в южных районах Карелии встречаются обычно с середины июня (в 1959 г. с 1/VI), массовое же их появление приурочено к последней декаде июня — началу июля (табл. 6). На севере республики выводки глухарей появляются на 15—20 дней позже. Выводки пуховичков отмечались обычно до конца июля и даже в августе. Сопоставив самые ранние даты появления выводков со временем обнаружения первых кладок, находим, что продолжительность насиживания яиц у глухаря равняется в условиях Карелии 27—28 дням, что соответствует цифре, полученной с помощью непосредственных наблюдений и близко к данным других исследователей (Теплов, 1947; Крутовская, 1958; Семенов-Тян-Шанский, 1960).

Сроки размножения глухаря в Карелии зависят от хода весны. Поздняя затяжная и холодная весна (например, 1958 и 1961 гг.) задерживает и растягивает сроки размножения, ранняя и теплая — вызывает обратный эффект (табл. 6).

Сопоставив среднюю величину кладки (7,4) со средним числом пуховых птенцов в самых ранних выводках (5,2), находим, что гибель яиц и отход птенцов в первые дни их жизни составляет 29,7%. Около 16% падает на гибель яиц в кладках (в 5 кладках, судьбу которых удалось проследить до конца, вывод птенцов составил 85,5%), а 12% — на смертность птенцов в самые первые дни их жизни. Кроме того, часть кладок глухаря гибнет целиком. О величине этой гибели можно судить как по результатам прямых наблюдений (из 8 осмотренных нами кладок целиком погибло 2, то есть 25%), так и по числу самок, встреченных в период размножения без выводка. За годы исследований их оказалось в среднем 29%. Учитывая все эти потери, находим, что на каждые 100 самок (в том числе и без выводка) приходится в начале лета 369 птенцов (5,2×71=369), а общий отход яиц и птенцов в первые дни жизни составляет в среднем 50% (7,4×100=740; 740—369=371; 371 : 740 = около 50%).

О среднем числе птенцов в выводках, величине и темпе естественного отхода молодняка в течение первых месяцев жизни мы судили по данным обработки встреч 158 выводков. При этом мы привлекли опросный материал и данные работавших под нашим руководством наблюдателей лесной охраны заповедника «Кивач». Как видно из табл. 7, наибольший отход наблюдается в первый месяц жизни птенцов, а в дальнейшем, особенно с 3-го месяца, смертность молодняка значительно снижается. Величина отхода и другие показатели интенсивности размножения разнятся по годам.

В конце сентября (конец выводкового периода) на каждую глухарку с выводком приходилось 2—4 птенца, а в октябре — ноябре молодые составляют 40—70% популяции. Следовательно, в Карелии поголовье глухаря в результате размножения увеличивается к осени в 2—2,5 раза. Исходя из этого и учитывая отход птиц в результате нападения хищников и других причин, можно рекомендовать ежегодную добычу глухаря в Карелии, равную 25—30% осеннего поголовья этих птиц.

Глухари растут довольно быстро, и уже в сентябре вес молодых самцов достигает 65—70%, а самок 85—90% веса взрослых птиц. Однако даже в середине сентября мы встречали птенцов размером с рябчика и меньше, а в августе это довольно обычное явление, особенно в годы с поздним размножением. В возрасте 4 месяцев рост молодых глухарей приостанавливается и возобновляется только весной следующего года.

Половое соотношение у встреченных на маршрутах и добытых глухарей указано в табл. 8. Судя по этим данным, среди взрослых

Таблица 7

Численность, интенсивность размножения и смертность птенцов глухаря в Карелии в 1957—1962 гг.

Показатели	Годы					
	1957	1958	1959	1960	1961	1962
Численность весной (баллы)	2,4	2,0	1,5	2,4	2,4	2,6
Самок без выводка, %	26,4	44,9	15,0	32,7	24,4	30,1
Общая гибель яиц, %	32,0	60,3	23,4	43,7	34,1	40,5
Среднее число птенцов в выводке						
во второй половине июня (пуховички)	5,2	4,5	6,0	5,0	5,6	5,3
во второй половине июля—начале августа	4,1	3,0	5,0	3,8	4,5	4,0
во второй половине августа — начале сентября	3,5	2,4	4,2	3,1	4,0	3,4
во второй половине сентября	3,3	2,1	4,0	2,8	3,8	3,1
Смертность за месяц, %						
июль	21,1	33,3	16,6	24,0	19,6	24,5
август	14,6	20,0	16,0	18,4	11,1	15,0
сентябрь	5,7	12,5	4,7	9,7	5,0	8,9
Общий отход молодняка за июль — сентябрь, %	36,5	53,3	33,3	44,0	32,1	41,5
Молодых среди добытых в октябре — ноябре, %	57,6	37,3	71,4	49,3	62,4	52,8
Осенняя численность в заповеднике «Кивач» (шт. на 1000 га)	5,6	3,2	8,7	2,1	7,4	7,0

Таблица 8

Соотношение полов у глухарей разного возраста

	Встреченные птицы		Добытые птицы	
	самцы	самки	самцы	самки
Молодые (до 3 мес.), абс.	—	—	18	23
%	—	—	42,7	57,3
Взрослые, абс.	251	206	16	13
%	54,9	45,1	55,2	44,8

глухарей несколько чаще встречаются самцы, а у молодых птиц, наоборот, заметно преобладают самки. Это подтверждает мнение В. П. Теплова (1947) о том, что у глухарей самки рождаются чаще, чем самцы, но смертность у них больше, поэтому с возрастом соотношение полов сначала выравнивается, а затем уклоняется в пользу самцов. Преобладание самцов в популяциях глухаря характерно для всей евро-

пейской части Союза (Приклонский, Теплов, 1962). Нами отмечены редкие случаи токования старых самцов-одиночек в первой половине августа и в конце октября. Глухари пели по утрам и обычно не более получаса.

В начале июня начинают линять самцы. Во второй декаде июня все они уже имели следы линьки — пеньки на голове и шее. Линька их растягивается до конца августа, а в отдельные годы (1958 г.) — до середины сентября. У самок смена оперения начинается на 1—1,5 месяца позже, чем у самцов (первая самка со следами линьки добыта 12/VII 1959 г.) и заканчивается в конце сентября — начале октября. Дольше всего идет линька контурного оперения и маховых (2—3 месяца), рулевые сменяются за 20—30 дней. У молодых глухарей смена оперения начинается в первой декаде июля; в середине июля идет уже интенсивная смена маховых и контурных перьев. В конце июля — начале августа все первостепенные маховые уже сменяются перьями взрослого наряда, второстепенные же еще линяют. Полностью линька молодых заканчивается к октябрю.



Рис. 1. Численность глухаря в Карелии (экз. на 1000 га):
1 — 7 и более; 2 — 6 — 6,9; 3 — 5 — 5,9; 4 — 4 — 4,9; 5 — менее 4

Численность глухарей в Карелии подвержена значительным колебаниям по годам (рис. 1). В заповеднике «Кивач» за 6 лет наблюдений плотность населения глухаря изменялась, по данным осенних маршрутных учетов, от 2,1 до 8,7 птицы на 1000 *га*. Как показал массовый опрос охотников (данные ВНИИЖП и наши) и зимние маршрутные учеты на егерских участках в 1960—1967 гг. (см. табл. 2), годовые изменения численности глухаря были характерны не только для района заповедника, но и для всей территории Карелии. При этом они оказались синхронными, т. е. почти совпали с отмеченными в «Киваче» как по амплитуде, так и по частоте колебаний.

Работами большого числа исследователей (Северцов, 1932, 1941; Формозов, 1935; Теплов, 1960; Кириков, 1952; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Лэк, 1957; Höglund, 1952; Siivonen, 1957; Marcström, 1960 и др.) было показано, что изменения численности глухаря зависят главным образом от погоды в период размножения. Это подтверждают и наши данные.

Исследования в заповеднике «Кивач» показали, что низкая осенняя численность глухаря наблюдалась в годы с весьма неблагоприятными

метеорологическими условиями в мае — июне (особенно в первой декаде июня) — холодной и дождливой погодой и частыми заморозками (1958, 1960 гг.). В эти годы наблюдалась массовая гибель кладок, очень высокий процент самок без выводка и необычайно высокая смертность птенцов (особенно в первый период их жизни). В результате доля молодняка к осени оказалась крайне низкой и численность птиц упала. Наоборот, 1959 г., отличавшийся самой благоприятной за ряд лет метеорологической обстановкой в период размножения, оказался и наиболее благоприятным для размножения и численности глухарей. В осеннем поголовье птиц этого года молодые составили 70%, а численность глухарей оказалась максимальной за все годы наблюдений.

Метеорологические условия зимы оказывают на популяцию этого вида в Карелии значительно меньшее влияние, чем на тетерева и рябчика, и зависимости весенней численности глухаря ни от гололедов, ни от зимних дождей проследить не удается. Хищники на численность глухаря также существенно не влияют. Даже куницы — самые многочисленные из хищников Карелии — истребляют не более 4—6% осеннего поголовья глухаря.

Случаи массовой гибели глухарей от инфекционных болезней нам не известны, зараженность их гельминтами (*Ascaridia cylindrica, A. galli, Raillietina globacaudata, Davainea tetraoensis*) в общем невысока (по данным экспедиции ГЕЛАН — 40—58%). Это позволяет считать, что инвазионные и инфекционные болезни не оказывают существенного влияния на изменения численности глухарей в Карелии.

Рубки леса в значительной мере ограничивают рост численности глухарей. В результате этого численность глухарей, особенно в Южной Карелии, за последние 10—20 лет заметно снизилась. Например, в районе оз. Кончозера в 1957—1961 гг. было отмечено 6 глухариных токов, на которые собиралось 20—30 самцов. В 1945—1952 гг. здесь, по рассказам местных жителей, было 11 токов с общим количеством токовиков 80—100 шт.; большинство токов исчезло в результате сведения леса на их территории.

Таблица 9

Охота на глухаря на территории егерских участков КАССР в 1961—1962 гг.

Районы	Глухарей на 1000 га		Промысловое использование, %
	учтено в конце сезона	добыто за сезон	
Северная Карелия	4,8	1,1	18
Егерский участок № 2 . . .	1,9	0,3	13
Егерский участок № 4 . . .	2,9	0,5	15
Егерский участок № 12 . .	4,3	1,0	19
Средняя Карелия	6,4	2,6	29
Егерский участок № 10 . .	5,8	2,8	31
Южная Карелия	5,1	3,5	41
Егерский участок № 1 . . .	5,1	3,4	40
Егерский участок № 3 . . .	8,6	4,9	36
Егерский участок № 7 . . .	7,1	4,6	40
В среднем	5,4	2,4	30

Глухарь издавна служил одним из главных объектов промысловой охоты в Карелии, хотя и уступал в этом отношении рябчику и тетереву. По данным А. А. Силантьева (1898), на территории бывшей Олонецкой губернии в период с 1804 по 1874 г. добывалось по 8—17 тыс., а с 1878 по 1894 г. — 20—30 (а иногда даже до 50) тыс. глухарей ежегодно, т. е. 2—4 птицы на 1 охотника за сезон. Глухарей промышляли на токах главным образом слопцами, ловушками, кружками, а также с помощью ружей. Летом практиковалась охота на выводки, а в августе — на молодых птиц с собакой. В первой трети XX в. в связи с сокращением численности глухарей (Битрих, 1926; Дамберг, 1928) добыча их заметно сократилась.

В настоящее время охота на глухарей в республике утратила промысловое значение, а сохранилась лишь как спортивная. По данным анкетного опроса охотников, в Карелии ежегодно добывается 10—20 тыс. глухарей (1—2 шт. на 1 охотника за сезон), что составляет приблизительно третью часть имеющегося к началу сезона поголовья. Эта величина добычи является предельной, но все же допустимой. К сожалению, запасы глухаря осваиваются в Карелии неравномерно: в северных районах они недоиспользуются, а на юге наблюдается перепромысел. Это хорошо показывают данные табл. 9.

БЕЛАЯ КУРОПАТКА

Белая куропатка, представленная в Карелии подвидом *Lagopus lagopus lagopus* L., характеризуется следующими размерами и весом (табл. 10).

Таблица 10

Размеры и вес взрослых белых куропаток

Показатели	Самцы (29)			Самки (18)		
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
Вес тела, г . .	561	730	649,3	489	700	584,9
Длина, мм . .						
тела . .	393	453	423,0	375	445	398,7
крыла .	192	221	210,3	185	210	198,4
хвоста .	116	146	133,3	106	134	118,7
цевки . .	42	55	48,3	39	53	45,2
клюва .	14	20	17,2	15	20	18,0

Встречаются белые куропатки по всей Карелии (рис. 2; табл. 11). На севере (Лоухский, Калевальский, Кемский, Беломорский районы) они довольно многочисленны, в южных районах плотность их населения гораздо ниже и куропатки распространены спорадически. По сравнению с другими областями европейской части Союза, зимняя численность белой куропатки в Карельской АССР (в среднем по 4 сезонам учета — 24,3 с колебаниями по годам от 16 до 31,5 экз. на 1000 га) отнюдь не низкая. Так, в Коми АССР запас куропаток на 1000 га был определен в 5—13 птиц, в Архангельской обл. — 10—14, в Мурманской — 38,1, в Вологодской — 9—16, в Ленинградской — 9—12, в Новгородской — 8 (Карпович, 1963; Русаков, 1963; Семенов-Тян-Шанский, 1960).

Наиболее характерные стации этой птицы — моховые болота, поросшие низкорослой сосной, карликовой березой, багульником и ивняком, а также сфагновые сосняки и заболоченные ольшанники. На открытых местах куропатки держатся обычно вблизи леса или кустарников. Весной и в начале лета они чаще встречаются в сфагновых сосняках и болотно-травяных ельниках, на открытых моховых болотах мы отмечали их в это время редко. Летом, помимо указанных стаций (особенно моховых болот), куропатки встречаются на вырубках и гарях, в ягодных сосняках и лиственных лесах (табл. 12). К зиме они переселяются в долины рек и на побережья озер, где встречаются по кустарниковым зарослям и участкам лиственных молодняков, в лиственные (особенно березовые с участием ели) леса, а также в сырые хвойные насаждения с примесью лиственных пород. Держатся куропатки и по окраинам моховых болот, если здесь имеются заросли лиственных кустарников. В целом белые куропатки в Карелии являются обитателями мозаичного ландшафта и избегают как сплошных лесных массивов, так и обширных открытых пространств (особенно в середине зимы).



Рис. 2. Численность белой куропатки в Карелии (экз. на 1000 га):
1 — 40 и более; 2 — 30—39,9; 3 — 20—29,9; 4 — 10—19,9; 5 — менее 10

Зимой куропатки встречаются группами по 4—10 птиц, но случалось видеть и стаи из 40—60 особей. Самцы и самки держатся вместе. В подавляющем большинстве случаев мы наблюдали куропаток на земле, но в конце зимы они кормятся иногда и на березах (22% встреч).

Во внегнездовый период куропатки широко кочуют, особенно в Южной Карелии. Наиболее подвижны они в осенне-зимний период, когда появляются в местах, где на гнездовье не отмечались. Так, зимой 1958/59 и 1961/62 гг. мы видели белых куропаток в районе заповедника «Кивач», у пос. Сайнаводок, в окрестностях с. Кончозеро и в ряде других пунктов Кондопожского и Прионежского районов, летние же учеты их здесь не выявили. О ясно выраженных осенне-зимних миграциях куропаток нам сообщали и охотники из Суоярвского, Сегежского, Сортавальского и Пудожского районов. Таким образом, резкое увеличение численности куропаток зимой и появление их в местах, где летом они не встречаются, — это, очевидно, результат массовых осенне-зимних перекочевок птиц из северных районов в южные.

Помимо далеких сезонных кочевок, куропаткам свойственны также местные перемещения. В октябре — ноябре мы наблюдали перекочевки

Таблица 11

Результаты зимних маршрутных учетов белой куропатки (экз. на 1000 га)

Районы	Годы				Среднее
	1961	1962	1963	1964	
Северная Карелия . .	31,1	63,3	67,2	37,5	49,8
Калевальский	49,2	54,5	?	14,8	39,5
Кемский	21,3	46,4	56,0	?	41,2
Беломорский	?	102,0	85,5	60,2	82,6
Средняя Карелия . . .	13,7	22,5	11,1	15,0	15,8
Сегежский	17,2	40,7	20,3	27,1	28,3
Медвежьегорский	9,6	27,3	?	9,4	15,4
Суоярвский	18,0	18,6	10,2	13,1	14,9
Кондопожский	7,2	3,0	3,1	10,6	5,9
Южная Карелия . . .	3,0	8,7	2,5	15,7	7,5
Прионежский	6,1	21,2	7,5	14,2	12,5
Олонецкий	?	—	—	17,1	5,7
Сортавальский	—	5,0	—	?	1,7
В среднем	16,0	31,5	27,0	22,7	24,3

Таблица 12

Сезонное размещение белых куропаток по угодьям (встречи на маршрутах)

Основные типы угодий	Бесснежный период		Снежный период		За весь год	
	на 10 км	%	на 10 км	%	на 10 км	%
Сосняки лишайниковые, брусничнo-вересковые и скальные	—	—	0,1	0,8	0,06	0,5
Сосняки-зеленомошники (чернично-травяные и другие)	0,5	4,5	0,1	0,8	0,3	2,5
Ельники-зеленомошники . .	0,2	1,9	0,6	4,9	0,4	3,4
Ельники болотно-травяные и приручейные	1,7	15,4	1,9	15,8	1,8	15,3
Смешанные леса по берегам водоемов	0,1	1,0	3,7	30,6	2,0	17,0
Спелые лиственные леса . .	0,8	7,2	1,8	14,9	1,3	11,0
Вырубки и гари	0,3	2,7	1,2	9,9	0,8	6,8
Сосняки сфагновые	2,9	26,3	1,5	12,4	2,2	18,9
Открытые моховые болота .	4,5	40,0	1,2	9,9	2,9	24,6

птиц из моховых болот в долины рек, к озерам и в лиственные леса, что связано с переходом на зимние виды корма. Наличие осенних кочевок у белых куропаток подтверждается и тем фактом, что в этот период они часто встречаются в полете (до 50% встреч).

Для изучения питания мы проанализировали содержимое зобов 66 куропаток, добытых в 1958—1962 гг. главным образом в северных и центральных районах Карелии. Как показывает табл. 13, основным кормом взрослых птиц в бесснежный период являются вегетативные части травянистых растений (78% встреч), особенно листья и побеги голубики, черники и осок, ягоды (преимущественно черника и брус-

ника), семена осок и марьянника. Животные корма потребляются редко и в очень небольшом количестве. Птенцы в возрасте до 1,5 месяцев (исследовано 6 экз.) питаются преимущественно животным кормом (89% встреч) — комарами, гусеницами бабочек и пауками, едят они также ягоды черники и голубики и семена осок. Основу зимнего рациона птиц составляют концевые побеги, сережки и почки березы (обыкновенной и карликовой), ивы и осины. В начале и конце зимы куропатки добывают из-под снега ягоды, веточки и листья черники, клюквы и подбела.

Первые весенние крики самцов, знаменующие начало брачного периода, мы отмечали на юге Карелии в первой половине апреля (крайние даты апреля 1959 г. и 16/VII 1958 г.), а на севере — в третьей декаде этого месяца (28/IV 1961 г. и 21/IV 1962 г.). Разгар токования — в начале мая; конец — в двадцатых числах мая. Самцы начинают петь обычно с наступлением ночи, а заканчивают перед самым рассветом. В разгар токования нам удавалось нередко слышать одновременно 2—3 самцов, но чаще 1—2. Токовали они всегда на определенных участках в 1—2 га, сюда же позднее прилетали и самки. До 5/V пар обычно не было заметно, но во второй декаде мая разбивка на пары уже полностью заканчивается. Самцы, добытые в период тока, имели резко увеличенные семенники (13—16×6—8 мм) и полный весенний наряд, а самки — довольно крупные гонады (диаметр наибольшего фолликула 10—23 мм).

Самые ранние кладки яиц обнаружены на юге Карелии (Кондопожский район) 26/V 1959 г., на севере (в районе ст. Чупа Лоухского района) — 2/VI 1962 г. Разгар гнездования — конец мая — первая декада июня.

Мы осмотрели 5 гнезд белой куропатки. Два гнезда располагались на осоково-сфагновом болоте (26/V 1959 г., пос. Гирвас, 10 яиц на начальной стадии инкубации; 20/VI 1962 г., с. Кереть, 9 яиц, 10—12-й день насиживания); одно — в редком сфагновом сосняке (2/VI 1962 г., ст. Чупа, 10 яиц, начало насиживания); одно — в ельнике-зеленомошнике со значительной примесью березы (13/VII 1959 г., с. Ухта, 8 яиц, два из них наклюнуты, птенцы вывелись 15/VII) и последнее — на вырубке 8—10-летней давности, зарастающей ольхой и березой (8/VI 1960 г., Летняя Речка, 9 яиц на средней стадии инкубации; вывелись 18—19/VI 1960 г.). Среднее число яиц в кладке 9,2 (8—10); окраска бледно-желтая с густым темно-бурым крапом. Вес 17,4—20,9 г (в среднем 20,1). Размеры (по 27 экз.): длина 38,8—44,1 мм, ширина 29,1—31,6 мм.

Первый выводок встречен 18/VI 1959 г. (Нейфельдт, 1958, приводит еще более ранний случай обнаружения выводка — 15/VI 1955 г.). С этого времени и до конца июня выводки пуховичков отмечаются довольно регулярно. На юге Карелии массовое вылупление птенцов отмечается с 20 по 30/VI, а на севере — между 27/VI и 6/VII. Среднее число птенцов в выводках в июне — июле 7,1; в августе — сентябре — 6,6. Отход составляет (с учетом гибели яиц) около 30%.

Птенцы достигают величины взрослых в конце августа — начале сентября. Средний вес молодых птиц, добытых в июне, — 56 г, в июле — 310, в августе — 542, в сентябре — 644,8 г. Выводки держатся обычно на сфагновых или осоково-сфагновых болотах, заболоченных вырубках, в сырых лощинах, поросших ольшанником, но всегда вблизи леса или густого кустарника. Участок суточной деятельности выводка не превышает 2,5 га (наблюдения в Лоухском и Медвежьегорском районах). Плотность размещения выводков местами может быть очень

Таблица 13

Питание белой куропатки в Карелии
(в % от общего числа исследованных зобов с пищей)

Показатели	Старше 3 месяцев		До 1,5 месяцев
	снежный период	бесснежный период	
1	2	3	4
Число зобов с пищей	19	37	6
Пустых зобов, %	9,5	5,1	—
Средний вес содержимого зоба, г	25,4	9,1	4,6
Средний вес гастролитов, г	3,4	2,8	0,7
Генеративные органы древесных растений			
Береза (сережки)	31,5	2,7	—
Ива (цветочные почки и сережки)	15,8	2,7	—
Вегетативные части древесных растений			
Береза обыкновенная (веточки и почки)	52,6	2,7	—
Береза карликовая (веточки, почки, листья)	36,8	—	16,6
Ива (почки, побеги)	63,1	—	—
Осина (почки, побеги)	10,5	—	—
Сосна (хвоя)	5,2	—	—
Генеративные органы травянистых растений			
Черника (цветы)	—	2,7	—
Вейник (метелка)	—	2,7	—
Цветы (ближе не определенные)	—	5,4	—
Вегетативные части травянистых растений			
Брусника (листья, побеги, почки)	—	2,7	—
Черника (побеги, почки, листья)	36,8	27,0	—
Голубика (побеги, листья)	—	43,2	33,3
Осоки (стебли)	—	16,1	—
Подбел (листья)	10,5	8,1	—
Багульник (листья)	—	2,7	—
Хвощ лесной (верхушки стеблей)	—	5,4	—
Вейник (листья)	—	2,7	—
Травянистые растения (ближе не определенные)	—	8,1	—
Ягоды и плоды			
Черника	—	53,9	66,6
Брусника	42,1	48,6	16,6
Голубика	—	18,9	50,0
Вороника	—	10,7	—
Костяника	—	2,7	—
Морошка	5,2	8,1	—
Клюква	5,2	10,7	—
Шиповник	5,2	2,7	—
Кукушкин лен (коробочки)	—	2,7	16,6
Семена			
Осока	—	37,9	33,3
Овсяница	—	16,2	—
Марьянник	—	21,6	16,6
Семена (ближе не определенные)	—	10,7	16,6
Животные корма			
Пауки	—	2,7	50,0
Моллюски	—	—	16,6
Муравьи	—	2,7	16,6
Жуки	—	5,4	16,6
Гусеницы бабочек	—	2,7	33,3
Комары	—	—	50,0
Долгоносики	—	—	33,3
Щелкуны	—	—	16,6
Личинки пилильщиков	—	2,7	33,3
Насекомые (ближе не определенные)	—	2,7	33,3

велика. В Лоухском районе, например, мы находили по 3—6 выводков на территории 50 га (острова Чупинской губы Белого моря). Нераспавшиеся выводки с маткой (самцы покидают их раньше) мы встречали до конца сентября.

Осенне-летнее токование отдельных самцов проходит в июле — августе; интенсивность его ниже, чем весеннего: за ночное наблюдение мы регистрировали 1—2 поющих самцов, тогда как весной — 4—8. Половой состав отстреленных птиц указывает на вероятность преобладания в популяции самцов. Среди молодых (в возрасте до 3,5 месяцев) их оказалось 57,1% (исследована 21 птица), среди взрослых — 61,7% (из 47 птиц).

У всех самцов, добытых во второй — третьей декадах апреля, наблюдалась предбрачная линька, а в мае они имели уже полный весенний наряд. В конце мая — начале июня у некоторых самцов замечена линька маховых и смена контурного оперения на груди, плечах и шее. Одновременно у самок сменяются перья на голове, шее, затем на боках и брюшке. Все добытые в середине июля взрослые куропатки имели уже вполне сформированный летний наряд.

Осенняя линька отмечена в августе. Начинается она сменой контурных перьев на брюшке и груди и заканчивается линькой маховых перьев. В ноябре все птицы уже полностью в зимнем наряде. Молодые линяют почти непрерывно с июля по ноябрь. Сначала растут первостепенные маховые и рулевые перья, затем перо на плечах, спине и боках и последними крайние рулевые и контурные перья на голове и шее.

Опросные сведения (по данным корреспондентской сети ВНИИЖП) говорят об относительной стабильности карельской популяции белой куропатки. Так, численность этого вида весной 1957 г. была оценена охотниками в среднем в 1,4 балла, в 1958 г. — 1,2, 1959 г. — 1,1, 1960 г. — 1,0, 1961 г. — 1,5, 1962 г. — 1,4, 1963 г. — 1,3. Это подтверждают и данные зимних учетов методом ленточных проб (см. табл. 11).

В прошлом белая куропатка составляла основу промысла дичи в Карелии. В 1804—1811 гг. на территории Олонецкой губернии добывали ежегодно до 170 тыс. этих птиц, что составляло 50—70% от всей добываемой здесь дичи (Силантьев, 1898). Позднее (1870—1891 гг.) промысел куропатки сократился до 10—20 тыс. штук за сезон. Это было, по-видимому, связано с сокращением численности птиц в результате перепромысла и с переключением большинства охотников на добычу рябчика. Перед самой революцией промысел белых куропаток снова увеличился до 150 тыс. штук ежегодно (Битрих, 1926).

Таблица 14

Охота на белых куропаток на территории егерских участков Карелии в 1961—1962 гг.

Районы	Куропаток на 1000 га		Промысловое использование, %
	учтено в конце сезона	добыто за сезон	
Егерский участок № 2	85,0	4,8	5
Егерский участок № 12	52,1	4,7	8
Егорский участок № 3	15,1	2,0	11
Егерский участок № 8	20,3	3,1	13
В среднем	43,1	3,7	7,9

Первые два десятилетия после революции белая куропатка попрежнему оставалась важнейшим объектом промысловой охоты в Карелии, а с ростом городского населения приобрела и спортивное значение, особенно в Средней Карелии и на побережье Белого моря (Наумов, 1927; Дубровский, 1941). В настоящее время охота на белых куропаток потеряла свое промысловое значение. Что же касается роли данного вида в спортивной охоте, то и она заметно снизилась. В результате запасы белых куропаток явно недоиспользуются (табл. 14), хотя возможности для развития охоты на этих птиц достаточно велики.

ЛИТЕРАТУРА

Битрих А. А. Охота и пушной промысел севера Европейской части СССР. «Мат-лы для изуч. естеств. произв. сил СССР», № 61. Ленинград, 1926.

Гаврин В. Ф. Весенние тока глухаря в Беловежской пуще. «2 Всес. орнитол. конф.», тез. докл., ч. 2. М., 1959.

Дамберг Э. Ф. Охотничье хозяйство в Карелии. «Охотник», 1928, № 9.

Дубровский А. Промыслы Карело-Финской республики. «Природа и соц. хоз-во», сб. 8, ч. 2. М., 1941.

Ивантер Э. В. К биологии рябчика в Карелии. Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1962а.

Ивантер Э. В. Материалы по биологии и численности тетерева в Карелии. «Мат-лы 3 Всес. орнитол. конф.», кн. 1. Львов, 1962б.

Ивантер Э. В. Тетерев в Карелии. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Ивантер Э. В. Экология и численность глухаря в Карелии. Сб. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Ивантер Э. В. Охотничьи богатства северных лесов. Петрозаводск, 1967.

Ивантер Э. В. Опыт учета тетеревиных птиц в Карельской АССР. Сб. «Ресурсы тетеревиных птиц в СССР». М., «Наука», 1968а.

Ивантер Э. В. К изучению размножения Tetraonidae в Карелии. Сб. «Ресурсы тетеревиных птиц в СССР». М., «Наука», 1968б.

Карпович В. Н. Учет численности боровой дичи маршрутным способом на больших площадях. Сб. «Организация и методы учета птиц и вредных грызунов». М., «Наука», 1963.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Крутовская Е. А. Птицы заповедника «Столбы». «Тр. гос. заповедн. «Столбы», 1958, вып. 2.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., ИЛ, 1957.

Наумов Н. П. На севере Европейской части СССР. «Охотник», 1927, № 4.

Нейфельдт И. А. Об орнитофауне Южной Карелии. «Тр. ЗИН АН СССР», 1958, т. 25.

Приклонский С. Г., Теплов В. П. Опыт учета численности глухаря, журавля и серой цапли в лесах центральных областей Европейской части РСФСР. «Тр. Окского гос. заповедн.», 1962, вып. 4.

Русаков О. С. Численность, питание и стациальное размещение тетеревиных в Ленинградской области. Сб. «Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада РСФСР», вып. 2. Л., 1963.

Северцов С. А. Материалы по биологии размножения Tetraonidae. «Тр. лабор. прикладн. зоологии», вып. 3. Л., 1932.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941.

Силантьев А. А. Обзор промысловых охот в России. СПб., 1898.

Семенов-Тян-Шанский О. И. Экология тетеревиных птиц. «Тр. Лапландск. гос. заповедн.», вып. 5, 1960.

Теплов В. П. К экологии боровой дичи Печоро-Ылычского заповедника. «Тр. Печоро-Ылычск. заповедн.», 1947, вып. 4, ч. 1.

Теплов В. П. Глухарь в Печоро-Ылычском заповеднике. «Тр. Печоро-Ылычск. заповедн.», 1947, вып. 4, ч. 1.

Теплов В. П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги. «Тр. Печоро-Ылычского гос. заповедн.», 1960, вып. 8.

Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М., 1935.

Höglund N. Capercaillie reproduction and climate. Riistaefeellisiä Julkaisuja, 1952, Nr. 8.

Koivisto L., Pirkola M. Mrtson ja teeren soitimesta secä soidinarvion neista kaväällä 1960 keratyn aineiston parusteella. Suomen riista, 1961, Nr. 14.

Koskimies J. Flocking behaviour in capercaillie, *Tetrao urogallus* (L.) and blackgame, *Lyrurus tetrix* (L.). Papers on game research, 18. Helsinki, 1957.

Koskimies J. Seasonal, geographical and yearly trends in weight of capercaillie (*Tetrao urogallus*) and blackgame (*Lyrurus tetrix*) in Finland. «Ornis Fennica», 1958, vol. 35, Nr. 1.

Marcström V. Studies on the physiological and ecological backgraund to the reproduction of the capercaillie (*Tetrao urogallus* Lin.). Viltrevy, 1960, vol. 2, Nr. 1.

Merikallio E. Finnish birds. Their distribution and numbers. Helsinki, 1958 (Soc. pro fauna Fennica. Fauna Fennica 5).

Siivonen L. The problem of short—term fluctuations in numbers of Tetraonidae in Europe. «Papers on game research», vol. 19, Helsinki, 1957.

Voipio P. The biological zonation of Finland as reflected in zootaxonomy. «Ann. Zool. Soc. Vanamo», 1956, vol. 18.

И. А. Нейфельдт, Н. С. Панькин

ТРЕХПЕРСТКА В ПРИАМУРЬЕ

Распространение трехперстки (*Turnix tanki blanfordii* Blyth) в СССР ограничено в современных орнитологических сводках и определителях южной частью Приморского края. Она обычна в Хасанском районе, вблизи Владивостока, а также прослежена к северу до низовий Большой Уссурки (Спангенберг, 1948, 1965) и по морскому берегу до р. Маргаритовки (Шульпин, 1930). Накопившиеся, однако, за последние 10—15 лет литературные данные, приобретающие в их свете иную интерпретацию некоторые старые материалы и наши личные наблюдения в Амурской обл., позволяют составить более правильное представление об ареале в бассейне Амура.

Еще В. Мейзе (Meise, 1934), доставивший старых и молодых птиц из окрестностей Харбина и Чжалантуня, справедливо усмотрел ценность этих сборов в том, что, значительно продвинув на запад область гнездования вида, они тем самым приблизили казавшуюся невероятно дальним залетом находку Н. Н. Данилевского из-под Сретенска (Бутурлин, 1908). Р. Пихоцкий (Piechocki, 1958) установил, что не только в степях близ Цицикара, но и по другую сторону Большого Хингана, в Барге, трехперстка по численности не уступает немому перепелу (*Coturnix japonicus* Temm. et Schleg.). В ареал, таким образом, вошли верховья Аргуни, и трудно быть теперь уверенным в том, что интересующая нас птица не живет в подходящих биотопах где-нибудь по Онону и Шилке (Сретенск).

При перечислении изученных коллекционных материалов Л. М. Шульпин (1930) упомянул об неэтикетированном экземпляре Хабаровского краеведческого музея, который, по его мнению, мог происходить из ближайших окрестностей города. Находка эта, не привлекшая к себе особого внимания, приобрела определенный смысл после того, как 27/VI 1959 г. В. А. Нечаев (1963) встретил пару птиц значительно севернее, — в устье реки впадающей в оз. Эворон.

Об обитании трехперстки в долине Среднего Амура долгое время можно было только догадываться, помня, что А. Соверби (Sowerby, 1923) имел июльский экземпляр из устья р. Сунгари. Гнездование же было доказано впервые Л. А. Смогоржевским (1965), добывшим 16/VI 1963 г. близ дер. Чурки (Еврейская автономная область) размножающуюся самку.

Оказалось, что *T. tanki* встречается далее вверх по Амуру и не представляет редкости на Зейско-Буреинской равнине. Так, близ

с. Украина (Архаринский район Амурской обл.) мы слышали характерный брачный крик самки в середине мая 1964 г. на лугу среди полей, примерно в 500 м от долины небольшой речушки и в 100—200 м от заболоченного луга. Широкая открытая пойма рек Буреи и Амура простирается здесь на 30—40 км. Ее поверхность пересекают невысокие гривы, занятые черноберезово-дубовым редколесьем с лещиной и леспедецей или белоберезово-осиновыми колками с примесью липы, вяза и ив. К ним примыкают более низкие, но тоже не затопляемые в период



Рис. 1. Гнездо трехперстки. Зейско-Буреинская равнина, 14 июня 1970 г.

наводнений обширные равнинные пространства, которые, если они не распаханы, покрыты луговой растительностью. Именно в таких местах преобладают излюбленные биотопы трехперстки — разнотравно-злаковые луга и луговые степи. В понижениях между ними и в долинах рек развиваются переувлажненные, главным образом осоково-вейниковые луга с разнотравьем и кочками; много болот и зарастающих озер. Весной 1968 г. в тех же окрестностях с. Украина на суходольном лугу между сельскохозяйственными угодьями найдено прошлогоднее гнездо с остатками яичной скорлупы.

14/VI 1970 г. в пойме Буреи, приблизительно в 15 км к северо-востоку от устья этой реки, обнаружено другое гнездо, на сей раз с полной кладкой из четырех сильно насиженных яиц (рис. 1). Располагалось оно в куртине невысокой (30—40 см) травы на маленькой площадке с угнетенным покровом из злаков, лапчатки, василистника, ландыша и одуванчика с примесью осок среди разнотравно-злакового луга с одиночными кустами козьей ивы. До ближайшего озера было около 1 км, до заболоченной долины речки Ярчихи — около 800 м, а до засеянных соей и пшеницей полей — не менее 4 км. Гнездо представляло собой весьма примитивную постройку диаметром 80—86 мм. Оно походило скорее на тонкую, едва прикрывавшую почву подстилку из собранных тут же рядом полуистлевших листьев и стеблей злаков и осок. Мелкий (всего 5—8 мм) лоточек гнезда оформился, наверное, в процессе насиживания кладки. Яйца имели типичную для *T. tanki blanfordii* окраску,

хотя в деталях (размеры и густота крапа, его насыщенность пигментом) они отличались друг от друга. Это заметно и на прилагаемой фотографии. Размеры яиц: 20,5×19,2 мм; 26,7×20,0 мм; 27,0×20,8 мм и 27,1×21,0 мм.

Насиживавший самец в первый раз подпустил к себе вплотную и, вылетев из-под самых ног, тотчас исчез в траве. Повторно поднять его не удалось. При следующих посещениях видеть птицу не приходилось Она всегда успевала незаметно уйти из гнезда, не прибегая к приемам отвода. Все птенцы вывелись благополучно 20 или утром 21/VI. Выводок сразу покинул гнездо. Днем 21/VI мы нашли лишь аккуратно вскрытые у тупого конца яичные скорлупки. Тщательные поиски птенцов не дали положительных результатов.

Трехперстки имеют очень короткий для птиц выводковой группы инкубационный период, всего 12—13 суток. Если учесть, что насиживание начинается после снесения последнего яйца, то в нашем случае самка должна была приступить к размножению 6—7/VI.

В конце лета 1970 г., экскурсируя по Зейско-Буреинской равнине, мы неоднократно поднимали трехперсток. 8/VIII, к примеру, вспугнута одна молодая птица размером почти со взрослую. Она очень быстро пролетела над самой травой метров 100. 13/VIII встречены три одиночные молодые птицы. В тот же день с узкой полосы разнотравного луга по краю соевого поля взлетел не распавшийся еще выводок. С тремя птенцами, способными покрывать по воздуху некоторое расстояние, находилась старая особь. Зацепившись за травинку, один из птенцов упал вниз, где тотчас был пойман собакой (экземпляр в коллекции ЗИН АН СССР). Он оказался самцом 12—14-дневного возраста (вес 24,5 г), почти полностью сменившим пуховой наряд на первый перьевой (гнездовой) наряд. Ювенальное опушение уцелело у него местами лишь на голове; перо же все находилось в недоросшем состоянии. Птенцы этого выводка могли появиться из яиц, отложенных 15—18/VII.

Половое созревание у *T. tanki* наступает, как и у ее ближайших родичей, по-видимому, очень рано. У упомянутого поршка семенники были достаточно развитыми: правый — 2×4 мм, левый — 3×5 мм. Для *T. sylvatica* есть указания, что самки начинают нестись в пятимесячном возрасте (Hoesch, 1960). 20/VIII из кустов, росших на участке между пшеничным полем и озером, поднята трехперстка, которая опустилась затем на разнотравном лугу. То был совершенно самостоятельный молодой самец, успевший вылинять из гнездового пера (материалы ЗИН АН СССР). Он весил 63 г и имел увеличенные гонады (6,0×7,2 и 7,0×9,0 мм).

В короткий срок, примерно за два месяца, птенцы дважды меняют свой наряд. Сначала пух замещается гнездовым пером, затем при недоросших еще маховых начинается полная линька, приводящая к формированию наряда первогодков. В нем молодежь не отличима от взрослых самцов. Всего за восьмичасовую экскурсию без специальных поисков 20/VIII 1970 г. встречено три трехперстки: один раз на увлажненном осоковом лугу в 30 м от озера и дважды на суходольных разнотравных лугах с невысокой травянистой растительностью.

В природе трехперстка выглядит окрашенной сверху темнее, чем немой перепел. На лету, особенно при быстром движении, ее отличает сильно вытянутая шея, короткие перышки на которой, так же как и на голове, бывают взъерошены. Иногда видны и ярко-желтые ноги.

Основной корм составляют семена дикорастущих травянистых растений. В осмотренных желудках преобладали семена василистника. Обычны были семена лютика, фиалки и плоды осок; попадались зерна

пшеницы. Из насекомых удалось определить остатки прямокрылых, муравьев и мелких жужелиц.

Живет трехперстка и в верхнем Приамурье. В окрестностях Благовещенска, например, голос самки был отмечен в конце мая 1965 г. на Астраханских лугах в долине Зеи, примерно в 20 км от ее устья. Местность здесь представляет понижения, занятые заболоченными лугами и озерами, перемежающиеся с гривами, покрытыми суходольными лугами или же возделанными под поля и огороды. Встречали ее вместе с перепелами и по пологим склонам распадков на окраинах плато.



Рис. 2. Биотоп трехперстки на Амуро-Зейском плато, суходольные луга на шлейфах склонов и первых террасах падей

На самóм Амуро-Зейском плато, представляющем возвышенную равнину, расчлененную древними широкими ложбинами (падями), многие из которых имеют узкое русло и маломощный водный поток, усиливающийся во время муссонных дождей, эта птица редка. Она селится не на собственно водораздельных пространствах, а на шлейфах склонов и первых террасах хорошо дренированных падей (рис. 2). Вблизи поселков Климоуцы и Зиговка (Свободненский район Амурской обл.) «гудение» самок регистрировалось на одних и тех же участках в 1957, 1958, 1961 и 1962 гг. Это были примыкающие к засеянным соей полям незатопляемые полосы широких ложбин с ровной, чуть приподнятой над временным руслом поверхностью, занятые суходольными лугами (злаково-разнотравными, с заметной примесью ксеромезофильных элементов растительности, или разнотравно-осоково-злаковыми). В невысоком травостое из злаков преобладали здесь полевица или вейник; постоянно присутствовали: лапчатка, пустынная полынь, люпиновидный клевер, японский лютик и осока Шмидта. В небольшом количестве всегда были представлены кустарники (ива сухолюбивая, ерник, спирея иволистная) и белоберезово-осиновые колки. По понижениям рельефа, как и по подверженным избыточному увлажнению днищам ложбин, развивались ирисово-осоковые, иногда заболоченные луга. Летом 1959 г. мы нашли трехперсток еще северо-западнее, на всем пространстве между поселками Симонов, Кумара и Корсаково (Шимановский район). В широких падях и по долинам рек они придержива-

лись биотопов, близких к описанным выше. По мере же удаления от поймы Амура, птицы жили на очень старых залежах, занимавших значительные площади в ложбинах среди редкого березово-соснового леса. Растительный покров таких хорошо дренированных участков был представлен злаково-полынным разнотравьем с одиночными кустами лещины и леспедецы, а также всходами берез и сосны.

В рассмотренных биотопах в течение всего лета раздавался своеобразный крик самок. В отличие от описанной еще Н. М. Пржевальским позывки, издаваемой испуганными особями обоего пола при взлете (односложный или двусложный писк), этот весьма характерный звуковой сигнал почему-то не был включен в отечественные орнитологические справочники. Вместе с тем обнаружить трехперстку легче всего именно по голосу самки. Увидеть же столь осторожную и скрытную птицу, особенно в местах с ее низкой численностью, удается чрезвычайно редко. Брачный крик самки представляет собой низкое глухое гудение, вроде протяжного «Бу-бу-у-х», напоминающего отдаленный гудок парохода. Звуки эти следуют через короткие интервалы с нарастающей силой до десятка раз. Затем наступает пауза, во время которой трехперстка, если ее разыскивают, быстро и незаметно перебегает в другое место, откуда вновь слышится серия таких же «гудков». Своеобразие этих негромких, распространяющихся все же довольно далеко сигналов, «чревовещательный» эффект которых достигается, как известно (Niethammer, 1961), благодаря резонирующим свойствам пищевода и трахеи самки, состоит в том, что по ним очень трудно определить место нахождения птицы. Она всегда оказывается гораздо дальше, чем это можно было предположить на слух.

Хочется надеяться, что знание столь надежного полевого признака, как голос самки в период размножения, будет способствовать накоплению информации о распространении этой интересной и мало изученной птицы и в какой-то мере стимулирует ее поиски в Читинской и Амурской областях, а также и в других районах Дальнего Востока.

Хотя перечисленные материалы заметно меняют установившееся представление об ареале трехперстки в Советском Союзе, их все же недостаточно для проведения точных северной и западной границ. Стоящие особняком встречи молодых самок 21/VIII 1941 г. в устье р. Кудалды на северо-восточном берегу Байкала (Белышев, 1947) и 18/VIII близ Нижнеудинска (коллекция ЗИН АН СССР) приходится считать залетными. Происхождение последнего экземпляра, доставленного П. Горбарчуком, из точки, столь удаленной от основной гнездовой области, по-прежнему продолжает вызывать сомнение.

Все новые гнездовые находки мы не склонны рассматривать как результат недавних изменений в распространении вида. Гораздо более вероятно, что трехперстка издавна населяет в бассейне Амура (Суйфуно-Ханкайская равнина, Зейско-Буреинская равнина, Северо-Восточный Китай и отчасти Даурия) древний ландшафт восточноазиатской лесостепи, девственная растительность которой в настоящее время почти не сохранилась из-за распашки и интенсивного выпаса скота. Чрезвычайная же скудность и фрагментарность сведений об этой птице — следствие прежде всего слабой изученности орнитофауны всего Приамурья.

ЛИТЕРАТУРА

Белышев Б. Ф. Пятнистая трехперстка в Баргузинском заповеднике. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 52, вып. 2, 1947.

Бутурлин С. А. Новые книги. «Наша охота», 1908, № 9.

Воробьев К. А. Птицы Уссурийского края. М., Изд-во АН СССР, 1954.
Нечаев В. А. Новые данные о птицах Нижнего Амура. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.
Смогоржевский Л. А. Птицы южной части Еврейской автономной области. Сб. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.
Спангенберг Е. П. Новые сведения по распространению и биологии птиц Уссурийского края. «Охрана природы», 1958, № 6.
Спангенберг Е. П. Птицы бассейна реки Имана. «Сборник трудов Зоомузея МГУ», т. IX. Изд-во МГУ, 1965.
Шульпин Л. М. (Shulpin L.). Notizen über das Laufhühnchen (*Turnix tanki blanfordii* Blyth) in Südosten Sibiriens. «Journ. Ornith.», 1930, Bd. 78, Nr. 4.
Hoesch W. Zum Brutverhalten des Laufhühnchens *Turnix sylvatica lepurana*. «Journ. Ornith.», 1960, Bd. 101, Nr. 3.
Meise W. Die Vogelwelt der Mandschurei. «Abhandl. Ber. Mus. Tierk.». Dresden, 1934, Bd. 18, Nr. 2.
Niethammer G. Sonderbildungen an Ösophagus und Trachea beim Weibchen von *Turnix sylvatica lepurana*. «Journ. Ornith.», 1961, Bd. 102, Nr. 1.
Piechocki R. Beiträge zur Avifauna Nord- und Nordost-China (Mandschurei). «Abhandl. Ber. Mus. Tierk.». Dresden, 1958, Bd. 24.
Sowerby A. de C. The naturalist in Manchuria. Tientsin, 1923, vol. III.

ПТИЦЫ СТЕПЕЙ И ПУСТЫНЬ

Р. А. Мирзобоходуров

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ МАЛОЙ ГОРЛИЦЫ В СЕВЕРНОМ ТАДЖИКИСТАНЕ

Малая горлица — одна из широко распространенных и многочисленных птиц населенных пунктов и городов северного Таджикистана. Однако в познании ее биологии все еще остаются недостаточно выясненные вопросы. В предлагаемой работе мы приводим материалы, собранные в 1966—1969 гг. в разных пунктах Северного Таджикистана.

По литературным данным, малая горлица широко распространена в этой области. По сообщению А. И. Иванова (1969), Н. А. Зарудный встречал ее в равнинных кишлаках и по долине р. Исфары не выше кишлака Ворух. По материалам И. А. Абдусалямова (1964), малая горлица в большом количестве встречается в низинных участках Зеравшанской долины, а в ее горной части отмечена в Пенджикенте, Суджино, Захматабаде, Ярме, Полдараке и почти по всем населенным пунктам боковых притоков р. Зеравшан.

У подножий северного склона Туркестанского хребта малую горлицу наблюдал Р. Н. Мекленбурцев (1951) в Ура-Тюбе и во всех соседних кишлаках, вплоть до Шахристана.

Наши наблюдения позволяют уточнить эти данные. Малая горлица найдена нами по долине р. Исфары выше Воруха — до урочищ Қажбед и Чимургун, где она поднимается до 1840 м над ур. м. Она многочисленна в Исфаре, Советабаде, Қайраккуме. На северных склонах Туркестанского хребта гнездится в кишлаках Аучи-Қалачи, Ганчи, Қалининабад, Дахкат, Овчи, Угук, Шар-Шара, Октанги и Шахристан, достигая высоты 2100 м. В равной мере она встречается в Ура-Тюбе, Зафарабаде, Нау, Пролетарске и в окрестностях города Ленинабада. Все населенные пункты южного склона Кураминского хребта, гор Қарамазар и Могол-Тау также заселены малой горлицей.

В северном Таджикистане малая горлица повсюду является оседлой птицей, но у верхнего предела распространения она покидает на зиму места своего гнездования. В частности, на северном склоне Туркестанского хребта в долине Шар-Шара она гнездится на высоте 1800 м, а на зиму спускается в окрестности близлежащих кишлаков (Верхний и Нижний Дальян), расположенных в 12—15 км. Такую же картину мы наблюдали и в горах Могол-Тау (долина Қизбиви).

К размножению малые горлицы приступают очень рано. Воркование и спаривание их в окрестностях г. Ленинабада нами отмечалось

в 1967 г. 27/XII при температуре воздуха +9°. Во второй половине февраля, а в теплые зимы еще раньше, активное воркование наблюдается повсеместно. Пары образуются очень рано, а у старых птиц не распадаются вообще. Нами одна пара была отмечена в апреле 1967 г. и птицы держались вместе до апреля 1968 г.

В начале периода размножения гнезда строятся на карнизах и в нишах самых разнообразных построек (т. е. в укрытых местах) и только во второй половине марта наблюдается строительство гнезд на деревьях, столбах и водосточных трубах домов. Здесь гнезда не защищены и могут быть повреждены при неблагоприятной погоде. В гнездостроении участвуют самец и самка, место для постройки гнезда подбирает самец, который подзывает туда самку усиленным воркованием. Когда самка приближается, самец, очень осторожно трепещет крыльями или взмахивает ими. Если место для гнездостроения подходящее, то птицы остаются здесь и начинают строительство. Постройка гнезда начинается с того, что самка остается на месте выбора, а самец приносит строительный материал. При удачном выборе места гнездо строится за день.

Птицами не всегда выбираются удачные места для гнездования. Принесенные веточки не держатся и падают, но несмотря на это самец продолжает приносить строительный материал. Если гнездо никак не закрепляется, птицы переходят на другое место. Иногда самка откладывает яйца в недостроенное гнездо и начинает насиживание. В таком случае самец продолжает приносить гнездовой материал. Иногда от ветра или резкого движения самки гнездо разрушается, яйца падают

Таблица 1

Измерение гнезд малой горлицы

Дата	Место находки гнезда	Высота, м над ур. м.	Высота от земли, см	Высота гнезда, мм	Ширина гнезда, мм	Глубина лотка, мм	Ширина лотка, мм
1967	Ленинабад						
10/III	на урюке	400	400	30	150	20	140
11/III	на гранате	400	210	30	170	20	150
15/III	на урюке	400	550	40	170	20	140
15/III	на шелковице	400	300	40	150	20	120
18/III	»	400	350	30	170	15	90
20/III	»	400	350	30	160	20	130
23/III	на урюке	400	350	40	180	30	140
31/III	на шелковице	400	350	30	170	15	90
4/IV	на водосточном желобе . . .	400	440	35	190	20	140
14/IV	на туйе	400	250	55	180	40	140
10/V	на гранате	400	150	30	170	20	120
11/V	на туйе	400	350	40	210	30	160
26/V	Шайдан — на урюке	900	340	50	240	25	140
3/VI 1966	Аучи-Калачи — на урюке . . .	600	320	55	260	30	110
26/VI 1968	Ленинабад — на веранде	400	230	35	180	20	130
18/VI 1969	Исфара Беди-кач — на урюке .	1600	350	45	240	25	160
3/VII 1969	Ленинабад — между окнами . .	400	800	55	230	20	100
2/IX 1968	Ленинабад — на винограднике .	400	400	30	150	20	140
29/IX 1969	Ленинабад — на плафоне дорожного дневного света	400	600	50	220	30	150
30/IX 1969	Ленинабад — в нише стойки мечети	400	400	30	160	15	115
1/X 1968	Ленинабад — на винограднике .	400	500	90	140	30	110
5/X 1969	Зафарабад — на чердаке	400	500	40	190	25	140

на землю и разбиваются. У одной из гнездовых пар 6/V 1967 г. в 15 час. в гнезде появилось одно яйцо. Самка сидела на нем крепко, а самец продолжал носить гнездовой материал. На другой день утром гнездо с разбитым яйцом оказалось на земле. Несмотря на это, птицы начали здесь же строить новое гнездо. Размеры гнезд приведены в табл. 1.

Последняя кладка у малых горлиц отмечена нами 1/X 1968 г. В этом гнезде птенцы вывелись 9/X, но на шестой день жизни, т. е. 14/X, мы их нашли мертвыми. Срок насиживания длится весной и осенью около 15—16 дней, а летом — 13—14. Пребывают птенцы в гнездах 14—15 дней. По данным Р. Н. Мекленбурцева (1951), в Узбекистане один цикл занимает немногим больше месяца. Это подтверждается и нашими наблюдениями.

Массовое гнездостроение малой горлицы по Северному Таджикистану наблюдается в первой половине марта, а откладка яиц — во второй (табл. 2).

Таблица 2

Измерения и вес яиц малой горлицы

Дата	Вес, г	Длина, мм	Ширина, мм	Степень насиженности яиц
3/VI 1966	6,710	29,8	22,4	
	6,870	30,0	23,0	насиженные
20/III 1967	4,200	28,5	21,0	гнездо оставлено (вероятно яйца,
	3,500	28,0	21,0	подсохли)
14/IV 1967	7,050	29,8	21,0	
	7,550	30,5	21,5	ненасиженные
10/V 1967	6,950	29,0	21,5	
	7,050	29,5	21,0	ненасиженные
11/V 1967	7,150	29,0	21,0	
	7,520	30,5	21,5	ненасиженные
28/VIII 1967	4,550	26	19,5	
	4,700	26,5	19,8	насиженные
19/III 1967	6,900	29,5	21,0	
	6,150	28,0	21,0	ненасиженные
31/III 1968	7,550	29,5	22,0	
	7,980	29,8	22,3	ненасиженные
4/IV 1968	6,500	29,0	21,0	
	6,750	29,0	21,5	ненасиженные
2/IX 1968	5,100	26,5	20,0	
	5,800	28,0	20,5	сильно насиженные
1/X 1968	7,100	29,0	22,0	
	6,150	26,5	22,0	насиженные

Ранние кладки малые горлицы часто покидают при неблагоприятных изменениях погоды. В 1967 г. после резкого похолодания во второй половине марта все гнезда с кладками были покинуты горлицами, к повторной кладке они приступили в начале апреля и первые кладки нами в г. Ленинабаде были отмечены уже 9/IV. Насиживание начинается после откладки второго яйца. За поведением пары горлиц у гнезда, найденного 9/IV, мы провели суточные наблюдения. Они начались с 7 час. Самка насиживала до 11 час. 07 мин., после чего ее сменил самец. Прежде чем начать насиживание, он перевернул яйца, поправил гнездо, немного посидел на его краю и лишь потом уселся на яйца. Насиживание самцом продолжалось до 13 час. 15 мин. Затем он, увидев прилетевшую самку, уступил ей гнездо. Самка беспрерывно сидела в гнезде до следующего появления самца и сразу же улетела на кормеж-

ку, которая продолжалась до 17 час. 55 мин. Насиживание в этом гнезде продолжалось до 21/IV, т. е. 13 дней. В насиживании самка участвует больше, чем самец, который заменяет ее только во время кормежки. Нами прослежен темп роста птенцов из этого гнезда (табл. 3).

Таблица 3

Постэмбриональный рост птенцов малой горлицы в Северном Таджикистане

Дата	Возраст птенцов, дни	Длина, мм						Размах крыльев	
		тела*		крыльев		хвоста			
1967									
21/IV	1	39	43	13	13	—	—	54	59
22/IV	2	61	66	16	16	—	—	61	64
23/IV	3	73	74	18	19	—	—	78	86
24/IV	4	89	91	29	31	—	—	99	109
25/IV	5	101	105	36	37	3	4	122	128
26/IV	6	112	119	41	43	6	8	147	157
27/IV	7	121	126	46	48	10	14	180	186
28/IV	8	126	132	52	55	16	18	210	218
29/IV	9	133	133	61	58	21	20	228	226
30/IV	10	141	134	70	60	27	23	250	232
1/V	11	150	135	74	63	30	25	270	238
2/V	12	168	—	80	—	38	—	292	—
3/V	13	173	—	86	—	46	—	307	—
4/V	14	180	—	93	—	56	—	322	—
5/V	15	185	—	98	—	60	—	337	—

* Первая графа — птенец № 1, вторая — птенец № 2.

После вылупления птенцы весили 6,72 и 7,28 г. Первые семь дней их вес увеличивался медленно и в восьмидневном возрасте первый птенец весил 27 г, а второй — 30 г. Затем нарастание веса стало более интенсивным. В возрасте 16 дней первый птенец весил 84 г. Второй птенец в девятидневном возрасте достигал 54 г, после чего его вес стал уменьшаться, через два дня снизился до 36 г и птенец погиб, по-видимому, от расстройства пищеварения.

В связи с тем что насиживание яиц начинается после откладки двух яиц, птенцы вылупляются одновременно. После их вылупления, взрослые птицы уносят скорлупу яиц из гнезда. Птенцы покрыты желтым пухом, более густым на затылке, верхней части шеи, плечах и вдоль хребта до самого копчика. Незначительное количество пуха имеется и на бедрах. Глаза закрыты, конец относительно большого, мягкого клюва белый, а основание голубоватое. Цевка и все тело под пухом красновато-мясного цвета.

Когда мы приблизились к гнезду, самка слетела на землю и волоча крылья по земле пыталась отводить от гнезда. Через 15 мин. она пролетела снова к птенцам. Первые пять дней птенцов поочередно кормят оба родителя, но на долю самки падает больше заботы. На шестой день жизни птенцов самец больше не возвращался к гнезду и не участвовал в кормлении птенцов. Так продолжалось до 30/IV, т. е. до десятидневного возраста птенцов. В этот день самец накормил птенцов лишь один раз. На одиннадцатый день жизни один из птенцов погиб и на следующий день был удален из гнезда взрослыми птицами. Родители накормили оставшегося птенца и тут же занялись постройкой нового

гнезда на другом дереве. При этом самец интенсивно ворковал, птицы вместе кормились и отдыхали. Несмотря на то что птенец еще не покинул гнездо, взрослые птицы оставили его и начали строить новое гнездо. Процесс гнездостроения сопровождался обычными брачными полетами и воркованием самца. Начиная с тринадцатого дня жизни птенец получал корм только два раза в сутки. Поэтому темп его роста несколько ослаб. Последние пять ночей птенец оставался в гнезде один. С шестнадцатого дня птенца подкармливал только самец, а самка сидела в другом гнезде.

Дневная активность малой горлицы начинается незадолго до появления солнца, птицы оставляют места ночевки и отправляются на кормежку. Те из них, которые живут в населенных пунктах, долго задерживаются на кормежке, иногда они целыми днями заняты поиском корма. Птицы, живущие на колхозных рынках и в таких местах, где их подкармливают, быстро наедаются и рассаживаются под куполами и на карнизах построек, на деревьях и других удобных местах поблизости от места кормежки. Эти места служат для них и местом ночевки. Зимой, при наступлении неблагоприятных условий, птицы оставляют свои гнездовые и кормовые участки и скапливаются на колхозных рынках, мечетях, мазарах, мельницах и в особенности у зерновых складов и хлебозаводов, где имеется в достаточном количестве пища и подходящие места для ночевки. С приближением весны они занимают свои гнездовые участки.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямов И. А. Птицы озера Рангкуль на Памире. «Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР», 1961, т. 21.

Абдусалямов И. А. Птицы горного Зеравшана. Душанбе, 1964.

Ахмедов К. Р. Птицы населенных пунктов Юго-западного Таджикистана. «Уч. зап. Сталинабадск. пединститута», 1957, т. 1.

Долгушин И. А. и др. Птицы Казахстана, т. I, II. Алма-Ата, 1960, 1962.

Иванов А. И. Птицы Таджикистана, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. Л., Изд-во АН СССР, 1969.

Богданов О. П. и Мекленбурцев Р. Н. Фауна Узбекистана, т. II. Птицы, ч. 2. Ташкент, 1956.

Мекленбурцев Р. Н. Отр. Голуби. Птицы Советского Союза, т. II. М., «Советская наука», 1951.

Попов А. В. Птицы Гиссаро — Каратегина (эколого-географический очерк). «Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН ТаджССР», 1959.

Янушевич А. И. Птицы Киргизии, т. I, II. Фрунзе, 1959, 1960.

А. Н. Пославский

К ОРНИТОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

В работе изложены результаты наблюдений за 1959—1968 гг. Основным методом изучения птиц были маршрутные учеты пешком, на лошади, на автомобиле и на верблюдах общей протяженностью около 8000 км. Кроме этого, в 1966—1968 гг. проводились наблюдения с вертолета на маршрутах протяженностью около 1000 км.

Птицы Северного Прикаспия к началу наших наблюдений были мало изучены. Для низовий Волги и прилежащих районов имелись исследования В. А. Хлебникова (1890, 1928, 1930) и В. Яковлева (1874, 1877), в которых приведены некоторые сведения и для юго-западной части Северного Прикаспия. В низовьях Урала в течение многих лет работал Г. С. Карелин, но работ он опубликовал очень мало (1875, 1883). До этого имелись лишь весьма неопределенные указания об орнитофауне этих мест в работах П. С. Палласа (1773) и Э. А. Эверсманна (1866). Интересные сведения о птицах низовий Урала и Эмбы содержатся в дневнике Н. А. Северцова, который он вел во время экспедиций 1875 г. и позднее. Часть своих наблюдений он опубликовал в 1880 г. Все материалы по фауне птиц Северного Прикаспия, имевшиеся к началу нашего столетия, были суммированы в работах В. Н. Бостанжогло (1911). В 1936 г. вышла в свет сводка К. А. Воробьева по птицам дельты Волги, где имеются сведения и для юго-западной части Северного Прикаспия. Численности некоторых птиц в юго-западной части Волжско-Уральских песков посвящена заметка А. А. Келейникова (1953). Население птиц долины Урала подробно описано в монографии Н. П. Дубинина (1953), Н. П. Дубинина и Т. А. Торопановой (1956). В 50-х годах нашего столетия Каспийское побережье посетил И. А. Долгушин, его наблюдения вошли в сводку «Птицы Казахстана» (1960, 1962).

Таким образом, к началу наших наблюдений наиболее полно была изучена орнитофауна и население птиц долины Урала и орнитофауна побережья Каспия между устьем Урала и Эмбы. О птицах пустынь Северного Прикаспия сведения были крайне недостаточны. Все предыдущие исследования, за исключением работ Н. П. Дубинина и Т. А. Торопановой, носили фаунистический характер. Наша работа, дополняя сведения о фауне птиц пустынь Северного Прикаспия, касается и их населения.

По характеру ландшафта, климата, почв и растительности мы выделяем в Северном Прикаспии 10 природных районов (Послaвский, 1965). Как будет показано ниже, эти районы одновременно являются и орнитогеографическими. Кратко их можно охарактеризовать следующим образом.

Приахтубинский район — ландшафтно четко ограниченная восточная часть Волго-Ахтубинской поймы, с протоками и ильменями, поросшими тростником или без него, с густым ивовым лесом по берегам, с заливными суходольными лугами и прилегающей остепненной равниной.

Песчаный район включает Волжско-Уральские пески, представленные преимущественно буграми и полузаросшими барханами с эфемерово-белополынными и типчаково-белополынными ассоциациями с примесью эбелека, шагыра и кияка. Большая часть песков поросла кустарниками: тамариском, джузгуном, селитрянкой. Заросшие и полузаросшие пески занимают около 97% площади района. Среди них встречаются вкрапления равнинных глинистых участков (ашиков), покрытых разреженной растительностью из полыни, биюргуна, боялыча, комфоросмы, итсегека. Ашики занимают около 3% территории.

Приморский район — это низкий берег Каспия с тростниково-рогозовыми зарослями вдоль него шириной 5—20 км, изрезанный лиманами и заливами, с прилегающими пухлыми и мокрыми солончаками и пятнами луговой растительности.

Приуральский район представляет собой однообразную, слегка волнистую глинистую равнину, прилегающую с востока и запада к долине Урала полосами в 70—80 км шириной. Здесь преобладают бурые почвы с полынно-биюргуновыми ассоциациями, почти совершенно лишенные кустарниковых зарослей.

Уральский район включает пойму Урала с ивовыми лесами, озерами, заливными и суходольными лугами.

Уильский район — это неглубокая долина Уила, представляющая собой типичную пойму мелководной степной речки с медленным течением, с заливными озерами, покрытыми тростниково-рогозовыми зарослями, с пышными заливными лугами.

Соровый район (древняя дельта Уила и Сагиза) представляет собой область замкнутых депрессий и соров (соляных озер), объединенных бесчисленными протоками и ответвлениями в системы Джамансор и Тентексор. Соры и депрессии занимают около 80% территории, а межсоровые повышения покрыты бурыми почвами с разреженными полынно-биюргуновыми ассоциациями.

Сагизский район сходен с Приуральским районом, только мезорельеф его более изрезан, чаще встречаются глубокие промоины, овраги и выходы коренных подстилающих пород. Местами встречаются пятна заросших песков. В растительном покрове господствуют полынно-биюргуновые ассоциации. Близ долины р. Сагиза встречаются небольшие заливные луга.

Тайсуганский район по ландшафтным особенностям сходен с Песчаным районом, но оживлен небольшими речками, пересекающими пески с северо-востока на юго-запад и заливаемыми в паводок из Уила. Большие пространства песков покрыты кустарниковыми зарослями. Среди песков встречаются вкрапления ашиков.

Эмбинский район ограничен долиной Эмбы с мелкими и крупными озерами, песчаными пляжами и зарослями кустарников по берегам, с заливными лугами и сорами на нижней террасе.

Как видно, в Северном Прикаспии можно выделить три основных типа ландшафтов: песчаные пустыни, глинистые пустыни, приморский и пойменные ландшафты.

Песчаные пустыни преобладают в Песчаном и Тайсуганском районах. В Песчаном районе гнездится 30 видов птиц (табл. 1), из них

Таблица 1

Распределение и численность птиц, гнездящихся в Песчаном районе (число пар на 10 км маршрута)

Виды	Бугристые и барханные заросшие и полузаросшие пески	Ашики с черной полынью и биюргуном	Сооружения человека
Пустынная славка	21,4		
Пустынный сорокопут	18,0		спорадично
Бормотушка	9,9		
Желчная овсянка	8,9		
Сорока	3,3		
Серая куропатка	2,4		
Степеной орел	1,6		+
Канюк-курганник	1,2		+
Филин	0,3		+
Славка-завирушка	0,3		
Домовой сыч	0,1		+
Степная пустельга	0,2		+
Ласточка-береговушка	0,1		+
Болотная сова	спорадично		
Стрепет	»		
Кукушка	»		
Козодой	»		
Пеганка	»		+
Огарь	»		+
Серый жаворонок		36,0	
Каменка-плясунья		24,0	+
Каспийский зуек		0,2	
Авдотка		0,2	
Белогорлый рюм		спорадично	
Малый жаворонок		?	
Степной жаворонок		спорадично	
Удод			+
Обыкновенная каменка			+
Домовый воробей			+
Деревенская ласточка			+

18 — в барханных и бугристых песках и лишь 6 на ашиках (остальные гнездятся в других фациях). Ни один из этих 24 видов не является общим для обеих фаций, что говорит о большом различии орнитофауны песков и ашиков. Особенно отчетливо эти различия заметны при сравнении видового состава птиц, гнездящихся на земле, т. е. экологически в наибольшей степени связанных с характером почв и растительности. Так, в песках на земле гнездятся степной орел, курганник, степная пустельга, серая куропатка, стрепет, филин, болотная сова. Первые три вида предпочитают строить свои гнезда на возвышениях — гривах заросших барханов и останцах. Поскольку численность малых сусликов в песках очень низка, степной орел здесь немногочислен. Остальные птицы, из гнездящихся в песках, выбирают для гнездования такие места, где их кладка бывает хорошо укрыта от постороннего глаза. Этим условиям вполне соответствует густая и высокая растительность межбарханных понижений.

На ашиках гнездятся 6 видов, наиболее многочисленны из них серый жаворонок и плясунья. Серый жаворонок избирает для гнездования места с плотными почвами и низким разреженным травостоем. Плясунья обитает в норах желтых и малых сусликов и некоторых тушканчиков, концентрирующихся по кромке ашиков и, таким образом, в своем распространении тоже связана с глинистыми биотопами. В урочища барханных и бугристых песков она не проникает, видимо, потому, что нежилые норы песчанок, в которых она могла бы гнездится, быстро осыпаются (Постников, 1955).

Кустарниковые заросли занимают в песках 50—80% территории. В сочетании с высоким и густым растительным покровом, преимущественно из песчаной полыни, они являются типичными гнездовыми биотопами пустынных сорокопутов, пустынных славок, бормотушек и желчных овсянок. Так как кустарники на ашиках почти не встречаются, здесь нет и птиц, обитающих в кустарниках.

Тайсуганский район изолирован от Песчаного большими пространствами глинистых пустынь (минимум 100 км по прямой), однако орнитофауна его барханных и бугристых песков почти такая же, как и в Песчаном районе. Мы не нашли здесь только гнезд пустынной славки, но самих птиц видели в начале апреля. Вероятно, это были прилетевшие на гнездовья.

Орнитофауна ашиков имеет особенности, появившиеся из-за географического положения этого района. Тайсуганские пески расположены на самом севере Прикаспийских пустынь, поэтому вдоль ашиков в них вклиниваются степные растительные группировки, которые и являются проводниками степной орнитофауны. В остепненных биотопах с густым и высоким травостоем обитают степной жаворонок, куропатка, стрепет, кречетка и, видимо, дудак. В самую северную часть района проникают черный и белокрылый жаворонки. На ашиках с плотными глинистыми почвами и низким разреженным травостоем гнездятся те же птицы, что и в Песчаном районе. Кроме этого, здесь встречается дрофа-красотка. Фауна птиц кустарников сходна с фауной кустарников Песчаного района.

Пески Тайсуган с северо-востока на юго-запад пересекают многочисленные безымянные речушки и протоки. Поэтому орнитофауна этого района обогащается водяными и дендрофильными птицами. Из водяных — кряква, серая утка, ходулочник, травник, чибис; из дендрофильных — серая ворона, черный коршун и обыкновенная пустельга, гнездящиеся в зарослях лоха по берегам речек. И хотя численность этих птиц низка, можно видеть, какие дендрофильные и водяные птицы в первую очередь проникают вдоль узких экологических ниш в чуждые для них ландшафты.

Таким образом, в песчаных пустынях Северного Прикаспия обитает 46 видов птиц, из них в урочищах барханных и бугристых песков 19 видов, на ашиках 12 видов (гнездование двух из них — малого жаворонка и дрофы — сомнительно), в пойменном ландшафте (Тайсуганский район) гнездится 8 видов и в антропогенном 17 видов. (Сумма видов, гнездящихся в разных урочищах, не соответствует общему числу видов, гнездящихся в ландшафте песчаных пустынь, потому что некоторые виды обитают в нескольких разных урочищах.) Из 44 достоверно гнездящихся видов насчитывается 16 пустынных видов и подвидов, из них в урочищах барханных и бугристых песков обитает 9 видов: пустынная славка, пустынный сорокопут, бормотушка (подвид rama), желчная овсянка, канюк-курганник, туркменский филин, казахстанская славка-завирушка, пустынный домовый сыч, пустынный ко-

зодой. На ашиках гнездятся 6 пустынных видов и подвидов: каменка-плясунья, серый жаворонок, каспийский зуек, авдотка, белогорлый рюм, дрофа-красотка. В сооружениях человека обитает 5 пустынных видов: пустынный сорокопут, канюк-курганник, туркменский филин, пустынный домовый сыч, каменка-плясунья и 1 вид, свойственный полупустыне, — степной орел. Степных видов в фауне песчаных пустынь 10, из них в барханных и бугристых песках гнездится 4 вида: серая куропатка, степная пустельга, болотная сова, стрепет; на ашиках — 5 видов: степной жаворонок, кречетка, дудак, черный жаворонок, белокрылый жаворонок; 1 вид, обыкновенная каменка, гнездится в сооружениях человека. Свойственных степи и пустыне — 1 вид, огарь, свойственных лесостепи — 1 вид, сорока, и широкораспространенных видов — 16, гнездящихся преимущественно в пойменном ландшафте и сооружениях человека.

Анализ орнитофауны песчаных пустынь характеризует ее как фауну весьма гетерогенную по своему составу, в которой типичные пустынные формы едва ли составляют половину обитающих здесь видов. Таким образом, если анализировать только состав орнитофауны, то вряд ли, судя по соотношению видов, можно характеризовать фауну песчаных пустынь как пустынную. Однако если привлечь к этому анализу население, то вырисовывается совершенно иная картина. Так, из 19 видов, гнездящихся в барханных и бугристых песках, 6 видов гнездятся лишь спорадично и неежегодно. Из них 2 вида типичных степных, 2 вида широкораспространенных и 2 вида, свойственных водоемам открытых ландшафтов. Из остальных видов численность пустынников составляет 60,1 пары на 10 км маршрута, свойственных полупустыне — 1,6 пары на 10 км, степи — 2,6 пары на 10 км и широкораспространенных — 3,4 пары на 10 км.

Таким образом, среди населения птиц песков бесспорно доминируют типичные пустынные формы. Основную группу составляют: пустынная славка, пустынный сорокопут, бормотушка, желчная овсянка, канюк-курганник — общая численность этих птиц — 59,4 пары на 10 км маршрута, причем в группе доминируют птицы, свойственные кустарниковым ценозам. Если учесть, что в ландшафте песчаной пустыни урочища барханных и бугристых песков занимают около 97% территории, то будет очевидным, что в населении птиц ландшафта песчаной пустыни доминируют типичные пустынные птицы, свойственные кустарниковым ценозам.

Среди барханных и бугристых песков вкраплены элементы глинистой пустыни (ашики), среди населения которых доминируют каменка-плясунья, серый жаворонок, каспийский зуек, авдотка. Но ашики со своим населением занимают лишь около 3% территории песчаных пустынь. Следовательно, перечисленные птицы не могут быть доминирующими в населении ландшафта песчаной пустыни. Аналогичным образом не являются доминантами и некоторые степные птицы (черный жаворонок, белокрылый жаворонок, кречетка и др.), проникающие по остепненным биотопам только на северную границу песчаных пустынь.

В сооружениях человека Песчаного района гнездится 14 видов (см. табл. 1), Тайсуганского — 15 видов, причем в последнем не встречается огарь, но гнездится обыкновенный скворец и белая трясогузка, не встречающиеся в Песчаном районе.

Таким образом, из общих для обоих районов 16 видов типичных пустынников 6 видов: пустынный сорокопут, канюк-курганник, пустынный домовый сыч, туркменский филин, каменка-плясунья, удод. Но

доминируют в населении домовый воробей, деревенская ласточка, удод, домовый сыч, обыкновенная каменка, т. е. виды, преимущественно широко распространенные. Причем в Тайсуганском районе численность домовых воробьев и деревенских ласточек больше, чем в Песчаном, видимо потому, что зимовья и другие сооружения расположены здесь преимущественно близ воды.

В Песчаном районе в 1966—1968 гг. резко возросла численность ласточек-береговушек, заселивших стенки карьеров и обрывов близ вновь прокладываемой железной дороги Астрахань — Гурьев.

Глинистые пустыни в Северном Прикаспии расположены в пределах Приуральского, Сорового и Сагизского районов. Кроме этого, узкой полосой эти пустыни вклиниваются между Волго-Ахтубинской поймой и западной кромкой Волжско-Уральских песков (в Приахтубинском районе) и между северным берегом Каспия и южной кромкой Волжско-Уральских песков (в Приморском районе). Ландшафт глинистых пустынь характеризуется: 1 — доминированием плотных глинистых почв с низким очень разреженным травостоем из биюргуна и полыни с примесью эфемеров; 2 — наличием специфических биотопов — пухлых солончаков с солянковой растительностью вокруг соров; 3 — почти полным отсутствием кустарниковой растительности в господствующих биотопах; 4 — мозаичным распределением (как и в песчаной пустыне) степных и пустынных биотопов на севере районов глинистых пустынь. Кроме того, местами в глинистой пустыне встречаются вкрапления песков.

Особенности размещения птиц на гнездовье в глинистой пустыне таковы. В той части Приахтубинского района, которая занята глинистой пустыней, в полынно-биюргуновых биотопах обитают 7 видов, а в биотопах с преобладанием полынно-злаковой растительности (остепненных) — 5 видов. Основное ядро населения птиц этих биотопов составляют серый жаворонок и плясунья. Аналогичная картина наблюдается и в пустынной полосе Приморского района.

В Приуральском районе гнездится 31 вид птиц (табл. 2). Из них в господствующих полынно-биюргуновых биотопах — 8 видов, из которых 7 — типичные пустынные формы: серый жаворонок (подвид *longipennis*), каменка-плясунья, малый жаворонок, белогорлый рогатый жаворонок, каспийский зуек, авдотка, серый пустынный сорокопут (гнездится в зарослях тамариска на ашиках). В белополынно-эфемеровых биотопах обитает 11 видов: 5 пустынных, 2 полупустынных (степной орел, журавль-красавка) и 4 степных. И, наконец, в злаково-полынных (степных) биотопах гнездится 6 типичных степных видов: степной жаворонок, черный жаворонок, белокрылый жаворонок, стрепет, степной лунь, серая куропатка.

В связи с преобладанием плотных глинистых почв и отсутствием пухлых солончаков в этом районе нет дрофы-красотки и очень редка авдотка, т. е. птиц, избирающих для гнездования мягкие почвы пухлых солончаков. Твердость почв косвенным образом влияет и на характер распространения пеганок. Глинистый субстрат оказывается мало подходящим для рытья нор, поэтому лисы и барсуки, в брошенных норах которых любят селиться пеганки, здесь очень редки. Пеганки обитают преимущественно в сооружениях человека (провалившиеся могилы, надмогильные памятники), а не в природных биотопах. В природных биотопах этого района реже, чем в других районах глинистой пустыни, гнездятся пустынный сорокопут (в связи с тем, что кустарников здесь почти нет), а также филин и домовый сыч, так как в мезорельефе очень мало вертикальных образований с пустотами и нишами. В соору-

Таблица 2

Распределение и численность птиц, гнездящихся в Приуральском районе (число пар на 10 км маршрута)

Вид	Биюргуново-полынные и полынно-биюргуновые биотопы	Белополынно-злаково-эфемеровые биотопы	Злаково-полынные биотопы	Сооружения человека
Серый жаворонок	46,0	23,0		
Малый жаворонок	+	+		
Каменка-плясунья	35,0	32,0		+
Белогорлый рюм	10,0			
Каспийский зуек	8,4			
Степной орел	3,6	1,1		+
Пустынный сорокопут	0,1	1,3		+
Авдотка	1,4	1,2		
Степной жаворонок		12,0	16,6	
Черный жаворонок		10,0	14,0	
Белокрылый жаворонок		8,0	6,2	
Кречетка		+		
Журавль-красавка		спорадично		
Серая куропатка			0,1	
Стрепет			0,6	
Степной лунь			2,2	
Обыкновенная каменка				+
Пеганка				+
Ласточка-береговушка				+
Удод				+
Домовый воробей				+
Деревенская ласточка				+
Степная пустельга				+
Филин				+
Домовый сыч				+
Горная чечетка				+
Каменный воробей				+
Плешанка				+
Бормотушка			+	
Желчная овсянка			+	
Розовый скворец				+

жениях человека гнездится 16 видов птиц, из них 7 типично пустынных: каменка-плясунья, пустынный сорокопут, туркменский филин, пустынный домовый сыч, каменный воробей, каменка-плешанка и розовый скворец.

В Соровом районе, особенно в центральной его части, господствует ландшафт глинистой пустыни и соответствующая ему орнитофауна (табл. 3). Из 23 видов, гнездящихся в природных биотопах района, 17 являются типичными пустынниками, 1 вид — степной орел — свойствен полупустыне, 1 вид — степная пустельга — хотя и относится к степной орнитофауне, но характерна для пустынь северного типа и в ряде случаев обитает здесь в большем количестве, чем в исконной степной зоне Казахстана (Птицы Казахстана, т. 2).

Лишь степной жаворонок оказывается наиболее типичным представителем степной орнитофауны в центральной части Сорового района. В северную его часть проникают белокрылый жаворонок, черный жаворонок, кречетка и серая куропатка. Стрепет гнездится лишь на окраине Сорового района.

Специфичной чертой орнитофауны Сорового района является фауна птиц пухлых солончаков с солянковой растительностью по берегам соров. Из 9 обитающих в этом биотопе птиц 8 являются типичными

Таблица 3

Распределение и численность птиц, гнездящихся в Соровом районе (число пар на 10 км маршрута)

Вид	Полынно-биюргуновые биотопы	Полынно-злаково-биюргуновые биотопы	Корково-пухлые солончаки	Кустарники	Соры	Сооружения человека
Серый жаворонок	63,0		+		+	
Каменка-плясунья	16,0		24,0			+
Белогорлый рюм	10,0				7,0	
Каспийский зуек	10,0		+			
Степной орел	1,2		4,0	2,0		+
Авдотка	0,1		4,5			
Малый жаворонок	+		+			
Степная пустельга	+					+
Степной жаворонок		22,0				
Черный жаворонок		18,0				
Белокрылый жаворонок		12,0				
Стрепет		2,5				
Серая куропатка		2,0				
Кречетка		+				
Дрофа-красотка			2,5			
Пеганка			1,0			+
Филин			0,2	0,2		+
Пустынный сорокопут				8,0		+
Бормотушка				8,0		
Желчная овсянка				6,0		
Пустынная славка				спорадично		
Морской зуек					0,2	
Плешанка						+
Обыкновенная каменка						+
Удод						+
Деревенская ласточка						+
Ласточка-береговушка						+
Хохлатый жаворонок						+
Огарь						спорадично
Пустынная каменка						спорадично

пустынниками. Разные по своей экологии птицы находят в этом биотопе благоприятные условия для гнездования. Мягкая почва, удобная для устройства гнездовой ямки, определенная высота и густота растительности, хорошо укрывающая насиживающих, приходящих на гнездо и уходящих с гнезда птиц, привлекают на гнездовья дроф-красоток и авдоток. Мягкие почвы берегов соров и пухлые солончаки очень удобны для рытья нор. Здесь селятся лисы, барсуки, большие песчанки. В норах лис и барсуков гнездятся пеганки, на окраинах колоний больших песчанок — каменка-плясунья. Около берегов соров на соровом дне, лишенном или почти лишенном растительности, гнездятся морские зуйки и белогорлые рюмы.

В центральной части Сорового района, так же как и в Приуральском, очень бедна фауна птиц кустарников. На севере района, где по берегам или по дну высохших соров встречаются заросли тамариска, кустарниковая фауна представлена пустынным сорокопутом, бормотушкой, желчной овсянкой. В сооружениях человека этого района гнездится 14 видов птиц, из них пустынных 7, свойственных полупустыне — 1, степи — 2 и широко распространенных 4 вида.

В Сагизском районе гнездится 37 видов птиц (табл. 4). В господствующих биюргуново-полынных биотопах обитает 10 видов: 8 тех же, что и в соответствующих биотопах Сорового и Приуральского районов,

Таблица 4

Распределение и численность птиц, гнездящихся в Сагизском районе (число пар на 10 км маршрута)

Вид	Степные биотопы	Биюргуново-полынные биотопы	Закрепленные пески	Пухлые солончаки	Кустарники	Болотная растительность	Соры	Сооружения человека
Степной жаворонок	44,0							
Черный жаворонок	23,7							
Каменка-плясунья	13,4	6,4		28,4				+
Степной орел	2,2	2,2	+	1,4	+			+
Стрепет	1,2							
Серая куропатка	+		+					
Серый жаворонок	+	58,0		+				
Малый жаворонок	+	+						
Белокрылый жаворонок	+							
Кречетка	+							
Степная тиркушка	+	+						
Авдотка	+	+		8,0				
Белогорлый рюм		3,4					+	
Каспийский зуек		6,0		+				
Пустынный сорокопут			12,2		0,8			+
Пустынная славка			10,4		+			
Бормогушка			5,4		+			
Чернобрюхий рябок		+	4,0					
Саджа			+					
Дрофа-красотка				2,6				
Филин				0,5				+
Канюк-курганник				спора-дично				+
Пеганка				+				+
Кряква						+		
Чибис						+		
Белая трясогузка						+		
Морской зуек							0,2	
Шилоклювка							+	
Степная пустельга								+
Домовый сыч								+
Удод								+
Ласточка-береговушка								+
Домовый воробей								+
Деревенская ласточка								+
Обыкновенный скворец								+
Хохлатый жаворонок								+
Обыкновенная каменка								спора-дично

плюс к этому саджа и чернобрюхий рябок. В северной части района в остепненных биотопах гнездятся 12 видов, из них 8 типичных степных: степной жаворонок, черный жаворонок, стрепет, серая куропатка, белокрылый жаворонок, кречетка, степная тиркушка. Фауна птиц закрепленных песков района представлена видами, свойственными песчаной пустыне. В солончаковых биотопах обитают те же птицы, что в таких же биотопах Сорового района. По дну высохших соров гнездится белогорлый рюм, на влажных сорах — морской зуек и шилоклювка. Близ р. Сагиза обитают кряква, чибис и белая трясогузка. В сооружениях человека гнездится 15 видов, из них 6 типичных пустынных форм.

Таким образом, в ландшафте глинистых пустынь Северного Прикаспия гнездится 45 видов. Из них в доминирующих полынно-биюргу-

новых биотопах — 10 видов, на пухлых солончаках — 9 видов, в остепненных, белополынно-злаково-эфемеровых и белополынно-ковыльных биотопах — 15 видов, в закрепленных песках — 7 видов, в кустарниковых зарослях — 6 видов, в тростниково-болотных биотопах — 3 вида, на высохших и влажных сорах — 3 вида и в сооружениях человека — 16 видов. Как и в случае с орнитофауной песчаных пустынь, орнитофауна ландшафта глинистых пустынь оказывается весьма гетерогенной по составу. Пустынные виды и подвиды составляют лишь 45,5% от общего числа. Типичных пустынных видов и подвидов в орнитофауне ландшафта глинистых пустынь 21, степных — 10, свойственных полупустыне — 2, широко распространеных и свойственных водоемам и их берегам — 12.

Средняя суммарная численность пустынников для всех обитаемых ими природных биотопов трех районов глинистой пустыни составляет около 106,7 пары на 10 км маршрута (сюда не включены дрофа-красотка, встречающаяся только в Соровом и Сагизском районах, черногрюхий рябок и саджа из Сагизского района и плешанка из Сорового района, а также виды, гнездящиеся спорадично). Средняя численность степных птиц (без гнездящихся спорадично) для всех населяемых ими природных биотопов трех районов составляет около 51 пары на 10 км маршрута. Однако, как было показано выше, распространение большинства степных птиц в глинистых пустынях Северного Прикаспия ограничено их северными пределами, куда степные птицы проникают вдоль остепненных биотопов. Лишь степной жаворонок и серая куропатка встречаются на большей части территории глинистых пустынь. Средняя численность этих двух видов для всех трех районов составляет 24,5 пары на 10 км маршрута, т. е. фактически половину численности всех степных птиц.

Таким образом, доминирование в населении птиц в ландшафте глинистых пустынь типичных пустынных форм не оставляет никакого сомнения.

Фауна и население птиц приморского и пойменного ландшафтов. Побережье Каспия (Приморский район) представляет собой приморский ландшафт: низовья Урала, Уила и Эмбы и часть Волго-Ахтубинской поймы — пойменные ландшафты. Можно выделить следующие основные территориальные группировки птиц, соответствующие доминирующим урочищам этих ландшафтов: 1 — птицы пойменных лесов и кустарников; 2 — тростниково-рогозовых зарослей водоемов и их низких берегов; 3 — суходольных и заливных лугов; 4 — песчаных островов, отмелей и кос; 5 — береговых обрывов; 6 — населенных пунктов.

Орнитофауна пойменных лесов и кустарников. Кустарниковая и древесная растительность в приморском и пойменных ландшафтах Прикаспия развита неодинаково. В Приморском районе, например, она почти полностью отсутствует, а в Уральском и Приахтубинском представлена обширными пойменными лесами. Поэтому в разных районах фауна птиц этих урочищ различается качественно и количественно.

В Приморском районе в кустарниках тамариска гнездится лишь пустынный сорокопут. В Эмбинском районе тамариск и джузгун занимают сравнительно большие площади. В кустарниках обитают пустынный сорокопут, пустынная славка, бормотушка, желчная овсянка. Иногда встречается сорока и обыкновенная горлица, т. е. птицы, в обычных условиях обитающие в лесу.

В Уильском районе среди густых тамарисковых зарослей по берегам водоемов деревья встречаются одиночно и группами. Фауна этого

биотопа обогащается серой вороной, черным коршуном, обыкновенной пустельгой и сорокой, гнездящимися на деревьях. В кустарниках гнездятся те же птицы, что и в Эмбинском районе, за исключением пустынной славки.

В пойменных лесах Уральского и Приахтубинского районов обитает почти равное число видов — 38 и 33. В пойме Урала из 38 видов 24 гнездятся только в лесу (табл. 5). 6 видов: полевой воробей, удод,

Таблица 5

Распределение и численность некоторых птиц, гнездящихся в низовьях Урала (число пар на 10 км маршрута)

Вид	Ивовый лес в пойме	Кустарниковые заросли тамариска, ивы и др.	Береговые обрывы реки	Сооружения человека
Грач	605,0			
Полевой воробей	94,0		110,0	+
Сорока	70,0			
Удод	45,0			+
Чернолобый сорокопут	44,0			
Обыкновенный скворец	44,0		34,0	+
Галка	39,0		65,0	+
Вяхирь	38,0			
Черный коршун	38,0			
Обыкновенная горлица	31,0	2,6		
Ремез	30,0			
Обыкновенная пустельга	26,0			
Обыкновенная иволга	26,0			
Серая ворона	21,0			
Белая трясогузка	20,0		+	+
Сизоворонка	15,0		35,0	+
Кобчик	13,0			
Чеглок	12,0			
Кукушка	5,0	6,0		
Серая цапля	2,6			
Кряква	0,06			
Большая белая цапля	0,3			
Кваква	0,3			
Серая утка	+			
Ушастая сова	0,2			
Малая выпь	0,1			
Балобан	спорадично			
Филин	»		+	+
Большой пестрый дятел	»			
Зяблик	»			
Славка-завирушка		91,0		
Бормотушка		88,0		
Желчная овсянка		80,0		
Садовая овсянка		60,0		
Серая куропатка		35,0		
Серая славка		31,0		
Пустынная славка		спорадично		
Малая белая цапля	+			

обыкновенный скворец, галка, сизоворонка и филин — помимо леса обитают и в других фациях — преимущественно в береговых обрывах и сооружениях человека. 8 видов: ремез, серая цапля, кряква, большая белая цапля, серая утка и малая выпь — помимо леса (и в большем числе) гнездятся в водных фациях.

Фауна птиц кустарников более однородна, чем фауна пойменных лесов. Из 7 обитающих в кустарниках видов лишь серая куропатка не является дендрофильным. Она устраивает свои гнезда на земле среди зарослей песчаной полыни и другой растительности между кустарников. Аналогичен состав дендрофильной фауны и Приахтубинского района. Таким образом, орнитофауна пойменных лесов и кустарников очень гетерогенна по составу и представлена не только птицами, экологически свойственными лесу, но и береговым обрывам, сооружениям человека и водной среде.

Из 38 видов, гнездящихся в пойменных лесах, 9 видов: удод, чернолобый сорокопут, ремез, сизоворонка, большая белая цапля, кваква, малая выпь, желчная овсянка, т. е. 23,6%, — относятся к видам южного происхождения. Остальные 27 видов относятся к широко распространенным и северным.

Анализ показывает, что основное ядро населения пойменных лесов и кустарников составляют широкораспространенные и северные виды. Средняя суммарная численность видов южного происхождения в пойменных лесах и кустарниках составляет около 214,7 пар на 10 км маршрута (за исключением спорадично гнездящихся), в то время как численность остальных птиц (за исключением спорадично гнездящихся) составляет около 1518,66 пар на 10 км маршрута. Расчет по численности на 10 км маршрута показывает, что виды южного происхождения составляют лишь 14,1% населения.

Орнитофауна водоемов и их берегов (включая песчаные отмели, косы и острова) наибольшего разнообразия достигает в Приморском и Приахтубинском районах (табл. 6). В Приморском районе в водных фациях гнездятся 54 вида, из них южных видов 28 (51,8% всей фауны), доминирует в населении 31 вид, из них 16 южных видов (51,6% доминантов). В Приахтубинском районе гнездятся 40 видов, из них южан 57,5%, доминируют 23 вида, из них южных форм 12, т. е. 52,1% доминантов. В Уральском районе в водных фациях обитает 36 видов, из них южных 41,6%, доминируют 25 видов, из них южных форм 44%. В водных фациях Уильского района гнездится 38 видов, из них южных форм 42,1%, доминируют 24 вида, из них южан 33,3%. И, наконец, в Эмбинском районе в водных фациях гнездится 31 вид, из них южных — 45,1%, доминируют 19 видов, из них южного происхождения 36,8%.

В общем на водоемах и их побережьях в Северном Прикаспии гнездится 74 вида птиц, из них южного происхождения 55,4%, из которых 22 вида доминируют хотя бы в одном районе, т. е. 29,7% от всего состава фауны. Остальные птицы относятся к широкораспространенным и северного происхождения.

Таким образом, в орнитофауне и населении водных фаций птиц южного происхождения нельзя признать доминирующими. Орнитофауна водоемов и их берегов очень гетерогенна по составу и представлена южными видами, северными видами и видами, имеющими широкое распространение. Именно эта гетерогенность и является характерной чертой приморского и пойменных ландшафтов северной пустыни Северного Прикаспия.

Орнитофауна береговых обрывов наиболее богато представлена в долине Урала, где гнездятся 10 видов: золотистая щурка, зеленая щурка, галка, обыкновенный скворец, ласточка-береговушка, полевой воробей, сизоворонка, удод, обыкновенная каменка, белая трясогузка. Все это по своему происхождению птицы горные или дуплогнездники.

Таблица 6

Обилие птиц, экологически свойственных водоемам и их берегам, на гнездовье в Северном Прикаспии

Вид	Орнитогеографические районы				
	Примор-ский	Приахту-бинский	Уральский	Уильский	Эмбинский
Большая поганка	+	+	+	+	+
Серощекая поганка	+	+	+		?
Черношейная поганка	+				
Большой баклан		+			
Розовый пеликан	+				
Кудрявый пеликан	+			?	
Серая цапля	+	+	+	+	+
Рыжая цапля	+	+	+	+	+
Желтая цапля	+				
Большая белая цапля	+	+	+	+	+
Малая белая цапля	+	+	+		
Кваква	+	+	+		
Малая выпь	+	+	р	+	+
Большая выпь	+		+	+	+
Колпица	+	+	р	?	
Каравайка	+	+			
Лебедь-шипун	+		+		?
Лебедь-кликун	+				
Серый гусь	+	+	+		+
Огарь		+			+
Пеганка	+	+	+	+	+
Кряква	+	+	+	+	+
Чирок-трескунок	+	+	+	+	+
Серая утка	+	+	+	+	+
Шилохвость			р	+	
Широконоска	+	+	+	+	
Белоглазая чернеть	р				
Краснобаш	+		+	+	+
Красноголовый нырок				+	
Мраморный чирок	р				
Савка				+	
Погоныш		+		+	
Малая курочка		+			
Пастушок	?	+		+	?
Водяная курочка		?			
Лысуха	+	+	+	+	+
Малый зуек	+		+	р	+
Морской зуек	+	+		+	?
Камышница	?			+	?
Чибис	+	+	+	+	+
Ходулочник	+	+	+	+	+
Шилоклювка				р	+
Кулик-сорока	+	+	+		
Травник	+	+	+	+	+
Поручейник				+	
Большой кроншнеп			р	+	
Сизая чайка	+				
Обыкновенная чайка	+	+	?	+	+
Белощекая крачка	+			?	?
Светлокрылая крачка	+			+	
Хохотунья	+			?	+
Черная крачка	+		?	+	+
Речная крачка	+	+	+		
Малая крачка	+				
Пестроносая крачка	+				
Черноносая крачка	+			?	
Чеграва	+				+
Черноголовый хохотун	р				

Вид	Орнитогеографические районы				
	Примор-ский	Приахту-бинский	Уральский	Уильский	Эмбинский
Каспийский ремез	р				
Усатая синица	+++	+	++	+++	++
Дроздовидная камышевка	+++	++	++	+++	++
Тростниковая камышевка	+++	++			
Болотная камышевка				+++	?
Садовая камышевка			++	++	
Индийская камышевка	+++	++	++	+++	++
Камышевка-барсучок	+++		+	+++	
Белобрюхая камышевка		+			
Соловьиная камышевка		+			
Тонкоклювая камышевка	++	+			
Болотный лунь	++	++	++	++	+
Черноголовый чекан		+			
Бормотушка		+			
Белая трясогузка	+++	+++	+++	+++	++
Желтая трясогузка	+	++	+++	++	++

Примечание. +++ — вид многочислен, ++ — вид редок, + — вид гнездится единично, р — вид гнездится спорадично, ? — гнездование достоверно не доказано.

Орнитофауна заливных и суходольных лугов пойменных ландшафтов насчитывает 14 видов: белая трясогузка, кряква, серая утка, серая куропатка, желтая трясогузка, авдотка, стрепет, степной жаворонок, кречетка, большой кроншнеп, степная тиркушка, болотная сова, полевой жаворонок, плясунья. Наиболее полно (все 14 видов) этот комплекс представлен в долине Урала. Основное ядро населения составляют: серая куропатка— 36 пар на 10 км, авдотка — 36 пар на 10 км, стрепет — 35 пар, степной жаворонок — 34 пары, желтая трясогузка — 10 пар и белая трясогузка — 8 пар на 10 км маршрута, т. е. преимущественно степные формы.

Фауна птиц культурного ландшафта в пустынях и поймах рек Северного Прикаспия имеет ряд специфических черт. Формирование ее можно проследить буквально по этапам освоения пустыни человеком.

Прежде всего в пустыне человек строит триангуляционные вышки. Они привлекают на гнездовья степных орлов, степных пустельг и пустынных сорокопутов. Для последних двух видов эта деятельность человека способствует увеличению численности в местах, где нет благоприятных условий для гнездования (например, в глинистых пустынях Северного Прикаспия, где пустынный сорокопут и степная пустельга строят свои гнезда на стыках балок триангуляционных вышек). Степной орел, в выборе мест для гнездования обладающий широкой экологической пластичностью (Poslawski, 1967), использует вышки, как наиболее благоприятные места для гнездования.

После экспедиций в пустыне остаются кучи саманных и жженых кирпичей, разваленные печки-времянки, колодцы. В первых двух «сооружениях» поселяются плясуньи, обыкновенные каменки, иногда удоды, в стенках колодцев — эти же птицы и ласточки-береговушки. Вслед за разведчиками в пустыню приходят строители. В саманных домиках разведок, как и в отдельных казахских зимовьях, слагается уже устойчивый комплекс орнитофауны. Он состоит из домовых воробьев, обыкновенных каменок, плясуний, домовых сычей, удодов, деревенских ласточек и пустынных сорокопутов. До этого этапа освоения

деятельность человека способствовала увеличению численности некоторых птиц, гнездящихся в природных биотопах. С поселением самого человека в пустыне сюда приходят и «приведенные» виды птиц (Гладков, 1958). На пустырях близ домиков поселяется хохлатый жаворонок, которого в условиях северной пустыни тоже можно считать приведенным видом. В зимовьях, где летом местное население не живет, гнездится филин, на крышах строят гнезда степной орел, степная пустельга, а в оградах из растительного мусора селится иногда пеганка.

В домиках возле железной дороги, в складах и пакгаузах гнездятся в основном те же птицы, что и в домиках разведок. В пустотах насыпи железной дороги селятся обыкновенные каменки и плясуньи, а в стыках железных ферм мостов и под мостами помещают свои гнезда деревенские ласточки и пустынные сорокопуты.

И, наконец, в благоустроенных поселках с парками и искусственными водоемами и в поселках вдоль долин рек или на берегах озер фауна птиц обогащается за счет обыкновенных скворцов, галок, иволг, белых трясогузок и даже обыкновенных пустельг и коршунов. Но степные орлы, степные пустельги, домовые сычи и пустынные сорокопуты в таких поселках не гнездятся. Таково положительное воздействие человека на фауну птиц пустыни.

ЛИТЕРАТУРА

Бостанжогло В. Н. Орнитологическая фауна Арало-Каспийских степей. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российск. империи», 1911, т. XI.

Воробьев К. А. Материалы к орнитологической фауне дельты Волги и прилегающих степей. «Тр. Астраханск. гос. заповедн.», 1936, вып. 1.

Гладков Н. А. Некоторые вопросы зоогеографии культурного ландшафта (на примере фауны птиц). «Уч. зап. МГУ», 1958, вып. 197.

Дубинин Н. П. Птицы лесов нижней части долины реки Урал, ч. 1. «Тр. Ин-та леса АН СССР», 1953, т. XVIII.

Дубинин Н. П., Торопанова Т. А. Птицы лесов долины р. Урал, ч. II и III. «Тр. Ин-та леса АН СССР», 1956, т. XXXII.

Карелин Г. С. Разбор статьи А. Рябинина «Естественные произведения земель Уральского казачьего войска». «Тр. О-ва естествоиспыт.», 1875, т. VI.

Карелин Г. С. Путешествие Г. С. Карелина по Каспийскому морю. «Зап. Русск. геогр. о-ва», 1883, т. X.

Келейников А. А. Материалы к количественному учету птиц Волжско-Уральских песков. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1953, т. VIII, вып. 3.

Паллас П. С. Физическое путешествие по разным провинциям Российской империи, бывшее в 1768 и 1769 гг., т. 1. СПб., 1773.

Послwoвский А. Н. Птицы Северного Прикаспия. Автореф. канд. дисс. Астрахань, 1965.

Постников Г. Б. Заметка о скорости разрушения нор гребенщиковых песчанок после гибели их обитателей. Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 4. Саратов, 1955.

Птицы Казахстана (под ред. И. А. Долгушина), т. 1; т. 2. Алма-Ата, 1960, 1962.

Хлебников В. А. Список птиц Астраханской губернии. Казань, 1890.

Хлебников В. А. Список птиц Астраханского края. Астрахань, 1928.

Хлебников В. А. Птицы Астраханского края. «Ежегодн. Астраханск. краевед. музея». Астрахань, 1930.

Эверсманн Э. А. Естественная история Оренбурского края, т. III. Естественная история птиц Оренбургского края. Казань, 1886.

Яковлев В. Несколько слов на заметку М. Н. Богданова. «Bull. Nat. Mosc.», 1874.

Яковлев В. Заметки о некоторых птицах Астраханской фауны. «Природа», кн. 3. М., 1877.

Poslawski A. N. Der Steppenadler, sein vorkommen in den Wüsten des nördlichen Kaspivorlandes. «Der Falke», 1967, Nr. 5.

ПТИЦЫ ГОР

А. Ф. Ковшарь, Э. И. Гаврилов, Э. Ф. Родионов

О БИОЛОГИИ ТУСКЛОЙ ЗАРНИЧКИ

Биология пеночки-зарнички, и особенно подвида *Phylloscopus inornatus humei* Brooks, изучена недостаточно (Птушенко, 1954). Основными материалами для настоящего сообщения послужили сборы и наблюдения, проведенные на юге и востоке Казахстана: в Заилийском Алатау в 1964—1969 гг. И. А. Долгушиным, Э. И. Гавриловым, Э. Ф. Родионовым, М. А. Кузьминой, А. Ф. Ковшарем, В. В. Леоновичем, Р. И. Малышевским; в Кунгей-Алатау в 1968 г. А. Ф. Ковшарем и Ю. Н. Грачевым; на Южном Алтае, в окрестностях оз. Маркаколь в 1958 г. Э. Ф. Родионовым и М. А. Кузьминой и в 1966 г. Э. И. Гавриловым и Э. Ф. Родионовым. Наиболее подробные материалы собраны в Заилийском Алатау (окрестности Б. Алматинского озера, 2250—2580 м над ур. м.), где найдено 80 гнезд тусклой зарнички; из других пунктов материалы более фрагментарны. Использованы также литературные сведения по биологии этого вида в других хребтах Тянь-Шаня и Алтая.

Тусклая зарничка (*Ph. i. humei* Broosk) распространена от Алтая, Западного Саяна и Танну-Ола на севере до Памиро-Алая и северо-западных Гималаев на юге. Она обычна на Алтае, хотя распространена здесь несколько спорадично: отсутствует в предгорьях, за исключением северо-восточных, не найдена на Чулышманском плато, Укоке и в горах, пограничных с северо-западной Монголией (Сушкин, 1938). Гнездится в высокогорном Хангае (Козлова, 1932). Далее к югу обыкновенна в Сауре, Тарбагатае (Бибиков и Корелов, 1961), системе Джунгарского Алатау и хребта Боро-Хоро (Плеске, 1890; Кореев и Зарудный, 1906). В большом числе населяет хребты Северного, Центрального, Внутреннего Тянь-Шаня: Кетмень, Заилийский, Кунгей, Терскей-Алатау, Кокшалтау, Молдотоо, Нарынтоо, Атбаши, Сусамыр, Джумгол, Ферганский и др. (Шнитников, 1949; Корелов, 1956б; Степанян, 1959; Янушевич и др., 1960; Винокуров, 1961). В Киргизском Алатау многочисленна (Портенко, 1961), но определенно редка в Западном Тянь-Шане, где гнездится в небольшом числе в Таласском Алатау (Шульпин, 1961; Ковшарь, 1966). В юго-западных отрогах этого хребта — Каржантау, Пскемском и Угамском — отсутствует совершенно (Корелов, 1956а). Неясно, гнездится ли зарничка в Чаткальском хребте (Железняков, 1950; Железняков, Колесников, 1958). Южнее широко, хотя и неравномерно, распространена в пределах Памиро-Алая. В большом числе населяет Алайский и Туркестанский хребты, обычна в Зеравшанском, найдена в гнездовое время в хребте Петра Первого и в

ряде пунктов Бадахшана (Абдусалямов, 1964; Иванов, 1969). Видимо, гнездится в Гиссарском, Дарвазском и Каратегинском хребтах (Попов, 1959). На Памире и в Заалайском хребте встречается только на пролете (Потапов, 1966; Иванов, 1969). В очень небольшом числе найдена Н. А. Зарудным в хребте Кугитанг (Иванов, 1969).

Тусклая зарничка — птица разреженных, преимущественно хвойных лесов с кустарниками или криволесий; гораздо реже гнездится в лиственном лесу, обычно в верхней его части, на значительных высотах. В Западном Саяне, Танну-Ола и на Алтае обитает в зоне редколесья, откуда местами поднимается в пояс криволесья и альпийских кустарников, реже опускается в нижнюю часть лесного пояса, где гнездится на старых гарях, зарастающих елью и березой (Сушкин, 1913, 1938). В окрестностях оз. Маркаколь зарнички в небольшом числе живут среди заболоченных березняков с примесью ивы и отдельных хвойных деревьев. Граница вертикального распространения на Алтае — от 1200 до 2400 м. В Тарбагатае населяет пояс лиственницы (Сушкин, 1938), но многочисленна также по ивнякам северного и южного склона (Бибиков и Корелов, 1961). В Джунгарском Алатау в большом числе гнездится в верхней части елового леса от высоты 2000 м, но попадается и в горном лиственном лесу на этих же высотах (Шнитников, 1949). В хребтах Северного и Внутреннего Тянь-Шаня зарничка населяет преимущественно верхнюю часть елового леса и пояс арчового стланника (верхний предел — 3200 м) и нигде не опускается в лиственный лес; нижний предел ее распространения почти совпадает с нижней границей ельника (1700 м). Предпочитаемый гнездовой биотоп — осветленные участки леса с кустами арчи в подросте (Корелов, 1956; Степанян, 1959; Янушевич и др., 1960; Винокуров, 1961).

В Западном Тянь-Шане, где еловые леса отсутствуют, зарничка гнездится в арчовом стланнике выше 2000 м. В Таласском Алатау она встречается только в ассоциации стелющейся арчи и совершенно отсутствует в древовидных арчовниках (Шульпин, 1961; Ковшарь, 1966). В пределах Памиро-Алая тусклая зарничка также распространена в арчовом стланнике, на высотах от 2000 до 3000 м и лишь там, где арчовники отсутствуют, населяет заросли ивы и облепихи (долины рек Гунт и Шахдара в Шугнане) или же скалистые склоны с редкими кустами дикой вишни, миндаля, барбариса и жимолости (Маргузорские озера в Зеравшанском хребте; Абдусалямов, 1964); изредка спускается в лиственные древесные насаждения ниже арчового пояса (Иванов, 1969).

Весной в Средней Азии зарнички появляются примерно в середине апреля, на Алтае, видимо, — в начале мая. В Таджикистане, у Душанбе А. И. Иванов (1969) отмечал начало пролета в разные годы 12—15/IV, у оз. Искандеркуль — с 27/IV, в низовьях р. Вахш — с конца этого месяца. В ущелье Кондара в 1954 г. А. В. Попов (1959) встретил первых птиц 19/IV, а в горном Зеравшане, по наблюдениям И. А. Абдусалямова (1964), первые достигают гнездовых биотопов в середине апреля. На юге Киргизии, в орехово-плодовых лесах Арсланбоба, наиболее раннее наблюдение зарнички было 10/IV 1958 г. (Янушевич и др., 1960). В более северных районах Внутреннего Тянь-Шаня она появляется во второй половине апреля — 22/IV 1957 г. на Иссык-Куле (Янушевич и др., 1960), но в Центральном Тянь-Шане в верховьях р. Текес А. А. Винокуров отметил первую зарничку уже 2/IV 1957 г.

В Западном Тянь-Шане пролет зарничек начинается с третьей декады апреля. В окрестностях Ташкента, по многолетним наблюдениям Н. А. Зарудного, первые появляются между 25/IV и 3/V, в Талас-

ском Алатау у заповедника Аксу-Джабаглы мы отмечали их с конца апреля, а рядом, на Чокпакском перевале, видели первую 27/IV 1968 г. В Боролдае (Каратау) М. Н. Корелов в 1958 г. встретил зарничек с 22/IV, но в 1941 г. в верховьях р. Чаян они появились только 2/V и сразу же стали многочисленными (Долгушин, 1951). Заканчивается пролет в Западном Тянь-Шане в конце мая — начале июня.

В предгорьях периферийных хребтов Северного Тянь-Шаня пролет зарничек также начинается во второй половине апреля. В Алма-Ате в разные годы начало его отмечено 17—28/IV; к концу мая они перестают встречаться в городе. В долине р. Или первые отмечены 23/IV 1900 г. у Панфилова (Шнитников, 1949) и 25/IV 1968 г. у Аяк-Калкана (Гаврилов). В южных отрогах Джунгарского Алатау (горы Чулак) в 1949 г. пролет шел с 18/IV по 3/VI (Кузьмина, устн. сообщ.). На Алтае зарничек добывали 7/V 1958 г. у Маркаколя и 10/V 1955 г. в окрестностях Лениногорска (Кузьмина, 1953).

На местах гнездовий в верхних поясах гор зарнички появляются вскоре после прилета. В Заилийском Алатау у верхней границы елового леса (Б. Алматинское ущелье, 2500 м) первый единичный самец в 1965 г. добыт 20/IV. До конца апреля встречено немало одиночек, державшихся скрытно и совершенно не подававших голоса. Первая песня отмечена 29/IV, но только к 3/V, т. е. по крайней мере через две недели после появления передовых, можно было довольно часто слышать их пение. Песня состоит из двух колен, «сили-сили», которые издаются 6—8 раз с интервалами в 4—7 сек., затем следует протяжная концовка «цсссзззззз»... Никаких особых токовых поз нет — птица скачет по веткам, кормится и поет. Тревожный крик более резкий и звучит как «цили». Очень живая и непоседливая птица, увидеть ее сидящей спокойно совершенно невозможно. Все время прыгает по веткам, выискивая корм, при этом характерно вздергивает крыльями. Часто ловит насекомых или собирает их с листьев растений налету. Так же налету купается иногда в росе листьев деревьев и кустарников.

Момент прилета самок и образования пар не прослежен, но уже с середины мая зарнички нередко встречаются парами, оживленно поют и часто преследуют друг друга. Примерно в это же время, с середины мая, начинается строительство гнезд. Гнездятся зарнички на склонах различных экспозиций, но как будто предпочитают восточные. Так, из 30 гнезд, найденных в районах Б. Алматинского озера (2250—2580 м), 15 помещались на восточном склоне, четыре — на северо-восточном, шесть — на западном, два — на северо-западном, два — на северном и одно — на южном склоне. Выход из гнезда также чаще делается в восточном направлении. В 52 гнездах леток был ориентирован: на восток — 15 раз, юго-восток — 6, северо-восток — 5, север — 6, северо-запад — 6, запад — 3, юго-запад — 5, юг — 6 раз. Таким образом, на восток, северо-восток и юго-восток имели выход 26 гнезд (50%), на запад, северо-запад и юго-запад — 14 (27%), на юг и север — по 6 (11,5%). Никакого предпочтения южного направления северному, как это бывает, например, у синиц, здесь не наблюдается (на юг, юго-запад и юго-восток ориентировано 17 гнезд, на север, северо-восток и северо-запад — тоже 17).

Плотность на гнездовании местами может быть очень высокой. Так, в Заилийском Алатау на склоне восточной экспозиции (2550—2590 м), на участке 2,5 га обнаружено 8 жилых гнезд (рис. 1). В Кунгей-Алатау два гнезда зарнички с птенцами располагались всего в 15 м друг от друга. Но у нижней границы своего распространения в Тянь-Шане зарничка редка, здесь отдельные пары селятся далеко друг от друга.

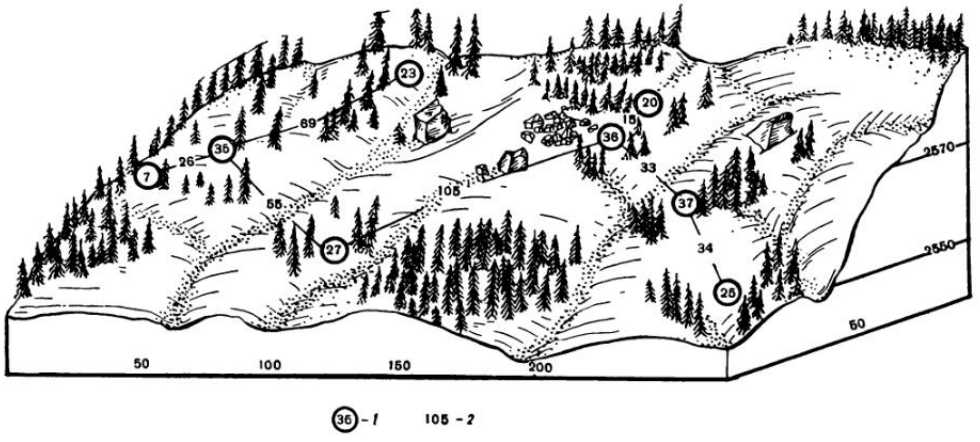


Рис. 1. Схема размещения гнезд зарнички в Заилийском Алатау (*Рис. Э. Ф. Родионова*):
1 — место расположения гнезда и его номер; *2* — расстояние в метрах

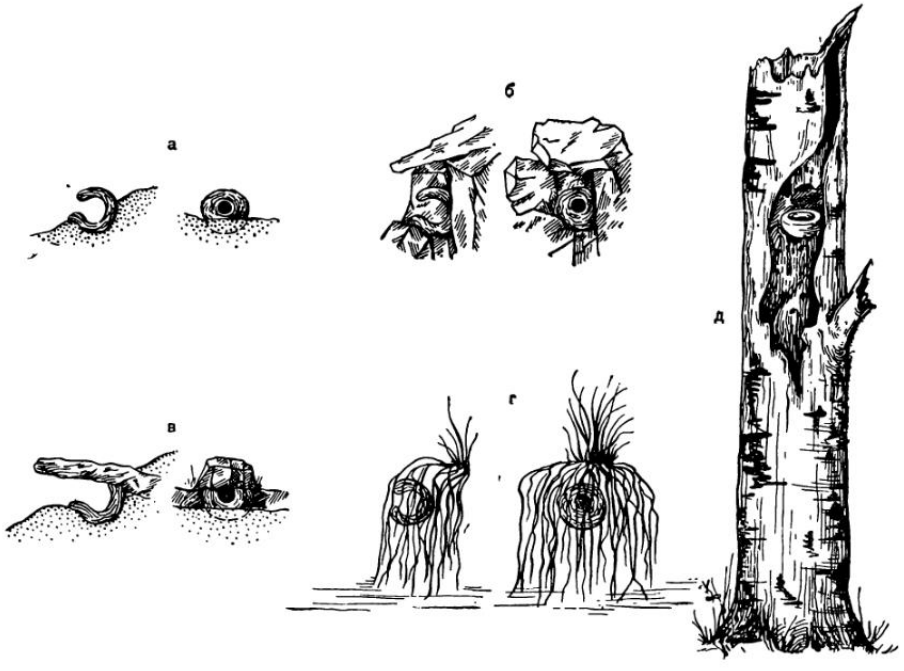


Рис. 2. Расположение гнезд зарнички (*Рис. Э. Ф. Родионова*):
а — на склоне; б — под навесом камня; в — среди нагромождений камней; г — в кочке на болоте; д — в полудупле березового пня

Размеры гнездовых участков сильно варьируют. У четырех пар (гнезда № 27, 35, 23 и 36 — рис. 1) они колебались от 300 до 2200 м^2. Участок охраняет самец. В период постройки гнезда, откладки и насиживания яиц, он, как правило, активно изгоняет из своих владений других зарничек, но встречаются отдельные особи, более терпимые к себе подобным — здесь наблюдаются большие индивидуальные различия

в поведении. Позже, во время выкармливания птенцов, охрана участка ослабляется, драки между самцами при нарушении его границ наблюдаются реже и носят не столь резкий характер.

Гнезда располагаются на земле, чаще всего в углублениях-ямках под прикрытием кустика, пучка густой травы, камня, поваленного ствола дерева, и в подавляющем большинстве случаев хорошо замаскированы (рис. 2). В Заилийском Алатау зарнички чаще всего устраивают гнездо под прикрытием ветки стелющейся арчи (30 гнезд из 68,



Рис. 3. Зарничка в гнезде. *Фото Э. И. Гаврилова*

или 44%), нередко под нависающими камнями, в трещинах между ними или просто сбоку камня (17 гнезд, или 25%), реже под прикрытием лиственных кустарников (шиповника, рябины, осины, жимолости — 7 гнезд), в моховых подушках (4 гнезда), просто в густой траве (6 гнезд). Два гнезда помещались не на земле, а на плоской поверхности камней, а одно — под плоским камнем в норке на глубине 6—8 см. Это единственный известный случай расположения гнезда этого вида так глубоко в земле; обычно в ямке находится лишь основание гнезда, а остальная часть постройки возвышается над землей. Также располагаются гнезда тусклых зарничек и в других хребтах Тянь-Шаня. В Кунгей-Алатау мы осмотрели два гнезда, устроенные в густой высокой траве (рис. 3), и одно — в очень редкой низкорослой траве под ветками крохотного кустика стелющейся арчи. В Киргизском Алатау все пять найденных гнезд помещались на земле под прикрытием густого пучка травы или мха (Портенко, 1961; Кузнецов, 1962). В Терскей-Алатау одно гнездо располагалось в ямке под стволом арчи и со всех сторон было скрыто травой (Степанян, 1959), а четыре гнезда — просто в густой траве (Янушевич и др., 1960). В хребте Атбаши гнездо зарнички было устроено на земле под кустом караганы (Янушевич и др., 1960). В Джунгарском Алатау одно гнездо находилось в

ямке под густой травой (Кореев, Зарудный, 1906), второе — под стволом ели в траве (Корелов, устное сообщ.). В сауре (урочище Кызыл-Кия) И. А. Долгушин нашел гнездо зарнички под стволом лиственницы, лежащей на земле.

На Южном Алтае у оз. Маркаколь четыре гнезда из восьми, найденных в березняке по кочкарнику, располагались на кочках, некоторые всего в 20—25 см от воды; два гнезда — в траве под кустами смородины, одно — под пнем и одно — в полудупле березового пня в 1 м от земли. На моховых кочках были и два гнезда, найденные М. А. Кузьминой (1953) в Западном Алтае.

Форма гнезда шарообразная (4 из 20) или эллипсоидная (16 гнезд из 20), с входом сбоку. Стенка, на которой расположен вход, не отвесная, а образует перед летком нечто вроде порожка или ступеньки. Очень редко, видимо, в порядке исключения, строятся чашеобразные гнезда без крыши. В Заилийском Алатау из 80 гнезд было всего два таких: одно — уже упоминавшееся в норке под камнем, другое — в моховой подушке под кустиком арчи, крышей здесь служили корни арчи. На Алтае нашли одно открытое гнездо в полудупле березы на Маркаколе. Дно, стенки и крыша гнезда сплетаются из сухих прошлогодних стеблей трав, в основном злаков, нередко с примесью луба кустарников (15 гнезд из 52). Снаружи часто маскируется мхом (38 гнезд из 52) и лишь однажды кроме мха был использован лишайник. Количество мха бывает различным, от 4 до 54% общего веса гнезда (табл. 1). Особенно много мха в гнездах, помещающихся внутри моховых подушек, стебли трав в таких гнездах встречаются в виде примеси. Леток обычно выстилается волосом (30 гнезд из 52), реже шерстью (4 гнезда); выстилка не бывает обильной и составляет всего 0,5—5% от общего веса строительного материала (табл. 1). Нередко помимо шерсти и волоса леток вымащивается также сухой мелкой травой, а в двух гнездах выстилка состояла целиком из травы.

Таблица 1

Строительный материал гнезд зарнички из Заилийского Алатау (1969 г.)

№ гнезда	Вес гнезда, г	Строительный материал							
		мох*		трава		луб		шерсть и волос	
20	21,6	14,5	3,0	50,0	11,0	35,0	7,5	0,5	0,1
23	17,2	28,8	5,0	52,3	9,0	16,2	2,8	2,3	0,4
24	20,3	34,5	7,0	32,0	6,5	29,5	6,0	4,0	0,8
25	15,8	54,0	8,5	42,4	6,7	1,8	0,3	1,8	0,3
27	27,9	52,0	14,5	46,6	13,0	—	—	1,4	0,4
35	14,6	8,2	1,2	89,0	13,0	—	—	2,8	0,4
36	23,4	27,8	6,5	55,5	13,0	15,0	3,5	1,7	0,4
37	16,1	10,0	1,6	53,4	8,6	33,5	5,4	3,1	0,5
40	11,1	4,5	0,5	48,6	5,4	36,0	4,0	2,7	0,3
42	12,7	27,6	3,5	27,6	3,5	39,4	5,0	5,5	0,7
43	9,6	52,0	5,0	43,8	4,2	—	—	4,2	0,4
50	15,6	40,4	6,3	46,8	7,3	9,6	1,5	3,2	0,5
54	13,6	33,0	4,5	66,1	9,0	—	—	0,8	0,1
58	12,0	33,3	4,0	62,5	7,5	—	—	4,2	0,5
68	9,7	51,5	5,0	36,0	3,5	10,1	1,0	2,4	0,2
Min	9,6	4,5	0,5	27,6	3,5	0	0	0,5	0,1
Max	27,9	54,0	14,5	89,0	13,0	39,4	7,5	5,5	0,8
Среднее	16,1	31,7	5,1	50,3	8,1	15,4	2,5	2,6	0,4

* В первой графе — вес в граммах, во второй — в %.

Наиболее массивные и утепленные гнезда располагались в местах, плохо прогреваемых солнечными лучами: № 20 и 24 — на склонах северной экспозиции, первое в кусте арчи, второе под навесом камня, № 27 и 36 — в моховых подушках на восточном склоне. В хорошо прогреваемых местах строятся гнезда с тонкими стенками и меньшим количеством шерсти и волоса: № 40, 43 и 68 находились на южном и восточном склонах и были доступны прямым солнечным лучам. В качестве типичного гнезда можно привести гнездо № 89, помещавшееся на восточном склоне около кустика арчи. Оно имело форму удлиненного шалашика с входом сбоку и сделано было в основном из прошлогодних стеблей злаков с большой примесью луба жимолости в крыше, сверху хорошо замаскировано мхом, а лоток выстлан небольшим количеством волоса и шерсти. Размеры гнезд из Заилийского Алатау даны в табл. 2.

Таблица 2

Размеры гнезд тусклой зарнички из Заилийского Алатау, мм

№ гнезда	Наружный «диаметр»	Высота	Диаметр лотка	Глубина лотка	Внутренняя высота гнездовой камеры	Размеры летка*
1	108×95	85	54	30	73	47×32
2	108×92	147	48	22	76	38×27
3	110×90	110	48	30	70	38×31
4	217×83	111	52	28	68	43×37
5	115×94	120	50	27	83	38×34
6	100×93	110	48	26	74	34×27
7	102×97	114	48	27	70	42×34
8	114×96	115	51	26	80	42×33
9	107×94	114	46	25	78	46×30
10	107×94	136	44	23	78	43×29
11	107×96	112	43	22	67	32×26
12	110×110	155	70	?	50	35×35
13	130×90	120	55	?	?	44×37
14	170×88	85	55	?	50	50×30
15	140×130	96	65	?	62	38×32
16	140×140	?	50	?	?	35×28
17	105×105	93	56	?	56	36×32
18	95×95	90	45	?	60	40×25

* Леток, как правило, сплющен в горизонтальном направлении.

Размеры открытого гнезда с Алтая (Маркаколь), располагавшегося в полудупле, несколько меньше: по горизонтали 85×45 мм, диаметр лотка 45—50 мм, глубина его 30 мм. Мелкие размеры приводятся и для четырех гнезд из Киргизского Алатау (Кузнецов, 1962).

По наблюдениям за двумя парами, гнездо строит самка. За строительным материалом она летает на расстояние от 10—20 до 50 м, но нередко собирает его и непосредственно у гнезда. У одного гнезда за 50 мин. наблюдений она принесла материал 14 раз, с интервалами от 2 до 11 мин., затрачивая на укладку принесенных травинок от 3 до 8 сек. (всего за это время на процесс постройки затрачена 1 мин. 14 сек.). Примерно за неделю гнездо бывает полностью готовым: в одном месте строительство было начато 30/V, а 7/VI в готовом гнезде находилось уже одно яйцо. Самцы в этот период поют и охраняют гнездовой участок.

Яйца откладываются ежедневно утром. Полная кладка содержит 4—6, чаще всего 5 яиц. В Заилийском Алатау из 61 полной кладки в 10

было по 4 яйца, в 46 — по пять и в пяти — по шесть яиц. В целом по Тянь-Шаню известно 82 кладки: по четыре яйца — 18, по пять — 58, по шесть — 6. На Алтае в двух гнездах с Ивановского хребта было по пять яиц в каждом (Кузьмина, 1953), а на Маркаколе из пяти полных кладок в одной было четыре яйца, в двух — по пять и в двух — по семь (в одном из последних гнезд седьмым было яйцо кукушки) [1].

На белом фоне яиц (иногда бледно-розоватом от просвечивающего желтка) почти равномерно разбросаны красновато-бурые пятнышки, иногда более густо расположенные у тупого конца. Размеры яиц (66) 13,0—15,3×10,3—11,9, в среднем 14,0×10,9 мм. Вес свежих яиц (27) 0,78—1,12, в среднем 0,87 г, насиженных (5—7 дней) 0,62—0,90, в среднем (19 яиц) — 0,79 г. Таким образом, уже на средних стадиях инкубации яйца теряют около 9% первоначального веса.

Насиживание начинается, по всей вероятности, с последнего яйца и длится 11—14 дней. В Заилийском Алатау из четырех гнезд, за которыми наблюдали в период инкубации яиц, в одном птенцы начали вылупляться через 11, в двух — через 13 и в одном — через 14 дней после откладки последнего яйца. В Терскей-Алатау, по наблюдениям Э. Д. Шукурова (1968), в двух гнездах птенцы вылупились на 12-й день после откладки последнего, пятого яйца. Обычно вылупляется сначала один или одновременно два птенца, остальные — по очереди через несколько часов каждый; период от вылупления первого птенца до появления на свет последнего занимает около двух суток. Например, в одном из гнезд 3/VII утром было 5 яиц; 4/VII утром — 2 птенца и 3 яйца; в этот же день в 19 час. — 3 птенца и 2 яйца; 5/VII в 9 час. 30 мин. — 4 птенца и одно яйцо, а в 20 час. — 5 птенцов. Каждый раз при посещении гнезда в период вылупления птенцов в нем находилась взрослая птица. Пол ее не установлен, так же как неизвестно точно, кто насиживает кладку. Поскольку наседное пятно образуется только у самки, можно полагать, что самец не принимает участия в насиживании.

Птенцы вылупляются слепыми и почти голыми, с коронкой пуха на голове. Светло-серый пух длиной 5—6 мм располагается 3—4 пучками на надглазничных птерилиях и двумя пучочками — на затылочной. Остальные участки тела голые. Окраска кожи — желто-оранжевая, клювные валики желтовато-белесые, клюв желтый, ротовая полость желтая, язык без пятен. Лапы белесые, когти светло-серые. Ушные отверстия открываются на 3-й день — вес 2,7—3,5 г (рис. 4), глаза прорезываются на 5—6-й день (вес 5,1—5,8 г). К этому времени тело птенца покрыто отросшими, но еще не начавшими разворачиваться пеньками перьев. Пеньки маховых достигают 5—6 мм. Еще через день (вес 5,9 и 6,3 г) начинает разворачиваться перо спинной и брюшной птерилий, а также второстепенных маховых. Становится заметной светлая перевязь на крыле (большие кроющие) и слабо намечается вторая, на концах малых кроющих; над глазами и на затылке сохраняются остатки пуха.

Птенцы покидают гнездо в возрасте 11—13 дней полностью оперившимися, но с недоросшими хвостами: в двух гнездах птенцы вылетели на 12-й день, в одном — на 13-й и в двух — на 14-й день жизни.

Кормят птенцов оба родителя, только в первые два дня самка большую часть времени обогревает птенцов на гнезде и, даже улетая на некоторое время, возвращается без корма. Корм в эти дни носит самец. Так, в гнездах № 27 и 54 (табл. 3) были помечены самцы и

[1] Судя по мелким размерам, это было яйцо глухой кукушки

самки. В первом 23/VI самка в течение 56 мин. садилась на гнездо пять раз — на 10, 13, 2, 10 и 2 мин. (всего 37 мин., или 66% времени); к гнезду каждый раз прилетала без корма. Самец за это время принес корм 6 раз. Та же картина повторилась у этого гнезда и на другой день: за 1 час 20 мин. самка четыре раза садилась обогревать птенцов (на 18, 12, 4 и 9 мин.) и ни разу не принесла корм; самец же принес 13 порций корма. В гнезде № 4 8/VII самки сидела на птенцах 57 мин.



Рис. 4. Птенец зарнички в возрасте трех дней. *Фото Э. Ф. Родионова*

из 87, в течение которых велись наблюдения. За это время она трижды покидала гнездо (на 15, 6 и 11 мин.) и каждый раз возвращалась без корма. Самец за это время принес 9 порций корма, две из которых съела самка. На следующий день самка еще довольно много времени тратила на обогревание птенцов (21 мин. из 46, садилась четыре раза), но уже дважды за это время приносила им корм. Обогревают и 5—6-дневных птенцов: в гнезде № 48 (табл. 3) самка сидела 1 час из трех (садилась четыре раза — на 13, 33, 10 и 4 мин.).

Таблица 3

Частота кормления гнездовых птенцов у тусклой зарнички в Заилийском Алатау (1969 г.)

№ гнезда	Дата	Число птенцов	Возраст в днях	Интервал времени (час. и мин.)	Число прилетов с кормом			В среднем за 1 час
27	23/VI	5	1	12.20—13.16	6	—	6	6
	24/VI	5	2	8.40—10.10	13	—	13	9
54	8/VII	3	?	11.10—12.37	9	—	9	6
	9/VII	3	3	15.29—16.15	5	2	7	9
48	7/VII	5	5—6	7.35—10.30	17	7	24	8
35	22/VII	4	7—8	12.00—12.34	примерно одинаковое		12	21
36	4/VII	5	10—12	9.44—10.48	?	?	22	22
43	8/VII	4	10—12	19.20—20.07	?	?	11	14
58	12/VII	5	10—12	18.20—19.47	?	?	22	15

В недельном возрасте, когда начинают разворачиваться перья на птерилиях, самка прекращает обогревать птенцов и носит корм наравне

с самцом. Но в холодную погоду, особенно во время дождя, самки могут обогревать и оперяющихся птенцов, в возрасте 7—8 дней. Так, в одном гнезде в Кунгей-Алатау (табл. 4) самка в пасмурную холодную погоду с дождем за 9 час. наблюдений 8 раз садилась обогревать птенцов (всего сидела на гнезде 104 мин. из 540).

Таблица 4

Частота кормления птенцов в Кунгей-Алатау (1968 г., гнездо с тремя 5—8-дневными птенцами)

Дата	Часы	Число прилетов	Вынос помета	Погода
3/VII	6—7	31	3	ясно (11.00 — дождь, 15.00 — град)
3/VII	7—8	40	3	ясно
3/VII	8—9	34	3	ясно
30/VI	9—10	21	1	пасмурно
30/VI	10—11	19	2	пасмурно (10.20—11.00 — дождь)
1/VII	11—12	25	3	пасмурно, дождь (11.08—11.12, 11.44—11.50)
1/VII	12—13	35	4	пасмурно
1/VII	13—14	20	1	пасмурно. Несколько раз дождь с градом
30/VI	15—16	12	2	пасмурно, сыро, 15.06 — дождь

Частота прилетов с кормом зависит от возраста птенцов (табл. 3), погоды и времени суток. По наблюдениям над одним гнездом в Кунгей-Алатау (табл. 4), зарнички приносили корм чаще всего с 8—9 час. (3/VII перед дождем), реже с 9 до 14 час. (в пасмурную погоду со слабым дождем) и вдвое реже — с 15 до 16 час. (также пасмурно и дождь). У этого гнезда, несмотря на неблагоприятную погоду и небольшое число птенцов, частота прилетов была гораздо выше, чем в ряде гнезд из Заилийского Алатау (табл. 3 и 4). Возможно, это объясняется тем, что за один прилет к этому гнезду зарнички приносили всего 1—2 мелких объекта, тогда как в Заилийском Алатау они носили по нескольку, и объекты были крупнее. Корм собирают чаще всего в 30—40 м от гнезда. Самец несет корм прямо в гнездо, молча, но самка часто по нескольку раз присаживается невдалеке от гнезда, нередко кричит и вообще ведет себя более беспокойно. Вылетев из гнезда, птицы обычно присаживаются на какую-нибудь ветку вблизи него, а затем уже улетают, и только с капсулами помета вылетают из гнезда стремительно и летят не менее 10—15 м.

О составе пищи гнездовых птенцов зарнички можно судить по результатам анализа содержимого 12 желудков и 5 проб[1] пищи птенцов в возрасте от одного до 5 дней, собранных в Заилийском Алатау (табл. 5).

Гастролиты в желудках птенцов отсутствовали, лишь в желудке 5-дневного птенца была одна песчинка. Эти материалы можно дополнить визуальными наблюдениями над приносимым кормом: в 7 случаях это были гусеницы, в трех — взрослые бабочки и дважды — двукрылые. Следует отметить, что раковины моллюсков, жуки, цикады, клопы и ложнощитовки найдены только у 5-дневных птенцов, у 2—3-дневных они отсутствовали; гусеницы бабочек обнаружены во всех 7 желудках маленьких птенцов и не найдены у 5-дневных; мухи встречены у птенцов всех возрастов. Таким образом, вначале птенцы зарнички выкарм-

[1] Пробы брались по методике накладывания лигатур (Мальчевский и Кадочников, 1953). Определение произведено П. А. Лером, которому авторы выражают глубокую благодарность.

ливаются в основном мухами и гусеницами, а с пятидневного возраста к мухам добавляется более жесткий корм — жуки, клопы и даже мелкие моллюски.

Таблица 5

Пища взрослых зарничек и их гнездовых птенцов в Заилийском Алатау

Виды и группы видов беспозвоночных животных	Гнездовые птенцы 1—5 дней (17 желудков)*		Взрослые птицы					
			июнь, Б. Алмаатинское оз. (3 желудка)		сентябрь, Алма-Ата, сады (10 желудков)		октябрь, Алма-Ата, сады (3 желудка)	
Цикады	2	12	1	33	64	30	—	—
Листоблошки (имаго)	22	17	—	—	946	80	302	66
Листоблошки (личинки)			—	—	874	70		
Тли	9	17	6	33	110	20	2	66
Ложнощитовки	3	6	—	—	—	—	—	—
Клопы	1	6	—	—	—	—	1	33
Долгоносики	9	23	—	—	1	10	—	—
Божьи коровки	—	—	—	—	70	60	1	33
Прочие жуки	2	6	—	—	10	40	1	33
Верблюдки	—	—	1	33	—	—	—	—
Златоглазки	—	—	—	—	1	10	—	—
Наездники	—	—	—	—	5	40	—	—
Хальцидиды	6	35	много	66	—	—	—	—
Муравьи	1	6	—	—	—	—	1	33
Прочие перепончатокрылые	много	6	—	—	—	—	—	—
Мухи	31	82	13	100	1	10	14	66
Комары	2	12	—	—	—	—	—	—
Лжекыри	2	12	—	—	—	—	—	—
Бабочки (имаго)	—	—	—	—	2	20	—	—
Бабочки (гусеницы)	26	53	13	100	2	20	1	33
Пауки	1	6	—	—	—	—	—	—
Моллюски	4	12	6	33	—	—	—	—

* Первая цифра — число экз., вторая — встречаемость в %.

Сходным кормом выкармливали зарнички птенцов и в Кунгей-Алатау. Здесь в 10 пробах пищи птенцов, взятых по той же методике 3/VII 1968 г. в двух гнездах с 6—7-дневными птенцами, преобладали мухи типа *Musca domestica*, кроме них было 2 поденки и несколько мелких паучков.

Этими же насекомыми кормятся в гнездовой период и взрослые зарнички (табл. 5). В трех летних желудках зарничек из Таласского Алатау преобладали жуки (долгоносики, короеды, листоед и щелкун) и клопы (Myodochidae, слепняки), встречены также цикадки, наездники из Ichneumonidae, *Lebia cyanocephala*, Phoridae и арчовый семяед (Ковшарь, 1966).

Осенью в питании взрослых зарничек преобладают листоблошки и тли; мухи и гусеницы встречаются редко (табл. 5). В Таласском Алатау в сентябре — ноябре в желудках зарничек преобладали жуки (в том числе долгоносики *Sitona* sp., *Aphodius melanostictus*, *Aphthona* sp.), найденные во всех желудках; кроме них обнаружено много крылатых тлей, двукрылые, наездник и клоп-слепняк. В четырех майских желудках из Таласского Алатау также преобладали жуки (долгоносики, листоеды, карапузик и др.), клопы (Miridae, Myodochidae) и гусеницы, встречен также наездник из Ichneumonidae и дважды — пауки (Ковшарь, 1966).

Таким образом, являясь почти чисто насекомоядной птицей, зарничка имеет довольно широкий спектр питания в пределах класса насекомых. Состав ее пищи меняется в зависимости от местности и по сезонам. В Заилийском Алатау летом наибольший удельный вес в ее питании занимают мухи, гусеницы, перепончатокрылые и листоблошки; ими же выкармливаются и птенцы. Осенью в садах предгорий Заилийского Алатау зарнички в большом числе уничтожают листоблошек и тлей, нередко поедают цикад и божьих коровок. В Таласском Алатау и на пролете, и летом первое место в питании этого вида занимают различные жуки, в меньшей степени — клопы.

Календарные сроки гнездования тусклой зарнички в Тянь-Шане показаны в табл. 6. Для удобства сравнения все данные приведены к

Таблица 6

Сроки начала кладки у тусклой зарнички в различных хребтах Тянь-Шаня и Алтая

Местность	Число гнезд, в которых началась кладка						Источник сведений
	май			июнь			
	1 декада	2 декада	3 декада	1 декада	2 декада	3 декада	
Тянь-Шань							
Заилийский Алатау, Б. Алма-Атинское ущелье		1		26	46	4	данные авторов
Заилийский Алатау, ущелье Каскелен					3		то же
Кунгей-Алатау, оз. Кульсай				2	1		»
Киргизский Алатау, урочище Ала-Арча				1			Кузнецов, 1962
Киргизский Алатау, урочище Сандык						1	Портенко, 1951
Терскей-Алатау, урочище Джиланды		2	5	3			Шукуров, 1968
Терскей-Алатау, ущелье Чон-Кызылсу				3	3		Степанян, 1959, 1967
Терскей-Алатау, верховья р. Текес				1	2		Винокуров, 1961
Атбашитау, ущелье Босого						1	Янушевич и др., 1960
Куйлютау (Центральный Тянь-Шань)				1			Шукуров, 1968
Джунгарский Алатау, урочище Тышкан				1			Кореев, Зарудный, 1906
Восточный Тянь-Шань, р. Цанма				1			Плеске, 1890
Алтай							
Южный Алтай, оз. Маркаколь				2	4		данные авторов
Западный Алтай, Ивановский хребет					2		Кузьмина, 1953
Всего . . .		3	5	41	61	6	

единому показателю — срокам откладки первого яйца, вычисленным с точностью до одной декады. В Заилийском Алатау, по которому имеются наиболее полные сведения, во всех 76 гнездах, найденных в 1961—1969 гг., на высоте 2250—2600 м над ур. м., зарнички начали кладку в июне, из них подавляющее большинство пар — в первые

20 дней этого месяца. Лишь в одном гнезде, найденном в том же ущелье, но гораздо ниже, около 1700 м (нижняя граница распространения зарнички на гнездовье), 24/V 1965 г. было 5 свежих яиц, следовательно, кладка начата во второй декаде мая. Это самое раннее из всех известных для Заилийского Алатау гнезд. Также в июне начинают кладку зарнички и в других хребтах Тянь-Шаня и на Алтае. Только в восточной части Терской-Алатау, в урочище Джиланды, в 7 гнездах зарничек кладка начата в мае (1959 и 1961 гг.). К сожалению, абсолютные высоты этих находок Э. Д. Шукуровым (1968) не указаны; вероятно, наблюдения эти проводились в нижней части елового пояса. Видимо, в те же сроки тусклая зарничка гнездится и в Таласском Алатау, где 14/VII 1960 г. мы встретили выводок, в котором взрослые кормили молодых, а Л. М. Шульпин (1961) видел подобных птенцов 16/VII 1933 г. В Сауре (урочище Кызыл-Кия) 4/VI 1963 г. И. А. Долгушин нашел почти готовое гнездо, но еще без кладки.

Таким образом, по всему Тянь-Шаню на высотах 2200—2600 м и в Алтае на 1500—1600 м тусклые зарнички начинают кладку в сжатые сроки — между 1 и 20/VI. У нижней границы распространения в Тянь-Шане (1700 м в Заилийском Алатау) они гнездятся гораздо раньше, начиная откладывать яйца со второй декады мая.

Неизвестны сроки гнездования тусклой зарнички в Памиро-Алае. Гнезд здесь не находили и, как указывается в новейшей сводке по птицам этой горной страны, «непосредственных наблюдений над гнездованием нет совершенно» (Иванов, 1969). Известно лишь, что в верховьях р. Кшемыш Н. А. Зарудный встретил слетков зарнички 1/VII, а в Зеравшанском хребте И. А. Абдусалямов (1964) отметил едва перепархивающих птенцов уже 13/VI (следовательно, кладка начата около середины мая). Можно предположить, что в Памиро-Алае зарнички гнездятся несколько раньше, чем в Тянь-Шане, но, во-первых, сведений еще слишком мало, во-вторых, неизвестна абсолютная высота местности, где наблюдались слетки в Зеравшанском хребте.

Несколько слов о плодовитости тусклой зарнички. Как уже говорилось, кладка ее в Тянь-Шане состоит из 4—6, чаще всего 5 яиц (в среднем 4,8 яйца), что заметно меньше, чем у номинального подвида на равнине. Так, в Якутии и Забайкалье в кладке *Ph. inornatus inornatus* бывает от 4 до 7, чаще 6—7 яиц, в среднем по 10 данным — 6,0 яиц (Воробьев, 1963). На Алтае найдено два гнезда с 7 яйцами и у тусклой зарнички. Видимо, величина кладки у этого вида в Тянь-Шане снижена в связи с обитанием на значительных высотах, к тому же в горах, расположенных значительно южнее, чем Алтай (меньшая продолжительность дня летом).

Материалов по успешности гнездования тусклой зарнички мало, и собраны они только в Заилийском Алатау. Здесь в 18 гнездах было отложено 90 яиц, из которых вывелось 87 птенцов, 3 яйца оказались неоплодотворенными. Отход яиц, таким образом, составил всего 3,3%. Из 52 гнезд, судьба которых прослежена, птенцы благополучно вылетели в 38, остальные 14 гнезд (27%) погибли. Из них в трех обнаружены мертвые птенцы, одно разрушено, три брошены с неполной кладкой, остальные семь разорены хищниками. Следует отметить, что зарничка имеет самый низкий процент «болтунов» среди прочих воробьиных, населяющих ельники в окрестностях Б. Алматинского озера; у зеленой и индийской пеночек отход яиц гораздо больше (4,3 и 11,6%). Гибель гнезд также сравнительно невелика по сравнению с другими воробьиными — средняя величина гибели гнезд у воробьиных птиц в Заилийском Алатау равна 36% (Гаврилов, Родионов, 1965). Таким образом,

снижение величины кладки у зарнички в Тянь-Шане в некоторой степени компенсируется относительно небольшой гибелью гнезд, что способствует поддержанию численности этого вида на высоком уровне.

Послегнездовая жизнь выводков у тусклой пеночки не изучена. Известно лишь, что после вылета птенцов родители еще несколько дней продолжают кормить их вне гнезда. По наблюдениям в Заилийском Алатау установлено, что в гнездо птенцы больше не возвращаются, а кочуют по гнездовому участку, собираясь на ночь в крону одной из елок вместе со взрослыми.

Вскоре после распада выводков зарнички начинают кочевать довольно широко, появляясь за пределами мест гнездования. В предгорьях Заилийского Алатау, в Алма-Ате, первые скочевавшие вниз зарнички отмечены 4/VIII 1961 г. и 3/VIII 1962 г. (Бородихин, 1968). В течение августа, сентября и части октября по всем предгорьям северных склонов Тянь-Шаня наблюдается хорошо выраженный пролет тусклой зарнички. Одновременно они встречаются и в горах: в высокогорье Киргизского Алатау, у ледника Аксай, одиночку добыли еще 4/X (Кузнецов, 1962). В предгорьях последние встречены 30/X у Алма-Аты (Заилийский Алатау) и в разные годы 13—19/XI у Новониколаевки (Таласский Алатау). Таким образом, пределы гнездового ареала птицы покидают в октябре — первой половине ноября.

ЛИТЕРАТУРА

Абдусалямов И. А. Птицы горного Зеравшана. Душанбе, 1964.

Бибиков Д. И., Корелов М. Н. К орнитогеографической характеристике Тарбагатая. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1961, т. 15.

Бородихин И. Птицы Алма-Аты. Алма-Ата, 1968.

Винокуров А. А. К биологии некоторых воробьиных птиц Центрального Тянь-Шаня. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1961, т. 15.

Воробьев К. А. Птицы Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Гаврилов Э. И., Родионов Э. Ф. О гибели птичьих гнезд. Кн. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Долгушин И. А. К фауне птиц Каратау. «Изв. АН КазССР», сер. зоол., 1951, вып. 10.

Железняков Д. Ф. Материалы к орнитофауне Чирчик-Ангренского водораздела. Ташкент, 1950.

Железняков Д. Ф., Колесников И. И. Фауна позвоночных Горно-лесного заповедника. «Тр. Горно-лесного заповедника», 1958, вып. 1.

Иванов А. И. Птицы Памиро-Алая. Л., «Наука», 1969.

Ковшарь А. Ф. Птицы Таласского Алатау. Алма-Ата, 1966.

Козлова Е. В. Птицы высокогорного Хангая. Л., 1932.

Кореев Б. П., Зарудный Н. А. Орнитологическая фауна Семиреченского края. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», отд. зоол., 1906, вып. VII.

Корелов М. Н. Фауна позвоночных животных Бостандыка. Кн. «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». Алма-Ата, 1956а.

Корелов М. Н. Материалы к авифауне хребта Кетмень. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1956б, т. 6.

Кузнецов А. А. К биологии птиц высокогорья Киргизского хребта. Сб. «Орнитология», вып. 5. Изд-во МГУ, 1962.

Кузьмина М. А. Материалы по птицам Западного Алтая. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1953, т. 2.

Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц. «Зоол. журн.», 1953, т. 32, вып. 2.

Плеске Ф. Д. Научные результаты путешествий Н. М. Пржевальского по Центральной Азии, отд. зоол., т. 2, вып. 2. СПб., 1890.

Попов А. В. Птицы Гиссаро-Каратегина. Сталинабад, 1959.

Портенко Л. А. Из истории одной орнитологической разведки в Казахстане. «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», т. 15. Алма-Ата, 1961.

Потапов Р. Л Птицы Памира. «Тр. Зоол. ин-та АН СССР», 1966, т. 39.

Птушенко Е. С. Род пеночка. Кн. «Птицы Советского Союза», т. 6. М., «Советская наука», 1954.
Степанян Л. С. Птицы Терскей-Алатау (Тянь-Шань). «Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та», 1959, т. 71, вып. 4.
Степанян Л. С. Новые данные по авифауне Тянь-Шаня. Сб. «Орнитология», вып. 8. Изд-во МГУ, 1967.
Сушкин П. П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», отд. зоол., 1913, вып. 13.
Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая, т. 1, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.
Шнитников В. Н. Птицы Семиречья. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
Шукуров Э. Д. Эколого-географический анализ авифауны еловых лесов Тянь-Шаня. Канд. дисс. Фрунзе, 1968.
Шульпин Л. М. Материалы по фауне птиц заповедника Аксу-Джабаглы (Таласский Алатау). «Тр. Ин-та зоол. АН КазССР», 1961, т. 15.
Янушевич А. И. и др. Птицы Киргизии, т. 2. Фрунзе, 1960.

Л. И. Тараненко

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ РАЙСКОЙ МУХОЛОВКИ

Райская мухоловка *Terpsiphone paradisi* L. относится к числу экзотичных птиц Советского Союза. В горах Средней Азии она представляет один из немногих элементов индо-малайской субтропической фауны, проникших далеко на север.

В свое время Н. А. Зарудный (1915) нашел этот вид настолько интересным, что посвятил ему монографическую статью. В дальнейшем сведения по экологии райской мухоловки сообщали А. И. Иванов (1940) и А. Ф. Ковшарь (1962). В работах других авторов этот вид упоминается вскользь, причем преобладают указания на его встречи в разных местах Западного Тянь-Шаня, где в сравнении с другими частями ареала, он более обычен (Железняков, Колесников, 1950, 1958; Корелов, 1956; Шевченко, 1948 и др.).

За период с 1957 по 1968 г. (преимущественно 1964—1967) был накоплен некоторый материал по гнездованию этого вида. Наблюдения проводились в долине р. Угам и западной части Чаткальского хребта (Башкизылсайский участок Чаткальского заповедника; долина Аксагат-сая).

Наиболее ранний срок весеннего прилета отмечен И. А. Зарудным для окрестностей Ташкента 29/IV 1910 г. Весной 1966 г. первая одиночная особь райской мухоловки (самец) была встречена нами в низовьях Башкизыл-сая (50 км юго-восточнее Ташкента). 27/IV—5/V в роще грецкого ореха возле полевой базы заповедника наблюдалось уже несколько птиц, среди которых были самцы и самки. 9/V здесь отмечено 3 пары, после чего их число оставалось постоянным. Более прохладной весной 1967 г. первая райская мухоловка (♂) появилась здесь 5/V. В 1968 г. мы наблюдали прилет этих мухоловок в окрестности кишлака Паркент, расположенного у подножия Чаткальского хребта. Одиночный самец появился в саду на окраине кишлака. 2/V, спустя 4 дня с ним была встречена самка. Однако из-за начавшегося сенокоса, 12/V птицы бесследно исчезли.

Влияние фактора беспокойства можно убедительно проследить на примере Башкизылсайского участка Чаткальского заповедника. На берегу Башкизыл-сая в 1967 г. загнездилось 6 пар мухоловок. С конца мая это место, удобное для организации бивуаков, посещалось туристами, особенно интенсивно — в середине июня. К этому времени половина птиц имела недавно появившихся птенцов, в двух гнездах были сильно насиженные яйца, в одном, только что отстроенном, 2 свежих

яйца. Гнезда помещались на высоте 1,7—2,5 м. Беспокойство, причиненное людьми, привело к тому, что 3 последних гнезда оказались брошенными. Только одна из потревоженных пар стала строить новое гнездо в более укромном уголке рощи и на высоте 4 м над землей; две другие пары исчезли.

В 1968 г. в описанной роще, при возобновившемся с начала мая посещении ее туристами, держалось 4 пары мухоловок, одна из них бросила гнездо недостроенным, вторая — благодаря скрытному положению гнезда, смогла вывести птенцов. За пределами рощи места для гнездования этого вида были менее удобными, но, несмотря на это, две другие пары поместили свои гнезда вдали от нее: одна — внутри разросшегося куста алычи, другая — на клене Семенова.

Во времена Н. А. Зарудного райские мухоловки гнездились на равнине в старых садах вблизи Ташкента. Однако за прошедшие полвека положение заметно изменилось: ближайшие места их гнездования оказались на расстоянии 50—70 км от города — в горах Бостандыкского и Верхнечирчикского районов. Среди причин можно видеть рост населения, увеличившуюся активность его хозяйственной деятельности и, как следствие, возросшее влияние фактора беспокойства, к которому рассматриваемый вид оказывается чувствительным.

Наблюдения, которыми располагал Н. А. Зарудный, позволили ему прийти к заключению, что гнезда райских мухоловок из-за их неуживчивости никогда не бывают расположены ближе, чем в 400 шагах друг от друга. Наши наблюдения меняют такую точку зрения. 3 пары птиц, гнездившиеся в ореховой роще Чаткальского заповедника в 1966 г., расположили свои гнезда на расстоянии первое от второго — 28 м, второе от третьего — 61 м, первое от третьего — 70 м. В следующем году количество гнездовых пар увеличилось вдвое и плотность заселения участка соответственно возросла: гнезда помещались в 12, 21, 35, 35 и 18 метрах друг от друга, расстояние между крайними было в пределах 90 м. Высота гнезд над землей и их взаимное расположение зависели от наличия в том или ином месте вертикально наклоненных ветвей грецкого ореха, удобных для прикрепления гнезда, и от поведения соседних пар. В частности, одна из них стала строить гнездо только после того, как более агрессивные соседи отвлеклись насиживанием. Взаимная конкуренция ослабла, когда началось выкармливание птенцов. Этому способствовало то, что взрослые птицы в поисках корма летали каждая преимущественно в своем излюбленном направлении. Ближе расположенными оказались те гнезда, которые визуально были лучше изолированы друг от друга — заслонены раскидистыми кронами или высоким подростом, дальше — те, которые помещались в средней части рощи, где под густым пологом подрост не развит и образующееся пространство далеко просматривается понизу.

Приведенный случай гнездования райских мухоловок вблизи друг от друга в низовьях Башкизыл-сая может быть объяснен отсутствием поблизости других зарослей грецкого ореха, явно предпочитаемых птицами.

Из 21 обнаруженного нами гнезда на грецком орехе помещались 15 (74%), на алыче — 3, иве — 2, клене Семенова — 1. Все они найдены в долинах горных рек и ручьев поблизости от воды, на высоте 1200—1500 м над ур. м.

Привязанность райских мухоловок к зарослям грецкого ореха объясняется, видимо, не только особенностями архитектоники нижней части кроны этого дерева, которая в условиях вне культуры имеет поникшие ветви, и не только тем, что на отмерших ветвях образуются

слоевища луба — главного строительного материала для гнезда. На наш взгляд, перечисленные достоинства этого дерева лишь удачно дополняют более важный в экологическом отношении фактор микроклимата в подкроновом пространстве, для которого при почти такой же высокой температуре воздуха, как в окружающей среде, характерна более высокая влажность. Степень влажности в этом случае зависит главным образом от высоких транспирационных способностей кроны. Величина транспирации бывает наибольшей в жаркое дневное время; густота кроны препятствует сдуванию ветром нагретых водяных паров — в результате, в пространстве под ней образуется своеобразный «парниковый» микроклимат.

В основной части ареала за пределами СССР райская мухоловка обитает в условиях жаркого и влажного климата, что соответственно запечатлелось в характере ее окраски (правило Глогера). Климат же гор Средней Азии в целом жаркий и засушливый. Однако присутствие здесь спорадически разбросанных биотопов с влажным микроклиматом, удачно имитирующим среду влажных субтропиков, означает наличие подходящей для рассматриваемого вида экологической ниши, пользуясь которой, он в свое время и расселился к северу от области, занимаемой им по ту сторону Гималаев.

В тех местах, где грецкий орех встречается лишь в небольшом числе или совсем отсутствует, райские мухоловки помещают гнезда на других кустарниках и деревьях, например на клене Семенова, на березе и яблоне, как находили Н. А. Зарудный и А. Ф. Ковшарь. Следует заметить, что речные долины в горах Средней Азии из-за наличия в них воды, тени, служащей для многих видов убежищем от перегрева, и более продолжительной вегетации растительности привлекают насекомых больше, нежели обдуваемые и инсолируемые склоны, где растительность быстро выгорает. Летающие насекомые, в частности разные виды чешуекрылых, составляют основную добычу райской мухоловки; по наблюдениям А. Ф. Ковшаря, преимущественно ими она выкармливает и птенцов.

Устройство гнезд этого вида описано в литературе: это изящные и компактные сооружения из полосок луба. Ширина последних снаружи стенок больше, чем внутри; лоток выстилается особо тонко размочаленными лубом и листьями злаков, иногда клочками шерсти и небольшим количеством перьев. Для прочности строительный материал обвивается специально собираемой ради этого паутиной, причем, вместе с ней в стенки гнезда часто попадают коконы пауков.

По нашим наблюдениям, основную массу более грубого луба птицы собирают со старых, частично или полностью обнажившихся от коры, веток грецкого ореха (преимущественно), ивы, яблони и алычи. Более нежный луб, идущий как внутрь лотка, так и частично заплетающийся снаружи, собирается с прошлогодних стеблей мальвы, полыни и дикой конопли. В некоторых гнездах под паутину вплетаются пушистые летучки тау-сагыза и ковылька, отдельные шарики растительного пуха с тополя. Нам попадались гнезда, стенки которых, кроме луба, включали корешки, стебли и целые метелки полевицы белой (*Agrostis alba* L.). Эти гнезда имели несколько рыхлую постройку и едва заметно просвечивали, если смотреть через них на свет.

Разрушив 4 последних найденных нами гнезда с целью осмотра строительного материала, мы обнаружили, что их стенки оказались оплетенными не паутиной, как это соответствует традиционным представлениям, а лишь сильно напоминающей ее по внешнему виду высохшей растительной массой, которая могла быть приготовлена из лип-

Материал по гнездам райской мухоловки

Дата	Место нахождения	Вид дерева	Высота расположения над землей, м	Промеры гнезд, мм				Что обнаружено в гнезде
				высота	ширина	глубина	Ø лотка	
			Долина р. Угам					
24/VI 1957	урочище Богучелпек, выше устья Танаберды-сая	алыча	0,8	—	—	—	—	4 покрывающихся перьями птенца
7/VI 1964	окрестности Хумсана, Пустунлик-сай	грецкий орех	1,2	95	93	47	56	3 яйца; 14/VI были сильно насижены
7/VI 1964	здесь же	то же	2,3	68	75	45	63	пустое
14/VI 1964	окрестности Хумсана, Қаракузы-сай	»	2,09	72	74	45	63	3 насиженных яйца
			Долина Аксагата-сая					
25/V 1966	левый берег выше впадения Алтынкуль-сая	алыча	1,64	65	73	46	62	пустое
			Долина Башкизыл-сая					
23/V 1966	ореховая роща, возле полевой базы Чаткальского заповедника	грецкий орех	2,3	69	74	45	59	пустое, только что отстроенное; 30/V здесь полная кладка — 4 яйца
30/V 1966	здесь же	то же	1,8	65	78	45	61	3 яйца, кладка не окончена
30/V 1966	здесь же	»	2,07	76	81	45	60	4 свежих яйца
19/VII 1966	Шавази-Қолон-сай	ива	1,2	58	72	46	63	пустое, птенцы вылетели
11/VI 1967	ореховая роща возле полевой базы заповедника	грецкий орех	1,7	60	78	45	62	4 слепых птенца, на птерилиях первичный пух
11/VI 1967	здесь же	то же	2,01	71	83	44	66	4 слепых птенца, пробиваются пеньки перьев; 14/VI длина пеньков 2—2,5 см
11/VI 1967	здесь же	»	2,5	62	72	45	61	4 наклюнувшихся яйца (позже брошены)
11/VI 1967	здесь же	»	2,12	69	72	45	62	4 сильно насиженных яйца (позже брошены)
11/VI 1967	здесь же	»	1,9	80	75	45	62	2 свежих яйца; 14/VI полная кладка из 4 яиц (позже брошена)
12/VI 1967	Қизылалма-сай	ива	1,4	61	74	45	62	4 сильно насиженных яйца
14/VI 1967	ореховая роща возле базы заповедника	грецкий орех	2,2	65	76	46	64	4 слепых птенца
27/VI 1967	здесь же	то же	4,0	—	—	—	—	2 яйца
5/VII 1968	здесь же	»	1,73	—	—	—	—	недостроенное
5/VII 1968	здесь же	»	3,18	70	73	48	65	пустое, птенцы вылетели
6/VII 1968	Қознакок-сай	клен Семенова	2,2	65	80	45	63	пустое, птенцы вылетели
6/VI 11968	здесь же	алыча	2,1	—	—	—	—	4 почти оперившихся птенца, при беспокойстве выпрыгивают из гнезда

кого зеленого луба каких-то травянистых растений. Наложенная в свежем виде на стенки гнезда, подобно пластырю, эта масса после подсыхания прочно стянула материал постройки. Можно догадываться, что подобный способ скрепления гнездового материала у этого вида распространен шире, чем подмечено нами.

Всего нами обмерено 17 гнезд. Высота их расположения над землей колеблется от 0,8 до 4 м, чаще гнезда располагаются на высоте около 2 м. Высота стенок гнезда составляет 58—95 мм (в среднем 68,8 мм), ширина 72—93 мм (в среднем 76 мм), глубина лотка 44—48 мм (в среднем 45 мм), диаметр 56—65 мм (в среднем 61,9 мм).

На Угаме полная кладка из 3 яиц встречена у устья Пустунлик-сая 7/VI 1964 г., 14/VI — яйца в нем оказались сильно насиженными. В тот же день у впадения в Угам Каракузы-сая обнаружено другое гнездо, в котором помещалось 3 яйца, насиженных в меньшей степени.

В низовьях Башкизыл-сая полные кладки состояли из 4 яиц. В 1966 г. две только что завершенные кладки отмечены 30/V (в другом гнезде было 3 яйца — кладка не окончена). В 1967 г. с 11 по 14/VI мы застали в этом районе гнезда с сильно насиженными (2), наклюнувшимися (1) яйцами и с недавно появившимися птенцами (3). Одна пара, запоздавшая с гнездованием, в это время имела в гнезде 2 свежих яйца. По нашим наблюдениям, самка райской мухоловки откладывает яйца с промежутком в сутки и приступает к их насиживанию, отложив последнее яйцо. Размеры промеренных яиц (всего 20) составляют 19—22,5×15—16 мм, в среднем 20,5×15,4 мм.

После вылупления птенцов взрослые птицы активно собирают и приносят им корм, особенно часто в первой половине дня и перед вечером. 14/VI 1967 г. мы наблюдали за гнездом, в котором были, по всей видимости, 5-дневные птенцы (в таблице гнездо № 11). Обе взрослые птицы с 13 час. 30 мин. до 15 час. 11 мин., т. е. в течение 1 час. 41 мин. прилетали с кормом через 3—7 мин. — всего 10 раз, и оставались на гнезде в течение 12,5, 2, 0,5 и 1 мин. В 19 час. 51 мин. кормление птен- 2—20 мин. Вечером частота прилетов увеличилась больше, чем в 3 раза. За 17 мин. с 19 час. 34 мин. до 19 час. 51 мин. птицы появлялись с кормом 6 раз — через 0,5—4 мин. и согревали птенцов, оставаясь на гнезде в течение 12,5, 2, 0,5 и 1 мин. В 19 час. 51 мин. кормление птенцов прекратилось, самка села на гнездо — примерно за час с небольшим до захода солнца.

На Угаме оперившиеся птенцы отмечены 24/VI 1957 г. (урочище Богучелпек). В низовьях Башкизыл-сая в 1967 г. гнезда, в которых вывелись птенцы, оказались пустыми 27/VI. Одна из пар, бросившая первую кладку из-за беспокойства людьми, в этот день имела новое гнездо с 2 свежими яйцами. 6/VII 1968 г. у впадения в Башкизыл-сай Кознакок-сая обнаружено гнездо с 4 оперившимися птенцами, один из которых при попытке обмерить гнездо спорхнул на землю. При водворении его обратно другие птенцы также пытались выпрыгнуть наружу, т. е. нормальный вылет их должен был произойти через день или два.

По наблюдениям 1966 и 1967 гг. райские мухоловки в долине Башкизыл-сая исчезают в конце августа. Их отлет происходит здесь незаметно.

ЛИТЕРАТУРА

Железняков Д. Ф., Колесников И. И. Материалы к орнитофауне Чирчик-Ангренского водораздела. «Тр. САГУ», 1950.

Железняков Д. Ф., Колесников И. И. Фауна позвоночных Горно-лесного заповедника. «Тр. Горно-лесного заповедника», 1958, вып. 1.

Зарудный Н. А. Индийская райская мухоловка в Туркестане. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», отд. зоол., 1915, вып. XIV.

Иванов А. И. Птицы Таджикистана. «Тр. Тадж. базы АН СССР», 1940, т. 10.

Ковшарь А. Ф. К экологии райской мухоловки (Таласский Алатау). Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1962.

Корелов М. Н. Фауна позвоночных Бостандыкского района. Сб. «Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка». Алма-Ата, 1956.

Шевченко В. В. Птицы государственного заповедника Аксу-Джабаглы. «Тр. гос. заповедника Аксу-Джабаглы», 1948, вып. 1.

ПТИЦЫ ВОДНОЙ СРЕДЫ

В. В. Строков

ЗИМОВКИ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ У ЧЕРНОМОРСКИХ БЕРЕГОВ КАВКАЗА

Зимовка водоплавающих птиц, учет их численности и распределения зимующих видов представляют большой интерес для охраны и планирования рационального использования дичи. Изучение зимовок, например на Каспийском море, ведется не одно десятилетие (Зарудный, 1916; Тугаринов, Козлова-Пушкарева, 1938, и др.), однако зимовки водоплавающих у северных берегов Черного и Каспийского морей только недавно стали изучаться (Успенский, Шапошников, Залетаев, 1957), а зимовки у Черноморских берегов Кавказа из-за отсутствия здесь массовых скоплений охотничьих птиц еще меньше привлекали внимание орнитологов, и наши сведения о птицах, зимующих в этом районе, крайне скудны и относятся либо к давнему времени, когда воздействие человека на фауну было иным (Вильконский, 1897; Кудашев, 1916, 1917; Сатунин, 1913), либо получены попутно с другими исследованиями при кратковременных наблюдениях (Степанян, 1961).

Население Черноморского побережия Кавказа увеличилось, и зимовки птиц происходят в условиях постоянного воздействия антропогенного фактора. Именно в этих условиях в послевоенные годы нами велись почти ежедневные трехлетние наблюдения за зимующими водоплавающими птицами на прибрежной акватории Черного моря от Туапсе до Сухуми, в пределах видимости птиц с берега в шестикратный бинокль, с регулярными выездами на катере в море для уточнения поведения птиц, подсчета стай и численности. Дополнительные данные получены нами и в более поздние (1951, 1953, 1955) годы. Полученные результаты позволяют осветить новые вопросы, связанные с зимовками птиц у Черноморских берегов Кавказа.

В районе наблюдений отсутствовали мелководные лиманы и заливы, характерные для Каспийских зимовок; большие глубины, за исключением мест впадения речек в море, начинались недалеко от берега. Условия для птиц, добывающих пищу на небольших глубинах, далеко не идеальные.

Систематические наблюдения за зимующими птицами в любую погоду и в продолжение всего времени пребывания птиц на зимовке, позволили нам учесть не только многочисленные виды, но и выявить редких и одиночных.

Малый буревестник появляется в высокой численности, не образуя стай, в середине ноября и держится до начала апреля, кочуя вдоль

побережия. Наблюдались отдыхающие на воде редкие стайки по 5—10 штук, держащиеся далеко от берега.

Чернозобая гагара образует стаи по 15—20 штук, держащиеся не ближе 500 м от берегов. Учет, произведенный в ноябре 1955 г., показал, что на взморье от Туапсе до Сухуми зимовало примерно 12 000 птиц. В стаях чернозобых гагар часто наблюдались пары краснозобой гагары.

Из поганок наиболее многочисленны чомга и рогатая поганка, появляющиеся на зимовке в конце сентября. Стаи чаще смешанные, но в часы кормежки, утром и вечером, поганки разъединяются по видам: чомга держится в открытом море, рогатая поганка концентрируется близ берега в устьях рек, что мы объясняем различным характером добывания пищи у этих двух видов. Численность их, вместе взятых, примерно, в три раза выше численности гагар. В отличие от чомги и рогатой поганки, другие виды поганок — серощекая, малая и черношейная — малочисленны, стай не образуют, держатся в непосредственной близости у берегов около устьев рек. Потревоженные — не поднимаются на крыло, а медленно отплывают от берега. Ф. В. Вильконский (1897) отмечал, что малая поганка зимует в большом количестве на Черном море, в наше время этого не наблюдается.

Веслоногие встречаются на зимовках не ежегодно. В первой половине зимы можно иногда наблюдать отдельные особи большого и малого бакланов, численность которых едва ли превышала 40—50 особей. В 1947 г. в районе Гагры был отмечен длинноносый баклан. На отмелях пустующего пляжа в районе Адлера в марте 1947 и 1951 гг. наблюдали кудрявого пеликана.

Гусеобразные представлены на зимовках несколькими видами. Ф. В. Вильконский (1897) указывал, что в районе Сухуми бывали на зимовках лебеди (*Cygnus cygnus* L.). За три года постоянных наблюдений лебеди нами не отмечались, но Н. М. Гусаров (1956) писал, что в районе Сочинского порта зимой 1955 г. вместе с чайками кормились и лебеди (вид?). Серый гусь (*Anser anser*) отмечен только в 1947 г.: косяк в 46 экз. летел в начале марта над морем километрах в полутора от берега. Стайки пеганок (*Tadorna tadorna* L.) появляются в начале ноября, днем птицы держатся не ближе 400 м от берега, приближаясь к нему вечером и ночью. Чирок-трескунок (*Anas querquedula* L.) на зимовках не обнаружен, но во время осеннего перелета отдельные особи этого вида наблюдаются по всему побережью и в долинах рек (Строков, 1960), где кормятся, отдыхая на чистой воде невдалеке от берегов стайками по 20—25 штук.

Кряква (*Anas platyrhynchos* L.), серая утка (*Anas strepera* L.) и реже свиязь (*Anas penelope* L.) основные зимовки у берегов Кавказа на Черном море имеют южнее, в Колхиде, а в местах наших наблюдений зимуют одиночные птицы или их небольшие стайки, кормясь у берегов и в устьях рек и речек (Строков, 1960), и только во время перелетов весной и осенью численность птиц в стаях превышает две тысячи особей, в этих случаях утки держатся далеко от берегов. Хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* L.) и морская чернеть (*Aythya marina* L.) зимуют в большом количестве у северо-западных берегов Черного моря (Исаков, 1962), часть их посещает в январе — феврале и Черноморское побережье Кавказа, но численность здесь низка. В это же время были зарегистрированы гоголь обыкновенный (*Bucephala clangula* L.) и луток (*Mergus albellus* L.). Ф. В. Вильконский (1897) считал лутка многочисленной птицей на зимовке, но сейчас лутки малочисленны, зато многочислен крохаль длинноносый (*Mergus serrator* L.), коли-

чество которого значительно выше численности чернозобых гагар. В декабре 1947 и 1955 гг. были замечены в районе Гагра — Сухуми одиночные стайки большого крохаля (*Mergus merganser* L.).

В большом количестве зимуют у Черноморских берегов Кавказа обыкновенные чайки (*Larus ridibundus* L.), появляющиеся на зимовках с середины сентября; к концу месяца численность чаек резко возрастает. Держатся чайки у населенных пунктов побережья, имеющих портовые сооружения, в этих местах птицы кормятся различными отбросами. Особенно заметны стали чайки на зимовке, когда в портах Сочи, Туапсе, Гагра, Сухуми население начало подкармливать птиц. Количество чаек в этих местах возросло до многих тысяч, держащихся все время около берега и залетающих в горы на 2—5 км.

Пребывание озерных чаек у берегов Кавказа связано еще и с состоянием погоды: в теплые дни они видны постоянно, при резком похолодании откочевывают южнее, за Сухуми и еще дальше, к Турецким берегам, и возвращаются назад, как только повышается температура воздуха. В меньшей численности, но тоже высокой, в районе наших наблюдений зимуют и серебристые чайки (*Larus argentatus* Pall.).

В конце февраля основное количество зимующих чаек покидает Черноморское побережье Кавказа. Ф. В. Вильконский (1897) указывает другие сроки: массовое появление обоих видов чаек в первой трети ноября, а не в сентябре и отлет с зимовок не в конце февраля, а в середине апреля; тут налицо явная ошибка, так как оба вида чаек появляются на местах гнездования в массе в конце марта (Исаков, Крумина и Распопов, 1947; Птушенко, 1948; Строков, 1960а). Малая чайка (*Larus minutus* Pall.) распределяется вдоль побережья равномернее и не так многочисленна, как предыдущие виды. В большом количестве зимует на Черном море клуша (*Larus fuscus* L.), но таких стай, какие бывают у обыкновенной чайки и серебристой, не образует. Кормятся клуши вдалеке от берега, часто нападая на крохалей и поганок и отбирая у них добычу. В конце октября у Кавказских берегов появляется много черноголовых чаек (*Larus melanocephalus* Temm.), которые держатся отдельно от обыкновенных и серебристых чаек вдали от берега, что и позволило отличить их. Значительно меньше у берегов и на море сизой чайки (*Larus canus* L.), появляется она на зимовке позже других чаек, в ноябре, и отлетает в одно время с клушей, в середине февраля. К. А. Сатунин (1913) определяет численность сизой чайки выше, чем серебристой, а А. Е. Кудашев (1917), наоборот, указывает, что сизая чайка встречается «много реже серебристой». По нашим наблюдениям, численность сизой чайки значительно ниже серебристой, клуши и даже черноголовой чаек.

Зимовки массовых видов чаек у Черноморских берегов Кавказа извечны и постоянны и отнюдь не являются новыми, как это пытается утверждать Н. М. Гусаров (1956).

Интересный факт — появление на зимовке у Черноморских берегов Кавказа моевки (*Rissa tridactyla* L.), о которой ранее не упоминали авторы. В 1946 и 1947 гг. моевки в числе нескольких экземпляров были замечены в октябре в районе Лазаревской, Дагомыса и Мацесты. Держались они здесь до конца января. Г. И. Бернацкий (1954) называет бухту Сухуми и лагуну у мыса Пицунда как места постоянных зимовок моевки, начиная с 1949 г. Отдельными особями наблюдалась большая морская чайка (*Larus marinus* L.), с сентября до конца января, и короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* L.), который хищничал в стаях крохалей и поганок, но избегал встреч с другими чайками, особенно обыкновенными.

Крачки, белокрылая (*Chlidonias leucoptera* Temm.) и черная (*Ch. nigra* L.), встречаются на пролете. Летят они у самой кромки береговой полосы редкими стайками, в зимнее время зарегистрированы одиночные птицы, кормящиеся у берега.

Подытоживая все вышеизложенное, можно утверждать, что на зимовках у Черноморских берегов Кавказа не бывает массовых скоплений водоплавающих птиц, питающихся растительными кормами и мелкими беспозвоночными, которых зимующие птицы добывают на мелководье, как это имеет место на зимовках у северных берегов Черного моря, на Каспийском и Аральском морях. Немногочисленные на побережье устья рек и ручьев, которые выносят с гор незначительную часть кормов, могут обеспечить пищей очень ограниченное количество зимующих птиц этой категории, при увеличении численности их, часть птиц неизбежно откочевывает южнее.

Массовые зимовки в этом районе Черного моря бывают лишь у птиц, питающихся в основном рыбой, которую птицы добывают активно, и тех видов, для которых отсутствие мелководий не является препятствием при добыче пищи. Несколько иное положение занимают чайки, но море имеет такое количество пищевых запасов, выбрасываемых волнами на берега, что их хватает на все количество чаек, которые к тому же кормятся и мелкой рыбой, активно добывая ее, и широко используют отбросы и подкормку (Степанян, 1961).

У Кавказского побережья Черного моря не наблюдается постоянной и интенсивной осенне-зимней охоты на водоплавающих птиц, состав которых таков, что не привлекает к себе внимания охотников. Массовые виды представлены мало заманчивой для человека дичью, а чаек население не привыкло употреблять в пищу. Зимовки птиц в этом районе находятся поэтому в относительной безопасности и браконьерство здесь — явление нечастое. Тем не менее места скопления птиц на зимовках вблизи населенных пунктов, в устьях рек, речек и заливах, типа Пицундского, сейчас ставшего весьма обжитым, имело бы смысл сделать заказными для охоты в период с октября по март, т. е. на время массового скопления здесь различных видов птиц.

В практике использования природных богатств охранные и защитные меры принимаются нередко тогда, когда этим богатствам нанесен уже ущерб, часто непоправимый, когда добыча того или иного объекта становится угрожающей для его сохранности. В настоящее время развитого промысла птиц, зимующих у Черноморских берегов Кавказа, еще нет и именно сейчас надо ввести в практику, а следовательно, и в сознание местного населения необходимость охраны в зимнее время всех птиц, зимующих на берегах и взморье у береговой полосы Кавказа. Эта задача приобретает еще большую актуальность после постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР «Об усилении охраны природы и улучшении использования природных ресурсов».

ЛИТЕРАТУРА

Бернацкий Г. И. Зимовка моевок на Черном море. «Природа», 1954, № 2.

Вильконский Ф. В. Орнитологическая фауна Аджарии, Гурии и северо-восточного Лазистана. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», отд. зоол., 1897, вып. 3.

Гусаров Н. М. Зимовка чаек в Сочи. «Природа», 1956, № 12.

Зарудный Н. Птицы Аральского моря. «Изв. Туркменск. отд. Русск. геогр. о-ва», 1916, т. 12, вып. 1.

Исаков Ю. А. Размещение, состояние и судьбы зимовок водоплавающих птиц СССР. «Мат-лы 3 Всес. орнитол. конф.», кн. 1. Львов, 1962.

Исаков Ю. А., Крумина М. Н., Распопов М. П. Материалы по экологии обыкновенной чайки. Сб. «Очерки природы Подмосковья и Московской области». М., 1947.

Кудашев А. Е. Предварительный список птиц, наблюдавшихся мною в Сочинском округе Черноморской губернии. «Орнитол. вестн.», 1916, № 4; 1917, № 1.

Птушенко Е. С. Миграции озерной чайки. «Тр. Бюро кольцевания», 1948, вып. 7.

Сатунин К. А. Фауна Черноморского побережья Кавказа, вып. 1. Позвоночные. «Тр. о-ва для изуч. Черноморского побережья», 1913, т. 2, вып. 1.

Степанян Л. С. Замечания о зимней фауне птиц приморской полосы района Сочи — Хоста. «Сб. трудов Зоологического музея МГУ», 1961, т. 8.

Строков В. В. Птицы наземных ландшафтов Сочи-Мацестинского курортного района. Сб. «Охрана природы и озеленение», вып. 4. М., Изд. Всерос. о-ва охраны прир., 1960.

Строков В. В. Обыкновенная чайка в ближнем Подмосковье. Сб. «Охрана природы и озеленение», вып. 4. М., Изд. Всеросс. о-ва охраны прир., 1960а.

Тугаринов А. Я., Козлова-Пушкарева Е. В. Жизнь птиц на зимовке в Кызыл-Агачском заповеднике им. С. М. Кирова. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1938.

Успенский С. М., Шапошников Л. К., Залетаев В. С. Задачи и первые результаты изучения зимовок водоплавающих птиц на Черном и Азовском морях. «Тез. докл. 3 Прибалтийск. орнитол. конф.». Вильнюс, 1957.

ПТИЦЫ АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ

В. Ф. Рябов

ИЗМЕНЕНИЯ АВИФАУНЫ СТЕПЕЙ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Исследования автора (1936—1938, 1940, 1960—1969 гг.) в Кустанайской обл. (в границах до 1970 г.) и примыкающих к ней с запада и востока других областях выявили существенные изменения в степной авифауне, проявившиеся в видовом составе, распределении и численности птиц. Территория района исследований характеризуется сложностью географической истории, сильно расчлененным рельефом, мозаичностью ландшафтов. Автор исходил из положения, что для характеристики любого ландшафта важны не только многочисленные или эндемичные формы, а все — и все они подлежат учету независимо от их происхождения и времени появления в данном районе.

При учете птиц мы использовали методику автомашинных учетов, впервые предложенную А. Н. Формозовым (1934) и метод маршрутного подсчета птиц на ленте (Рябов, 1949). Цифровые объективные показатели обилия птиц классифицировались по несколько измененной шкале оценок А. М. Чельцова-Бебутова (1959; табл. 1).

Таблица 1

Шкала приближенных оценок численности птичьего населения открытых пространств при автомобильных учетах

Обилие — численность вида			Численное значение (численный «вклад») вида в общем обилии птичьего населения. Соотношение видов (в % к общему числу встреченных птиц)
шкала признака	число особей на 100 км маршрута	баллы	
Очень многочисленный	$n \geqslant 1000$	5	первостепенное (господствующее) $n \geqslant 10$
Многочисленный	$100 \leqslant n < 1000$	4	
Средний по численности (среднечисленный)	$10 \leqslant n < 100$	3	второстепенное — $1 \leqslant n < 10$
Малочисленный	$1 \leqslant n < 10$	2	
Очень малочисленный	$n < 1$	1	третьестепенное — $n < 1$

Цифровые показатели обилия птиц, полученные методом маршрутного подсчета на ленте, в пересчете на 1 км², классифицировались также по пятибалльной шкале:

очень многочисленный	(5 баллов)	— $n \geqslant 100$
многочисленный	(4)	— $10 \leqslant n < 100$
среднечисленный	(3)	— $1 \leqslant n < 10$
малочисленный	(2)	— $0{,}01 \leqslant n < 1$
очень малочисленный	(1)	— $n < 0{,}01$

В шкале оценок термин «обычный» исключили, так как считаем возможным его применение не к характеристике встречаемости особей, где речь идет об обилии, а только к встречаемости вида в сочетании с понятиями «редок» и «очень редок» (Поляков, 1924; Рябов, Саморо-дов, 1969). Совмещение понятий «доминанты» с «второстепенным» и тому подобных нам кажется также неудачным.

Наши учетные маршруты проходили как в меридиональном, так и в широтном направлениях. Учет проводили на типичных участках наиболее распространенных биотопов. Практически были охвачены все характерные участки открытых ландшафтов. В данной статье использованы суммарные результаты по учетным маршрутам, общая протяженность которых составляет более 8000 км. Анализ количественных показателей распределения населения птиц и их численности дается по материалам, собранным в основном в утреннее время. Число исключенных из обработки птиц (водные, околоводные и не определенные до вида формы) составляет около 5%. Многие виды, не гнездящиеся в открытых ландшафтах, но имеющие тесные трофические связи с ними, рассматриваются как компоненты степных орнитоценозов.

Таблица 2

Средние веса взрослых птиц некоторых видов в гнездовой период

Птицы	Вес, г	Птицы	Вес, г
Куропатка белая (по лит.)	580	Щурка золотистая (7)	56
Тетерев (5)*	965	Удод (24)	66
Перепел (по лит.)	90	Жаворонок полевой (181)	36,6
Куропатка серая (9)	345	Жаворонок малый (87)	21,3
Саджа (5)	250	Жаворонок черный (108)	56,6
Журавль серый (по лит.)	4500	Жаворонок белокрылый (96)	40,3
Журавль-красавка (по лит.)	2275	Касатка (по лит.)	17
Дрофа (24)	4500	Ласточка городская (по лит.)	19
Стрепет (48)	750	Ласточка береговая (по лит.)	14
Авдотка (4)	415	Конек полевой (7)	22
Тиркушка степная (25)	98	Конек лесной (по лит.)	
Зуек каспийский (6)	77	Трясогузки желтые (по лит.)	16
Чибис (9)	205	Трясогузка белая (по лит.)	22
Кречетка (32)	211	Каменка обыкновенная (49)	22
Веретенник большой (19)	296	Каменка-плясунья (8)	
Кроншнеп большой (29)	677	Плешанка (3)	18
Балобан (по лит.)	910	Чекан черноголовый (по лит.)	12,5
Пустельга обыкновенная (17)	205 } 180	Варакушка (17)	15,3
Пустельга степная (23)	165 }	Славковые (по лит.)	11
Лунь степной (39)	412 } 385	Воробей полевой (по лит.)	24 } 27
Лунь луговой (по лит.)	300 }	Воробей домовый (по лит.)	32 }
Лунь болотный (31)	544	Скворец розовый (13)	79,3
Могильник (по лит.)	2980	Ворона серая (по лит.)	530
Орел степной (26)	2923	Грач (125)	375
Курганник (27)	1196	Сорока (по лит.)	190
Сова болотная (7)	268		

* В скобках — число взвешенных особей.

В качестве показателя продуктивности различных местообитаний нами взята «биомасса». Для характеристики различных частей откры-

тых ландшафтов мы делали подсчет биомассы на 1 км². Наряду с этим, при выявлении видового состава и численности птиц автоучетами наши исследования для сравнения населения птиц в различных местообитаниях включают также и показатель суммарной биомассы, отнесенной к 100 км автомаршрута. Веса птиц, принятые за средние при вычислении биомассы (большинство по оригинальным данным), взяты за гнездовой период (табл. 2).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АВИФАУНЫ СТЕПЕЙ

Средняя численность птиц (67 видов) в гнездовой период в открытых ландшафтах (1960—1962 гг.) составляет 645 особей с биомассой 50 кг на 100 км автоучета. Многочисленным видом (34% всех учтенных особей) является полевой жаворонок, группу среднюю по численности (57%) составляют 14 видов и группу малочисленных (9%) — 52 вида.

К характерным и значительным по численности птицам открытых пространств относятся: полевой, малый, черный и белокрылый жаворонки, полевой конек, обыкновенная каменка и степной лунь [1]. Причем четыре вида жаворонков и полевой конек составляют более 75% численности птиц. Кроме того, значительны по численности желтая трясогузка, грач, черноголовый чекан и береговая ласточка. Эта группа, которая включает 11 видов птиц, имеющих первостепенное и второстепенное значение в населении, в сумме составляет около 90% всех особей, учтенных нами в открытых пространствах степной зоны. Все другие виды, учтенные нами (56), относятся к группе птиц, имеющих третьестепенное значение.

Однако основу биомассы птиц открытых ландшафтов степной зоны составляет группа степных и полупустынных птиц, состоящая (в порядке уменьшения их биомассы) из 13 видов:

полевой жаворонок,
степной орел,
степной лунь,
черный жаворонок,
курганник,
белокрылый жаворонок,
малый жаворонок,
большой кроншнеп,
степная пустельга,
полевой конек,
журавль-красавка,
кречетка,
обыкновенная каменка.

Это птицы из разных групп по численности, но они составляют около 80% биомассы. Кроме того, 9% биомассы составляет лесостепной вид — грач и 11% — все другие птицы вместе взятые.

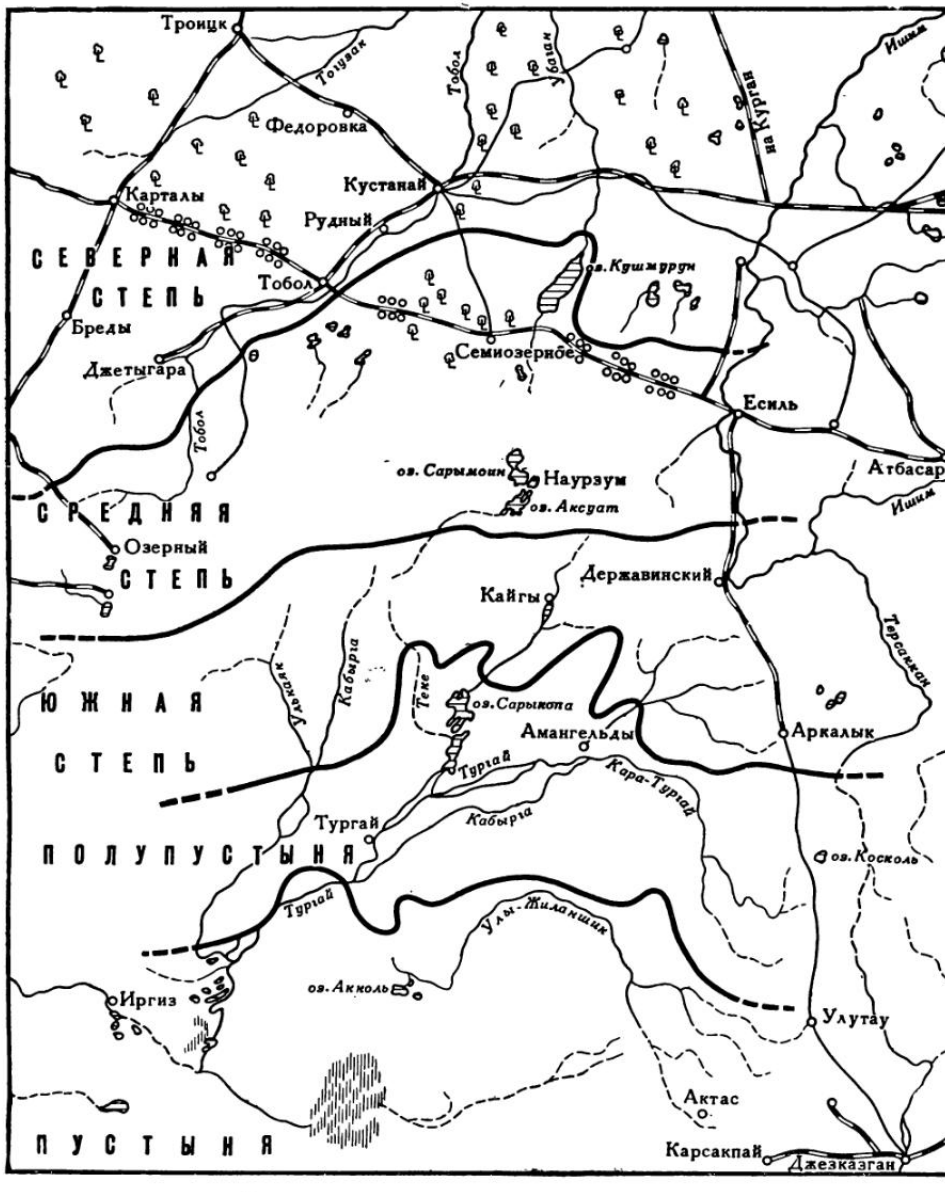
Для удобства анализа зонального распределения авифауны изучаемая степь разделена нами на три полосы, которые в дальнейшем мы именуем Северной, Средней и Южной степями. В «Атласе» (1963) Северная степь соответствует умеренно засушливой степи на черноземах обыкновенных и засушливой — на черноземах южных, Средняя степь — умеренно сухой степи на темно-каштановых почвах, Южная степь — сухой степи на каштановых почвах и Полупустыня — пустынной степи на светло-каштановых почвах. Границы выделенных терри-

---

[1] Многолетние наблюдения и отстрел птиц, с последующим определением видовой принадлежности, позволили установить, что в целом в открытых степных пространствах по соотношению численности среди родственных видов абсолютно доминируют следующие виды: из двух видов коньков — полевой, из трех видов желтых трясогузок — желтая (*M. flava*), из трех видов каменок — обыкновенная, из луней — степной.

торий соответствуют зональному естественноисторическому природному районированию края (рисунок).

В открытых пространствах доминируют по обилию: в степях — полевой жаворонок, в полупустынях — малый жаворонок и обыкновенная



Зональные границы исследованного края

каменка. Первостепенное значение в птичьем населении имеют (в порядке уменьшения численности): в Северной степи — полевой жаворонок, полевой конек, белокрылый и черный жаворонки; в Средней степи — полевой, черный и белокрылый жаворонки; в Южной степи — полевой, малый и черный жаворонки; в Полупустыне — малый жаво-

ронок, обыкновенная каменка, полевой и черный жаворонки. Средняя численность птиц в Северной степи составляет 582, в Средней — 645 и Южной — 653 особи на 100 км автоучета, а биомасса соответственно — 45, 46, 60 кг.

Такова общая картина, когда речь идет в целом об открытых пространствах степной зоны. Однако в выделенных нами 12 типах наиболее характерных укрупненных местообитаний, включающих в себя все более мелкие растительные комплексы открытых ландшафтов, средняя численность птиц варьирует от 447 до 817 особей, а биомасса — в пределах от 32 до 85 кг на 100 км учета. Наиболее насыщены птицами сложные растительные группировки: комплексы типчаково-ковыльных степей с сообществами на солонцах — 817 особей с биомассой 63 кг и разнотравно-песчано-ковыльные с кустарниками и кустарниково-типчаково-ковыльные степи — 786 особей с биомассой 69 кг на 100 км. Менее всего населены птицами однообразные растительные группировки — луга и залежи — соответственно 447 и 473 особи (биомасса — 54 и 50 кг). Резкие различия в обилии птиц наблюдаются даже в одном и том же типе местообитания в меридиональном направлении.

Вопрос о современном состоянии авифауны открытых пространств — предмет специального рассмотрения. Ниже мы пытаемся проанализировать только изменения в авифауне, происшедшие за последние 3—4 десятилетия в результате воздействия человека.

РАСПАШКА СТЕПЕЙ

Вследствие массовой распашки степей, особенно в первые годы, наблюдается увеличение численности ряда мелких воробьиных птиц как на смежных участках целинной степи, так и на полях. О влиянии распашки целины на численность воробьиных птиц на примере четырех фоновых видов, по данным 1957 г., имеются убедительные сведения в работе Р. К. Кожевниковой (1962). При этом особенно резкое увеличение численности птиц обнаруживается в частично распаханных степях, т. е. на целинных участках, чередующихся с полями, или на целине вдоль дорог, где по другую сторону от них расположены поля. Аналогичная картина выявлена и нами. Рассмотрим некоторые примеры учетов птиц за шестидесятые годы и сравним их с данными за тридцатые годы.

Поля. Поля в Северной и Средней степях представляют основную часть территории. Видовой состав птиц на полях сравнительно беден. В 1938 г. численность птиц на полях Средней степи составляла 84 особи, с биомассой 10,7 кг на 1 км², в 1963—1964 гг. соответственно — 306 и 10 (табл. 3). В 1938 г. многочисленными видами были полевой и белокрылый жаворонки. Все другие виды по численности входили в среднюю группу. Основу биомассы (88%) тогда составляли: луни (степной и луговой), грач, серая куропатка, серая ворона, жаворонки (полевой и белокрылый) и перепел.

В 1963—1964 гг. к группе многочисленных видов относились: полевой жаворонок, желтая трясогузка, полевой конек, белокрылый жаворонок и черноголовый чекан; другие виды вошли в группу птиц средней численности. Основу биомассы (76%) составляли: полевой жаворонок, грач, полевой конек, желтая трясогузка. Численность полевого конька и желтой трясогузки увеличилась на полях в 9—10 раз, полевого жаворонка — в 3 раза. Черноголовый чекан, не отмеченный ранее на полях, в шестидесятых годах стал многочисленным, обычными стали черный и малый жаворонки, появились воробьи. В то же время резко

сократилась численность луней и перепела — в 5—6 раз, чибиса — в 2 раза, не встречены при учете серая куропатка, кречетка, болотная сова и серая ворона.

Таблица 3

Изменение численности и биомассы птиц (на 1 км²) на полях (район Наурзума, совхоз Диевский, 15/IV—27/VI)

Птицы	Годы	
	1938	1963—1964
Жаворонок полевой	26,6	85,5
Жаворонок белокрылый	12,8	22,1
Трясогузки желтые	8,5	80,8
Конек полевой	7,4	74,0
Луни (степной, луговой)	6,4	1,0
Перепел	5,3	1,0
Куропатка серая	4,3	—
Чекан черноголовый	—	20,2
Жаворонок черный	—	8,6
Другие виды (8)	12,8	12,5
Итого	84,1	305,7
Биомасса, кг	10,7	10,3

Учеты птиц выявили неравномерность повидового распределения и их численности на распаханных участках, зависящих от характера полей. Например, в Средней степи на полях, удаленных от целинных участков типчаково-ковылковой степи, наибольшей насыщенностью птицами характеризуются участки с люцерной и эспарцетом, наименьшей — пашня без всходов или с низкими разреженными всходами (табл. 4). Во второй половине июня 1964 г. на полях, засеянных люцер-

Таблица 4

Численность (на 100 км автомаршрута) и биомасса птиц на удаленных участках целины и полей (совхоз Диевский, 1964 г.)

Птицы	Типчаково-ковылковая с разнотравьем степь		Люцерна, эспарцет, 18/VI	Пшеница, 28/VI	Пашня без всходов, 27/VI
	26/VI	27/VII			
Жаворонок полевой	137,8	363,9	242,1	50,0	7,7
Жаворонок черный	82,0	125,0	47,4	23,6	3,4
Жаворонок малый	51,1	66,6	15,8	5,5	—
Жаворонок белокрылый	46,6	105,5	131,6	36,1	—
Конек полевой	22,2	52,8	63,1	4,2	—
Другие виды (9—11)	15,8	49,8	10,5	2,8	—
Итого	359,5	763,6	510,5	122,2	11,1
Биомасса, кг	17,1	35,7	22,6	5,6	0,4

ной и эспарцетом (высота всходов 15—20 см), на 100 км автомаршрута приходилось 510 особей, а на полях с пшеницей в 4 раза меньше —

122 особи и на пашне без всходов — в 46 раз меньше — 11 особей. Соответственно численности биомасса птиц равнялась: 28,6; 5,6 и 0,4 кг на 100 км. Июньская численность птиц на целине была в 1,4 раза меньше, чем на полях с люцерной и эспарцетом и в 3—22 раза больше, чем на пшеничном поле и на пашне без всходов. Июльская же численность птиц на целине была в 1,5 раза больше, чем на полях с люцерной и эспарцетом, в 6 раз больше, чем на пшенице и в 69 раз больше, чем на пашне без всходов.

Аналогичные результаты получены также методом маршрутного подсчета на ленте, проведенным в конце мая 1966 г. в разнотравно-злаковой степи Диевского совхоза, где целинные участки чередовались с полями или располагались вдоль них. Численность птиц здесь на полях в 5—234 раза, а биомасса в 4,7—188 раз была ниже, чем на соседних участках целины (табл. 5).

Таблица 5

Численность и биомасса птиц (на 1 км²) в разнотравно-злаковых степях и на полях, чередующихся с ними (Средняя степь, 30—31/V 1966 г.)

Птицы	Целина	Эспарцет (высота 12—15 см)	Кукуруза (высота 5—8 см)
Жаворонок полевой	618,5	92,0	4,0
Жаворонок черный	162,5	76,0	—
Трясогузки желтые	150,0	—	—
Жаворонок белокрылый	—	4,0	—
Луни (степной, луговой)	6,2	—	—
Итого	937,2	172,0	4,0
Биомасса, кг	37,8	7,8	0,2

Залежи. В 1936 и 1938 гг. средняя численность птиц на залежах Средней степи составляла 120 особей, а их биомасса — 38 кг на 1 км². В 1961, 1963 гг. численность птиц возросла до 246 особей, а биомасса уменьшилась до 18 кг на 1 км² (табл. 6).

В 30-х годах к многочисленным видам птиц залежей относились полевой и белокрылый жаворонки и грач. Все другие виды входили в группу, среднюю по численности. Основу биомассы (84%) составляли: дрофа, грач, большой кроншнеп, орлы, луни (степной, луговой), серая куропатка и чибис. В 60-х годах к многочисленным видам птиц относились: полевой жаворонок, желтая трясогузка, полевой конек, воробьи (полевой, домовый), грач, белокрылый и малый жаворонки и касатка. Все другие виды входили в группу птиц, среднюю по численности. В 1961, 1963 гг. увеличили численность здесь желтая трясогузка в 9 раз, полевой жаворонок, полевой конек и черноголовый чекан — в 3—4 раза. Повсеместно встречался в значительном числе малый жаворонок. Ряд видов птиц-синантропов стал обычен и на залежах. Одновременно численность некоторых видов — серая куропатка, луни, большой кроншнеп, перепел, чибис — сократилась в 1,5—3 раза. Не встречены на залежах дрофа, стрепет, кречетка, орлы, болотный лунь, белая трясогузка и серая ворона.

Таблица 6

Изменение численности и биомассы птиц (на 1 км²) на залежах (район Наурзума, 17/IV—23/VI)

Птицы	1936, 1938 гг.	1961, 1963 гг.
Жаворонок полевой	18,8	67,4
Грач	13,5	19,5
Жаворонок белокрылый	11,4	15,2
Перепел	9,4	4,4
Куропатка серая	7,2	2,2
Луни (степной, луговой)	7,2	2,2
Конек полевой	7,2	21,7
Кроншнеп большой	5,2	2,2
Трясогузки желтые	4,2	37,0
Дрофа	3,1	—
Стрепет	1,0	—
Воробьи (полевой, домовый)	—	19,5
Касатка	—	15,2
Жаворонок малый	—	10,8
Другие виды (14)	32,0	28,4
Итого	120,2	245,7
Биомасса, кг	38,2	18,4

Типчаково-ковылковые безводные степи. В 1938 г. 7—8/VII на 100 км целины приходилось 97 особей птиц (биомасса — 5,5 кг), а в 1962 г. 8/VII в ближайшем районе на аналогичной целине, удаленной от полей на 5 и более километров — 262 (9,5 кг) и на полях, удаленных от целины — 212 (8,3 кг) (табл. 7).

Таблица 7

Численность и биомасса птиц (на 100 км автомаршрута) в типчаково-ковылковой степи и на полях

Птицы	Целина западнее Терсек-Карагая, 7—8/VII 1938	Совхозы «Сосновский»—«Целинный», 8/VII 1962	
		целина, удаленная от полей	поля, удаленные от целины
Жаворонок полевой	71,2	102,4	95,2
Жаворонок белокрылый	12,5	11,9	26,9
Жаворонок черный	4,2	35,7	13,5
Конек полевой	3,3	26,2	33,7
Жаворонок малый	—	64,3	21,1
Каменки (обыкновенная, плясунья)	—	11,9	5,8
Трясогузки желтые	—	7,1	12,5
Луни (степной, луговой)	—	2,4	3,8
Пустельги, кобчик, коршун	5,9	—	—
Итого	96,6	261,9	212,5
Биомасса, кг	5,5	9,5	8,3

В типчаково-ковылковой степи в 60-х годах появились новые виды — малый жаворонок и желтые трясогузки, которые раньше не встречались. Место хищников — обыкновенной пустельги, кобчика и

коршуна, численность которых в ближайших колковых лесах сократилась, заняли луни. Численность черного жаворонка и полевого конька на участках целины, удаленных от посевов, увеличилась в 8 раз, а на полях соответственно в 3 и 10 раз. В 60-х годах общая численность птиц в типчаково-ковылковых степях как на целине, так и на полях была несколько ниже, чем в типчаково-ковылковых степях с разнотравьем или полынью. Это подтверждается и сравнением со средней численностью, взятой за ряд лет. Например, в 1964 г. (см. табл. 4) в районе совхоза Диевский на 100 км типчаково-ковылковой с разнотравьем целины отмечено в июне 359 птиц (17 кг), в июле — 763 (36 кг). В типчаково-ковылковых с разнотравьем степях, чередующихся с полями, в 1960—1962 гг. средняя численность достигала 708 особей (биомасса — 46 кг), на полях, чередующихся с целиной, — 614 (39 кг), а в типчаково-ковылковых с полынью степях — 689 особей (60 кг) на 100 км.

Разнотравно-песчано-ковыльные степи. До распашки в 1936 г. на 100 км этой степи в послегнездовой период численность птиц составляла на целине 399 особей (биомасса — 135 кг), на полях — 182 (56 кг). В 1963 г. на целинных участках после распашки значительной части степей, в конце гнездового периода было учтено 1639 (64 кг), а на полях — 238 (15 кг) птиц (табл. 8). В 1960—1962 гг. в гнездовой период

Таблица 8

Изменение численности и биомассы птиц в разнотравно-песчано-ковыльной степи и на полях* (совхоз Диевский)

Птицы	Число особей на 100 км автомаршрута				Число особей на 1 км² целины	
	24/VII 1936		18/VI 1963			
	целина	поля	целина	поля	27/V—20/VI 1936, 1938	7—18/VI 1963—1964
Жаворонок полевой	147,7	72,7	1150,0	113,3	44,3	283,3
Трясогузки желтые	94,7	36,3	115,7	33,3	3,9	37,5
Коньки (полевой, лесной)	45,7	27,3	205,7	40,0	6,0	93,0
Стрепет**	28,5	—	—	—	2,8	—
Дрофа	20,0	9,1	—	—	1,6	—
Жаворонок белокрылый	18,6	9,1	115,8	15,6	17,5	34,0
Луни (степной, луговой)	12,8	9,1	7,1	4,4	6,5	2,4
Кроншнеп большой	4,3	—	1,4	—	2,1	0,8
Грач	4,3	12,2	12,8	15,8	9,0	11,7
Каменка обыкновенная	4,3	—	8,6	2,2	2,8	13,5
Куропатка серая	2,9	—	—	2,2	1,1	0,8
Тетерев	1,4	—	—	—	—	—
Чекан черноголовый	—	—	—	—	3,4	32,5
Жаворонок черный	—	—	5,6	—	1,4	21,0
Куропатка белая	—	—	—	—	0,9	—
Курганник	—	—	—	—	—	0,4
Жаворонок малый	1,4 (?)	—	11,4	6,7	—	45,0
Другие виды (более 20)	14,2	—	4,2	44	19,7	36,9
Итого	398,6	181,8	1638,6	237,7	123,0	612,8
Биомасса, кг	134,7	55,5	63,8	15,3	27,6	27,0

* В тридцатых годах учет проводился на целине, удаленной от полей, в шестидесятых—в целинных степях, чередующихся с полями.

** 26/V 1936 г. на маршруте Бетагаш—Сыпсынагаш (50 км) нами было встречено в целинной степи 37 стрепетов.

средняя численность птиц на 100 км разнотравно-песчано-ковыльных степей Кустанайской обл. соответственно составляла 531 (32 кг) и 614 (39 кг).

Материалы, собранные методом маршрутного учета птиц на ленте, также свидетельствуют о соответствующих изменениях авифауны в степях. Численность птиц на 1 км² составляла в мае — июне 1936, 1938 гг. — 123, в июне 1963—1964 гг. — 613 особей. Биомасса в 1936, 1938 гг. составляла 28 кг, в 1963—1964 гг. — 27 кг на 1 км². На целине в 1936, 1938 гг. многочисленными были полевой и на отдельных участках белокрылый жаворонки, к группе, средней по численности, относилось не менее 20 видов. Основу биомассы (более 80%) составляли (в порядке уменьшения биомассы): дрофа, орлы, грач, луни (степной, луговой), стрепет, полевой жаворонок и большой кроншнеп.

Таблица 9

Изменение численности и биомассы птиц (на 1 км²) в полупустынных солонцовых комплексах (восточнее пос. Наурзум)

Птицы	31/V—26/VI 1936	26/V—19/VI 1963
Грач	59,0	16,0
Трясогузки желтые	30,2	229,7
Жаворонок белокрылый	21,0	95,5
Жаворонок полевой	14,1	185,9
Кречетка	13,2	1,5
Конек полевой	11,1	84,5
Каменка обыкновенная	2,1	41,7
Луни (степной, луговой)	1,6	0,5
Журавль-красавка	1,0	—
Стрепет	1,0	—
Жаворонок малый	—	165,5
Другие виды (12)	14,1	28,7
Итого	168,4	849,5
Биомасса, кг	34,5	29,1

В 1963—1964 гг. картина здесь резко изменилась — сильно увеличилась численность полевого жаворонка и он стал очень многочисленным. Группу многочисленных птиц составили: белокрылый жаворонок, коньки, желтые трясогузки, а на ряде участков черноголовый чекан, малый и черный жаворонки и воробьи. Основу биомассы (более 70%) составляли: полевой жаворонок, грач, коньки, белокрылый, черный и малый жаворонки. Здесь численность отдельных видов увеличилась в 1,5—15 раз. Особенно она возросла на степных участках, чередующихся с полями. Общая численность птиц увеличилась на целине в 4—5 раз, а на полях — в 1,3 раза. Однако наряду с этим, численность отдельных видов (луни, кроншнеп, кречетка, чибис) сократилась в 1,5—3 раза, а некоторые птицы (дрофа, стрепет, белая куропатка, тетерев, орлы) практически исчезли. Биомасса птиц повсеместно как на целине, так и на полях, уменьшилась, причем на значительных участках уменьшение произошло в 2—3,5 раза.

Полупустынные солонцовые комплексы. В районе восточнее пос. Наурзум, на 1 км² приходилось в июне 1936 г. 168 птиц с биомассой 34 кг (табл. 9). Основу биомассы (84%) составляли: грач, кречетка, журавль-красавка, большой кроншнеп и белокрылый жаворонок. В мае — июне 1963 г. численность птиц здесь составляла 849 особей (29 кг). Основу биомассы (92%) составляли: полевой жаворонок, грач, белокрылый жаворонок, желтая трясогузка, малый жаворонок, полевой конек и обыкновенная каменка. Таким образом, несмотря на то, что в целом к 1963 г. численность птиц здесь увеличилась в 5 раз, биомасса уменьшилась.

Аналогичная картина выявлена в 60-х годах в полупустынных солонцовых комплексах в районе оз. Жарколь и в районе оз. Чушка-коль. При детальном исследовании выявлены значительные различия в более мелких подразделениях местообитаний: в видовом составе, в значении того или иного вида в птичьем населении, в биомассе. Например, в

1963 г. (табл. 10) в полынно-злаковом с кустарниками биотопе учтено 7 видов птиц, 840 особей (с биомассой 31 кг) на 1 км², в полынно-злаковом — 4 вида — 777 особей (20 кг), в полынном — 3 вида — 594 особи (17 кг) и в полупустынных комплексах с пырейными пятнами — 2 вида — 542 особи (12 кг). Причем для каждого биотопа характерен какой-то очень многочисленный вид, который имеет первостепенное значение в птичьем населении: в полынно-злаковом с кустарниками биотопе — малый жаворонок, в полынно-злаковом — обыкновенная каменка, в полынном — полевой жаворонок и в пырейных группировках — желтая трясогузка.

Таблица 10

Численность и биомасса птиц (на 1 км²) в полупустынных комплексах на возвышенных участках района оз. Чушка-коль (Средняя степь—4/VI 1963)

Птицы	Полупустынные комплексы				
	полынные	полынно-злаковые	полынно-злаковые с кустарниками	пырейные пятна	всего
Каменка обыкновенная . .	218,7	482,1	15,8	—	262,3
Жаворонок полевой	250,0	151,8	174,4	166,5	182,5
Трясогузки желтые	—	116,0	126,9	375,0	114,0
Жаворонок малый	—	—	364,8	—	87,4
Конек полевой .	125,0	—	79,2	—	49,4
Жаворонок белокрылый . .	—	—	63,5	—	15,2
Удод	—	26,8	—	—	11,4
Кроншнеп большой	—	—	15,8	—	3,8
Итого . .	593,7	776,7	840,4	541,5	726,0
Биомасса, кг ·	16,7	19,9	31,4	12,1	21,1

Авикомплексы сплошных пырейных лугов, так же как и других местообитаний, подверглись изменению. В 1936, 1938 гг. в конце мая — начале июня численность птиц на лугах (Средняя степь) была лишь 165 особей с весьма высокой биомассой (53 кг) на 1 км² (табл. 11). Основу биомассы (89%) составляли дрофа, большой кроншнеп, журавль-красавка, серая куропатка, орлы (степной, могильник), грач, чибис, луни (степной, луговой) и болотная сова. В июне 1961, 1963 гг. численность птиц на лугах достигала 345 особей, а биомасса 19 кг на 1 км². Основу биомассы (76%) составляли: грач, чибис, полевой жаворонок, дрофа, полевой конек, большой кроншнеп, белокрылый жаворонок и желтая трясогузка. Численность некоторых видов мелких птиц увеличилась здесь в 3—4 раза. Появился на лугах отсутствовавший ранее малый жаворонок. В то же время значительно сократилась (в 3—10 раз) численность дрофы, перепела, серой куропатки, большого кроншнепа и луней; исчезли белая трясогузка, журавль-красавка, стрепет, кречетка и орлы.

Материалы многократных учетов (табл. 12) характеризуют весьма неравномерное распределение численности птиц в отдельных участках как в гнездовой период, так и после. Например, 10—12/VII 1964 г. в

Таблица 11

Изменение численности и биомассы птиц (на 1 км²) на пырейных лугах (Средняя степь, район Наурзума, 3/V—24/VI)

Птицы	1936, 1938 гг.	1961, 1963 гг.
Жаворонок полевой	20,6	67,5
Трясогузки желтые	13,7	66,5
Конек полевой	13,7	53,5
Перепел	12,8	3,8
Чибис	10,8	12,6
Чекан черноголовый	10,8	42,3
Куропатка серая	9,8	2,2
Жаворонок белокрылый	8,8	25,8
Кроншнеп большой	7,8	1,6
Сова болотная	5,9	2,8
Дрофа	4,9	0,5
Луни (степной, луговой)	4,9	1,1
Журавль-красавка	2,0	—
Стрепет	2,0	—
Кречетка	2,0	—
Жаворонок малый	—	16,0
Другие виды (12—13)	34,3	49,3
Итого	164,8	345,3
Биомасса, кг	52,8	19,4

комплексной полупустынной пойме р. Жалдома с пырейными группировками (Южная степь) численность птиц (учтено 20 видов) составляла 1178 особей, а биомасса — 57 кг на 1 км². В аналогичном участке Средней степи (учетная лента 7000×100 м) — пойме р. Дана-Бике с высокими, местами поросшими тростником и ивняком берегами численность птиц (19 видов) 20—21/VI 1965 г. составляла 1125 особей, а биомасса — 50 кг на 1 км².

Учет птиц в послегнездовой период (25/VII—5/VIII 1965 г.) в полупустынных комплексах низовья р. Кара-Тургай (граница Южной степи и Полупустыни) выявили богатый видовой состав (48 видов) и большую плотность птичьего населения. Здесь берега полноводной (при наличии плотины) реки весьма разнохарактерны — местами они низкие и пологие с отмелями, местами высокие с крутыми обрывами, в которых гнездятся полевые воробьи, береговые и городские ласточки, обыкновенная и степная пустельга, золотистая щурка, стриж и другие птицы. Открытые участки прибрежной поймы чередуются с зарослями высокой травянистой растительности, тростника и ивняка. На берегу реки разбросано несколько одиночных нежилых зимовок. Учет проводился на открытой ленте (21000×100 м), примыкающей к побережью.

На значительных площадях средняя численность птиц составляла 7923 особи на 1 км². Этот участок прибрежной степи характеризовался исключительно высокой биомассой птиц, равной 1191 кг на 1 км², что можно объяснить благоприятными условиями — хорошая кормность, близость водопоя, наличие укрытий, отсутствие браконьеров. Здесь скапливаются не только птицы открытых ландшафтов, но и околовод-

Таблица 12

Численность и биомасса птиц (на 1 км²) в конце и после гнездового периода на полупустынных комплексах и поймах рек*

Птицы	Р. Кара-Тургай на границе с полупустыней 25/VII—5/VIII 1965	Р. Жалдама, Южная степь, 10—12/VII 1964	Р. Дана-Бикс, Средняя степь, 20—21/VI 1965
Воробей полевой	795,2**	—	—
Жаворонок полевой	784,3	72,1	430,0
Грач	729,5	47,7	—
Жаворонок черный	570,0	—	—
Трясогузки желтые	536,7	129,8	455,7
Ласточка береговая	505,7**	125,0	43,3
Воробей домовый	484,3	14,4	—
Жаворонок белокрылый	380,4	211,5	34,3
Чекан черноголовый	321,9	—	12,8
Каменка обыкновенная	303,3	86,5	45,7
Ласточка городская	300,0	192,3	—
Касатка	116,2	115,4	11,1
Журавль серый	110,9	—	—
Перепел	110,5	—	—
Жаворонок малый	104,3	33,7	—
Конек полевой	100,5	43,3	—
Куропатка серая	98,1	—	—
Саджа	91,4	—	—
Луни (степной, луговой)	79,5	19,2	41,1
Удод	77,6	19,2	—
Кроншнеп большой	59,5	—	5,7
Курганник	32,4	—	—
Авдотка	26,2	—	—
Пустельги (степная, обыкновенная)	20,0	—	7,1
Орел степной	14,3	—	—
Стрепет	3,9	—	—
Кречетка	—	24,1	—
Другие виды (более 20)	1166,7	43,3	37,0
Итого	7923,0	1177,6	1124,8
Биомасса, кг	1191,1	56,9	49,7

* Без чаек, водоплавающих и птиц глубинных прибрежных зарослей.
** Тысячи полевых воробьев и береговых ласточек регулярно ночевали в тростниках—эти данные здесь не учитываются.

ные, норники, кустарниково-лесные и синантропные формы. Следует подчеркнуть, что эти птицы принадлежали местным, гнездящимся в Кустанайской обл. популяциям, значительное число из них — молодые. Таким образом, в некоторые периоды жизни птиц при благоприятных условиях, если их не тревожит человек, они могут создавать высокую концентрацию на отдельных участках открытого пространства и долго там задерживаться.

Повышенная численность птиц в степи может быть связана не только с водоемами, но и с лесом. Например, в типчаково-ковылковой степи с разнотравьем и разнотравно-ковыльной степи с кустарниками вдоль леса Терсек-Карагая 25—28/V—3/VI 1965 г. средняя численность птиц составляла 1542 особи с биомассой 85,5 кг на 1 км² (табл. 13).

Влияние выпаса скота. В полупустынных солонцовых комплексах с пятнами разнотравно-ковыльных группировок с прибрежной полосой пырейных лугов, зарослями молодого тростника и открытыми отмелями

на полуострове между оз. Чушка-коль и оз. Каражар в 1963 г. (28/V—5/VI) на участке в 1,71 км² было учтено в пересчете на 1 км² 113 гнезд. Гнезда принадлежали 23 видам птиц (уткам, чайкам, куликам, мелким воробьиным и другим группам). В 1963 г. на этом участке существовал заповедный режим. В 1966 г. заповедный режим был снят,

Таблица 13

Численность и биомасса птиц в степных участках близ бора Терсек-Карагая
(Средняя степь, 25/V—3/VI 1965)

Птицы	Число особей на 1 км²
Жаворонок полевой	1004,5
Чекан черноголовый	109,6
Трясогузки желтые	69,4
Жаворонок малый	61,3
Грач	51,6
Пустельги (степная, обыкновенная)	45,2
Каменка обыкновенная	40,2
Коньки (полевой, лесной)	24,2
Жаворонок белокрылый	8,1
Луни (степной, луговой)	8,1
Другие виды (лесные и кустарниковые — более 8)	119,7
Итого	1541,7
Биомасса, кг	85,5

на полуострове с ранней весны производился регулярный выпас крупного рогатого скота. Гнездящиеся птицы, в том числе малый зуек, поручейник, большой веретенник, травник и утиные (4 вида), резко сократили свою численность, а некоторые (чибис, малый жаворонок, тиркушка, ходулочник, кречетка, кроншнеп, болотный и степной луни) исчезли. Общее число гнездящихся птиц сократилось в 9—10 раз, а их биомасса уменьшилась еще больше (табл. 14).

Таблица 14

Влияние выпаса скота на численность и биомассу гнездящихся птиц (на 1 км²) в полупустынных комплексах на полуострове оз. Чушка-коль

Птицы	Число особей до выпаса скота, 1963 г.	Число особей при чрезмерном выпасе, 1966 г.
Чайки, крачки (3 вида)	33,9	8,2
Трясогузки желтые	25,7	11,7
Жаворонок полевой	18,8	3,5
Жаворонок малый	12,9	—
Конек полевой	12,9	2,3
Каменка обыкновенная	8,2	1,2
Другие виды (13)	127,5	12,9
Итого	227,0	39,8
Биомасса, кг	27,0	2,5

Влияние сенокошения. В разнотравно-злаковых степях совхоза Диевский в 1964 г. на 1 км² до сенокоса — 25/VII приходилось 679 особей, в этот же день после покоса — 1520, а через 4—5 дней — 136; в пырейных лугах района оз. Жарколь до сенокоса (19—20/VII 1969) на 1 км² приходилось 511 птиц, через 5—10 дней после покосов 223 (табл. 15). Биомасса птиц на одних и тех же сенокосных участках варьировала: в районе совхоза Диевский в течение 5—6 дней в пределах от 61 до 5, а в районе оз. Жарколь в течение 5—10 дней от 22 до 8 кг на 1 км². Численность птиц через несколько часов после покосов увеличилась в 2 раза, а через 4—5 дней уменьшилась до 5 раз, что связано с изменением растительного покрова и численности насекомых. С уничтожением кормов и мест гнездования птицы откочевали.

Таблица 15

Влияние сенокосов на численность птиц (число особей на 1 км²; 19—27/VII)

Птицы	Разнотравно-злаковая степь*			Пырейные луга**	
	до покосов	после покосов		до покосов	после покосов через 5—10 дней
		в тот же день	через 4—5 дней		
Жаворонок полевой	600,0	1360,0	110,5	372,9	202,6
Жаворонок черный	76,8	80,0	20,0	—	—
Жаворонок малый	—	26,6	—	13,8	—
Жаворонок белокрылый	—	—	—	13,8	—
Конек полевой	2,3	26,6	5,2	41,4	10,1
Трясогузки желтые	—	13,2	—	55,2	—
Луни (степной, луговой)	—	13,2	—	13,8	—
Итого	679,1	1519,6	135,7	511,0	222,7
Биомасса, кг	26,3	60,7	5,3	21,6	7,6

* Район совхоза Диевский, 1964 г.
** Район оз. Жарколь, Наурзумский заповедник, 1969 г.

Таким образом, результаты многолетних наблюдений за численностью птиц и их распределением в степях и полупустынях позволили нам прийти к следующему заключению. В целом открытым пространствам свойственна относительная общая равномерность распределения птиц. Однако мелкие подразделения местообитаний, отдельные биотопы могут различаться по обилию птиц и их биомассе в десятки и даже сотни раз. Численность птиц в современных степях последовательно увеличивается с севера на юг, в целинных степях она выше, чем на полях. На юге и частично на севере исследуемого края наблюдается относительная концентрация более крупных по размеру, но малочисленных птиц.

Наибольшая плотность птиц характерна для пограничных районов зонального характера, для стыков различных природных и антропогенных местообитаний, участков у водоемов, лесных колков, лесополос, вдоль дорог, в постройках и т. п. Наиболее насыщены птицами местообитания со сложным, разнообразным в видовом отношении растительным покровом, менее — однообразные местообитания.

Нарушение исторически сложившихся воздействий природного комплекса факторов степных ландшафтов за последние 30—35 лет

серьезно повлияло на видовой состав, распределение и численность птиц. Отчетливо выявляются качественные и количественные различия и изменения в целом в степях и в отдельных местообитаниях как в пределах Северных, Средних и Южных степей, так и в меридиональном направлении. Видовой состав птиц весьма сильно варьирует не только в различных местообитаниях, но и в одном и том же участке в зависимости от изменения условий существования. Один и тот же вид в одном случае может занимать первостепенное значение, в другом — второстепенное, в третьем — даже третьестепенное.

Таблица 16

Изменение численности некоторых видов птиц (в баллах)

Виды	Северная степь*		Средняя степь		Южная степь	
Куропатка белая	3	1	2	0	0	0
Тетерев	3	1	3	1	0	0
Перепел	3	2	3	2	2	1
Куропатка серая	4	2	4	2	3	2
Горлица обыкновенная	2	3	2	3	2	2
Журавль серый	3	1	3	1	3	2
Журавль-красавка	0	0	1	0	3	1
Дрофа	2	0	3	1	4	1
Стрепет	2	0	4	1—0	4	1
Чибис	4	2	4	2	3	2
Кречетка	3	0	4	1	4	2
Веретенник большой	3	1	3	1	3	1
Кроншнеп большой	4	1	4	1	4	2
Пеганка	2	0—1	3	2	3	2
Огарь	1	0	3	1	3	1
Балобан	2	0—1	3	1	3	2
Пустельга обыкновенная	4	3	4	3	1	1
Пустельга степная	1	0	2	1	2	2
Кобчик	4	2	4	2	0	0
Лунь степной	3	2	4	3	4	3
Лунь луговой	2	1	2	1	3	2
Лунь болотный	3	1	3	1	3	1
Коршун черный	3	2	3	1	0	0
Могильник	3	1	3	1	0	0
Орел степной	0	0	1	1—0	3	1
Курганник	0	0	0	0—1	3	2
Сова болотная	4	3	4	3	3	2
Удод**	2	2	2	3	2	3
Стриж черный	1	2	1	2	1	2
Жаворонок полевой	3	4	3	4	3	4
Жаворонок малый	0	2	0—1	3	3	4
Жаворонок черный	0	2	2	3—4	2	3—4
Жаворонок белокрылый	1	3	2	3	2	3
Касатка	2	4	2	4	1	3
Ласточка городская	1	2	1	2	1	2
Ласточка береговая	2	3	3	4	3	4
Конек полевой	2	3	2	3	2	3
Трясогузки желтые	3	4	3	4	2	3
Каменка обыкновенная	2	2	2	3	3	4
Чекан черноголовый	2	3	2	3	2	2
Воробей домовой	2	4	2	4	1	2
Воробей полевой	2	3	2	3	1	2
Грач	3	4	3	4	0	0

* Первая колонка цифр — данные за 1936—1940 гг., вторая — 1960—1969 гг.
** Удод — обычный житель всех построек человека.

К 70-м годам произошло не только перераспределение ряда видов и изменение их численности по местообитаниям, но, в отдельных случаях, и изменение границ их ареала (Рябов, 1964). Наблюдается смена как многочисленных, так и малочисленных видов. Многие виды за сравнительно короткий отрезок времени перешли из группы многочисленных в группу малочисленных и наоборот. Исчезают одни виды, появляются другие (табл. 16).

Изменение авифауны в степях выразилось прежде всего в повсеместном увеличении общей численности птиц как на полях, так и на сохранившихся целинных участках. Резкое увеличение численности птиц отмечается в первые годы после распашки степей, затем численность несколько снижается, но сохраняется на более высоком уровне, чем до распашки целины. Некоторые виды в отдельных районах и ряде ландшафтов увеличили численность в 60-х годах по сравнению с 30-ми в 8—10 раз, что произошло преимущественно за счет мелких птиц из отряда воробьиных. Наряду с этим численность ряда видов птиц крупных и средних размеров сократилась.

Биомасса птиц, подобно численности, различается по местообитаниям и весьма изменчива. Однако степень изменения биомассы в целом не соответствует степени изменения численности птиц. Биомасса птиц в связи с сокращением численности птиц крупных и средних размеров уменьшилась почти повсеместно. В некоторых случаях она остается примерно на том же уровне и лишь в отдельных участках типчаково-ковылковой степи несколько увеличилась, так как крупные птицы здесь отсутствовали не только в 60-х, но были весьма малочисленны и в 30-х годах. Степень увеличения общей численности птиц и уменьшение их биомассы в основных местообитаниях Средней степи за 30—35 лет показаны в табл. 17.

Таблица 17

Изменение суммарной численности и биомассы птиц в некоторых местообитаниях Средней степи (за 30—35 лет)

Местообитание	Увеличение численности	Уменьшение биомассы
Поля	в 1,5—4 раза	в 1,5—3 раза
Залежи	в 2 раза	в 2 раза
Типчаково-ковылковая степь	в 1,5—5 раз	несущественное (на отдельных участках — увеличение)
Разнотравно-песчаноковыльная степь	в 1,5—6 раз	в 2—4 раза (на отдельных участках — несущественное)
Пырейные луга	в 2—2,5 раза	в 2,5—3 раза
Полупустынные комплексы	в 5 раз	в 1,5—5 раз

Постепенное уменьшение биомассы птиц в Северной степи началось давно и прогрессировало с ростом населения и его хозяйственной деятельности. В Средней степи и несколько в меньших масштабах в Южной степи и Полупустыне эти изменения начались с интенсивным освоением целинных земель в 50-х годах (с 1954 г.).

Наиболее существенные различия в биомассе птиц выявлены между Северной и Средней степями, с одной стороны, и Южной — с другой. Воздействие человека на птиц крупных и средних размеров сильнее отразилось в Средней степи. Здесь, на южной границе распространения колковых лесов, в связи с разреживанием их и сокращением

лесопокрытой площади такие гнездящиеся в лесах хищники, как чеглок, кобчик, коршун, обыкновенный канюк, могильник и другие, стали уменьшаться в числе и частично отступать к северу. Отступают к северу некоторые куриные (тетерев, белая куропатка), совы (филин, ушастая сова) и другие птицы. С другой стороны, в связи с распашкой целины, расширением старых и появлением новых населенных пунктов и других построек (сооружений) некоторые виды (красавка, дрофа, стрепет, кречетка, кроншнеп, степной орел) стали исчезать или уменьшаться численно в Северных и Средних степях и отступать в менее населенные районы Южных степей и частично в Полупустыни.

На авифауну степей влияет также выпас скота и сенокошение. При регулярном чрезмерном выпасе скота видовой состав, плотность гнездящихся птиц и их биомасса заметно уменьшаются — численность птиц может сокращаться в 9—10 раз. Сенокошение также в итоге приводит к уменьшению численности птиц, лишающихся возможности гнездования, после покосов она может уменьшаться в 5 раз. Следует специально подчеркнуть, что одновременно с действием этих факторов усилилось прямое преследование ряда видов птиц. Прямое уничтожение птиц — наиболее сильный и быстро действующий фактор сокращения численности некоторых видов и уменьшения общей биомассы птиц.

В современную группу малочисленных видов птиц степей входят и птицы, которые раньше — до 30—40-х годов—находились в группе многочисленных — серая куропатка, стрепет, большой кроншнеп, кречетка или в группе средней по численности — белая куропатка, тетерев, перепел, степной орел, курганник, журавль-красавка, дрофа. В большинстве районов сокращается численность чибисов, большого веретенника, болотной совы, всех других хищных птиц, пеганки, огаря и других видов. Такие виды, как дрофа, стрепет, тетерев, белая куропатка, красавка, огарь, практически исчезли в Северных и Средних степях как на полях, так и на целине.

Увеличение общей численности птиц происходит за счет тех видов, которые наиболее устойчивы и жизнеспособны, экологически пластичны по отношению к изменяющимся современным условиям среды в широком смысле, т. е. виды, хорошо приспособленные и выдерживающие как косвенное, так и прямое давление антропогенного пресса. Из древнего комплекса открытых безлесных пространств к такой группе относятся в первую очередь полевой, черный, малый и белокрылый жаворонки, полевой конек и обыкновенная каменка. Тенденция к увеличению численности в открытых ландшафтах, колковых лесах и лесополосах или особенно сооружениях человека проявляется также и у некоторых форм из других комплексов: удода, желтой трясогузки, черноголового чекана, воробьев, касатки, береговой ласточки, грача, галки, стрижа и ряда других видов. Некоторые виды из этой группы характеризуются и тенденцией к расширению ареала (малый и черный жаворонки, желчная овсянка, горная чечетка и др.).

В то же время в степях имеются виды, явно неустойчивые, в большинстве случаев консервативные в выборе местообитаний и к изменяющимся условиям среды и, в частности, трофическим связям, не выдерживающие прямого или косвенного давления антропогенного пресса. К ним относятся: перепел, серая и белая куропатки, тетерев, болотный лунь, орлы, большой кроншнеп, чибис, кречетка, журавль-красавка, дрофа, стрепет, огарь и другие. У некоторых из них катастрофически уменьшается общая численность, резко сокращается ареал. Отдельные виды на границах ареала уже исчезли.

Причины, влияющие на изменение авифауны степей, весьма разнообразны (Рябов, 1964), многие еще неизвестны, но основными следует считать антропогенные и одно из первых мест в них занимает прямое истребление птиц. В порядке прогнозирования мы можем подчеркнуть, что рост населения и усиливающаяся хозяйственная деятельность человека в степях и полупустынях, при неудовлетворительном претворении в жизнь закона об охране природы, в ближайшее десятилетие может привести к дальнейшему снижению биомассы птиц, причем в отдельных случаях с необратимыми последствиями.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас Кустанайской области. ГУГК, 1963.

Кожевникова Р. К. О влиянии распашки целины на численность степных воробьиных птиц. Сб. «Орнитология», вып. 5. Изд-во МГУ, 1962.

Поляков Г. И. Птицы Богородского уезда с параллельным списком птиц остальной части Московской губернии, вып. 1. М., 1924.

Рябов В. Ф. К экологии некоторых степных птиц Северного Казахстана по наблюдениям в Наурзумском заповеднике. «Тр. Наурзумск. гос. заповедника», 1949, вып. 2.

Рябов В. Ф. Материалы к познанию степной орнитофауны. «Уч. зап. Сталингр. гос. пед. ин-та», 1950, вып. 2.

Рябов В. Ф. Направления и характер некоторых изменений в авифауне Северного Казахстана. Сб. «Проблемы орнитологии». Львов, 1964.

Рябов В. Ф., Самородов Ю. А. Зимняя авифауна Кустанайских степей (Северный Казахстан). «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1969, т. LXXIV (5).

Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. «Зоол. журнал», 1934, т. XIII, вып. 4.

Чельцов-Бебутов А. М. Опыт количественной оценки птичьего населения открытых ландшафтов. Сб. «Орнитология», вып. 2. Изд-во МГУ, 1959.

МИГРАЦИИ ПТИЦ

М. И. Лебедева

К ИЗУЧЕНИЮ ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ НЕКОТОРЫХ КУЛИКОВ СИБИРИ

Изучение трансконтинентальных связей птиц с возрастанием интереса к проблеме арбовирусов приобретает все большее значение. Особый интерес представляют малоизученные районы Сибири. Как показало кольцевание, птицы, населяющие Сибирь, мигрируют на зиму в различные части света: на юг Азии, в Европу, Африку, Северную Америку и Австралию. Эти связи можно проследить, в частности, на примере некоторых куликов.

Кольцевание куликов в Сибири проводилось, к сожалению, в небольших масштабах. Однако в последние годы в Центр кольцевания Зоологического института АН СССР все чаще стали поступать иностранные кольца, снятые охотниками с этих птиц. Объясняется это тем, что с 1964—1965 гг. началось массовое мечение птиц в Индии, Иране, а также в странах Юго-Восточной Азии: в Японии, Малайзии, Таиланде, на Филиппинских островах, где эту работу проводит Служба патологического обследования мигрирующих животных, штаб-квартира которой находится в г. Бангкоке (Таиланд). Для мечения птиц используются кольца с надписью «Гонконг». Развивается мечение птиц и в странах Африки, где с 1963—1965 гг. в работу активно включились новые страны, такие, как Нигерия, Кения и другие. Повысился интерес к изучению миграций птиц и в странах Западной Европы, а с появлением «паутинных» сетей усовершенствовались и способы отлова птиц. К сожалению, количество данных, полученных нами для разных видов куликов, далеко не равноценно. По некоторым видам, таким, как острохвостый песочник, средний кроншнеп, лесной дупель, имеются лишь единичные возвраты колец. Однако если учесть, что это первые находки окольцованных особей на территории Сибири, то рассмотрение их, на наш взгляд, заслуживает внимания.

Тулес — *Squatarola squatarola* L. Мы располагаем данными о встречах двух окольцованных тулесов. Один из них, помеченный 28/IX 1965 г. во время осеннего пролета в Дании, в окрестностях г. Копенгагена, был добыт 25/V 1969 г. на весеннем пролете в Тюменской обл. (Березовский р-он), в бассейне р. Оби. Другой кулик, с французским кольцом, помеченный 19/IX 1967 г. также на осеннем пролете, в Западной Франции (департамент Вандея) был добыт 8/VI 1969 г. на севере Красноярского края, в 100 км от Диксона (зимовка Заледеево), видимо, в районе места гнездования.

Таким образом, можно предположить, что осенний пролет тулесов, обитающих в тундрах Западной Сибири, проходит вдоль атлантического побережья Европы.

Хрустан — *Charadrius morinellus* L. На территории Сибири были добыты два окольцованных хрустана. Один из них, помеченный 29/IX 1961 г. на осеннем пролете в юго-восточной части Ирландии близ г. Уэксфорда, был добыт 9/VI 1962 г. в Красноярском крае примерно в 125 км южнее Игарки, в бассейне р. Енисея. Другой кулик, помеченный 13/VII 1959 г. в птенцовом возрасте в северо-западной части Финляндии близ г. Киттиля, был убит 25/V 1962 г. в Якутской АССР близ г. Верхневилюйска. Следовательно мы можем предположить, что пролетный путь хрустанов, обитающих в бассейнах Лены и Енисея, имеет западное направление и ведет на север европейского континента.

Камнешарка — *Arenaria interpres* L. В Сибири камнешарка гнездится на побережье северных морей и в глубь тундры на гнездовье не заходит. Мечение ее у нас практически не проводилось, и мы располагаем лишь встречами 17 птиц, помеченных за рубежом. Окольцованные камнешарки были добыты на Дальнем Востоке — в Камчатской, Магаданской и Сахалинской областях. Добытые птицы были помечены в Америке 1965—1966 гг. (12 особей) и в Японии (5 особей). В Америке камнешарок кольцуют в августе — начале сентября во время их пролета на Прибыловых островах, на о. Святого Георгия. Девять из этих птиц добыли на следующий год после кольцевания на северо-восточном побережье Камчатки (Карагинский и Олюторский районы) во время пролета 21—26/V и только три из них отстрелены в июне. Камнешарки с американскими кольцами были добыты также в Магаданской обл., 20/V 1967 г. в Чукотском районе (с. Лаврентия) и в середине июня — в Чуанском районе.

На Камчатку кулики попадают минуя Курильскую гряду. Об этом свидетельствует встреча птицы с американским кольцом 26/VIII 1966 г. в районе г. Северо-Курильска (Сахалинская обл.). 23/V 1966 г. на побережье Камчатки, близ пос. Ильпырский из одной стаи были добыты два окольцованных кулика. На одном из них было американское кольцо, на другом — японское. В Японии камнешарок метили в первой декаде мая близ г. Тиба, расположенного восточнее Токио. Для кольцевания применялись кольца двух образцов, с надписями «Япония» и «Гонконг». Кольцевание показало, что пролет помеченных в Японии куликов проходит через нашу страну по Курильской гряде, восточному побережью Камчатки и далее вдоль побережья Берингова моря, где одна из птиц была убита 27/V 1965 г. в Магаданской обл. (Анадырский р-н) на побережье Анадырского лимана. Две из помеченных в Японии камнешарок были отстрелены 5 и 6/VI также в Магаданской обл. в районе м. Шмидта и г. Певека, на арктическом побережье. Одна из этих птиц преодолела расстояние 4400 км от г. Тиба в Японии до м. Шмидта в нашей стране за 20 дней. По сообщению Н. Курода (1965), две из окольцованных в Японии камнешарок, были добыты в августе на Прибыловых островах на Аляске.

Таким образом, с обширной территории от арктического побережья Восточной Сибири и Аляски камнешарки концентрируются на пролете вдоль тихоокеанского побережья нашей страны и Японских островов.

Кулик-воробей — *Calidris minuta* Leisl. Кулика-воробья с кольцом «Зоо-Претория 601-70408» добыли 17/VIII 1965 г. во время пролета в Омской обл. (ст. Марьяновка). Он был помечен 15/I этого же года в Южно-Африканской Республике в заповеднике Рондевлей близ г. Кейптауна. Дальнейший пролетный путь их проходит через

северные районы Казахстана, где один из куликов, помеченных в том же заповеднике, был добыт 23/VIII 1962 г. в Кустанайской обл. (Федоровский р-он). Весенний пролет этих птиц нам довелось наблюдать в 1965 г. на юге Новосибирской обл. (Карасукский р-он). Птицы летели небольшими смешанными стайками вместе с белохвостыми песочниками, кормились на плоских островках или по берегам мелких водоемов у самой воды. С 23/V по 3/VI нами были отловлены лучками и окольцованы 5 куликов.

Кулик-дутыш — *Calidris melanotos* Vieill. Мы располагаем лишь одной встречей помеченного кулика-дутыша. Птица с кольцом «Вашингтон 502-86246» была добыта 28/V 1963 г. в бассейне р. Яны в северной части Якутской АССР (Янский р-н). Она была помечена 20/VIII 1961 г. на осеннем пролете в Канаде в провинции Саскачеван (близ г. Саскатун).

Таким образом, осенний пролет этих птиц проходит в восточном направлении на американский материк. Область зимовки этого кулика располагается, по всей вероятности, южнее Канады.

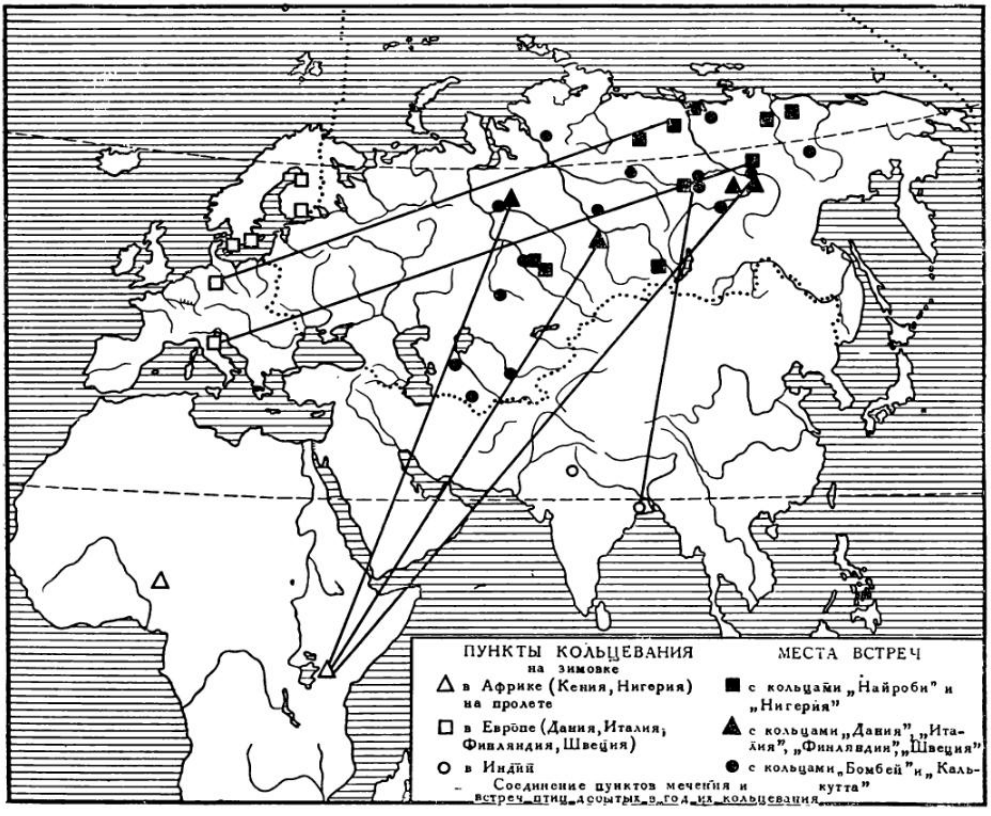
Острохвостый песочник — *Calidris acuminata Horsf.* По литературным данным (Воробьев, 1963), острохвостый песочник — эндемик Якутии. Его ареал охватывает тундру от дельты Лены до р. Колымы. 29/V 1961 г. в предгнездовое время один экземпляр этого вида был добыт у поселка Чолбан в Верхоянском районе. На лапке кулика было кольцо с надписью «Канберра 040-13531». Охотник Б. П. Журавель, подстреливший эту птицу, написал, что в этих краях в весеннее время куликов подобной породы очень много, и что стаи их доходят до нескольких сот особей. В ответ на наш запрос из г. Канберры нам сообщили, что этим кольцом был помечен самец острохвостого песочника 5/I 1961 г. в юго-западной части Австралии близ г. Перта. Таким образом, он пролетел расстояние, если даже считать по прямой, более 12 тыс. км.

Турухтан — *Philomachus pugnax* L. Первые находки окольцованных турухтанов в Сибири относятся к 1937—1938 гг. Это были птицы с итальянскими кольцами, помеченные в марте — начале апреля на весеннем пролете недалеко от Рима и добытые в Тюменской обл. Двух из них убили в мае на притоках Иртыша и одного — в северной части Ямало-Ненецкого национального округа уже в летний период — 10/VII. Причем один из этих турухтанов был убит через 42 дня после кольцевания. Через несколько лет, 5/VI 1943 г., добыли еще окольцованную птицу, на этом раз в северо-западной части Якутии близ г. Оленек. На ней тоже было итальянское кольцо, надетое 1/IV 1942 г. близ г. Болоньи. Долгое время эти находки оставались единственными.

Примерно с конца 50-х — начала 60-х годов, когда в зарубежных странах для отлова птиц стали широко использоваться «паутинные» сети, началось и более интенсивное кольцевание куликов (рис.). В Сибири охотники все чаще стали добывать турухтанов, или как они называют их иначе «петушков» с иностранными кольцами. 15/V 1966 г. в Якутии (Алексеевский р-н), примерно в 140 километрах восточнее г. Якутска, был добыт турухтан также с итальянским кольцом. Он был помечен близ г. Анконы 12/IV того же года. Следовательно, весь путь до Якутии он проделал за два месяца.

Окольцованные во время пролета в Западной Европе кулики добывались весной в южных районах Западной Сибири и, в частности, в Новосибирской обл., где проходит их интенсивный пролет. Пролет турухтанов в Новосибирской области нам довелось наблюдать в 1965 г. с 17 по 27/V в Карасукском районе. Небольшие стайки этих куликов

встречались нам на мелководных озерах в окрестностях г. Карасука. В 40—50 км от города, на оз. Студенном мы видели пролетающие стайки турухтанов, в которых можно было насчитать по нескольку десятков особей. Но особенно много этих птиц держалось у истоков р. Карасук, недалеко от с. Астродым. Здесь в степи мы видели две большие стаи, состоящие из множества перелетающих с места на место птиц.



Встречи окольцованных турухтанов на территории Сибири и Средней Азии

В одной из них мы насчитали не менее тысячи особей, в другой — около пятисот. Выбитые скотом тропинки были буквально испещрены следами турухтанов. После 27/V и до 4/VI, времени нашего отъезда, турухтанов мы больше не встречали. Возможно, основная масса птиц к этому времени уже пролетела.

Нами было отловлено лучками 15 турухтанов, которых мы окольцевали. Однако возвратов колец от этих птиц мы так и не получили. Тем не менее в Центр кольцевания из Новосибирской обл. поступили два сообщения о встречах турухтанов. Это были птицы с иностранными кольцами. 15/V 1968 г. и 6/VI 1965 г. эти кулики, помеченные во время пролета в Финляндии и Швеции, на юге страны были добыты в Барабинском и Купинском районах. Затем один турухтан с шведским кольцом был добыт 10/V 1965 г. в западной части Иркутской обл. (Куйтунский р-н), второй — 22/V 1966 г. в северо-восточной части Якутии близ с. Алеко-Кюель (Средне-Колымский р-н). 29/V 1969 г. в окрестностях

этого же села был пойман в капкан турухтан с финским кольцом. Уже в гнездовое время, 11/VI 1968 г. кулик, окольцованный в Финляндии, был добыт на севере Якутии близ Тикси.

Кольцевание турухтанов на пролете в Финляндии и Швеции показало, что дальнейший путь их миграций проходит через Италию. Зимовки их расположены, по-видимому, в Африке, где были добыты две окольцованные птицы, одна — с финским кольцом, на территории Мали, другая — со шведским, на юге Мавритании (Лебедева, 1965). На этом основании можно предположить, что существует связь турухтанов, обитающих в Сибири до Якутии включительно, с местами зимовок, расположенных в Африке. Поступившие к нам за последние годы фактические данные подтверждают предположение. Действительно, 23/V 1967 г. в Якутии (Усть-Алданский р-н) в бассейне р. Лены был добыт турухтан с кольцом «Нигерия». Его окольцевали 7/XI 1965 г. в Западной Африке, на осеннем пролете в Нигерии в окрестностях г. Кано. Во второй половине мая 1968 и 1969 г. на территории Сибири в Тюменской обл. (200 км северо-восточнее г. Сургута), в Красноярском крае (Пировский р-н) и в Якутии (Горный р-н), т. е. в бассейне Оби, Енисея и Лены, были добыты турухтаны с кольцами «Найроби». Все они были помечены в экваториальной Африке на оз. Накуру в Кении, 25/III и 6/IV 1968 г. и 8/II 1969 г. Один из них свой путь из Кении до Красноярского края преодолел за 55 дней. Две другие птицы были добыты в Сибири также в год кольцевания.

Итак, мы выяснили, что турухтаны, гнездящиеся у нас в Сибири, в том числе и в Якутской АССР, зимуют в экваториальной и субэкваториальной Африке и что пролет их происходит через европейские страны: Италию, ГДР и ФРГ, Англию, Данию, Швецию и Финляндию [1]. Казалось бы все достаточно ясно. Но вот в Центр кольцевания стали поступать сведения о турухтанах с индийскими кольцами, и сразу же возник вопрос, не зимуют ли эти кулики в Индии. В Индии кольцевание турухтанов началось в 1965 г. и с тех пор на территории Советского Союза добыли 16 птиц с кольцами «Бомбей». Из них 12 особей убиты в Сибири, преимущественно во второй половине мая. Одна из этих птиц добыта в июне, одна — в сентябре, четыре турухтана были добыты вне пределов Сибири, в районах Средней Азии в феврале, марте, апреле и сентябре, т. е. в негнездовое время. Все эти птицы, кроме одной, были окольцованы в районе Бхаратпура в штате Раджастхан (северо-западная часть Индии) в период с 28/IX по 3/XI 1965—1967 гг. Мы предполагаем, что это были пролетные особи. Как сообщил нам Салим Али, известный индийский орнитолог, в Индии турухтаны встречаются главным образом в северной части страны. Хотя их можно наблюдать здесь в течение всей зимы, численность их особенно возрастает осенью и весной. С сентября и почти до ноября они летят на запад в сторону Пакистана. Пролет их в южном направлении никогда не отмечался. В январе и начале февраля численность турухтанов в Индии резко сокращается. Это лишний раз подтверждает, что помеченные в Индии птицы были пролетными.

В предгнездовое время, во второй половине мая, семь окольцованных в Индии турухтанов были добыты у нас в Якутской АССР, один — в Тюменской обл. (г. Сургут), один — в Красноярском крае (Северо-Енисейский р-н) и один — в Магаданской обл. (г. Сусуман). Охотник Ю. Г. Неведов в своем письме сообщил нам, что добытая им в районе

[1] Ранее мы отмечали, что в Восточной Сибири были добыты турухтаны, помеченные в Западной Европе (Лебедева, 1965).

Сусумана самка турухтана была убита 21/V 1961 г. из табунка в 10—15 птиц и что эти кулики встречаются здесь только во время пролета.

В Якутии турухтаны были отстрелены в период с 18 по 25/V в бассейне Лены (Олекминский, Сунтарский, Ленский, Усть-Алданский районы), на территории от 60° до 70° с. ш. Все птицы окольцованы предыдущей осенью близ Бхаратпура и только один из них был помечен 20/III в окрестностях г. Калькутты, а через полтора месяца добыт в Якутии близ пос. Нюрба (Ленский р-н). Летом 8/VI 1967 г. был добыт только один кулик близ г. Норильска в Красноярском крае. На осеннем пролете в Сибири 4/IX 1966 г. отстрелен также один турухтан на оз. Пикетном в Омской обл. (Марьяновский р-н).

Приведенные данные показывают, что туруханы, гнездящиеся у нас в Якутии, в бассейне р. Лены, а также на севере Красноярского края в районах прилегающих к нижнему течению Енисея, на осеннем пролете концентрируются в северо-западных районах Индии. Дальнейший путь их ведет в Пакистан. Следовательно, мы можем предположить, что турухтаны осенью мигрируют из Якутии в экваториальную Африку (Кению) через северные районы Индии и Пакистан. Весенний пролет их, возможно, проходит иначе. Об этом свидетельствует добыча двух куликов с индийскими кольцами в Туркменской ССР, 12/III 1969 г. в районе станции Теджен и 18/IV 1966 г. — в северной части республики близ г. Куня-Ургенч.

Кольцевание турухтанов показало также, что из Сибири эти кулики мигрируют осенью не только через Индию, но частично и северным путем, через скандинавские страны, вдоль атлантического побережья Европы в Западную Африку. Весной же особенно много этих птиц концентрируется на пролете в Италии.

Травник — *Tringa totanus* L. Кулик с кольцом «Гонконг», помеченный 5/XI 1967 г. на Филиппинских островах (о. Негрос), на следующий год 29/IV был добыт на весеннем пролете в Хабаровском крае у берегов р. Уссури (Вяземский р-н). Другой кулик с кольцом «Бомбей», помеченный 6/X 1965 г. на осеннем пролете в северо-западной части Индии, близ Бхаратпура (штат Раджастхан), был добыт 3/V 1966 г. в Алтайском крае (Благовещенский р-н). Травник, помеченный 2/IV 1960 г. в Туркмении на юго-восточном побережье Каспийского моря, у Чикишляра, был добыт 27/IV 1965 г. в Челябинской обл. (Увельский р-н). Попутно отметим, что нами было найдено гнездо травника 1/VI 1965 г. в Новосибирской обл. на оз. Гуляево в Карасукском районе. Это — мелководное соленое озеро с топкими илистыми берегами, лишенными какой-либо растительности. Гнездо было обнаружено в колонии шилоклювок, состоящей из 96 гнезд, расположенной на небольшом плоском островке размером примерно 12×30 м.

Поручейник — *Tringa stagnatilis* Bech. Мы располагаем встречами двух окольцованных поручейников, помеченных 12/XI 1962 г. в юго-восточной части Индии в Мадрасе, где, по-видимому, находятся места их зимовок. 4/V 1963 г. один из них был добыт в Новосибирской обл. (Крупинский р-н), другой — 8/V 1967 г. также в Новосибирской обл. (Чановский р-н). В мае в Новосибирской обл. кулики довольно обычны. 19 и 28/V и 2/VI 1965 г. на юге области (Карасукский р-н) нами были пойманы лучками и окольцованы три поручейника.

Фифи — *Tringa glareola* L. На территории азиатской части нашей страны добыли 13 окольцованных куликов-фифи. 11 из них были помечены индийскими кольцами «Бомбей» и «Калькутта» и 2 — кольцами «Гонконг». Мечение их в Индии проводилось на востоке страны в шта-

тах Бихар и Бенгалия, в том числе и недалеко от г. Калькутты. Время мечения — декабрь, январь, март и начало апреля 1964—1967 гг. Кольцевание проводилось 9/X 1965—1966 гг. и в северо-западной части Индии близ Бхаратпура, в штате Раджастхан во время осеннего пролета. Помеченных в восточной Индии куликов встретили в тот же год 5/VIII 1967 г. и 8/V 1966 г. — в Иркутской обл. (близ Иркутска и Черемхово), 25/V 1965 г. — в Читинской обл. (Тунгиро-Олекминский р-н), 16 и 25/V 1964—1965 гг. в Якутской АССР (Ленский р-н, близ пос. Мирный и в 30 км южнее г. Якутска). 24/V 1967 г. фифи с индийским кольцом был добыт в Магаданской обл. близ пос. Сусумана и один — летом 1967 г. в Красноярском крае (близ г. Ванавара). Следовательно, все эти кулики были добыты на территории Восточной Сибири и только одна птица, помеченная 5/IV 1967 г. близ г. Калькутты, поймана в тот же год 20/V в Кзыл-Ординской обл. (Казалинский р-н) на р. Куандарья. Птица поймана на гнезде, в котором уже были яйца.

Птиц, помеченных 9/X на осеннем пролете близ Бхаратпура, добыли: 5/V 1967 г., через два года после кольцевания, на пролете в южной части Тюменской обл. (Вагайский р-н) из стаи в 30 особей, и 8/VI 1968 г., уже в гнездовое время — в Красноярском крае (в р-не г. Игарки).

Таким образом, помеченные в Индии на зимовке или на пролете кулики-фифи в предгнездовое время в конце мая — начале июня встречаются на территории Сибири в бассейне рек Оби, Енисея и особенно Лены, проникая до 67° с. ш., а в некоторых случаях еще севернее, доходя почти до арктического побережья. 2/VI 1966 г. один из куликов был добыт на севере Магаданской обл. (Чаун-Чукотский р-н) в 60 км от морского побережья и помечен кольцом «Гонконг» 25/X 1965 г. на о. Палаван, входящем в группу Филиппинских островов. Другая птица с кольцом «Гонконг», помеченная 28/I 1967 г. также на Филиппинских островах (южная часть о. Лусон), была убита 18/V того же года на о. Сахалине (Ногликский р-н).

Итак, кулики с арктического побережья Восточной Сибири зимуют на юго-востоке Азии, в частности на Филиппинских островах. Кулики, гнездящиеся в Якутии и в Красноярском крае, на зиму мигрируют в Индию.

Малый веретенник — *Limosa lapponica* L. Кольцевание малых веретенников проводилось главным образом в европейских странах: в Швеции, Дании, Великобритании и Франции. Некоторые из них были добыты затем в нашей стране на территории Сибири. 10/VII 1951 г. на Таймыре в среднем течении р. Пясины поймали веретенника со шведским кольцом, помеченного 19/VIII 1949 г. во время пролета на шведской орнитологической станции Оттенби, расположенной на южной оконечности о. Эланд в Балтийском море. Две птицы, помеченные 19 и 20/IV 1956 г. в Дании близ г. Копенгагена, добыты 29/V 1957 г. на Таймыре (Усть-Енисейский р-н Красноярского края) и 22/V 1960 г. близ г. Сургут (Тюменская обл.). Веретенник, помеченный 7/IX 1956 г. в Великобритании на о. Фэр-Айл (Шотландия), был добыт 2/VI 1960 г. на южном берегу оз. Пясино недалеко от г. Норильска в районе Таймыра. 29/V 1968 г. в 40 км северо-западнее г Норильска был добыт еще один кулик, на этот раз с французским кольцом, помеченный 5/V 1966 г. во время весеннего пролета в западной части Франции (департамент Вандея).

Таким образом, малые веретенники, гнездящиеся на севере Красноярского края, осенью мигрируют на запад к атлантическому побережью Западной Европы.

Средний кроншнеп — *Numenius phaeopus* L. Мы располагаем двумя встречами окольцованных кроншнепов этого вида, помеченных на Филиппинских островах. Первый из них с кольцом «Гонконг 070-06204» был помечен на о. Батангас 12/IX 1965 г. во время осеннего пролета, а добыт в начале июня 1968 г. близ пос. Баимка в Белибинском районе Магаданской обл. Второй кулик с кольцом «Гонконг 080-03331», окольцованный на о. Палаван 10/II 1968 г., был убит 3/IX 1969 г. близ г. Оха в северной части Сахалина. Эти данные совпадают с указанием Е. В. Козловой (1962), считающей, что один из магистральных путей ведет средних кроншнепов вдоль восточных берегов Китая на острова Малайского архипелага.

Лесной дупель — *Capella megala* Swinh. Мы располагаем данными о встречах двух окольцованных дупелей в мае 1966 г. в Красноярском крае, близ пос. Маклакова в Енисейском районе и близ г. Заозерного в бассейне р. Енисея. Они были помечены кольцами «Гонконг» — 7/XI 1965 г. на Филиппинских островах, в районе о. Негрос, и 10/XII 1965 г. — также на Филиппинских островах, на о. Палаван. Возможно, это были зимующие птицы.

Таким образом, приведенные материалы свидетельствуют, что кулики, обитающие на обширной территории Сибири, связаны с местами зимовок, расположенными на разных континентах. Одни из них: тулесы, малые веретенники, хрустаны и другие зимуют в Западной Европе. Другие — турухтаны, кулик-воробей — в Центральной и Южной Африке. Некоторые кулики, например дутыш, мигрируют на зиму в Северную Америку, острохвостый песочник — в Австралию. Средний кроншнеп, кулик-фифи, лесной дупель и другие проводят зиму в южной Азии, на островах Малайского архипелага и в Индии. Следовательно, для всех этих птиц свойственны дальние миграции, протяженность которых составляет порой (у турухтана, кулика-воробья и острохвостого песочника) не менее 10—12 тыс. км.

Пролетные пути сибирских куликов имеют несколько основных направлений. Так, кулики, гнездящиеся в тундрах Западной Сибири до Таймыра включительно, осенью мигрируют в западном направлении через северные районы европейской территории нашей страны и скандинавские страны к атлантическому побережью Западной Европы. Этим путем следуют, в частности, тулесы и малые веретенники, он характерен и для хрустанов, обитающих в Восточной Сибири — в бассейне рек Лены и Енисея. Кулики, гнездящиеся на арктическом побережье Восточной Сибири или в глубине ее тундр: камнешарка, острохвостый песочник, лесной дупель, средний кроншнеп, осенью следуют магистральным путем, проходящим вдоль тихоокеанского побережья нашей страны через Камчатскую и Сахалинскую области к островам Японии, вдоль восточных берегов Китая до островов Малайского архипелага и в некоторых случаях достигают западной части Австралии. Кулик-дутыш из северных районов Якутии на зиму мигрирует в противоположном направлении — на Американский материк, в районы, расположенные на юге Канады, а возможно, и южнее. Чрезвычайно своеобразен пролетный путь турухтанов, гнездящихся на севере Красноярского края и в Якутской АССР. Места зимовок этих птиц расположены, как мы видели, в центральной части Африки, которую они достигают, следуя несколькими путями. Один из них проходит в западном направлении через северные районы нашей страны, через скандинавские и западноевропейские страны. Этот путь ведет обычно в западные районы Африки, в частности в Нигерию. Другой путь—юго-западный. Он характерен для турухтанов из бассейна р. Лены. Эти птицы осенью мигрируют

в юго-западном направлении через северные районы Индии, Пакистан и далее в Восточную Африку, где этих птиц можно встретить на оз. Накуру (Кения).

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев К. А. Птицы Якутии. М.—Л., «Наука», 1963.
Козлова Е. В. Фауна СССР. Птицы, т. II, вып. 1, ч. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
Козлова Е. В. Фауна СССР. Птицы, т. II, вып. 1, ч. 3. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.
Курода Н. «Ринг», 1965, № 42.
Лебедева М. И. Миграции куликов по данным кольцевания. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

А. М. Судиловская

О ЗАЛЕТАХ ФРЕГАТОВ В СОВЕТСКИЙ СОЮЗ

21/VII 1969 г. в Приморском крае в Амурском заливе добыт В. К. Абрамовым и Э. А. Тихомировым молодой экземпляр фрегата ариель *Fregata ariel*. Птица ими передана в Зоологический музей Московского университета и записана в инвентарную книгу орнитологического отдела за номером R-95093.

Это второй за последние годы случай добычи фрегата ариель *F. ariel* в Советском Союзе. По сообщению А. А. Винокурова (1967), фрегат ариель добыт 28/VII 1965 г. в Хабаровском крае на морском побережье Татарского залива близ г. Советская Гавань. Птица окольцована, будучи птенцом, 11/XI 1964 г. на о. Энбербери — группа островов Феникс, Полинезия. Хранится на кафедре зоологии Сельскогохозяйственного института в г. Иркутске. В обоих случаях птицы добыты в возрасте около года. По-видимому, молодые птицы, покидая гнездовья, в этом возрасте особенно широко мигрируют, залетая далеко от мест вывода.

Кроме этих двух залетов фрегата ариель в СССР известны еще несколько случаев. Первый фрегат добыт охотником А. И. Чарушниковым 1/VI 1927 г. в 5 км от г. Хабаровска в устье р. Амура. Об этом случае впервые сообщает Г. Х. Иогансен в 1927 г. (Johansen, 1927). Он приводит длину крыла — 54 см, описание оперения и определение птицы, которую считает большим фрегатом *Fregata minor*. Этот же экземпляр определен по фотографии М. А. Мензбиром (Кардаков, 1928) как фрегат ариель *F. ariel*. В своей статье А. И. Кардаков приводит дату, пол (молодая самка) и место добычи, а также размеры: длина крыла 550 мм, длина клюва 90 мм и две фотографии фрегата — сверху и снизу.

В 1935 г. С. А. Бутурлин в «Полном определителе птиц СССР» (Бутурлин, Дементьев, 1935) этот же экземпляр птицы приводит как большого фрегата *F. minor*, определив его заочно на основании описания, присланного ему препаратором Хабаровского краеведческого музея Г. Е. Сольским, где эта птица хранится. С. А. Бутурлин также приводит пол — самка, описание и размеры: длина крыла 55 см, клюва — 8,9 см. А. М. Судиловская (1951), сообщая об этом случае, называет птицу большим фрегатом *F. minor*. М. А. Омелько (1962) отмечает фрегата 12/VI 1959 г. у г. Владивостока на п-ове Де-Фриза. Пол не определен. А. И. Иванов и Б. К. Штегман (1964) описывают в своем определителе, кроме фрегата, добытого в 1926 г., которого называют ма-

лым фрегатом *F. minor*, еще одну встречу его близ Владивостока. По-видимому, это тот случай, о котором сообщает М. А. Омелько. В. Е. Флинт, Р. Е. Бёме, Ю. Б. Костин, А. А. Кузнецов в определителе «Птицы СССР» (1968) также описывают случай залета фрегата в 1926 г., затем наблюдение у Владивостока и добычу в 1962 г. близ Комсомольска-на-Амуре, называя его во всех трех случаях малым фрегатом *F. minor*.

В. Д. Яхонтов (1966, 1969) сообщает о случаях залета фрегатов в Советский Союз и в прилагаемом списке называет его *F. minor*. Кроме экземпляра, добытого в 1926 г., он приводит еще фрегата, добытого в августе 1962 г. у оз. Мылки близ г. Комсомольска-на-Амуре; птица хранится в Хабаровском краеведческом музее. По-видимому, это та же самая птица, что и приводится группой авторов в определителе «Птицы СССР». По описанию В. Д. Яхонтова (in lit.), она светлее экземпляра, добытого в 1926 г. Затем он приводит еще один экземпляр фрегата, добытого В. В. Поповичем также под г. Комсомольском-на-Амуре в 1962 г. и также сообщает о добыче окольцованного фрегата в 1965 г. в Татарском заливе. Это, по-видимому, та самая птица, о которой пишет А. А. Винокуров (1967).

Оба вида гнездятся в тропических областях Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Большой фрегат *F. minor* населяет о. Южный Тринидад, Галопагосские острова, о. Альдабра, Сейшельские острова, Гавайские острова, о. Мальпело, р. Ревиль-Хихедо, о. Кристмас, Парасельские острова, возможно, Кокосовые острова и другие.

О гнездовании фрегата ариель *Fregata ariel* известно несколько больше — он гнездится на о. Южный Тринидад, на о. Альдабра, на Мадагаскаре, по побережью Квинсленда и северной Австралии, на о. Новая Каледония, на Кокосовых островах, на о. Райн, на Соломоновых островах, на Новых Гебридах, на островах Феникс, Фиджи, на островах к северу от Борнео, на о. Натуна, о. Сан-Луиса, на Новой Гвинее, на островах Сула, на Парасельских островах и на некоторых других мелких островах Тихого океана.

На кочевках оба вида встречаются значительно шире в экваториальных, тропических и южных водах Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Единичные залеты, по-видимому, преимущественно молодых птиц, отмечаются далеко к северу и к югу не только от мест гнездовья, но и от области регулярных кочевок. Залеты большого фрегата *Fregata minor* отмечены в Новой Зеландии (очень редко), в Южной Африке (добыты две птицы: в 1902 и 1907 гг.), на Мадагаскаре (редко), на Шри-Ланке (отмечен 2—3 раза), на Борнео (добыт 3—4 раза), отмечены залеты на о. Палаван, на Гавайские острова, на Филиппины, в Китай, но где именно, нет сведений, в Японии — на островах Идзу — и в СССР.

Фрегат ариель на кочевках встречается шире и в бóльшем количестве. Он отмечен вдоль восточного побережья Африки, на Мадагаскаре, где добыт дважды, у берегов Новой Зеландии, но там редок, хотя и встречается чаще, чем большой фрегат (отмечен 9 раз, в первый раз в 1907 г.), обычен на кочевках у берегов Австралии и на прилегающих к ней островах, по побережью Малаккского полуострова, особенно часто наблюдается близ Сингапура, на Шри-Ланке где особенно в большом количестве встречается во время юго-западных муссонов, у Марианских и Каролинских островов, на островах Фиджи, у островов Адмиралтейства, на о. Тайвань, вдоль берегов Китая и Кореи, на о. Бородино, на о. Хоккайдо (добыт дважды: в октябре прошлого столетия и 21/VIII 1939 г.), на о. Хосю (добыт два раза: в июле 1926 г. и 26/XI 1937 г.).

Кроме того, наблюдался Курода (Austin, Kuroda, 1953) 1/VIII 1936 г. в зал. Саруда и дважды добыт в СССР.

Таким образом, судя по литературным данным, область кочевок и залетов фрегата ариель значительно шире, чем у большого фрегата. Залеты далеко к северу, отмеченные в мировой литературе, касаются преимущественно фрегата ариель. Они отмечены в Китае, Корее, Японии и в СССР. Сведения о залетах к северу большого фрегата, отсутствуют, за исключением указанных выше данных для Советского Союза.

В Советском Союзе считается, что встречены два вида фрегатов, при этом следует принять во внимание, что определение первого добытого фрегата сделано заочно и мнения авторов расходятся. Определение фрегата ариель в двух случаях сделано при наличии экземпляров. Залет фрегата в 1962 г. (Флинт, Бёме, Костин, Кузнецов, 1968) приводится как залет малого фрегата *Fregata minor*, но не указывается, кем он так определен. Вид второго фрегата, добытого в 1962 г. (Яхонтов, 1969), не указан. А. И. Иванов, Б. К. Штегман (1964) приводят еще наблюдение о залете фрегата *F. minor*, причем определение сделано визуально. Необходимо отметить, что определение фрегатов, тем более молодых, визуально, как это наблюдалось в последнем случае, довольно сложно. Его может сделать лишь опытный орнитолог, а А. И. Иванов и Б. К. Штегман не указывают, кем сделано определение этого фрегата.

Все вышеизложенное заставляет еще раз вернуться к фактам и внимательно проанализировать зарегистрированные у нас случаи залета большого фрегата *F. minor* и фрегата ариель *Fregata ariel*. В трех случаях добычи (1929, 1965, 1969) фрегатов много общего. Птицы молодые, добыты летом (июнь — июль). Размеры имеются для двух экземпляров: для экземпляра, хранящегося в Хабаровском краеведческом музее и в Зоологическом музее Московского университета. Размеры этих птиц перекрываются: у экземпляра из Хабаровского музея длина крыла 54—55 см, длина хвоста 35 см, клюва 8,7—8,9 см (разные авторы); у экземпляра из Зоологического музея длина крыла 55 см, длина хвоста 34 см, клюва 8,7 см. Размеры, приводимые А. И. Ивановым и Б. К. Штегманом (1964), следующие: длина крыла 585—680 мм, по-видимому, они не касаются экземпляра из Хабаровского музея, а взяты из литературных источников для большого фрегата *F. minor* — вида, который считался залетным в СССР.

Экземпляр, хранящийся в Хабаровском музее,— самка, а самки фрегатов несколько крупнее самцов. Так, А. М. Судиловская (1951) приводит для большого фрегата *F. minor* следующие размеры: длина крыла самки 605—621 мм, клюва 130—150 мм, длина крыла самцов 585—603 мм, клюва 116—130 мм. Размеры, приводимые В. А. Александером (Alexander, 1955) для этих двух видов, следующие: большой фрегат *F. minor* длина крыла 551—635 мм, хвоста 365—431 мм, клюва 96—149 мм, для фрегата ариель *Fregata ariel* длина крыла 535—563 мм, хвоста 269—337 мм, клюва 78—106 мм.

Отсюда видно, насколько большой фрегат *F. minor* крупнее фрегата ариель *F. ariel*. Таким образом, размеры птицы, хранящейся в Хабаровском музее, соответствуют размерам фрегата ариель. Можно предположить, что в определение Хабаровского экземпляра С. А. Бутурлиным вкралась ошибка, и проф. М. А. Мензбир правильно его определил, как фрегат ариель *F. ariel*. О фрегате, добытом в 1962 г. и приводимом в определителе «Птицы СССР» и В. Д. Яхонтовым, говорить трудно, так как не приведены его размеры и имеется лишь краткое упоминание, что эта птица светлее добытой в 1926 г. О втором фрегате, добытом в

1962 г., В. Д. Яхонтов сообщает (in lit.), что он меньших размеров, чем первый, по-видимому, это также фрегат ариель. Быть может, в Советский Союз залетает только один вид, а именно фрегат ариель *F. ariel*.

Необходимо коротко остановиться на русских и латинских названиях фрегатов, встречи с которыми возможны в Советском Союзе. М. А. Мензбир (1904—1909), описывая два вида фрегатов — *F. aquila* и *F. minor* — дает им русские названия. Для *F. aquila* — большой фрегат, что соответствует действительно его более крупным размерам, по сравнению с *F. minor*, которого он называет малым, т. е. точно переводя латынь на русский язык. С. А. Бутурлин (1935) для трех видов фрегатов, которые, как он считал, могут быть встречены в Советском Союзе, дает следующие русские названия: для *F. aquila* по месту его гнездования о. Вознесения — вознесенский фрегат, для *F. minor* — большой фрегат, по-видимому, сравнивая его размеры с размерами фрегата ариель и для фрегата *F. ariel* оставляет фрегат ариель. А. И. Иванов и Б. К. Штегман (1964) в своем определителе точно переводят латинское название *F. minor* на русское — малый фрегат, также его называют и авторы определителя «Птицы СССР» (1968) и А. А. Винокуров (1967). К. А. Воробьев (1954), В. Д. Яхонтов (1969), С. А. Бутурлин (1935), А. М. Судиловская (1951) называют большого фрегата — *F. minor*. А. А. Винокуров (1967) предлагает упорядочить русские названия фрегатов. Но и в зарубежной литературе название большой и малый фрегат не соответствуют латинским названиям. По-видимому, такое изменение надо делать шире, а не только касаться русского языка.

ЛИТЕРАТУРА

Бутурлин С. А., Дементьев Г. П. Полный определитель птиц СССР, т. 2. М.—Л., 1935.

Винокуров А. А. О залете в Приморье фрегата Ариеля. Сб. «Орнитология», вып. 8. Изд-во МГУ, 1967.

Воробьев К. А. Птицы Уссурийского края. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Иванов А. И., Штегман Б. К. Краткий определитель птиц СССР. М.—Л., «Наука», 1964.

Кардаков А. И. Фрегат *Fregata ariel* Gould. «Охотник», 1928, № 7.

Мензбир М. А. Птицы. СПб., 1904—1909.

Омелько М. А. Новые данные о птицах южного Приморья. «Сообщ. ДВ фил. СО АН СССР», 1962, вып. 16.

Судиловская А. М. Отряд Веслоногие. Птицы Советского Союза, т. 1. М., «Советская наука», 1951.

Шульпин Л. М. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья. Владивосток, 1936.

Флинт В. Е., Бёме Р. Л., Костин Ю. В., Кузнецов А. А. Птицы СССР. М., «Мысль», 1968.

Яхонтов В. Д. Еще один фрегат. «Природа», 1966, № 7.

Яхонтов В. Д. В стране птиц. Хабаровск, 1969.

Alexander W. B. Birds of the Ocean. L., 1955.

Austin O., Kuroda N. The Birds of Japan their status and distribution. «Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harv. Coll.». Cambridge, 1954, vol. 109, No. 4.

A Hand-List of the Japanese Birds. «Ornith. Soc. of Japan», 1958.

Harrison P. Sea Birds of the South Pacific. «The Royal Naval Bird, Society», Publ. 1962.

Glenister A. The Birds of the Malay Peninsula Singapour. Oxford, 1955.

Mayr E. Birds of the South-west Pacific. N. Y., 1945.

Oliver W. R. New Zealand Birds. Wellington, 1955.

Peters J. Check-List of Birds of the World, vol. 1. Cambridge, 1931.

Tso-Hsin Cheng. A Distributional List of Chinese Birds. Non-Passeriformes. Peking, 1955.

Johansen H. *Fregata minor* Gm. in Ostsibirien erlegt. Ornith. Monatsgerichte, 1927, vol. 1.

К. П. Филонов

НЕКОТОРЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ СИНИЧЬИХ СТАЙ

В большинстве работ по экологии синичьих стай приводятся данные о их позднелетнем и осеннем аспектах (Герке, 1932; Михеев, 1950; Груздев, 1955; Флинт, Шилова-Красова, 1955); зимняя жизнь синичьих стай изучена хуже (Наумов, 1923; Дубровский, 1958; Севастьянов, 1961). В единичных работах затрагиваются вопросы их географической (Осмоловская, Формозов, 1950) или сезонной (Зархидзе, 1959; Филонов, 1960) изменчивости.

Материалом для настоящего сообщения послужили трехлетние (1958—1961 гг.) наблюдения за синичьими стаями на западном склоне Баргузинского хребта (Баргузинский заповедник) и однолетние (1962—1963) — на Южном Урале (Башкирский заповедник). В первом районе зарегистрировано 830 и во втором — 133 стаи, причем преобладающее большинство на стационарных маршрутах, протяженностью соответственно 30 и 7 км. Изучение синичьих стай (агрегаций) приводили с конца лета, с момента их формирования, и до начала весны, до времени их распада. Наблюдения приурочены к определенным фенологическим сезонам, выделенным при обработке многолетних данных по сезонному развитию явлений природы в Баргузинском и Башкирском заповедниках (Филонов, 1961 [1], 1963).

Для западного склона Баргузинского хребта характерен Алтайско-Саянский тип поясности (Малышев, 1957): в нижних поясах распространены преимущественно светлохвойные леса (лиственничные, сосновые), в верхних — темнохвойные (кедрово-пихтовые). Для Башкирского заповедника (в его восточной части) типичными растительными ассоциациями являются сосново-лиственничные и сосново-березовые леса.

Видовой состав синичьих стай, частота участия вида в агрегациях, их величина в целом и входящих компонентов в частности непостоянны. Географическая изменчивость состава синичьих стай иллюстрируется табл. 1, в которой сведены как наши, так и некоторые литературные данные (Осмоловская, Формозов, 1950; Зархидзе, 1959).

---

[1] Сезонное развитие природы Северо-Восточного побережья Байкала. Рукописный фонд Бурятского отделения Всесоюзного географического о-ва.

Таблица 1

Изменение частоты участия вида в синичьих стаях в зависимости от географического положения, %

Вид	Ленинградская обл., 266 стай	Костромская обл., 23 стаи	Ильменский заповедник, 94 стаи	Башкирский заповедник, 133 стаи	Баргузинский заповедник, 830 стай
Буроголовая гаичка	78	78,2	89	71,4	85,2
Хохлатая синица	23	26,1	46	6,0	—
Московка	5	17,4	8	15,0	30,6
Длиннохвостая синица	13	35	24	27,8	15,2
Лазоревка	7	8,7	—	—	—
Большая синица	24	4,3	28	21,0	—
Обыкновенная пищуха	9	52,2	11	10,0	3,7
Поползень	—	редок	34	13,6	54,5
Малый пестрый дятел	3	13	3	0,7	0,1
Большой пестрый дятел	6	—	13	4,5	3,2
Желтоголовый королек	28	4,3	—	9,0	0,2
Седой дятел	—	—	—	0,7	0,1
Трехпалый дятел	—	—	—	—	0,1

Из табл. 1 видно, что буроголовая гаичка везде является основным компонентом синичьих стай. Частота встреч поползня в стаях увеличивается по направлению на восток, становясь максимальной в Баргузинском заповеднике. Степень участия длиннохвостых синиц, по-видимому, несколько уменьшается к востоку; то же самое наблюдается в отношении желтоголового королька, большого и малого пестрых дятлов, обыкновенной пищухи и, пожалуй, большой синицы.

На западном склоне Баргузинского хребта большие синицы обычны в осенне-зимний период; они кочуют по узкой части побережья Байкала, но в тайгу не углубляются и не присоединяются к местным синичьим стаям, держась обособленно по 3—5 птиц. Не встречается в стаях белая лазоревка, появляющаяся не ежегодно. Желтоголовый королек к стаям присоединяется охотно, но его численность крайне низка.

По А. А. Герке (1932), в Башкирском заповеднике хохлатые синицы, московки, обыкновенные пищухи и поползни не входят в состав раннеосенних синичьих стай. Наши наблюдения в этот же фенологический период почти совпали с этими данными. Но в конце сентября — начале октября, с момента массовых кочевок птиц с севера, эти виды становятся постоянными компонентами агрегаций (табл. 2). Это говорит о значительной сезонной изменчивости состава стай.

Подобные явления в стаях наблюдаются и в Баргузинском заповеднике. Из табл. 2 следует, что буроголовая гаичка и поползень являются самыми обычными компонентами стай, частота участия их по сезонам колеблется в относительно небольших пределах. Далее следуют московки и длиннохвостые синицы, причем у первых частота участия более резко колеблется по годам, а у вторых — по сезонам.

Количество особей отдельных видов, составляющих агрегацию, меняется по годам и сезонам, причем в каждом географическом районе существует свой характер годовых и сезонных изменений. Он, по-видимому, зависит от экологических условий гнездового периода и особенностей внегнездового времени, главным образом от обеспеченности массовыми кормами и их доступности. Табл. 3 иллюстрирует географи-

Таблица 2

Изменение частоты участия вида в синичьих стаях по сезонам в Башкирском и Баргузинском заповедниках, %

Вид	Начало осени*		Осень		Первая половина зимы		Вторая половина зимы		Начало весны	
Буроголовая гаичка	74,4	—	51,7	83,1	76,5	83,7	80,0	93,2	83,3	86,6
Хохлатая синица	7,7	—	3,5	—	9,0	—	5,2	—	—	—
Московка	—	—	15,4	26,0	23,5	33,1	31,5	33,6	—	25,4
Длиннохвостая синица	5,1	—	34,0	14,7	50,0	11,3	15,7	6,7	16,5	8,6
Большая синица	39,0	—	10,3	—	23,5	—	15,7	—	33,3	—
Обыкновенная пищуха	—	—	15,4	2,8	14,8	6,1	10,5	3,7	—	2,0
Поползень	—	—	10,3	56,9	26,5	55,8	15,7	67,4	25,0	25,6
Малый пестрый дятел	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Большой пестрый дятел	2,5	—	3,5	2,9	9,0	5,4	—	6,4	8,3	—
Желтоголовый королек	—	—	10,3	2,5	20,5	0,2	5,2	—	8,3	—

Примечания: первая колонка цифр — данные по Башкирскому заповеднику, вторая — по Баргузинскому. Башкирский заповедник: начало осени — 15/VIII—20/IX; осень — 21/IX—31/X; первая половина зимы — 1/XI—1/XII; вторая половина зимы — 2/XII—20/II; начало весны — 21/II—31/III. Баргузинский заповедник: осень — 23/VIII—26/X; первая половина зимы — 27/X—26/XII; вторая половина зимы — 27/XII—10/III; начало весны — 11/III—14/IV.

* Эта фенологическая фаза для Баргузинского заповедника из-за ее непродолжительности и нечеткости границ не выделялась.

ческую и сезонную изменчивость численности основных компонентов стай на западном склоне Баргузинского хребта и на Южном Урале.

В других районах количественное соотношение компонентов синичьих стай может быть иным. По Н. П. Наумову (1923), в Московской обл. максимальное число гаичек зимой в стае — 30, среднее — 7,5; поползней соответственно — 3 и 1,6 особи; корольков до 30 птиц; больших синиц — 2 и 1,5; длиннохвостых синиц — 15 и 10; больших пестрых дятлов, пищух и московок по 1 птице. По Лехтонену (Lehtonen, 1958), в Финляндии синичья стая состоит в среднем из 5,3 гаичек, 3,8 хохлатых синиц, 1,5 московок и 0,9 пищух. По-видимому, среднее число входящих в стаю птиц для того или иного сезона является величиной оптимальной и на протяжении всей деятельности стаи изменяется незначительно.

В ряде случаев максимальное и среднее количество особей в стаях определяется общим уровнем численности этих видов. Нашествие московок в начале зимы 1959/60 г., например, повлияло на их численность в синичьих стаях (см. табл. 3).

Эколого-географические условиях определяют тип синичьей стаи, т. е. относительно устойчивое сочетание видов, входящих в агрегацию. Стаи могут состоять из одного вида (гомогенные, или односоставные стаи) или из нескольких видов (гетерогенные, или смешанные), последние в свою очередь можно подразделить на двухсоставные, трехсоставные и многосоставные.

Доминирующий тип агрегации складывается под влиянием тех же самых факторов, которые определяют частоту участия вида и его численность в стае. В Московской обл., по Н. П. Наумову (1923), наиболее обычными были такие типы стай: 1 — буроголовая гаичка+попол-

Таблица 3

Сезонная изменчивость количества особей видов — компонентов синичьих стай Баргузинского и Башкирского заповедников

Вид	Осень		Первая половина зимы		Вторая половина зимы		Начало весны	
Буроголовая гаичка . .	35/3,5	14/5,6	15/3,7	8/4,4	9/3,1	8/3,9	7/4,0	10/5,0
Поползень	5/2,6	1/0,2	5/2,4	2/0,4	5/2,2	1/0,3	5/2,4	2/0,3
Московка . .	7/2,5	4/0,5	40/4,8	4/1,0	15/2,6	2/0,7	10/4,0	—
Длиннохвостая синица .	33/8,3	12/8,1	26/8,4	15/8,7	18/6,2	20/10,5	10/7,0	3/3
Желтоголовый королек .	—	1/менее 1	1/менее 1	2/менее 1	—	1/менее 1	—	1/0,08
Большая синица . .	—	17/6,4	—	5/2,6	—	5/2,3	—	10/3,2
Обыкновенная пищуха .	2/0,1	1/0,2	1/0,2	1/0,1	1/0,2	1/0,1	1/0,1	—
Большой пестрый дятел . .	1/0,1	1/0,09	3/0,2	5/0,2	1/0,2	—	1/0,05	1/0,08

Примечания: Числитель дроби — максимальное количество птиц в стае, знаменатель — среднее. Первая колонка цифр — данные по Баргузинскому заповеднику, вторая — по Башкирскому.

зень+пищуха+королек (иногда); 2 — буроголовая гаичка+поползень+лазоревка+малый пестрый дятел. В Архангельской обл. ведущим типом стаи было сочетание буроголовая гаичка+сероголовая гаичка (Севастьянов, 1961). В Башкирском заповеднике наиболее распространенными комплексами, по нашим наблюдениям, были: 1 — буроголовая гаичка + большая синица; 2 — буроголовая гаичка + московка; 3 — длиннохвостая синица+большая синица. В Баргузинском заповеднике в стаях чаще всего встречались такие сочетания: 1 — буроголовая гаичка+поползень; 2 — буроголовая гаичка+поползень+московка; 3 — буроголовая гаичка+московка.

Виды, образующие доминирующие типы стай, обычно являются наиболее массовыми. В Баргузинском заповеднике наиболее устойчивыми компонентами синичьих стай были буроголовые гаички и поползни. В 1958—1959 гг. встречаемость стай такого состава достигала 64%; далее шел тип стай буроголовая гаичка+поползень+московка, отмеченный в 10,2% случаев. На остальные сочетания, образующие более 10 типов агрегаций, приходилось около 26%.

В 1959—1960 гг. на долю стай типа буроголовая гаичка+поползень, приходилось 28,7%, на комплекс буроголовая гаичка+поползень+московка — 22,5% и на сочетание буроголовая гаичка+московка — 25,6%. Высокая численность московок и их частая встречаемость, особенно в горнолесном поясе Баргузинского хребта, изменили соотношение типов стай, но ведущая роль все же сохранилась опять-таки за комплексом буроголовая гаичка+поползень.

В 1960—1961 гг. численность московок оставалась высокой, поэтому значительно возросла встречаемость стай типа буроголовая гаичка+поползень+московка (38,5%); далее следовал тип буроголовая гаичка+поползень (37,7%) и, наконец, буроголовая гаичка+московка (10,2%).

Во всех районах, видимо, образование синичьих стай идет одним путем: от непрочных летних скоплений до относительно определенных зимних агрегаций (Михеев, 1950), которые в самом начале весны разрушаются. В конце лета и осенью чаще встречаются многосоставные стаи, содержащие от четырех и более компонентов. В это время к синичьим стаям присоединяются, правда на непродолжительное время, такие птицы, как пеночка (зарничка, таловка, корольковая — в Баргузинском, теньковка и весничка — в Башкирском заповедниках), коньки (пятнистый на востоке и лесной на западе), серая славка, зяблики, овсянки, юрки и даже снегири, щуры и чечетки. Но эти факультативные компоненты не определяют ни структуры, ни типа агрегации и практически в жизни стаи существенной роли не играют.

В начале зимы, особенно в ее второй половине, уменьшается встречаемость многосоставных стай; агрегации делаются мельче и начинают преобладать двух- и односоставные стаи с невысокой численностью входящих в них особей. Зимой, в наиболее суровый во всех отношениях период, в Баргузинском и Башкирском заповедниках преобладают двухсоставные стаи, причем в первом их наибольшая встречаемость приходится на первую половину зимы, а во втором — на вторую.

Уменьшение числа многосоставных стай и сокращение их величины можно объяснить ухудшением экологических условий. По-видимому, усиливающаяся к этому времени межвидовая и внутривидовая конкуренция ослабляются через упрощение состава и дробление агрегаций, через рассредоточение их по охотничьих участкам. Однако в целом объединение в стаи не нарушается.

Весенние агрегации не такие прочные, как поздней осенью или зимой: они часто и быстро распадаются, и птицы держатся парами или одиночками, но при резком ухудшении погоды, даже в середине весны, могут вновь возникать стаи, правда, неопределенного состава и численности.

Распад синичьих стай происходит, видимо, через временные образования небольших, преимущественно односоставных стай. Это явление прослежено нами в Баргузинском заповеднике, но на Южном Урале мы его не наблюдали. Однако ранневесеннее увеличение числа особей одного вида в смешанных стаях, например гаичек и больших синиц, позволяет предположить, что и здесь этот процесс, по-видимому, имеет место. Возможно, что на Южном Урале он происходит быстрее и не так заметно, тем более что в этот период на Южном Урале преобладают весенние типы погод, а не зимние, как на западном склоне Баргузинского хребта.

ЛИТЕРАТУРА

Герке А. А. К биоценологии синичьих стай. «Зоол. журн.», 1932, т. XII, вып. 3—4.

Груздев В. В. Скопления и стаи насекомоядных птиц в лесу. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1955, вып. 4.

Дубровский Ю. А. Экологические особенности стай длиннохвостых синиц (*Aegithalos caudatus* L.). «Зоол. журн.», 1958, т. XXXVII, вып. 2.

Зархидзе В. А. Материалы по сезонной динамике синичьих стай. Вторая всесоюзн. орнитологич. конф. Тез. докл. М., 1959, вып. 2.

Малышев Л. И. Вертикальное распределение растительности на побережье Байкала. «Изв. Восточно-Сибирского фил. АН СССР», 1957, № 10.

Михеев А. В. К вопросу формирования стай у птиц и распределение выводков. «Зоол. журн.», 1950, т. XXIX, вып. 2.

Наумов Н. П. К биологии синиц. «Тр. Моск. лесного ин-та», 1923, вып. 1.

Осмоловская В. И., Формозов А. Н. Очерки экологии некоторых полезных птиц леса. Сб. «Птицы и вредители леса». Изд. МОИП, 1950.

Севастьянов Г. Н. Состав и стации синичьих стай. «Зоол. журн.», 1961, т. XI, вып. 12.

Филонов К. П. К вопросу динамики синичьих стай Баргузинского заповедника. «Тр. Башкирск. гос. заповедн.», 1963, вып. 2.

Филонов К. П. Очерк сезонного развития природы Башкирского заповедника. «Тр. Башкирск. гос. заповедн.», 1963, вып. 2.

Флинт В. Е., Шилова-Красова С. А. К методике наблюдений за синичьими стаями. «Зоол. журн.», 1955, т. XXXIV, вып. 6.

Lehtonen Leo. Triaisparvista ja niiden eiikunnoista. «Ornis Fennica», 1958, vol. 35, Nr. 2—3 (цит. по резюме).

ПАЛЕОРНИТОЛОГИЯ

Е. Н. Курочкин

ОБЗОР ПАЛЕОГЕНОВЫХ ПТИЦ АЗИИ

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

Функциональная организация и строение скелета ставят птиц на особое место среди других позвоночных в палеонтологическом отношении. Скелет птиц, и прежде всего череп, очень изящен. Кости посткраниального скелета тонкие и полые, легко разрушаются и при первичном захоронении, и при перезахоронении. Главным образом по этой причине птицы так редко встречаются в ископаемом состоянии. Захоронение и последующее сохранение животных в ископаемом состоянии так или иначе связаны с водоемами, на дне которых после заноса трупа или части его происходит процесс фоссилизации. Вне воды этот процесс почти невозможен. Мертвые млекопитающие и рептилии в воде тонут, трупы птиц — плавают на поверхности, уничтожаются хищниками и подвергаются всевозможным воздействиям. Поэтому только при самом благоприятном стечении обстоятельств скелеты птиц сохраняются в ископаемом состоянии целиком. Таким условия возможны на илистых отмелях или в приливно-отливной полосе побережий, где происходит быстрое накопление тонких осадков, в последующем дающих разнообразные сланцеватые породы.

В ископаемом состоянии редкие отпечатки скелетов птиц из подобных отложений сопутствуют многочисленным отпечаткам рыб. К морским отложениям олигоцена и миоцена Кавказа, Франции, запада США и Мексики приурочено большинство местонахождений с ископаемым материалом такого рода. Почти все птицы в этих находках являются морскими или прибрежными, представляя отряды веслоногих, гусеобразных, трубконосых и ржанкообразных. Большая же часть палеорнитологического материала попадает к палеонтологам в виде эпифизов костей конечностей. Такая сохранность по всей вероятности, предполагает захоронение уже после того, как труп птицы был размацерирован или растащен хищниками и обломки костей попали в благоприятную для фоссилизации обстановку. Поэтому птицы в ископаемом состоянии никогда не образуют сколько-нибудь значительных скоплений.

Палеозоогеографическая ценность птиц разных групп неодинакова. Наибольший интерес представляют птицы суши — леса и открытых биотопов, так как они более определенно характеризуют ландшафтную обстановку, имеют узкую экологическую приуроченность и в большинстве случаев более узкий ареал, ориентированный на ландшафтные

зоны, по сравнению с водными птицами. Например, среди дроф в общем сравнительно однородного подотряда, отдельные представители рода *Otis* связаны с определенными биотопами. Крупные виды, такие, как *O. tarda*, обитают в степях с высоким и плотным травостоем, виды средних размеров, подобные *O. undulata*, связаны с полупустынными ландшафтами, мелкие дрофы, как *O. tetrax*, распространены по полынным полупустыням и степям. Но птицы суши составляют незначительный процент от всех ископаемых птиц, так как их трупы быстро уничтожаются, а скелеты на воздухе разрушаются. Большинство ископаемых птиц являются водными и околоводными. Их сохранению благоприятствует среда обитания. Вероятность попадания костей уток, бакланов, чаек, гагар и им подобных птиц в подходящие для сохранения условия, безусловно, гораздо выше, чем у птиц, обитающих в лесу или саванне. Но водные биотопы гораздо однороднее, во многом сходны даже на разных континентах, а водные птицы распространены в общем гораздо шире, чем птицы леса или степи.

Фрагментарные ископаемые остатки птиц в виде головок длинных костей посткраниального скелета имеют неопределенный вид, на несведующий взгляд представляют незначительную ценность, хотя палеорнитологу говорят о многом, и попадают на полки с неопределимыми сборами.

В местонахождениях ископаемые птицы часто сопутствуют грызунам, мелким хищным и парнопалым млекопитающим и черепахам (кости ископаемых птиц часто путают с костями черепах). Местонахождения с материалом такой сохранности — отдельные фрагментарные кости, рассеянные в толще осадка,— образовывались в свое время по руслам рек или пляжным выбросам. Без сомнения, таковыми являются среднеолигоценовые местонахождения Челкар-Нура и Донгуз-Тау в Центральном Казахстане, Татал-Гол в МНР, руссильонские — Этулия, Котловина и другие на юге Молдавии, позднеплиоценовые — Хиргис-Нур, Чоно-Хариах и Дзабхан-гол в Котловине Больших озер в МНР. В подобных местах можно вести целенаправленный сбор птичьих остатков.

Специфика палеонтологических сборов здесь исключает большие раскопки: необходим тщательный сбор костей непосредственно из слоя или смыва и проведение промывки породы. Местонахождения другого рода с большим количеством птиц представлены накопленными костными остатками в карстовых щелях и воронках, подобные местонахождению позднеплиоценового возраста в Одесских катакомбах на юге Украины или раннемиоценовому—Винтерсгоф около Ейхштета в ФРГ. Остатки птиц сопутствуют здесь гораздо более многочисленным млекопитающим. Четвертичные птицы бывают многочисленны в пещерах, где концентрируются благодаря естественному вмыву, деятельности хищных животных или человека.

Изучение фрагментарного палеорнитологического материала требует сравнительных остеологических коллекций современных птиц. Описания и даже прекрасно выполненные рисунки мало помогут, потому что различия в строении костей посткраниального скелета у близких видов, родов, а подчас и у семейств так незначительны, что тонкие детали структуры невозможно показать в описании или рисунке. Если различия между близкими видами млекопитающих можно отразить даже в схеме жевательной поверхности зубов, то для птиц это исключено. Необходимо непосредственное сравнение ископаемых костей с костями современных птиц. Методологическия такая постановка вопроса в изучении ископаемых птиц полностью оправдана морфологической

монолитностью всего класса птиц. Строение костей скелета, в общем, однопланово не только у современных птиц, но и у птиц третичных. Большинство известных меловых птиц уже представляют современные отряды, а особенности морфологии их скелета укладываются в возможные варианты, известные у птиц сейчас. Немногочисленные необычные ископаемые птицы, наподобие меловых ихтиорнисов или палеогеновых одонторнисов — скорее исключение, чем правило. Они представляют, по-видимому, реликтовые немногочисленные группы своего времени. Авифауну мела, как показали недавние палеорнитологические исследования, в основном составляли килевые птицы типичного облика (Brodkorb, 1963).

Скелет птиц, как и большинство других систем организма птиц, очень консервативен. Возможность летать дает птицам много преимуществ, но, с другой стороны, ставит организм в определенные биохимические рамки, за которыми эта возможность исключена, что крайне ограничивает спектр новоприобретений и структурных изменений у птиц. Адаптивные перестройки у птиц идут поэтому максимально экономичным путем, в основном через новые функциональные отношения, связанные с незначительными структурными изменениями. Принцип экономии (Гофман, 1969) приложим к птицам в большей мере, чем к каким-либо другим животным. По этой же причине у птиц невелика и индивидуальная изменчивость скелетных структур, что очень важно для палеорнитологии и функциональной морфологии, так как позволяет пользоваться при сравнении небольшим числом экземпляров. Индивидуальная изменчивость у птиц не затушевывает структурные отличия близких форм.

Разнообразие биологических типов птиц, большое число экологических ниш, занимаемых ими, возможность обитания нескольких близких видов в одном биотопе обусловлены у птиц иными, чем у других животных, особенностями организации. Перовой покров, определивший у птиц основное направление в эволюции локомоторного аппарата, определил тем самым и способы передачи информации между особями в сообществе, общий облик птиц и специфичный экстерьер отдельных форм, во многом обусловил и их экологическую специфику. В то же время, лётные характеристики близких видов и родов птиц довольно близки. В узком экологическом смысле образ жизни и биологические особенности видов птиц в большинстве случаев связываются с особенностями функциональной организации клюва и задних конечностей, а не крыльев. Не случайно в определителях и руководствах по птицам разнообразие биологических типов птиц иллюстрируется рисунками клювов и лап птиц.

Тонкая специализация челюстного аппарата у птиц во многом обусловлена кинетизмом их черепа — подвижностью верхней челюсти относительно мозгового черепа, сопряженностью движений верхней и нижней челюстей через quadratum, jugale и pterygoideum и гибкостью ветвей нижней челюсти. Челюстной аппарат птиц выполняет множество функций потому, что именно к нему перешли многие функции грудных конечностей других животных. Клювом птицы берут пищу, отделяют пищевые объекты от непищевых, умерщвляют добычу, приводят в порядок перо, переносят птенцов, строят гнезда и т. д.

Тазовые конечности птиц выполняют функции поддержания птицы при стоянии и сидении, передвижения птицы при бегании, ходьбе, лазании, плавании и нырянии, наконец, разного рода хватательные, функции чесания и оправления оперения, устройства гнезда, умервщления, переноса и расчленения добычи, вытаптывания ее. В частных

случаях все направления узкой специализации всецело отражены в строении тазовых конечностей, особенно их дистальных отделов. Приспособление к бегу связано с укорочением пальцев, удлинением trochlea dig. III, иногда с полной редукцией trochlea dig. II. Хватательные функции ведут к автономизации движений отдельных пальцев, их сгибательных мускулов и соответственно к обособлению каналов сухожилий сгибателей пальцев в hypotarsus. В свою очередь, морфологически хорошо различаются приспособления, связанные со схватыванием добычи и с удержанием птицы на ветвях деревьев. Адаптации к разным формам движения птиц в воде и под водой ярко отражены в строении лапы и всей тазовой конечности, так же как и многие другие.

В палеонтологическом отношении кости различных частей скелета птиц имеют разную «ценность». Клювы и вообще черепной материал встречаются в ископаемом состоянии у птиц исключительно редко. Большая часть палеорнитологического материала представлена остатками костей грудных и тазовых конечностей и пояса грудных конечностей. Среди них наибольшая ценность принадлежит костям тазовых конечностей, так как по ним устанавливается не только систематическая принадлежность, но и экологическая специфика ископаемых форм, чего по костям грудных конечностей обычно выяснить не удается.

Возможность свободного перемещения птиц в пространстве благодаря полету создает подчас представление об отсутствии у них тесной связи с определенными биотопами, ландшафтами и зоогеографическими районами. Выше мы уже говорили о различной оценке в этом отношении птиц водных и сухопутных. Для первых во многом это так, но большинство сухопутных птиц имеет очень узкие экологические привязанности. Смущает сезонность передвижений птиц. Но и в этом случае, каждый вид связан во время перелета с определенным экологическим руслом.

ОБЗОР МАТЕРИАЛОВ ПО ПТИЦАМ ПАЛЕОГЕНА АЗИИ

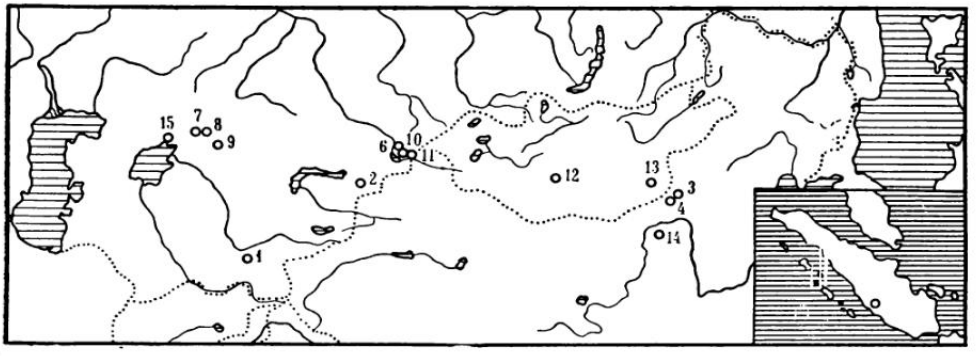
Палеогеновые птицы Азии известны по случайным находкам и описаниям. Систематическое исследование и сбор ископаемого материала по ним не проводились, а опубликованные данные не могут быть основой для анализа авифаун, экологических комплексов и эволюции птиц в палеогене Азии. Но в последние годы были получены новые, сравнительно обширные палеорнитологические материалы из олигоценовых местонахождений Казахстана. Они добыты экспедициями Палеонтологического института АН СССР, где и хранятся, но изучены нами только предварительно. Даже в таком предварительном виде соединенные со всеми прежними сведениями, они позволяют представить некоторые черты истории птиц в палеогене Азии и исследовать их с палеозоогеографических позиций.

Обзор третичных птиц СССР, включающий и несколько палеогеновых находок, опубликован Бурчак-Абрамовичем (1958). Несколько эоценовых птиц из Внутренней Монголии (Китай) описано Уэтмором (Wetmore, 1934). Своеобразные нижнеолигоценовые птицы из юго-восточной Гоби (Монголия) изучены Козловой (1960). Отдельные формы описаны Ламбрехтом (Lambrecht, 1930), Тугариновым (1940), Гуреевым (1949) и Курочкиным (1968а, б). Указание Аубекеровой (1965) на находку в Мын-еске-суеке (средний олигоцен, Казахстан) *Aquila* sp. не подтвердилось.

Новый материал по птицам получен из среднеолигоценовых местонахождений в районе солончака Челкар-Тенгиз в Центральном Казах-

стане, из окрестностей Джезказгана и из Зайсанской котловины. Он включает 78 фрагментов костей птиц, большая часть из которых может быть подробно изучена и описана.

В общем виде находки палеогеновых птиц приурочены в Азии к трем территориям: Центральный Казахстан, Восточной Казахстан — к востоку от оз. Зайсан и Центральная Азия — южная часть Монголии и прилегающие провинции Китая. Отсюда известно большинство птиц палеогена (рисунок). Остальные представлены отдельными находками в верхнем эоцене Ферганы в Узбекистане — *Eobalearica tugarinovi* (Гу-



Картосхема местонахождений палеогеновых птиц на территории Азии

Эоцен: 1 — Фергана, Андарак; 2 — Андреевка; 3 — Ирдын-Манга; 4 — Ирен-Дабасу; 5 — Суматра. Ранний олигоцен: 6 — Жонгиз-Шоки. Средний олигоцен: 7 — Кур-Сай и Мын-Сай; 8 — Донгуз-Тау; 9 — Кызылкак; 10 — Кусто; 11 — Кусто-Кызылкаин; 12 — Татал-Гол; 13 — Эргиль-Обо; 14 — Ордос, Сен-Жак. Поздний олигоцен: 15 — Агыспе

реев, 1949), в среднем эоцене Суматры — *Protoplotus beauforti* (Ламбрехт, 1930) и Gruidae gen. в олигоцене Ордоса, Китай (Teilhard de Chardin, 1926).

В верхнем эоцене из местонахождения Ирдын-Манга во Внутренней Монголии Уэтмором (1934) приведены *Eogrus aeola, Telecrex grangeri* и птица из отряда хищных, скорее всего, из подсемейства Buteoninae. Там же приводятся неподтвержденные данные о находке *Eogrus aeola* в другом эоценовом местонахождении Внутренней Монголии — в окрестностях Ирен-Дабасу. Дополнительный материал по этому журавлю (11 дистальных фрагментов тибиотарсуса и тарсометатарсуса) получен из Ирдын-Манги в 1959 г. Вместе с материалами по *Eobalearica* и *Protoplotus* этим и ограничиваются все данные о птицах эоцена.

Гораздо обширнее сведения об олигоценовой авифауне. Они фрагментарны для нижнего и верхнего олигоцена, но это не выглядит удивительным, поскольку общее число местонахождений с позвоночными этого возраста незначительно.

В нижнем олигоцене Восточного Казахстана из аксыирской свиты описан *Cygnavus formosus* (Курочкин, 1968б). Из нижнеолигоценовых слоев местонахождения Эргиль-Обо указаны *Proergilornis minor* и *Ergilornis rapidus* (Козлова, 1960). Отсюда же под вопросом приводится *Eogrus* sp. (Уэтмор, 1934).

Подавляющее большинство палеогеновых птиц найдено в среднем олигоцене Казахстана и Монголии. Для Монголии из местонахождения Татал-Гол в Долине озер описаны мелкие хищные птицы и пастушковые (Курочкин, 1968а, 1969). Два хищника относятся к новым родам — *Gobihierax edax* и *Venerator dementjevi*. Третий помещен в современ-

ный род *Buteo* под названием *B. circoides*. *Buteo* известен в ископаемом состоянии начиная со среднего олигоцена Северной Америки. Пастушковые представлены здесь новым видом *Palaeorallus alienus*, другая форма которого описана из нижнего эоцена Северной Америки.

В Центральном Казахстане птицы найдены в классических местонахождениях индрикотериевой фауны в районе солончака Челкар-Тенгиз. Отсюда А. Я. Тугариновым (1940) описан *Agnopterus turgaiensis* и нами *Cygnopterus lambrechti, Somateria* sp., *Limicorallus saiensis* и *Megagallinula harundinea* (Курочкин, 1968б). Из этого района получена и большая часть материалов последних лет. Из оврагов Кур-Сай и Мын-Сай на Челкар-Нуре по северной окраине Челкар-Тенгиза определены в этих сборах Pelecaniformes, несколько Anatidae, Cygninae, Accipitres, Galliformes, Gruidae, Fulicinae и Otididae. В Донгуз-Тау — другом местонахождении на северо-восточной окраине Челкар-Тенгиза, установлены следующие птицы: Gaviiformes, Podicipediformes, Ardeiformes, Threskiornithinae, несколько Anatidae, Cygninae, Anserinae, Rallidae, Fulicinae, Otididae и Charadrii.

В последние годы в Центральном Казахстане южнее Джезказгана открыто и раскапывалось местонахождение Кызылкак, расположенное на северном борту одноименной котловины. Его возраст датировался средним олигоценом (Клебанова, 1965). Но материалы по млекопитающим, полученные из Кызылкака в 1968 г., ставят такую датировку под сомнение, так что они могут быть уточнены, скорее всего, в сторону большей древности отложений. В Кызылкаке найдено несколько фрагментов птичьих костей. Среди них установлены Podicipediformes, *Aquilavus* sp., Gruidae и несколько Otidiae.

В Восточном Казахстане в 60 км к югу от оз. Зайсан новые материалы по птицам происходят из местонахождений Кусто и Кусто-Кызылкаин, отложения которых датируются по фауне млекопитающих и черепах кустовской свитой среднего олигоцена. Здесь определены Phoenicopteri, Anatidae, Cygninae, *Cygnopterus* sp. и *Eogrus* sp.

В верхнем олигоцена (Агыспе) на северо-западном берегу Аральского моря найдены только утки — *Anas oligocaena* и несколько Anatidae (по опубликованным (Тугаринов, 1940) и новым предварительным данным — в последнем случае к ним добавляется куриная птица).

Таким образом, из палеоцена Азии птицы неизвестны совсем. В эоцене найдены вымерший *Protoplotus* современного семейства Anhingidae, вымерший *Eobalearica* современного подсемейства Balearicinae, вымерший *Eogrus* ископаемого подсемейства Eogruinae, вымерший *Telecrex,* ископаемого подсемейства Telecrecinae и представитель современного семейства Accipitridae. Все птицы, известные сейчас для эоцена Азии, входят в современные семейства, частью представляют вымершие подсемейства, но все относятся к вымершим родам.

В олигоцене найдены птицы только двух вымерших семейств — Ergilornithidae *(Proergilornis* и *Ergilornis)* и Agnopteridae *(Agnopterus)*, остальные относятся к семействам, живущим и ныне — Anatidae, Rallidae, Accipitridae. Почти все, за исключением *Anas* и *Buteo*, представлены вымершими родами. В новых материалах из олигоцена Казахстана также обнаруживаются почти исключительно современные семейства и подсемейства птиц, кроме Eogruidae из Кусто в Восточном Казахстане.

Значительный интерес представляют некоторые олигоценовые формы птиц, сочетающие особенности строения разных современных отрядов. К ним относятся *Limicorallus* из индрикотериевой свиты Челкар-Нуры, сходный одновременно с куликами и пастушковыми; среди новых

материалов из Донгуз-Тау кулик из Scolopacidae со структурными особенностями чистиковых (по коракоиду) или во всяком случае с особенностями строения, указывающими на его адаптацию к подводному полету. В новых сборах с Челкар-Нуры имеется кармометакарпус птицы из отряда веслоногих, сочетающий особенности строения Phalacrocoracidae и Anhingidae.

КОМПЛЕКСЫ ПТИЦ ПАЛЕОГЕНА АЗИИ

В палеозоогеографическом отношении особый интерес представляет экологический облик палеогеновых птиц. Основные вопросы, постановка задач и предмет палеозоогеографии даны Флеровым (1964). Об образе жизни и среде обитания ископаемых птиц можно судить по аналогии между палеогеновыми и современными птицами, входящими в близкие семейства или подсемейства, поскольку во многих случаях, например с бакланами, гусеобразными или дрофами, нет оснований подозревать существенную разницу в образе жизни у этих птиц в современности и в палеогене. При изучении палеогеновых форм, не имеющих аналогов в родственных таксонах современной фауны, об основных чертах их образа жизни приходится судить на основании изучения морфологических особенностей в строении отдельных костей скелета. Такие случаи при изучении палеогеновых птиц встречаются крайне редко. В основных чертах птицы эоцена и олигоцена мало отличаются от современных. Здесь целесообразно рассмотреть состав ископаемых форм птиц по отдельным местонахождениям. Единичные находки остатков птиц в одном местонахождении можно при этом не учитывать.

В нижнеолигоценовом местонахождении Эргиль-обо и юго-восточной Монголии наряду с *Eogrus aeola* найдены остатки двух журавлеобразных птиц *Proergilornis minor* и *Ergilornis rapidus*. Второй палец тазовых конечностей был у них практически редуцирован, третий и четвертый были, по-видимому, короткими и широкими. Есть основания полагать, что эргильорнисы, так же как и урмиорнисы плиоцена Азии и Европы, если их считать филогенетически связанными, не могли летать, а были приспособлены к бегу на открытых местах. В этом отношении они представляют полную аналогию с африканским страусом современности и азиатским страусом плиоцена (Курочкин, Лунгу, 1970), занимая сходную с ним экологическую нишу. Присутствие эргильорнисов в фауне Эргиль-обо определенно указывает на распространение в раннем олигоцене в этом районе открытых пространств с редкой наземной растительностью. Причем условия здесь были, по всей вероятности, таковы, что эргильорнисты могли держаться на протяжении всего года.

Птицы Татал-гола в средней Монголии по существу своему не могут прояснить какие-либо стороны биотопической обстановки. Три хищника из Accipitridae — *Gobihierax*, *Venerator* и *Buteo* могли быть в равной степени обитателями и леса, и открытых мест. Судить определенно об их образе жизни невозможно, так как современные ястребиные обитают в очень разнообразной обстановке, правда, отдельные роды, даже с большим количеством видов, связаны в распространении в общем со сходными ландшафтами. Олигоценовые же хищники из Татал-гола прямых связей с современными хищниками не имеют. Приближенно можно сказать, что *Venerator* и *Buteo* имели облик современных канюков, а *Gobihierax* — ястреба. Очень обобщенно это предполагает наличие в среднем олигоцене в районе Татал-гола как участков с древесной растительностью, так и открытых биотопов. Присутствие в Татал-голе пастушка *Palaeorallus*, близкого по функциональным особенностям

дистальной части голени к современному Crex, показывает на распространение лугообразных увлажненных биотопов. Такие особенности строения дистального эпифиза голени *Palaeorallus*, как расположение отпечатка сухожилия m. peroneus brevis на наружной поверхности эпифиза, расположение ligamentum transversum ossificatum под острым углом к продольной оси кости, симметричная ориентация всего эпифиза, подтверждают сухопутные, а не водные адаптации этого пастушка. Все эти данные приводятся нами со множеством оговорок и в них можно было очень сомневаться, если бы не подтверждение существования таких же условий в Татал-голе экологическим анализом фауны млекопитающих.

Несравненно с большей уверенностью можно говорить об условиях обитания птиц в среднем олигоцене в Центральном Казахстане в районе современного солончака Челкар-Тенгиз. Новые данные по птицам из местонахождений Челкар-Нуры и Донгуз-Тау целесообразно объединить, так как они разделены всего тридцатью километрами по прямой и нет оснований ожидать существенную разницу в ландшафтной обстановке на таком небольшом расстоянии. Следует, тем не менее, иметь в виду, что на некоторые различия комплексов птиц в этих двух местах могли повлиять причины тафонометрического порядка.

В Донгуз-Тау и на Челкар-Нуре разнообразны и многочисленны птицы водного комплекса: Gaviiformes, различные Anatidae, Cygninae, Anserinae, *Cygnopterus, Somateria*. Вместе с ними хорошо представлены птицы, связанные в своей жизни с разного типа болотами, заросшими травянистой и древесной растительностью, и с мелководьями. К первым относятся *Megagallinula*, различные другие Rallidae, Fulicinae, Ardeiformes, Threskiornithinae, Podicipediformes и Pelecaniformes из новых материалов. Ко вторым — Limicorallus, Agnopterus, Charadrii, возможно, некоторые Gruidae; Ardeiformes и Threskiornithinae должны были быть связаны с мелководьями, как с местами кормежек. Крупные лебеди этой фауны, гагары и многие Anatidae показывают на присутствие водных биотопов с обширным зеркалом чистой воды. Водные или околоводные птицы составляют, следовательно, большую часть птиц в Донгуз-Тау и на Челкар-Нуре. Это не отражает действительно существовавшего положения, поскольку водные птицы попадают в захоронение в первую очередь и поэтому почти всегда составляют большинство в местонахождениях, образовавшихся по руслам потоков или на пляжных выбросах. Но здесь представлены птицы и открытых сухих местообитаний — Galliformes и несколько Otididae. В этот комплекс могли входить и некоторые Gruidae. Дальнейшее изучение материалов позволит определить более точно и таксономическое положение, и экологический облик птиц Донгуз-Тау и Челкар-Нуры. Таким образом, можно с уверенностью полагать, что в среднем олигоцене в районе северного побережья современного Челкар-Тенгиза были обширные водоемы с пространствами открытой воды, с участками мелководий и с болотоподобными биотопами, покрытыми низкорослой и древесной растительностью. Были и ландшафты открытые, сухие, сходные по своему типу с современными саваннами.

Птицы местонахождения Кызылкак немногочисленны, но очень характерны по своим экологическим особенностям. Присутствие здесь мелких Otididae и Gruidae указывает на открытые ландшафты, причем, надо полагать, с достаточно плотным, но низкорослым растительным покровом. Podicipediformes были, очевидно, связаны с какими-то водными стациями. Определенно характеризовать среду обитания Aquilavus затруднительно.

Птицы среднего олигоцена из Восточного Казахстана (Кусто и Кызылкаин) по новым находкам представляют также почти исключительно водный комплекс — Anatidae, Cygninae, Cygnopterus и Proenicopteri. Они определенно указывают на присутствие водных местообитаний, обозначить которые более точно было бы преждевременным ввиду предварительного характера изученности этих материалов. Вместе с ними найдены фрагментарные остатки Eogrus. Остатки *Anas oligocaena*, нескольких Anatidae и Galliformes из позднего олигоцена Агыспе не дают материалов для рассуждений о деталях обстановки их обитания.

Характеристика ландшафтов на палеорнитологическом материале в раннем олигоцене на Эргиль-обо, в среднем — в Центральном Казахстане и в Монголии во всех отношениях подтверждает палеозоогеографический анализ фаун млекопитающих этого возраста (Флеров, 1961). В общем виде материалы по птицам показывают в Монголии в олигоцене более аридную обстановку, по сравнению с Казахстаном. Так приходится считать, обращаясь не только к преобладанию хищных и журавлиных птиц в Монголии, но и учитывая такое негативное свидетельство, как отсутствие в монгольских местонахождения гусеобразных, всегда встречающихся в местонахождениях подобного типа в других районах.

В среднем олигоцене Казахстана представлен преимущественно комплекс водно-болотных птиц, по понятным тафономическим причинам попадающих в захоронения в первую очередь. Сухопутные птицы почти отсутствуют, хотя нет оснований не принимать их вовсе. Немногие дрофинные оказались в составе палеоавифауны, скорее всего, будучи связанными с водой на водопоях. Захоронение хищных птиц происходит чаще всего, по-видимому, случайно. Эта группа птиц дает немного для палеозоогеографического анализа.

СРАВНЕНИЕ ПТИЦ ПАЛЕОГЕНА АЗИИ, ЕВРОПЫ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

Выяснение связей птиц палеогена Казахстана и Монголии с птицами других областей затруднительно по ряду причин. Прежде всего, тут имеет большое значение ограниченность материалов, описанных к настоящему времени. Большая их часть, как можно видеть из предшествовавшего изложения, получена в самое последнее время и изучена только предварительно. Подобное сравнение затруднено и характером палеорнитологического материала, поскольку возможность сопоставления ископаемых форм птиц, представляющих на разных территориях одну и ту же систематическую группу — подсемейство или семейство, но описанных по фрагментам различных элементов скелета, очень ограничена и требует известной осторожности. Здесь можно привести только несколько примеров распространения близкородственных птиц палеогена в Азии, Европе и Северной Америке.

Ископаемые птицы Западной Европы и Северной Америки известны для палеогена несравненно лучше, чем в Азии. По ряду местонахождений можно определить основные черты авифауны отдельных территорий в данное геологическое время: в Европе для верхнепалеоценовых лондонских глин о. Шеппи в Англии, верхнеэоценовых гипсов Монмартра во Франции, верхнеэоценового местонахождения Хордуэлл в Англии, верхнеэоценовых или нижнеолигоценовых фосфоритов Керси во Франции, откуда описано около 30 родов птиц, для целой группы аквитанских местонахождений Франции (Сан-Жеран Ле Пьи, Ланги, Пью де Дом и других), давших в общей сложности более 60 родов ископаемых птиц. В Северной Америке наиболее богатые птицами место-

нахождения находятся в США. Большое количество птиц описано из верхнепалеоценовых отложений у Хорнерстауна в Нью-Джерси, среднеэоценовых местонахождений округа Уинта в штате Уайоминг и группы нижне- и среднеолигоценовых местонахождений округа Уилд в Колорадо.

Eogrus, установленный в верхнем эоцене (Ирдын-Манга) и нижнем олигоцене (Эргиль-обо и Кусто) в Азии, ближе всего стоит к *Palaeogrus princeps* Portis из среднего эоцена Италии, у которого также намечается относительное уменьшение наружного мыщелка дистального эпифиза тибиотарсуса и внутреннего блока тарсометатарсуса, определяющие адаптации этих птиц к бегании. Eogruidae через *Palaeogrus* могут быть связаны с двухпалыми нижнеолигоценовыми монгольскими Ergilornithidae, у которых эти особенности строения достигли своего крайнего выражения. Можно предполагать, что Ergilornithidae родственны плиоценовым Urmiornis (Иран, Украина, Молдавия, Восточный Казахстан). *Cygnavus formosus* из нижнего олигоцена Восточного Казахстана (Жонгиз-Шоки), безусловно, сравним с другим видом этого рода C. *senckenbergi* (Lambrecht, 1931) из нижнего миоцена Западной Германии.

Среднеолигоценовые *Cygnopterus* Центрального Казахстана (Челкар-Нура) и Восточного Казахстана (Кусто) близки к *Cygnopterus affinis* (Van Beneden, 1883), из среднего олигоцена Бельгии. *Agnopterus turgaiensis,* описанный А. Я. Тугариновым (1940) из среднего олигоцена Центрального Казахстана, представлен в верхнем эоцене Англии и Франции двумя другими видами. *Aquilavus* (новый материал из Казахстана, Кызылкак, средний олигоцен) широко представлен несколькими видами в Западной Европе с верхнего эоцена до нижнего миоцена. Один вид *Palaeorallus*, по всем данным близкий к современным луговым пастушкам *Crex*, описан из среднего олигоцена Монголии, а другой — *P. troxelli* (Wetmore, 1931) — из раннего эоцена штата Уайоминг в США. *Megagallinula* из среднего олигоцена Челкар-Нуры обнаруживает сходство с нижнеолигоценовым Palaeocrex из округа Уилд штата Колорадо в США. Среднеолигоценовая гагара из Центрального Казахстана (новые материалы по Донгуз-Тау), возможно, относятся к роду *Colymboides*, два вида которого известны в верхнем эоцене Англии и нижнем миоцене Франции. Виды современного рода *Anas* представлены, наряду с верхнеолигоценовой *A. oligocaena* в Казахстане, 5 видами в нижнем миоцене Западной Европы.

Из приведенных материалов должно быть очевидным, что делать какие-либо выводы о связях фауны птиц палеогена Азии с фаунами птиц других территорий на определенных этапах геологической истории пока явно преждевременно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение интересно остановиться на значении Тургайской обл. в эволюции водных птиц Палеарктики во второй половине палеогена. Ряд моментов, несмотря на общую ограниченность материалов, заставляет рассматривать этот район как центр формирования отдельных форм и экологических комплексов водных и околоводных птиц в среднем и позднем олигоцене, из которых на протяжении неогена образовалась в основных чертах фауна водных птиц Палеарктики. В этом нас убеждают следующие факты.

В верхнем олигоцене Тургая найдена *A. oligocaena* — наиболее древний представитель богатого ныне видами рода, явно палеарктиче-

ского генезиса. В Европе несмотря на большое количество описанных олигоценовых птиц Anatinae неизвестны вплоть до нижнего миоцена, когда они становятся представлены сразу несколькими видами в ряде местонахождений этого возраста. Утка из Merginae, т. е. из морских нырковых уток, отнесенная нами к *Somateria*, представляет в среднем олигоцене Тургая также самую древнюю форму этой трибы из известных в настоящее время. В новых материалах из Челкар-Нуры и Донгуз-Тау вновь имеются какие-то представители Merginae и Anatinae.

Не исключено, что в этом же аспекте окажется возможным представить и древних лебедей Тургая, после подробного изучения новых материалов. Пастушковые и кулики, со своей стороны, показывают, что в среднем олигоцене в Тургае существовал ряд форм, соединяющих разные ныне отряды птиц. В строении плечевой кости пастушка *Limicorallus* имеются структуры, специфичные и для куликов. В новых материалах из среднего олигоцена имеется несколько остатков какой-то генерализованной формы Fulicinae и кулик с явными адаптациями к подводному полету, как у Alcae. Все эти вместе взятые данные приводят к мысли о формировании в позднем палеогене на берегах Тургайского пролива ряда водных птиц современного облика, впоследствии распространившихся отсюда в другие области. Дальнейшие исследования подтвердят или опровергнут эти соображения.

Перспектива изучения палеогеновых птиц Азии, так же как и ископаемых птиц вообще, целиком зависит от получения новых материалов. В этом плане имеются определенные надежды. Сейчас известно, какие местонахождения наиболее перспективны в отношении палеорнитологического материала. Так, оправдались прогнозы на нахождение остатков олигоценовых птиц у Челкар-Тенгиза, где нами в 1968 г. было собрано большое количество ископаемых птиц, описанных выше. Этот район может дать много нового и в будущем. Есть основания рассчитывать в ближайшие годы на находки новых ископаемых птиц и в Монголии, в эоценовых и олигоценовых отложениях Эргиль-обо и Долины озер. Не исключено и обнаружение в Азии новых точек с ископаемыми птицами палеогена, какой, например, оказалось местонахождение верхнеэоценовой фауны на р. Чинжилы вблизи пос. Андреевка, Тальды-Кургайской обл., Казахской ССР, где вместе с богатой фауной млекопитающих прекрасной сохранности палеонтологами Института зоологии Академии наук Казахстана были найдены и фрагментарные остатки птиц. Успех во многом зависит и от внимания палеонтологов и геологов к мелким ископаемым остаткам позвоночных.

ЛИТЕРАТУРА

Аубекерова П. А. Новые данные об ископаемых птицах Казахстана. Сб. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Бурчак-Абрамович Н. И. Третичные птицы СССР. «Уч. зап. Азерб. гос. ун-та им. Кирова», сер. биол., 1958, № 1.

Гофман Д. Н. О закономерностях индивидуального развития в эволюции птиц. Сб. «Итоги науки. Зоология». М., ВИНИТИ, 1969.

Гуреев А. А. Первая находка птицы в нижнем палеогене СССР. ДАН СССР, 1949, т. 64, № 2.

Клебанова Н. М. Новое местонахождение среднеолигоценовых млекопитающих в урочище Кызыл-Как. «Палеонтол. журн.», 1965, № 4.

Козлова Е. В. Новые ископаемые птицы из юго-восточной Гоби. «Тр. проблемн. и тематич. совещаний ЗИН АН СССР», 1960, вып. IX.

Курочкин Е. Н. Ископаемые остатки олигоценовых птиц из Монголии. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968а.

Курочкин Е. Н. Новые олигоценовые птицы Казахстана. «Палеонтол. журн.», 1968б, № 1.

Курочкин Е. Н. Новое название для рода *Tutor*, Kurotchkin, 1968. «Палеонтол. журн.», 1969, № 2.

Курочкин Е. Н., Лунгу А. Н. Новый страус из среднего сармата Молдавии. «Палеонтол. журн.», 1970, № 1.

Тугаринов А. Я. Новые данные для третичной орнитофауны СССР. ДАН СССР, 1940, т. 26, № 3.

Флеров К. К. К вопросу о биологической и палеозоогеографической характеристике индрикотериевой фауны. «Палеонтол. журн.», 1961, № 1.

Флеров К. К. Некоторые вопросы палеозоогеографии. «Палеонтол. журн.», 1964, № 3.

Brodkorb P. Birds from the Upper Cretaceous of Wyoming. «Proc. XIII th Internat. Ornithol. Congress», 1963. Itaha.

Lambrecht K. *Protoplotus beauforti* n. gen n. sp. im Schlangenhalsvögel aus dem Tertiär von W.-Sumatra. «Wettenech. Mededeel. Dienst Mijubonn Nederl.». Indië, 1930, Nr. 17.

Teilhard de Chardin. Description des Mammiféres Tertiaires de Chine et de Mongolie. «Ann. de Paléontologie», 1926, t. XV.

Wetmore A. Fossil birds from Mongolia and China. «American Mus. Novitates», 1934, No. 711.

Н. И. Бурчак-Абрамович

ИСКОПАЕМЫЕ ПТИЦЫ ПАЛЕОЛИТИЧЕСКИХ СТОЯНОК КАВКАЗА

Ископаемых птиц палеолитических и мезолитических стоянок Кавказа начали изучать лишь в последнее десятилетие и преимущественно на территории Грузии. Только в 1968 г. к нам поступили небольшие костные материалы по птицам из пещер Краснодарского края и Армении. Значительно раньше началось изучение костных остатков птиц из археологических слоев других областей СССР. Так, еще в 1882 г. вышла большая монография А. А. Иностранцева (1882) «Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера», в которой описанию птиц времени неолита посвящена отдельная глава. В этой работе описано 19 видов птиц, определенных орнитологом М. Н. Богдановым по 120 костям.

Первая работа по птицам палеолита СССР принадлежит А. Я. Тугаринову, описавшему в 1932 г. птиц верхнепалеолитической стоянки Афонтова Гора и птиц из Пещерного Лога в Западной Сибири (19 видов). В 1937 г. вышла работа А. Я. Тугаринова с описанием птиц палеолитических стоянок пещер Крыма. Было описано 50 видов птиц, и в их числе из северных видов — белая куропатка, пуночка, полярный жаворонок, мохноногий сыч, из горных птиц — клушица, альпийская галка. Только в 1950 г. вышла работа В. И. Зубаревой с описанием птиц палеолита Украины (19 видов). Среди них наиболее интересны белая куропатка, полярная сова.

В 1949 г. опубликована статья П. В. Сусловой о птицах палеолита Средней Азии — мустьерских птиц пещеры Тешик-Таш в Узбекистане. В статье описан 21 вид, однако не все кости определены до вида, а только до рода или предварительно со знаком вопроса. В Молдавии первая статья по птицам палеолита датируется 1965 г., когда вышло описание птиц раннего периода верхнего палеолита пещеры Брынзены I (Ганя, Кетрару, 1965). В списке птиц 21 вид, из них более интересны белая и тундряная куропатки, тетерев, стрепет, сапсан и др. В 1964 г. вышла статья тех же авторов с описанием птиц верхнего палеолита (мадлен) грота Дуруиторы. В списке 19 видов, среди них белая и тундряная куропатки, тетерев, какая-то дикая курица, стрепет, степной орел, неясыть и др.

В западной Украине первая работа по верхнеплейстоценовым птицам пещеры Крывчанской Тернопольской обл. опубликована в 1962 г.

И. В. Марисовой и К. А. Татариновым. В списке 22 вида птиц, среди них белая куропатка, дикая курица (*Gallus* sp.), тетерев, дербник, обыкновенная пустельга, болотная сова, сплюшка, ворон, пуночка и др. В последующие годы вышло несколько работ И. В. Марисовой, посвященных птицам палеолита и верхнего плейстоцена и голоцена Западной Украины. В 1963 г. была опубликована новая сводка по птицам палеолита и мезолита пещер Крыма (Воинственский, 1963), а в 1967 г. того же автора сводка по ископаемым птицам Украины, и в том числе птицам палеолита.

Лишь в 1966 г. появилась в свет первая работа по птицам палеолита Кавказа (Бурчак-Абрамович, 1966), посвященная описанию птиц верхнего палеолита пещеры Гварджилас-Клдэ в Имеретии. В статье описывают 11 видов птиц и среди них дикая курица, кавказский тетерев, кавказская большая чечевица, орлан-белохвост и другие. Однако уже и раньше, начиная с 1964 г. в статьях Н. И. Бурчак-Абрамовича по ископаемым птицам Кавказа встречаются упоминания и о птицах из кавказских, преимущественно пещерных, палеолитических и мезолитических стоянок.

Одна из наиболее древних палеолитических стоянок Кавказа — пещера Кударо I в южной Осетии ГрузССР, с культурными слоями, начиная со среднего ашеля-мустье. Археологические раскопки В. П. Любина дали богатый костный материал по млекопитающим (по данным 1959 г. свыше 13 000 единиц), по птицам значительно меньше (около 300 костей), что составило около 2,3% к общему количеству костей млекопитающих. Однако соотношение между видами млекопитающих и птиц совсем другое (40 видов млекопитающих, 23 вида птиц), т. е. количество видов птиц составило до 57,5% от числа видов млекопитающих. После окончательного определения мелких воробьиных птиц еще прибавится несколько видов.

Список птиц стоянки Кударо I: 1 — черная желна, *Dryocopus martius* (L.) — 1 кость/1 взрослая особь[1]; 2 — сизый голубь, *Columba livia* L.— 1 кость/1 взрослая особь (1 ad.); 3 — чирок-свистунок, *Anas crecca* L.—1 кость/1 ad.; 4—утка-широконоска, *Anas clypeata* L.— 1/1 ad.; 5 — белоглазый нырок, *Aythya nyroca* (Güld.) — 1/1 ad.; 6 — красноголовый нырок, *Aythya ferina* (L.) — 1/1ad.; 7 — гусь (серый?), *Anser* sp.— 1/1 ad.; 8 — неясыть, *Strix aluco* L.— 3/2 ad.; 9 — обыкновенный сыч, *Athene noctua* (Scop.) — 1/1 ad.; 10 — лесной сарыч, *Buteo buteo* (L.) — 2/2 ad.; 11 — ястреб-тетеревятник, *Accipiter gentilis* (L.) — 1/1 ad.; 12 — ястреб-перепелятник, *Accipiter nisus* (L.) — 1/1 ad.; 13 — дербник, *Aesalon columbarius* (L.) — 1/1 ad.; 14 — обыкновенная пустельга, *Cerchneis tinnunculus* (L.) — около 20 костей; 15 — кавказский тетерев, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz.) — 17 костей от нескольких особей; 16 — серая куропатка, *Perdix perdix* (L.) — 5 костей; 17 — кеклик, *Alectoris kakelik* (Falk) — 5/2 ad.; 18 — перепел, *Coturnix coturnix* (L.) — 1/1 ad.; 19 — кавказская горная индейка, улар, *Tetraogallus cf. caucasicus* (Pall.) — 4/2 ad.; 20 — фазан, *Phasianus colchicus* L.— 2/2 ad.; 21 — дикая курица, *Gallus* sp. — 5/2 ad., 1 semiad.; 22 — клушица, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L.) — 12 костей; 23 — альпийская галка, *Pyrrhocorax graculus* (L.) — 51 кость взрослых и молодых особей.

Пещера Кударо I находится на высоте около 1700 м над ур. м., поэтому не удивительно наличие в охотничьей добыче первобытного человека останков таких высокогорных птиц, как улар, альпийская галка,

[1] Удобнее количество костей и особей указывать всюду в виде дроби — 1 кость, 1 особь — 1/1. Если птица молодая, то после дроби в скобках указывать juv., а принадлежность старой птицы подразумевается.

тетерев. Преобладают, однако, лесные виды птиц и птицы скалистых участков. Водоплавающие птицы, по-видимому, добывались во время пролетов весной и осенью или летом где-то внизу, также как фазан и курица, которые, по всей вероятности, гнездились в самой нижней зоне гор в зарослях речных пойм и по прилегающим склонам гор.

Поблизости от стоянки Кударо I находится карстовая пещера Цона (высота до 2100 м над ур. м.), также содержащая среднеашельские и мустьерские культурные слои, раскопками которых занимается С. Каландадзе. Среди птиц, по нашим определениям, в пещере Цона оказались альпийская галка, *Pyrrhocorax cf. graculus* — 1 кость; горная индейка, *Tetraogallus cf. caucasicus* (Pall.) — 2 кости; новый вид ископаемого ягнятника-бородача, *Gypaëtus osseticus* sp. nov.— 1 кость (голотип — c-mtc dex. ad.). Все виды — представители высокогорной фауны. Ягнятник-бородач до сих пор в ископаемом состоянии в фауне СССР не был известен, а горная индейка до находки ее в пещере Цона вообще не была известна в ископаемом состоянии ни на Кавказе, ни на всем пространстве ареала всех ее пяти видов. Первое упоминание о находке цонской горной индейки было нами дано в 1964 г. в списке ископаемых птиц ашеля западной Грузии (Burčak-Abramovič, 1964) под наименованием *Tetraogallus* sp., затем более подробно в работах 1965 и 1966 гг. (Бурчак-Абрамович, 1965, 1966) с упоминанием места находки — пещеры Цона. Археолог С. Каландадзе (1965) предполагает, что пещера Цона была лишь временным летним убежищем для первобытных охотников, поднимавшихся в горы.

В 1968 г. к нам поступили небольшие сборы птичьих костей из мустьерских слоев пещеры Капшинской на р. Мзымте в ущелье Ахцу по пути на Красную Поляну. Археологические раскопки проводились В. П. Любиным. В материалах оказались: альпийская галка, *Pyrrhocorax graculus* (L.) — 30 костей от 7 взрослых и 1 полувзрослой особей; кавказский тетерев, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz.) — 2 кости от 1 взрослой особи; кавказская горная индейка, *Tetraogallus aff. caucasicus* (Tacz.) — 1 кость взрослой особи, 5 косточек мелких воробьиных птиц, еще не определенных. Пещера расположена на высоте 200—250 м над ур. м. в зоне современных широколиственных лесов. Присутствие в мустьерских слоях высокогорных птиц (тетерева, горной индейки, альпийской галки) свидетельствует, может быть, о положении в то время высокогорной климатической зоны значительно ниже, по сравнению с современным.

В верхнепалеолитических слоях пещеры Сагварджиле, находящейся к востоку от г. Кутаиси, нами по материалам Н. З. Бердзенишвили, определены: серая куропатка, *Perdix perdix* (L.) — 1 кость; утка кряква, *Anas platyrhynchos* L.— 1 кость. Среди костных материалов мустьерской стоянки Джручула в Имеретии (раскопки Д. М. Тушабрамишвили) нами определены: серый гусь, Anser anser L.— 1 молодая особь; утка свиязь, *Anas penelope* L.— 1 кость; кавказский тетерев, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz.) — 3 кости/1 ad.; серая куропатка, *Perdix perdix* (L.) — 18 костей от нескольких особей; кеклик, *Alectoris kakelik* (Falk) — 8 костей/5 ad.; сойка, *Garrulus glandarius* (L.) — 1 кость; клушица, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L.) — 9 костей; дрозд, *Turdus* sp.— 3 кости. В стоянке Джручула только тетерев является высокогорной птицей, остальные — обитатели леса, скал, водных бассейнов.

В мустьерской пещерной стоянке г. Еревана нами определен кавказский тетерев, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz.) — 1 кость (материалы археологических раскопок). В 1966 г. вышла наша работа (Бурчак-Абрамович, 1966) с описанием птиц мадленской стоянки пещеры Гвард-

жилас-Клдэ возле г. Чиаиури в Имеретии. Материалы были собраны в 1916 г. археологом С. Круковским и переданы в Кавказский музей (ныне Государственный музей Грузии). Кости млекопитающих были изучены Н. Смирновым (1917 — описание росомахи, 1923 — 1924 — описание всех млекопитающих). Кости птиц хранились в геологическом отделе музея и только в 1963 г. переданы нам для изучения. В коллекции было определено 10 видов птиц: 1 — кавказский тетерев, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz.); 2 — дикая курица, *Gallus* sp.; 3 — кеклик, *Alectoris graeca* Meisn.; 4 — перепел, *Coturnix coturnix* (L.); 5 — серая куропатка, *Perdix perdix* (L.); 6 — орлан-белохвост, *Haliaeetus albicilla* L.; 7 — клушица, *Pyrrhocorax pyrrhocorax* (L.); 8 — коростель, *Crex crex* L.; 9 — кавказская большая чечевица, *Erythrina rubicilla rubicilla* Güld.; 10 — черный дрозд, *Merula merula* L.; 11 — мелкие воробьиные птицы, Passeriformes, несколько косточек. В стоянке Гварджилас-Клдэ впервые для фауны Кавказа указывается дикая курица и вообще в ископаемом состоянии кавказский тетерев и большая чечевица. Первый список птиц стоянки Гварджилас-Клдэ (без орлана-белохвоста) был нами опубликован в 1964 г. в ЧССР (Burčak-Abramovič, 1964), а полный список в наших работах 1965 и 1966 гг.

Затем следуют более поздние стоянки, переходные к мезолиту и мезолитические, фауна птиц которых описывается нами в другой работе (Ква-Чара, Кёп-Багаз, Хупыныпшахва в южной Абхазии, и ряд других на территории Кавказа). Остаются пока неизученными птицы ашельмустьерской стоянки пещеры Азых в Азербайджане и почти все палеолитические стоянки на Северном Кавказе.

Таким образом, нами уже на начальном этапе изучения птиц палеолита Кавказа описан новый вид ископаемого ягнятника-бородача (*Gypaëtus osseticus*), впервые в ископаемом состоянии найдены три вида (кавказский тетерев, горная индейка, большая чечевица). Особенно интересны находки в палеолите Кавказа остатков дикой курицы, пока остающейся под наименованием *Gallus* sp. Обе находки происходят из Грузии — пещера Цона в южной Осетии (ашель) и пещеры Гварджилас-Клдэ в Имеретии (мадлен). В последнее десятилетие аналогичные находки стали известны из плейстоцена и раннего голоцена Крыма, Молдавии, юга и запада Украины и это позволяет ставить вопрос о происхождении домашних кур юга СССР от аборигенной дикой курицы, а не южноазиатской дикой банкивской курицы, как до сих пор общепринято считать.

ЛИТЕРАТУРА

Бурчак-Абрамович Н. И. История четвертичной орнитофауны Кавказа. Сб. «Новости орнитологии». Алма-Ата, 1965.

Бурчак-Абрамович Н. И. К изучению плейстоценовой фауны Кавказа (ископаемые птицы). «Изв. АН АзербССР», сер. наук о Земле, 1966, № 6.

Бурчак-Абрамович Н. И. Птицы верхнепалеолитической стоянки пещеры Гварджилас-Клдэ в Имеретии. Сб. «Пещеры Грузии», вып. 4. Тбилиси, 1966.

Воинственский М. А. Ископаемая орнитофауна Крыма. «Тр. комплексн. карст. экспедиции АН УССР», 1963, вып. 1.

Воинственский М. А. Ископаемая орнитофауна Украины. Сб. «Природная обстановка и фауна прошлого», вып. 3. Киев, 1967.

Ганя И. М., Кетрару Н. А. Некоторые данные об орнитофауне из палеолитического грота Старые Дуруиторы. «Изв. АН МолдССР», 1964, № 1.

Ганя И. М., Кетрару Н. А. Ископаемые орнитофауны из раскопок палеолитической стоянки Брынзены I. «Изв. АН МолдССР», 1965, № 5.

Зубарева В. А. Викопні птахи з четвертинних відкладів УРСР. «Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР», 1950, т. IV.

Иностранцев А. А. Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. СПб., 1882.

Каландадзе А. Н. Цонская пещера и ее культура. Сб. «Пещеры Грузии», вып. 3. Тбилиси, 1965.

Марисова І. В., Татаринов К. А. Плейстоценові птахи Кривчанської печери. «Наук. зап. Кременецьк. пед. ін-ту», 1962, т. VII.

Суслова П. В. Плейстоценовая орнитофауна из грота Тешик-Таш, Южный Узбекистан. Сб. «Тешик-Таш. Палеолитический человек». Изд-во МГУ, 1949.

Тугаринов А. Я. К характеристике четвертичной орнитофауны Сибири. «Тр. Комиссии АН СССР по изуч. четвертичн. периода», 1932, т. I.

Тугаринов А. Я. Птицы Крыма времени вюрмского оледенения. «Тр. Сов. секции международн. ассоц. по изуч. четвертичн. периода (INQUA)», 1937, вып. 1.

Burčak-Abramovič N. I. Fosilní ptáci krasových jeskyní SSSR. Výtahy z referátů. «Nezinarodní speleolop. konference v Brne 29.VI—1.VII». Brno, 1964.

Burchak-Abramowich N. I. Fossil Birds in the Caves of the USSR. Problems of the Speleological Research. II. «Proc. of the Intern. Speleolog. Conference held in Brno June 29 — July 4. 1964». Brno, 1966.

И. В. Марисова

АНТРОПОГЕНОВАЯ ОРНИТОФАУНА ПОДОЛЬСКИХ ПЕЩЕР

В южной части Подолии сосредоточено много карстовых пещер. Одни из них известны давно и посещались туристами до второй мировой войны (например, Крывчанская пещера), другие были обнаружены в последние годы. Однако несмотря на обилие карстовых полостей в пределах указанной территории планомерное и детальное изучение их не проводилось. И если геологии отдельных пещер уделено некоторое внимание, то вопросы палеонтологии их до последнего времени почти не освещались. Лишь у И. Г. Пидопличко (1955, 1956, 1956а) есть указания на находки костей ископаемых животных в раннеплейстоценовых отложениях пещеры около с. Синяково в Тернопольской обл.

За период с 1956 по 1963 г. К. А. Татариновым и нами были обследованы 18 пещер в Тернопольской (Бильче Золотое, Королевка, Кременецкие горы, Крывче Нижнее, Млынки, Синяково, Стрелковицы, Угрынь, Хомы), Хмельницкой (Залучье), Черновицкой (Баламутовка, Неповоротово, Погореловка, Распопинцы) и Ивано-Франковской (Локитка) областях. В большинстве из них обнаружены ископаемые птицы, предварительные сообщения о которых сделаны нами в ряде предыдущих работ (Марисова, Татаринов, 1962; Марисова, 1962, 1963, 1964, 1968). Всего собрано более 2,5 тысяч костей птиц, датируемых плейстоценом и голоценом. Возраст определен коллагеновым методом (Пидопличко, 1952) в отделе палеозоологии Института зоологии АН УССР. Обработка основной части этих материалов позволяет представить ископаемую орнитофауну Подолии и высказать суждения о характере климата и ландшафта Подолии в антропогене.

В предлагаемой работе обобщаются результаты исследований массовых захоронений костей птиц, в связи с чем будет дана характеристика лишь некоторых пещерных местонахождений.

ПЛЕЙСТОЦЕН

Крывчанская кристальная пещера

Место находки — с. Крывче Нижнее, Борщевского района, Тернопольской обл., пещера на крутом левом берегу р. Цыганки (приток р. Ничлавы), речные террасы которой образованы отложениями гипса. Вход в пещеру находится на высоте 240 м над ур. м. и 65 м над ур. р. Цыганки. Кости обнаружены в одном из тупиков юго-западного

хода «Средней» пещеры, а также в «Малой» пещере, расположенной в 200 м от «Средней».

Возраст — плейстоцен, показатель прокаливания 427-540.

Условия захоронения — лессовидные суглинки, перемешанные с многочисленными мелкими обломками вторичного гипса, которые покрывают дно пещерных ходов. Кости находились на поверхности, а также залегали на глубине до 40 см.

Время сбора материала — декабрь 1960 г.; февраль, май, август 1961 г.; апрель, май 1962 г.

Материал — около 7 тыс. фрагментов, из которых 134 принадлежат птицам. Все кости хорошей сохранности, с характерной окраской — по коричневому с оранжевым оттенком фону разбросаны многочисленные темно-бурые пятна.

В результате анализа костного материала из Крывчанской пещеры мы констатируем для плейстоцена Подолии 30 видов птиц: *Lagopus conf. lagopus, Lyrurus conf. tetrix, Coturnix coturnix, Gallus* sp., *Columba livia, Squatarola squatarola, Charadrius* sp., *Vanellus vanellus, Phylomachus pugnax, Scolopax rusticola, Larus canus, Anas conf. platyrhynchos, A. penelope, A. conf. querquedula, A. clypeata, Bucephala clangula, Falco columbarius, F. tinnunculus, Asio flammeus, Otus scops, Corvus corax, Corvus monedula, Pica pica, Garrulus glandarius, Nucifraga caryocatactes, Acanthis cannabina, Plectrophenax nivalis, Turdus musicus, T. merula, Delichon urbica.*

Обзор видового состава Крывчанской «орнитофауны» указывает на большое сходство с современной орнитофауной Подолии. Из 30 видов плейстоценовых птиц 24 вида зарегистрированы на этой территории и сейчас. Этот комплекс включает два вида (*Gallus* sp. *Lagopus conf. lagopus*), которых нет в настоящее время не только на Подолии, а и вообще на Украине. Некоторые виды (куропатка белая, тетерев, кряква, чирок-трескунок) представлены формами, отличающимися от современных. В целом, плейстоценовая орнитофауна Подолии имела лесостепной облик. Но наряду с типичными лесостепными видами (тетерев, дикая курица, обыкновенная пустельга, сплюшка, коноплянка) весьма обычными в ней были некоторые северные и лесные формы (белая куропатка, сизая чайка, тулес, гоголь, дербник, ореховка, пуночка). Подробная характеристика материала по птицам из Крывчанской пещеры и суждения о возможном ландшафте и климате этой территории Подолии в плейстоцене опубликованы нами ранее (Марисова, 1968).

ГОЛОЦЕН

Кременецкие пещеры

Место находки — несколько пещер-гротов, ниш и трещин в ноздреватом известковом сарматском песчанике в урочище Девичьи Скалы (Кременецкие горы на северо-восточной окраине г. Кременца, Тернопольской обл.).

Возраст — ранний и средний голоцен, показатель прокаливания 228-378.

Условия захоронения — желтоватые лессовидные суглинки и бурозем (четвертичные отложения), заполнившие ниши, трещины и дно пещер. Костеносный горизонт толщиной 0,5 м расположен в 7—10 м от поверхности скал. Часто кости залегали в белом тортонском мелкозернистом кварцевом песке, находящемся ниже. Это объясняется тем, что континентальные осадки вместе с залегающими в них костями, беспре-

рывно осыпаются вниз, попадая на песок. Таким образом, эти кости являются переотложенными.

Время сбора материала — июнь, июль 1956 г.; июль 1957 г.; сентябрь, октябрь 1958 г.; март—ноябрь 1959—1962 гг.

Материал — более 20 тыс. костей, из них 104 принадлежали птицам (преобладали в этом захоронении земноводные — 10405 костей и млекопитающие — около 10 тыс. фрагментов).

В пещерных захоронениях Кременецких гор обнаружено 26 видов голоценовых птиц: домашняя курица, *Lururus tetrix, Tetrastes bonasia, Coturnix coturnix, Perdix perdix, Vanellus vanellus, Anas plathyrhynchos, A. querquedula, A. crecca, Falco vespertinus, Strix aluco, Glaucidium passerinum, Coracias garrulus, Picus viridis, Corvus corax, C. corone, C. frugilegus, C. monedula, Coccothraustes coccothraustes, Acanthis cannabina, Emberiza citrinella, Sittta europaea, Turdus ericetorum, T. merula, Luscinia luscinia, Troglodytes troglodytes.*

В современной орнитофауне указанной территории отсутствуют тетерев, рябчик и воробьиный сычик (последнего вида нет сейчас вообще на Украине).

Распопинские пещеры

Место находки — с. Распопинцы, Сокирянского района, Черновицкой обл., скалы на правом берегу Днестра, в 2 км от села вниз по течению реки. Высота скал над уровнем Днестра превышает 100 м.

Возраст — средний голоцен, показатель прокаливания 201-259.

Условия захоронения — гроты и вертикальные трещины в оолитовых сарматских известняках, заполненные четвертичными желтобурыми лессовидными суглинками, перемешанными с обломками известняков. Толщина костеносного горизонта до 0,5 м. В этом захоронении преобладали птицы — факт весьма интересный, так как в других пещерах большинство составляли млекопитающие или земноводные.

Время сбора материала — декабрь 1962 г.

Материал — более 700 костей, из них 554 принадлежали птицам.

Всего обнаружено 42 вида голоценовых птиц: домашняя курица, *Lyrurus tetrix, Coturnix coturnix, Perdix perdix, Columba livia, C. oenas, C. palumbus, Streptopelia turtur, Crex crex, Gallinula chloropus, Fulica atra, Vanellus vanellus, Tringa totanus, Tringa ochropus, Limosa limosa, Scolopax rusticola, Larus ridibundus, Anas platyrhynchos, A. querquedula, A. clypeata, Ixobrychus minutus, Falco subbuteo, F. tinnunculus, Otus scops, Athene noctua, Cuculus canorus, Upupa epops, Picus canus, Picoides tridactylus, Dendrocopus major, Corvus corone, C. frugilegus, C. monedula, Garrulus glandarius, Sturnus vulgaris, Coccothraustes coccothraustes, Loxia pytyopsittacus, Emberiza calandra, Turdus viscivorus, T. musicus, T. merula, Luscinia luscinia.*

В Распопинской «орнитофауне» четко вырисовывается горный («овражный») комплекс видов — сизый голубь, удод, галка, скворец, а также комплекс птиц лесного и пойменного ландшафтов. Некоторые виды (тетерев, сизый голубь, трехпалый дятел, сосновый клест) отсутствуют в современной фауне района.

Пещера Кармалюка

Место находки — с. Залучье Хмельницкой обл., пещера на обрывистом правом берегу р. Смотрич (левый приток Днестра), образо-

ванная в песчаниках. Вход в пещеру находится на высоте, примерно, 40 м над ур. реки.

Возраст — средний голоцен, показатель прокаливания 207-222.

Условия захоронения — лессовидные суглинки на дне подземных лабиринтов пещеры.

Время сбора материала — октябрь 1961 г.; июль 1962 г.

Материал — более 500 костей, из них 151 принадлежит птицам.

Орнитофауна этой пещеры насчитывает 34 вида птиц: домашняя курица, *Lyrurus tetrix, Tetrastes bonasia, Coturnix coturnix, Perdix perdix, Columba livia, Crex crex, Fulica atra, Vanellus vanellus, Scolopax rusticola, Anas platyrhynchos, Falco tinnunculus, Asio otus, Picus viridis, Dryobates leucotos, Corvus monedula, Garrulus glandarius, Sturnus vulgaris, Carduelis carduelis, Spinus spinus, Passer domesticus, Emberiza calandra, Emberiza schoeniclus, Motacilla alba, Parus major, P. coeruleus, Phylloscopus sibilator, Hippolais icterina, Sylvia nisoria, Turdus viscivorus, T. ericetorum, Phoenicurus ochruros, Erithacus rubecula, Delichon urbica.*

Так же, как и в Распопинской, здесь выделяется горный комплекс видов (сизый голубь, галка, скворец, горихвостка-чернушка, городская ласточка).

Итак, для голоцена Подолии мы отмечаем 70 видов современных птиц. Обращает внимание отсутствие северных элементов, чем подтверждается мысль о том, что в конце плейстоцена на юге Украины началось потепление климата. Голоценовая орнитофауна имела современный лесостепной облик. В то же время, в начале голоцена увеличилось число лесных видов, что связано с наступлением в этот период леса на лесостепь. Поэтому, в исследованных захоронениях многочисленны такие таежные виды, как рябчик, воробьиный сычик, трехпалый дятел, сосновый клест, а также жители пойменных лесов — вальдшнеп и кулик-черныш. Расширился комплекс видов, приуроченных к человеческому жилью. К новому ландшафту (постройки человека) приспособились также некоторые виды, ранее обитавшие в других биотопах (галка, ласточка и другие). Деятельность человека обусловила еще одно важное изменение в орнитофауне Подолии — исчезновение дикой курицы, которая уже в раннеголоценовое время была полностью одомашнена.

Таким образом, в результате деятельности как физико-географического, так и антропического факторов в течение голоценовой эпохи произошли значительные изменения сложившихся еще в плейстоцене орнитологических комплексов.

В конце голоцена и в современную эпоху состав орнитофауны претерпел дальнейшие изменения всецело под влиянием человека. Истребление лесов и неумеренная охота привели к сокращению лесного комплекса, к исчезновению с территории Подолии таких видов, как тетерев, рябчик, сизый голубь, вальдшнеп, воробьиный сычик, трехпалый дятел, ореховка, сосновый клест.

ЛИТЕРАТУРА

Марисова И. В. Антропогеновые птицы Подолии. «Мат-лы 3 Всес. орнитол. конф.», кн. 2. Львов, 1962.

Марисова І. В. Викопна антропогенова орнітофауна Поділля. «Тез. доп. звітно-науков. конф. Кременецьк. пед. ін-ту», 1963.

Марисова І. В. Головценові птахи Середнього Придністров'я. «Тез. доп. звітно-наук. конф. Кременецьк. пед. ін-ту», 1964.

Марисова И. В. Плейстоценовая орнитофауна Подолии. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Марисова І. В., Татаринов К. А. Плейстоценові птахи Кривчанської печери. «Наук. зап. Кременецьк. пед. ін-ту», 1962, т. 7.

Пидопличко И. Г. Новый метод определения геологического возраста ископаемых костей четвертичной системы. Киев, 1952.

Пидопличко И. Г. Новые данные о фауне позвоночных антропогеновых отложений Тернопольской области. ДАН СССР, 1955, т. 100, № 5.

Підоплічко І. Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, вип. 2. Київ, 1956.

Підоплічко І. Г. До вивчення антропогенових хребетних Тернопільської області. «Наук зап. природознавчого музею Л:вівськ. філ. АН УРСР», 1956а, т. 5.

МЕТОДИКА ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Г. Н. Севастьянов

УЧЕТ ТЕТЕРЕВИНЫХ В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ КОМИ АССР

Статья основана на материалах, собранных в 1965 г. в Сывьюдорском лесничестве Сторожевского лесхоза Коми АССР. Лесничество расположено в верховьях р. Нившеры и занимает площадь 174 470 га, в том числе покрытой лесом площади — 159 054 га, необлесившихся вырубок и гарей — 470 га и площади болот — 14 208 га. Остальную часть составляют сельскохозяйственные угодья. На территории лесничества преобладают еловые (54,6% покрытой лесом площади) и сосновые (35,8%) древостои. Мало березовых насаждений (9,1%) и очень незначительна площадь осинников (0,5%). Из-за отдаленности насаждения лесничества затронуты промышленными рубками незначительно, а поэтому возрастной состав насаждений имеет следующее распределение: спелые и перестойные — 87,8% площади, приспевающие — 1,1, средневозрастные и молодняки — соответственно 5,7 и 5,4% площади.

Учет глухаря, тетерева, рябчика и белой куропатки проводился с 12/IX по 24/X по квартальной визирной сети лесничества[1]. Квартальная сеть имеет размеры 4×2 км с продольным визиром в середине квартала. Отсюда маршруты с севера на юг располагались через 1 км, а с запада на восток — через 4 км. Общее протяжение маршрутных ходов при учете составило 520 км (23,4% всех просек и визиров лесничества), в том числе по насаждениям — 480,7 км, болотам — 36,5 км, вырубкам — 2,2 км, гарям — 0,4 км, сенокосам — 0,2 км.

Таблица 1

Абсолютное число взлетов тетеревиных

Виды	Дальность взлета, м						Взлеты в полосе без фиксации расстояния	Всего
	с просеки (визира)	1—5	6—10	11—15	16—20	21—25		
Глухарь	7	16	17	4	15	13	2	74
Тетерев	1	8	16	9	11	11	3	59
Рябчик	28	74	89	42	17	3	14	268
Белая куропатка	—	1	3	—	—	—	2	6

[1] В учете принимал участие лаборант В. П. Балибасов.

Полоса учета была шириной 50 м (25—25). При указанной ширине полосы и протяжении маршрута 520 км площадь визуального учета определялась в 2600 га, что составляет 1,5% площади лесничества.

Всего на учетной полосе зарегистрировано 74 особи глухаря, 59 — тетерева, 268 — рябчика и 6 особей белой куропатки. Места взлетов птиц фиксировались промером по перпендикуляру к линии хода учетчика. В табл. 1 приводится абсолютное число взлетов тетеревиных в полосе учета по расстоянию от линии хода учетчика (визира, просеки).

Данные таблицы показывают, что у рябчика и глухаря на расстоянии 0—10 м от линии хода приходится максимальное число взлетов (соответственно 75 и 56%). Кроме того, у глухаря значительное число взлетов (39%) наблюдается около границ полосы (16—25 м). По всей вероятности, в это число попадают отбегающие птицы. Почти такая же картина наблюдается у тетерева. У рябчика к границам полосы число взлетов резко падает. Рябчик почти всегда взлетает с места.

В пределах лесничества средняя плотность обитания тетеревиных на 1 км^2 (100 га) следующая: глухарь — 2,8 особи, тетерев — 2,3, рябчик — 10,2 и белая куропатка — 0,2 особи.

Тетерев, кроме лесных массивов, учтен также на вырубках и болотах, плотность обитания на которых соответственно 9,0 и 1,0 особей на 1 км^2. Остальные виды встречены только в насаждениях.

Рассмотрим подробнее плотность обитания боровой дичи в зависимости от лесообразующих пород, типов и возрастов леса и разной сом-

Таблица 2

Плотность обитания тетеревиных

Преобладающая порода	Протяжение маршрутов, км	Глухарь*		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
Сосна	216,0 (44,9%)	44	4,0	35	3,2	78	7,2	3	0,2
Ель	212,4 (44,2%)	26	2,4	6	0,6	173	16,2	2	0,2
Береза	47,1 (9,8%)	2	0,8	15	6,4	17	7,2	1	0,4
Осина	5,2 (1,1%)	2	7,6	—	—	—	—	—	—
Итого	480,7 (100,0%)	74	3,1	56	2,3	268	11,1	6	0,2

* Первая колонка цифр — число особей, вторая — плотность на 1 км^2. Далее, в в табл. 3—8, обозначения те же.

Таблица 3

Плотность населения тетеревиных в различных лесонасаждениях

Преобладающая порода	Состав насаждения	Протяжение маршрутов, км	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
Сосна	чистое	129,5	32	5,0	17	2,6	27	4,2	2	0,4
	смешанное	86,5	11	2,6	18	4,2	51	11,8	1	0,2
Ель	чистое	28,5	2	1,4	2	1,4	33	23,2	—	—
	смешанное	183,9	25	2,6	4	0,4	140	15,2	2	0,2
Береза	чистое	11,0	—	—	—	—	2	3,6	—	—
	смешанное	36,1	2	1,0	15	3,2	15	8,2	1	0,6
Осина	смешанное	5,2	2	7,6	—	—	—	—	—	—

Таблица 4

Плотность тетеревиных в сосновых насаждениях

Типы сосняков	Протяжение маршрутов, км	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
I. Лишайниковые									
мохово-лишайниковый	10,0	4	8,0	4	8,0	6	12,0	—	—
II. Зеленомошники									
брусничник	17,5	6	6,8	6	6,8	19	21,8	—	—
черничник	64,1	23	7,2	1	0,4	20	6,2	1	0,4
Итого по группе	81,6	29	7,2	7	1,8	39	9,6	1	0,2
III. Долгомошники									
долгомошник	9,4	1	2,2	—	—	9	19,2	—	—
голубичный	2,4	—	—	2	16,6	—	—	—	—
Итого по группе	11,8	1	1,6	2	3,4	9	15,2	—	—
IV. Болотно-травяные									
травяно-сфагновый	5,6	—	—	—	—	1	3,6	—	—
V. Сфагновые									
кустарничковый	6,1	5	16,4	6	19,6	1	3,2	—	—
кассандровый	6,9	—	—	5	14,4	—	—	—	—
багульниковый	23,6	1	0,8	—	—	4	3,4	—	—
сфагновый	34,8	2	1,2	4	2,2	10	5,6	2	1,2
вахто-сфагновый	19,7	2	2,0	1	1,0	5	5,0	—	—
осоко-сфагновый	10,8	—	—	6	11,2	3	5,6	—	—
сосна по болоту	5,1	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого по группе	107,0	10	1,8	22	4,2	23	4,2	2	0,4
Всего	216,0								

Таблица 5

Плотность населения тетеревиных в ельниках

Типы ельников	Протяжение маршрутов, км	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
I. Лишайниковые									
мохово-лишайниковый	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—
II. Зеленомошники									
зеленомошник чистый	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—
кисличник	3,8	1	5,2	—	—	—	—	—	—
брусничник	2,0	—	—	—	—	6	60,0	—	—
черничник	66,2	10	3,0	—	—	48	14,4	—	—
Итого по группе	72,9	11	3,0	—	—	54	14,8	—	—
III. Долгомошники									
долгомошник	77,5	6	1,6	6	1,6	74	19,0	2	0,6
IV. Болотно-травяные									
приручейный (лог)	13,9	2	2,8	—	—	73	18,6	—	—
травяно-сфагновый	30,2	4	2,6	—	—	20	13,2	—	—
Итого по группе	44,1	6	2,8	—	—	33	15,0	—	—
V. Сфагновые									
кассандровый	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—
сфагновый	16,0	4	5,0	—	—	12	15,0	—	—
осоко-сфагновый	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого по группе	16,9	4	4,8	—	—	12	14,2	—	—
Всего	212,4								

Таблица 6

Плотность населения тетеревиных в березняках

Типы березняков	Протяжение маршрутов, км	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
I. Лишайниковые									
мохово-лишайниковый	3,2	—	—	8	50,0	—	—	—	—
II. Зеленомошники									
кисличник	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—
брусничник	3,9	—	—	—	—	5	25,6	—	—
черничник	23,3	2	1,6	7	6,0	11	9,4	—	—
Итого по группе	27,5	2	1,4	7	5,0	16	11,6	—	—
III. Долгомошники									
долгомошник	6,9	—	—	—	—	—	—	1	2,8
IV. Болотно-травяные									
травяной	1,9	—	—	—	—	1	10,4	—	—
травяно-сфагновый	2,2	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего по группе	4,1	—	—	—	—	1	4,8	—	—
V. Сфагновые									
сфагновый	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—
вахто-сфагновый	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—
осоко-сфагновый	4,7	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого по группе	5,4	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	47,1								

кнутости крон полога, т. е. тех факторов лесной среды, которые определяют защитные свойства стаций и наличие в них кормов.

В табл. 2 приведено протяжение маршрутов и плотность обитания по лесообразующим породам.

Так как в лесничестве преобладают хвойные насаждения, то подавляющая часть маршрутов пришлась на сосняки и ельники. В осенний период глухарь отдает предпочтение перестойным осинникам и соснякам и очень редок в березовых древостоях. Тетерев и белая куропатка, наоборот, чаще всего держатся в березняках и очень редко посещают ельники. Рябчик обитает преимущественно в еловых насаждениях и с одинаковой, но в 2 раза меньшей плотностью населяет сосняки и березняки.

Табл. 3 показывает распределение маршрутов и плотность населения дичи по составу насаждений.

По данным таблицы видно, что тетеревиные придерживаются в основном смешанных насаждений. Некоторое исключение наблюдается у глухаря (в чистых сосняках) и рябчика (в чистых ельниках). Однако 45% встреч глухаря в чистых сосняках приходится на насаждения с хорошо развитым групповым подростом из ели, сосны и березы; 44% — на древостои с редким подростом из тех же пород и только 11% встреч приходится на насаждения, где отсутствуют подрост и подлесок. У рябчика в чистых ельниках 72% встреч падает на древостои с равномерным еловым и пихтовым подростом средней густоты, 19% — на насаждения с густым подростом и 9% — на древостои с редким подростом ели. Кроме того, все тетеревиные охотно придерживаются таких мест, где соприкасаются выдела леса, различающиеся по составу, типу или возрасту. Нами отмечено 14% встреч боровой дичи на стыках выделов. Этой особенностью пользуются охотники-промысловики, располагающие свои ловчие тропы (путики) вдоль границ выделов.

Разные типы и группы типов леса населены тетеревиными различно. Для иллюстрации приведем плотности обитания по типам леса в пределах каждой лесообразующей породы (табл. 4, 5, 6). Рассмотрим зависимость плотности тетеревиных от возраста насаждений, в которых они обитают (табл. 7).

Таблица 7

Плотность тетеревиных в лесонасаждениях различного возраста

Возрастные категории древостоев	Протяжение маршрутов, км	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
Молодняки (I—II кл. возраста)	29,6	—	—	22	14,8	11	7,4	—	—
Средневозрастные (III—IV)	31,2	6	3,8	5	3,2	16	10,2	3	1,8
Спелые и перестойные (V и выше)	419,9	68	3,2	29	1,4	241	11,4	3	0,1
Итого маршрутов . .	480,7								

Сомкнутость крон полога как элемент защитных свойств насаждений также влияет на распределение тетеревиных птиц (табл. 8).

Таблица 8

Плотность населения тетеревиных в лесах с различной сомкнутостью крон

Сомкнутость крон полога	Протяжение маршрутов, км	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
Низкая 0,2—0,4 . . .	50,5	6	2,4	16	6,4	12	4,8	—	—
Средняя 0,5—0,7 .	228,1	22	2,0	26	2,2	155	13,6	5	0,4
Высокая 0,8—1,0 . .	202,1	46	4,6	14	1,4	101	10,0	1	—
Итого маршрутов .	480,7								

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЗАПАСОВ ДИЧИ

а. По среднему значению

Определение запасов дичи выполнено с помощью математической статистики. Вариационный ряд был составлен из однокилометровых отрезков маршрута и числа особей тетеревиных, наблюдавшихся в них. Для экстраполяции результатов учета площадь лесничества была принята 173 800 га, т. е. общая площадь за вычетом угодий. По каждому виду дичи были определены: среднее арифметическое (M), среднее квадратичное отклонение (σ), стандартная ошибка среднего (m), а также ее процент.

Глухарь. $M=0{,}14$, $\sigma=\pm0{,}52$, $m=\pm0{,}023$ (16,4%). Средняя численность поголовья глухаря $\frac{1738\times0{,}14}{0{,}05}=4900$ экз. Допущенная ошибка $\pm16{,}4\%$ составляет ±800 экз., т. е. численность глухаря в лесничестве находится в пределах 4100—5700 экз.

Тетерев. $M=0{,}11$, $\sigma=\pm0{,}58$, $m=\pm0{,}025$ (21,9%). Средняя численность поголовья тетерева $\frac{1738\times0{,}11}{0{,}05}=4000$ экз. Ошибка составляет ±900 экз. Численность тетерева 3100—4900 экз.

Рябчик. $M=0{,}51$, $\sigma=\pm0{,}99$, $m=\pm0{,}04$ (38,0%). Средняя численность поголовья рябчика $\frac{1738\times0{,}51}{0{,}05}=17\,700$ экз. Ошибка составляет ±1400 экз. Численность рябчика 16 300—19 100 экз.

Белая куропатка. $M=0{,}012$, $\sigma=\pm0{,}14$, $m=\pm0{,}006$ (50,0%). Средняя численность поголовья белой куропатки $\frac{1738\times0{,}012}{0{,}05}=400$ экз. Ошибка составляет ±200 экз. Численность белой куропатки 200—600 экз.

б. По площади древесных пород и плотности дичи

Численность поголовья тетеревиных была также определена по площади лесообразующих пород и плотности обитания дичи в них (табл. 9).

в. По площади насаждений разных возрастных категорий и плотности дичи (табл. 10)

При определении поголовья дичи по площади лесообразующих пород и площади насаждений разных возрастных категорий оказалось,

Таблица 9

Численность тетеревиных в различных лесонасаждениях

Преобладающая порода	Площадь, км²	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
		плотность	численность	плотность	численность	плотность	численность	плотность	численность
Сосна	569,1	4,0	2280	3,2	1820	7,2	4100	0,2	110
Ель	868,3	2,4	2080	0,6	520	16,2	14060	0,2	170
Береза	144,2	0,8	120	6,4	920	7,2	1040	0,4	60
Осина	8,9	7,6	70	—	—	—	—	—	—
Итого	1590,5		4550		3260		19200		340
Вырубка	4,4	—	—	9,0	40	—	—	—	—
Болото	142,1	—	—	1,0	140	—	—	—	—
Всего			4550		3440		19200		340

Таблица 10

Плотность населения тетеревиных в лесонасаждениях различного возраста

Возрастные категории древостоев	Площадь, км²	Глухарь		Тетерев		Рябчик		Белая куропатка	
		плотность	численность	плотность	численность	плотность	численность	плотность	численность
Молодняки	85,8	—	—	14,8	1270	7,4	630	—	—
Средневозрастные	90,0	3,8	340	3,2	290	10,2	920	1,8	160
Спелые и перестойные	1414,7	3,2	4530	1,4	1980	11,4	16130	0,1	140
Итого	1590,5		4870		3540 — вырубки, болота + 180 = 3720		17680		300

что численность дичи по видам находится около меньшего предела или около средней численности и только у рябчика (при определении по породам) она около большего предела. Общая численность дичи в лесничестве по меньшему пределу составляет 23 700 экз., по высшему — 30 300 экз. При исчислении поголовья по лесообразующим породам и возрастным категориям насаждений общая численность дичи составила 27 500 и 26 570 экз., что соответствует средней численности (отклонения составляют всего 1,6—1,8%).

Б. А. Загряжский, А. В. Масс, А. Г. Черный

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КИНОСЪЕМКИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛОКАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ УШАСТОЙ СОВЫ

Нами была предпринята попытка изучения локационного поведения ушастой совы в лабораторных условиях. Сова содержалась в вольере размером 5,5×3, 5×2,5 м и была дрессирована на отыскивание спрятанных в подстилке (слой опилок толщиной 10 см) динамиков. Подобные эксперименты на сипухах проводились в 1965 г. Пэйном, однако в отличие от последнего большую часть опытов и киносъемку мы проводили при нормальном освещении. В качестве сигнала использовали не моночастотные посылки, а биологически важные для совы звуки — поиск и шорох мышевидных грызунов. Спектр подаваемых сигналов в наших опытах ограничивался частотой 9 кгц, т. е. сова могла использовать для локации только частоты ниже тех, с которых, по мнению Пэйна, возможна точная локализация.

Целью наших экспериментов было выяснить точность локации и траекторию броска и изучить поведение совы в фазе обнаружения сигнала и определения направления на его источник. Вольер, в котором проводились эксперименты, был обтянут мягкой сеткой и располагался в большой комнате. Одна из торцевых сторон вольера касалась стены комнаты. На этой же стене прикреплялся деревянный сучок длиной около 30 см изогнутый таким образом, чтобы сидящая сова всегда была обращена к противоположной стене вольера, где располагалась кинокамера. Было замечено, что сова ведет себя более спокойно, когда она не видит источников постороннего шума, поэтому две стены вольера с той стороны, где находилась киноаппаратура и люди, были задрапированы черной фланелью. Две другие стены были обтянуты белой материей, к которой пришивали полоски из черной бумаги, образовывавшие квадраты размером 30×30 см. Каждый квадрат был занумерован, что дало возможность отмечать по ним траекторию полета. Часть стены позади наседного сучка размечалась вертикальными полосами толщиной 1 см на расстоянии 1 см друг от друга. Это позволяло отмечать смещения головы животного относительно среднего положения в процессе локации.

В опытах использовались 5 динамиков 1ГД1 и 1ГД18. Так же, как у Пэйна, динамики закрывали металлической сеткой и монтировали в фанерные ящики, заполненные паралоном для поглощения излучаемого внутрь коробки звука.

Съемки проводили одновременно тремя кинокамерами, одна из которых располагалась на высоте 1,8 м непосредственно против наседного сучка, две другие — с боковой стороны вольера, одна на расстоянии 1,5 м от сучка на высоте 1,7 см, другая — на расстоянии 3 м от сучка на высоте 0,7 м. Это дало возможность полностью «перекрыть» траекторию броска совы. Так как шум, возникающий при включении камеры, отвлекал сову, все опыты проводились при включенном магнитофоне, воспроизводящем шум нормально работающей кинокамеры. В этом случае включение камеры не вызывало ориентировочной реакции у подопытного животного. В связи с этим сове приходилось лоцировать источник в сильно зашумленных условиях и экспериментатор имел возможность наблюдать особенности локационного поведения при различном уровне зашумленности. Кроме киносъемки проводились наблюдения за поведением совы в инфракрасном свете. В этих опытах использовался преобразователь ЭОП М-9.

Расположение динамиков было случайным и менялось от опыта к опыту. Кроме того, в процессе опыта звук подавался то на один динамик, то на другой (на один динамик не более 10 раз в опыт). Лоцируемым сигналом служили записанные на магнитофон «Романтик» с микрофоном фирмы «Угер» (ФРГ) писки мышей и производимые ими шорохи при погрызах и перемещении по травянистому субстрату. Писки и шорохи подавались только когда сова сидела на сучке. Как только она была готова к броску, подача звука прекращалась. Готовность к броску проявлялась в специфической позе — наклоне туловища вперед. По расстоянию от точки приземления до центра динамика определялась точность локации.

При съемке использовалась кинопленка КН-4с, которая в условиях съемки при лампах накаливания и при обработке до гаммы 0,86 давала чувствительность порядка 350 ед. ГОСТа. Снимался эксперимент кинокамерами «Конвас-Автомат». Для снижения шума камеры боксировались паралоном. Револьверная система крепления объективов обеспечивала их быструю смену. В съемках использовались объективы с фокусным расстоянием от 500 мм (МТО-500) до 28 мм (Р061-5). Основными были объективы «Таир-3», с фокусным расстоянием 300 мм и Р061-5.

В связи с недостаточностью света для получения нормального изображения были использованы осветительные приборы. Причем, свет был поставлен один раз на весь эксперимент. Были постоянно укреплены работающие в зависимости от направления съемки два осветительных прибора КПЛ-15 и три прибора ОПЗ-2. На приборах рассеянного света ОПЗ-2 находилась стеклоткань, для уменьшения светового потока и для получения мягкого рассеянного света.

Два прибора КПЛ-15 направляли на сову с двух сторон вольера и светили параллельно стене, на которой был прикреплен сучок. Приборы работали на широком луче с несколькими марлевыми сетками. Они подчеркивали и выявляли объем лицевого диска совы, как при съемке в профиль, так и при съемке в фас.

Приборы ОПЗ-2 были постоянно установлены на верхней сетке вольера и предназначались для освещения стен, с нанесенными координатами. Два прибора освещали боковую стену вольера и один ту, на которой был прикреплен сучок.

Петер Секе

ОРНИТОМУЗЫКОЛОГИЯ [1]

Орнитомузыкология, история которой едва насчитывает 10 лет и которая сделала свои первые шаги в Венгрии, представляет собой область биоакустики, занимающуюся поисками музыкальных форм в птичьем голосе.

Музыкальные формы выявляются с помощью разработанного нами метода звуковой микроскопии, который заключается в том, что специально выполненные и подобранные записи голоса птиц замедляются в 2, 4, 8, 16, 32, 64 и даже 128 раз, а затем воспроизводятся с замедлением. Этот прием приводит к тому, что выявляется и становится доступной для нашего слуха тонкая структура птичьего голоса. Птицы, слух которых обладает большей разрешающей способностью, чем человеческий, и который предназначен эволюцией для восприятия этих коротких процессов, воспринимают и используют их, тогда как для нашего слуха они сливаются и звучат искаженно. Метод звуковой микроскопии позволяет представить себе тот действительный мир звуков, который окружает птицу и который она воспринимает, общаясь со своими видовыми партнерами.

Использование метода звуковой микроскопии позволило установить ряд важных особенностей структуры птичьего голоса, ее изменения в процессе эволюции, основных тенденций развития в онтогенезе.

Эти особенности до сих пор не были известны, поскольку применяемый биоакустиками в качестве основного сонографический метод полностью скрывал тонкую музыкальную структуру, маскировал ее. Многократное замедление голоса позволило модернизировать и использовать специальный метод изображения голоса птиц с помощью линий или нотного стана, точно отражающий музыкальную структуру голоса. Применявшийся ранее метод нотного изображения носил субъективный и дилетантский характер, был ненадежным. Объединив нотный метод с звукозамедлением, удалось разработать достаточно точный метод графического изображения голоса.

Исследование голоса многих видов птиц, представляющих различные отряды и семейства, показало, что музыкальная структура присутствует на разных этапах эволюции класса. Она возникает достаточно

[1] Реферат доклада, прочитанного венгерским ученым — орнитологом и музыковедом, создателем новой области биоакустики — орнитомузыкологии, доктором Петером Секе в Московском университете, гостем которого он был в 1970 г.

рано и постепенно вытесняет более примитивные, скользящие формы голоса, не обладающие музыкальными интервалами. Существуют виды и группы, обладающие только скользящими или только музыкальными формами, однако у большинства имеются и те и другие. В процессе онтогенетического развития скользящие формы в целом предшествуют музыкальным.

Заслуживает большого внимания, с точки зрения теории происхождения музыки и для орнитологов, открытый с помощью звукозамедления факт структурного и акустического сходства голосов некоторых птиц с мелодиями народной музыки, звучанием народных инструментов. Это сходство наиболее полно выявляется при прослушивании сильно замедленных песен воробьиных, в частности лесного жаворонка, иволги и др.

МЕДИЦИНСКАЯ ОРНИТОЛОГИЯ

В. Е. Флинт, В. А. Смирнов, А. А. Пчелкина

ПТИЧЬИ БАЗАРЫ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА КАК ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ОЧАГИ НЕКОТОРЫХ ИНФЕКЦИЙ

Колониальные гнездовья чистиковых птиц и чаек — так называемые птичьи базары — представляют собой весьма своеобразные биоценозы. Своеобразие это определяется в основном двумя моментами. Прежде всего следует отметить древность птичьих базаров, возникновение которых относят к концу ледникового периода. Будучи расположены в малодоступных местах, не представляющих для человека экономического интереса, они в течение тысячелетий существуют без каких-либо изменений структуры биоценотических связей, что позволяет предполагать значительную стабильность этих связей. Вторая особенность птичьих базаров как обособленного биоценоза определяется высокой численностью и плотностью поселения животных, являющихся его основой, и заключается в интенсивности контакта между наиболее важными в эпизоотологическом отношении сочленами биоценоза — теплокровными (птицами) и членистоногими паразитами (клещами). Эти особенности позволяли предполагать, что птичьи базары скорее, чем какая-либо другая экосистема в рамках Арктики, могут оказаться элементарными очагами тех или иных природноочаговых инфекций, связанных с птицами и клещами.

Интерес к эпизоотологическому обследованию птичьих базаров не ограничивается, однако, чисто теоретическими предпосылками. Птичьи базары регулярно привлекают к себе для сбора яиц довольно значительные группы людей из числа военнослужащих, матросов рыболовецкого флота и местных колхозников. От них неоднократно поступали жалобы на различного рода недомогания, появившиеся после посещения птичьих базаров. К сожалению, жалобы эти своевременно не регистрировались, и природа заболеваний осталась невыясненной. Для того чтобы оценить птичьи базары как место заражения людей и выявить круг инфекций, связанных с колониальными гнездовьями птиц на побережье и островах Баренцева моря, была предпринята специальная экспедиция Института эпидемиологии и микробиологии им. Н. Ф. Гамалеи АМН СССР.

Экспедиция работала в течение летних сезонов 1963 и 1964 гг. на побережье в губе Подпахта (район пос. Дальние Зеленцы), в губе Дворовая (район пос. Варзино) и на Семи островах. За время работ экспедиции обследовали около 1000 птиц, относящихся к 10 видам,

причем главное внимание обращали на тонкоклювых кайр (233 экз.) и моевок (480 экз.), составляющих основу птичьих базаров. От птиц брали сыворотку крови и проверяли ее на наличие антител в реакциях с соответствующими антигенами. Параллельно со сбором серологического материала проводилось паразитологическое обследование. Оно показало, что на птичьих базарах в массе встречается клещ *Ixodes putus*. Этот клещ обитает в трещинах скал и под слоем мелкозема на гнездовых карнизах, причем распределение его в пределах гнездовой колонии неравномерно. Наибольшая плотность паразитов (до нескольких сотен личинок, нимф и имаго на 1 м^2 проекции на гнездовой карниз) характерна для гнездовий с абсолютным доминированием тонкоклювой кайры, наименьшая (от 0 до 1) — для «чистых» поселений моевок (Флинт, Костырко, 1967). Серологический материал был собран с таким расчетом, чтобы характеризовать участки с высокой (смешанный базар губы Дворовая), средней (базары губы Подпахта) и минимальной (обособленная колония моевок в губе Дворовой) численностью клещей.

Общие результаты исследования сывороток крови птиц в реакции подавления гемагглютинации (РПГА) с антигеном клещевого энцефалита представлены в табл. 1.

Таблица 1

Результаты исследования сывороток крови птиц в РПГА с антигеном клещевого энцефалита в 1963—1964 гг.

Вид	Число исследованных сывороток	Из них положительно реагировало	Титры						Процент положительных реакций
			1 : 10	1 : 20	1 : 40	1 : 80	1 : 160	1 : 320—1 : 640	
Тонкоклювая кайра . . .	184	18	4	11	2	1	—	—	9,8
Моевка	365	34	6	13	5	5	3	2	9,3
Серебристая чайка . . .	17	3	—	1	2	—	—	—	
Морская чайка (птенцы)	9	2	1	—	1	—	—	—	
Тупик	6	1	—	—	1	—	—	—	

Как видно из таблицы, основные компоненты птичьих базаров — тонкоклювые кайры и моевки — во время пребывания на гнездовьях контактируют с каким-то вирусом из группы В (по Казалсу). Видимо, интенсивность этого контакта в различные годы неодинкаова. Так, в 1963 г. процент положительных реакций в сыворотках крови кайр равнялся 11,5 (Флинт, Смирнов, Пчелкина, 1965), а в 1965 г. из 28 исследованных сывороток реагирующих положительно не оказалось. Для моевок эти показатели равны соответственно 11,5% в 1963 г. и 7,1% в 1964 г.

Результаты исследования сывороток крови тонкоклювых кайр, моевок и других колониальных птиц в реакции связывания комплемента (РСК) с антигеном КУ-лихорадки представлены в табл. 2.

Как и в случае с вирусом группы В, наблюдается определенный сдвиг по годам в частоте встреч положительно реагировавших сывороток. Этот сдвиг для моевок выражается в том, что в 1963 г. процент сывороток, реагировавших положительно с антигеном Ку-лихорадки, равнялся 6,6, а в 1964 г. только 0,6.

Таблица 2

Результаты исследования сывороток крови птиц в РСК с антигеном Ку-лихорадки в 1963—1964 гг.

Вид	Число исследованных сывороток	Из них положительно реагировало	Титры			Процент положительных реакций
			1 : 10	1 : 20	1 : 40	
Тонкоклювая кайра	157	20	14	2	4	12,7
Моевка	290	10	8	1	1	3,5
Серебристая чайка	11	—	—	—	—	
Морская чайка (птенцы)	7	1	—	1	—	
Тупик	16	—	—	—	—	

Кроме того, 676 клещей *I. putus* (556 имаго, 87 нимф и 33 личинки) было исследовано в биопробах на морских свинках. Из 35 биопроб с антигеном Ку-лихорадки положительно реагировали 7 в титрах от 1 : 10 до 1 : 80.

Сыворотки крови колониальных птиц исследовались также в реакции связывания комплемента (РСК) и в реакции непрямого связывания комплемента (РНСК) с антигеном орнитоза. Результаты исследования представлены в табл. 3.

Таблица 3

Результаты исследования сывороток крови птиц в РСК и РНСК с антигеном орнитоза в 1963 г.

Вид	Число исследованных сывороток	Титры РСК			Титры РНСК			Число положительно реагировавших сывороток	% положительных реакций
		1 : 8	1 : 16	1 : 32	1 : 8	1 : 16	1 : 32		
Тонкоклювая кайра	204	19	4	1	16	3	—	43	21,1
Моевка	225	33	8	3	18	6	1	69	29,3
Серебристая чайка	8	2	—	—	1	1	—	4	
Морская чайка (птенцы)	22	5	3	2	3	1	—	14	
Тупик	16	1	1	—	1	—	—	3	

Несомненно, что орнитоз весьма широко распространен как среди массовых видов (кайры и моевки), так, по-видимому, и среди сравнительно более малочисленных крупных чаек (серебристых, морских) и тупиков.

Выше говорилось, что численность клещей *I. putus* неравномерна и максимальные ее показатели приходятся на участки смешанных гнездовий с доминированием кайр. Соответственно наименьшая численность клещей отмечена в обособленных гнездовьях моевок. Если сопоставить численность клещей и частоту встреч сывороток с положительными реакциями на указанные выше инфекции, то получается следующая картина.

В РПГА с антигеном клещевого энцефалита из 142 сывороток крови тонкоклювых кайр, добытых в двух смешанных гнездовьях в губе Дворовой, положительно реагировали 18 (12,7%) в титрах от 1 : 10 до 1 : 80, причем по двум обследованным гнездовьям положительно реаги-

ровавшие сыворотки распределяются равномерно (12,5% и 12,7%). Из 20 сывороток крови взрослых моевок, добытых на этих же гнездовьях, положительно реагировали в РПГА 5 (25,0%) в титрах от 1 : 20 до 1 : 80. С другой стороны, из 105 сывороток крови моевок, добытых в обособленном гнездовье (без примеси кайр) положительно реагировало только 7 (6,6%) и в более низких титрах (от 1 : 10 до 1 : 40). В то же время, из 40 сывороток крови моевок, добытых в смешанных гнездовьях с доминированием моевок в губе Подпахта, положительными оказались 4 (10,0%) в титрах от 1 : 10 до 1 : 40. Из 43 сывороток крови птенцов моевок, добытых в смешанных гнездовьях с доминированием кайр, в РПГА положительно реагировали 8 (18,6%), причем некоторые в очень высоких титрах (1 : 160 — 1 : 640).

Таким образом, можно констатировать прямую зависимость между численностью клещей на гнездовых карнизах и частотой встреч в сыворотках крови антител к неизвестному вирусу группы В.

Аналогичная зависимость наблюдается и в отношении антител к риккетсиям Бернста. Действительно, в РСК с антигеном Ку-лихорадки из 142 сывороток крови тонкоклювых кайр, добытых на птичьих базарах губы Дворовой, положительно реагировали 21 (14,8%) в титрах от 1 : 10 до 1 : 40, а из 20 сывороток крови взрослых моевок, добытых на тех же карнизах, положительных оказалось 2 (10,0%). У моевок, образующих обособленную колонию, из 105 сывороток положительно реагировали только 3 (2,8%) в титрах 1 : 10. Из 40 сывороток крови моевок, добытых в губе Подпахта, положительной в РСК оказалась 1 (2,5%). Исследование в РСК сывороток крови птенцов моевок, добытых на смешанном гнездовье с преобладанием моевок, показало, что из 43 сывороток положительно реагировали только 2 (4,7%), но в довольно высоких титрах (1 : 40). Поскольку кроме клеща *I. putus*, других кровососущих паразитов (в том числе и двукрылых) на птичьих базарах не обнаружено, можно с достаточной долей уверенности предположить, что хранителем и переносчиком как вирусной инфекции, так и Ку-лихорадки следует считать клеща *I. putus*.

Противоположная картина наблюдается в отношении орнитоза. В 1964 г. в РСК и РНСК с антигеном орнитоза было исследовано 184 сыворотки крови тонкоклювых кайр и 238 сывороток крови моевок. У кайр из смешанных гнездовий положительно реагировало 35 (18,9%) сывороток в титрах от 1 : 8 до 1 : 32, у моевок из тех же гнездовий — 3 из 21 (14,3%), т. е. примерно так же, как у кайр. Из 104 сывороток крови моевок, добытых в обособленной колонии в губе Дворовой, положительных оказалось 30 (28,8%) при титрах от 1 : 8 до 1 : 16, из 53 сывороток из губы Подпахта положительно реагировали 19 (33,9%) в титрах 1 : 8 — 1 : 16 и, наконец, из 60 сывороток крови пуховых птенцов моевок из смешанных гнездовий положительных оказалось 23 (33,3%) при титрах 1 : 8 — 1 : 32. Эти данные говорят о том, что частота встреч положительных реакций (а следовательно и интенсивность эпизоотии) возрастает не в связи с увеличением численности кровососущих паразитов, а в зависимости от плотности населения самих птиц (наибольшая плотность птиц наблюдается именно в чистых колониях чаек). Кроме того, следует отметить, что в эпизоотический процесс наиболее интенсивно вовлекаются пуховые птенцы.

Приступая к обсуждению изложенного материала, необходимо подчеркнуть два обстоятельства. Прежде всего, обращает на себя внимание высокая степень изоляции птичьих базаров от других участков суши, их автономность как биоценозов. Млекопитающие, в том числе и мышевидные грызуны, на них совершенно не проникают. То же самое

следует сказать в отношении кровососущих двукрылых. Сами птицы, составляющие ядро биоценоза, вне периода гнездования с сушей практически не связаны. Лишь сравнительно немногочисленные серебристая и морская чайки (особенно неполовозрелые особи) вне гнездового периода часто концентрируются вокруг населенных пунктов, но, как говорилось, они немногочисленны и гнездятся всегда обособленно. Сопоставляя высокую степень изоляции птичьих базаров с результатами серологического обследования, можно с уверенностью говорить о существовании в пределах гнездовых колоний замкнутого круга циркуляции возбудителя вирусного заболевания неизвестной этиологии (вирус из группы В) и Ку-риккетсиоза.

Второе обстоятельство, которое следует подчеркнуть, это высокая степень эфемерности существования птичьих базаров как активно-функционирующего биоценоза. Птицы присутствуют на гнездовых карнизах лишь с мая по август. Почти в эти же сроки укладывается период активности клещей. Все остальное время, т. е. около 8 месяцев, основные биоценотические связи разомкнуты. Поскольку, однако, циркуляция упомянутых возбудителей ежегодно возобновляется с восстановлением межвидовых связей, а места наибольшего проявления контакта возбудителя с теплокровными (птицами) приурочены к участкам с повышенной численностью клещей, уместно предположить, что именно в клещах возбудитель переживает период неактивного существования биоценоза. В свете современных представлений о природе элементарных очагов трансмиссивных инфекций (Наумов, 1955, 1960), мы считаем возможным квалифицировать птичьи базары с доминированием тонкоклювой кайры как элементарные очаги пока неизвестного вирусного заболевания (вирус из группы В) и Ку-риккетсиоза.

Отсутствие зависимости между частотой встреч антител к орнитозу и численностью клещей не дает почвы для аналогичного заключения в отношении орнитоза и позволяет считать птичьи базары лишь местом периодического (сезонного) обострения эпизоотии.

ЛИТЕРАТУРА

Наумов Н. П. Элементарная очаговость в природных очагах болезней. ЖМЭИ, 1955, вып. 4.

Наумов Н. П. Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии позвоночных. Кн. «Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний». Саратов, 1960.

Флинт В. Е., Костырко И. Н. Материалы по биологии клеща *Ixodes putus*. «Зоол. журн.», 1967, т. 46, вып. 8.

Флинт В. Е., Смирнов В. А., Пчелкина А. А. Серологическое обследование колониальных птиц Северо-Восточного Мурмана. Сб. «Новости орнитологии». Фрунзе, 1965.

В. П. Сиденко, В. С. Греков

О НЕКОТОРЫХ ВИДАХ ПЕРЕЛЕТНЫХ ПТИЦ ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ И ИХ ВОЗМОЖНОЙ СВЯЗИ С АРБОВИРУСАМИ

Ландшафтная характеристика (лиманы, поймы рек, лесостепь, степь) и природные условия западного Причерноморья (средняя температура выше 10° в течение 6—7 месяцев и выше 16° — 4—5 месяцев) при высокой плотности перелетных птиц и обилии комаров рода *Anopheles, Aëdes, Culex, Mansonia, Theobaldiae* (Найдич, 1963), допускают возможность формирования природных очагов арбовирусов.

В Стенсовских плавнях р. Дуная, Тилигульском лимане, Черноморском заповеднике в весенне-летний и осенний сезоны 1968—1969 гг. исследовано 275 сывороток крови птиц. У живых птиц кровь брали из подключичной или яремной вены, у мертвых кровь забиралась из сердца или из грудной полости. Сыворотки исследовали в реакции подавления гемагглютинации (РПГА) с антигенами вирусов группы А и В комариных энцефалитов: западнолошадиный энцефаломиелит (ЗЛЭ), восточнолошадиный энцефаломиелит (ВЛЭ), Синдбис (СИН), Чикунгунья (ЧИК), Западный Нил (ЗН), лесов Семлики (ЛС), японский энцефалит (ЯЭ). Антигены группы А представляли собой вируссодержащую культуральную жидкость, инактивированную длительной экспозицией при температуре 37°. Антигены группы В извлекают из мозга зараженных белых мышей-сосунков путем щелочнопротаминсульфатной экстракции с последующей обработкой бета-пропиолактоном. РПГА ставили на панелях в объеме 0,4 мл (0,1 мл сыворотки+0,1 мл антигена+0,2 мл 0,5%-ной взвеси гусиных эритроцитов) по методике Кларк—Казалса с 8—16 гемагглютинирующими единицами. Сыворотки для опыта обрабатывали методом двойной ацетоновой экстракции и применяли в разведениях 1 : 20 и выше. Для полноты удаления ингибиторов сыворотки прогревали в течение 3 мин при 100°.

При исследовании в РПГА 275 проб сывороток крови гнездящихся диких птиц (68 взрослых и 207 птенцов) обнаружены антигемагглютинины у 38 особей (13,8%) следующих видов: речная крачка, малая белая цапля, черноголовая чайка, обыкновенная горлица, серая цапля, желтая цапля, обыкновенная чайка, кваква. Кровь этих птиц содержала антитела к арбовирусам ЗН — 0,4%, СИН — 4%, ЗЛЭ и ЧИК — 0,7% (табл.). Уровень антител в сыворотках крови весенних и летне-осенних проб существенно не отличался. У молодых птиц найдены спе-

Данные серологических исследований (РПГА) сывороток крови у некоторых видов перелетных птиц с арбовирусами группы А и В комариных энцефалитов

Вид птиц	Места отлова	Общее количество сывороток	Положительные в РПГА				Сыворотки с антигенами					Всего	
			ЗЛЭ	СИН			ЧИК		ЗН				
			уровень антител										
			1 : 20	1 : 20	1 : 40	1 : 80	1 : 80	1 : 320	1 : 20	1 : 40	1 : 80	абс.	%
Речная крачка	Николаевская, Херсонская, Одесская области	99	—	3	—	1	—	—	14	1	1	20	20,2
Малая крачка	Одесская обл.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Пестроносая крачка	»	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Чайконосая крачка	»	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белощекая крачка	»	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белокрылая крачка	»	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная чайка	»	7	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—
Черноголовая чайка	Херсонская обл.	35	—	1	1	1	—	—	3	—	—	6	—
Большой баклан	»	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Малая белая цапля	»	57	—	4	—	—	—	—	2	—	—	6	—
Кваква	Одесская обл.	6	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—
Желтая цапля	»	7	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—
Рыжая цапля	»	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Серая цапля	»	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—
Горлица обыкновенная	»	17	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Шилохвость	Херсонская обл.	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Длинноносый крохаль	»	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Грач	»	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Травник	»	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		275	2	8	1	2	1	1	19	3	1	38	13,8
			0,7%	4%			0,7%		8,4%				

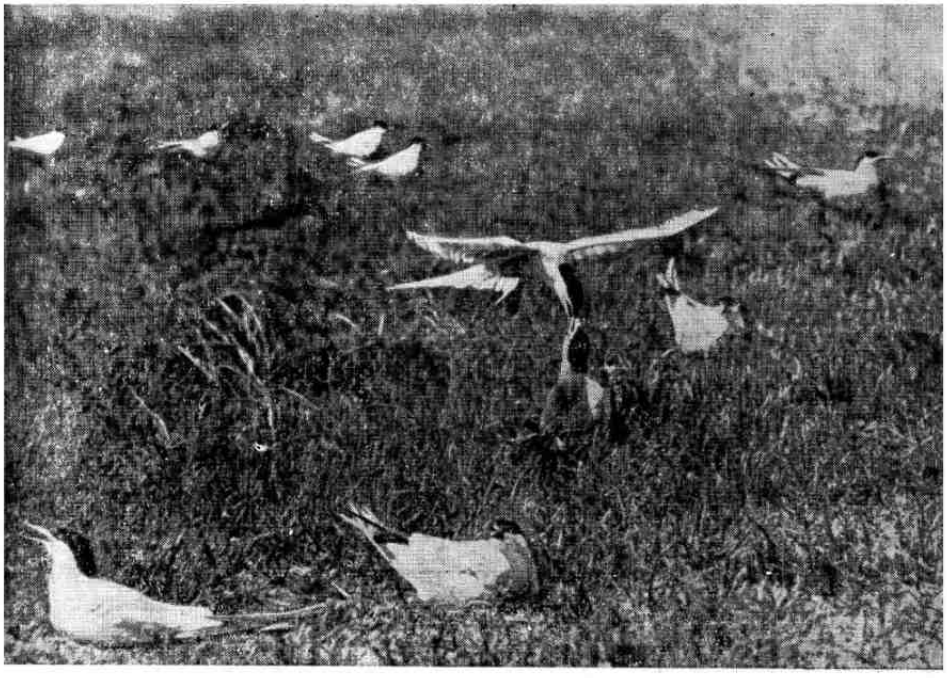


Рис. 1. Колония речных крачек на островах Тилигульского лимана



Рис. 2. Речная крачка у гнезда (Тилигульский лиман)

цифические антитела в титрах 1 : 40—1 : 80 и выше, что свидетельствует о недавнем их инфицировании. Таким образом, прибрежные плесы, лиманы и поймы рек, где выводится много птиц, приобретают большое эпизоотологическое и эпидемиологическое значение.

На территории Западного Причерноморья выделены следующие экологические группы: чайки рода *Larus* (обыкновенная — *Larus ridibundus* L., черноголовая — *Larus melanocephalus m.* Temm., морской голубок — *Larus genei* Breme), речная крачка — *Sterna hirundo h.* L., пестроносая крачка — *Thalasseus sandvicensis s.* Lath., сооружающие открытые гнезда по островам и песчаным косам из стеблей близлежащих растений (рис. 1, 2). Наиболее многочисленные колонии отмечены в Черноморском заповеднике на о. Орлова (Ягорлыцкий кут) (рис. 3).

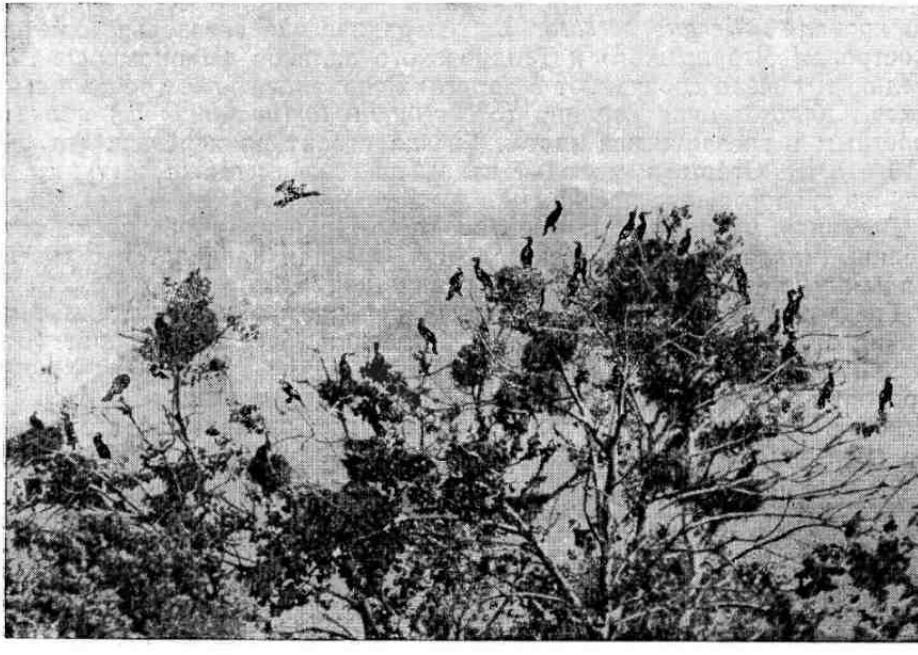


Рис. 3. Колония больших бакланов на предлиманном Днепре (гнезда на белой иве)

Кладка яиц растянута (конец апреля — май). Подъем на крыло молодняка — с середины июня до конца июля.

Малая белая цапля (*Egretta garzetta garzetta* L.), кваква (*Nycticorax nycticorax n.* L.), желтая цапля (*Ardeola ralloides* Scop.), каравайка (*Plegadis falcinellus falcinellus* C.), предпочитают селиться смешанными колониями в дельтах рек на деревьях. На Дунае Стенсовские плавни служат им местом кормежки. В плавнях Днестра ими используются заросли козьей ивы. В дельте Днепра смешанные колонии устраиваются на белой иве и в лозняке. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo sinensis* Shaw et Nodd) на Днестре обычно использует кусты козьей ивы на глухих старицах, на Днепре он предпочитает образовывать самостоятельные колонии на белой иве.

На о. Орлова колонии малых белых цапель селятся совместно с грачами по дубовым колкам, окружающим кольцом небольшие болот-

ца — «саги». Во всех случаях гнезда строятся из сучьев деревьев. Выстилка лотка болотными травами бывает лишь у каравайки и большого баклана. Кладка яиц у старых бакланов — в первой декаде апреля; малой белой цапли и кваквы — в конце апреля. Птенцы вылупливаются голыми. Несмотря на то что гнезда располагаются на разных высотах над водой (от нескольких сантиметров до 10 и более метров), все они могут служить убежищем эктопаразитов и птенцы в них подвергаются нападению кровососущих насекомых.

Серая и рыжая цапли (*Ardea cinerea cinerea* L., *A. purpurea purpurea* L.) гнездятся в одиночку по зарослям тростника. Однако серые цапли могут строить гнезда на деревьях и собираться колониями. Шилохвость (*Anas acuta acuta* L.) встречается на гнездовье по островам, заросшим негустой растительностью, и дельтам рек. Нам удалось встретить нелетный выводок в первой декаде июля 1969 г. У длинноносого крохаля (*Mergus serrator* L.) спорадические гнездовья отмечены по островам Ягорлыцкого и Тендровского заливов (Черноморский заповедник). Гнезда сооружают в зарослях сорняков, реже тростника или злаков. Обыкновенная горлица (*Streptopelia turtur turtur* L.) является пролетным и гнездящимся видом. Гнезда строит на деревьях (от 2—3 до 10—15 м). Старые и молодые птицы на гнездах также доступны нападению кровососущих насекомых.

Весенняя миграция птиц в Западном Причерноморье протекает с середины марта до второй декады мая. Осенняя начинается с третьей декады августа и оканчивается к середине ноября.

Гнездящиеся в западных районах Причерноморья популяции диких птиц на зимовках располагаются в восточном Средиземноморье (Балканский полуостров, Малая Азия, Африка — по Нилу), а также на территории Центральной и Южной Африки, где очаги арбовирусов, в частности Западного Нила, Синдбис и другие, активны во все сезоны года (Березин, 1969).

ЛИТЕРАТУРА

Березин В. В. Миграция птиц дельт рек Азовского и Каспийского бассейнов и их возможная роль в передаче арбовирусов. Тез. докл. V симпозиума по изучению роли перелетных птиц в распространении арбовирусов, 1969.

Найдич Н. Л. Биология кровососущих комаров Одессы. Кн. «Проблемы паразитологии». «Тр. IV научной конф. паразитологов УССР», 1963.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

К биологии и распространению красноголового королька на Кавказе. В ряде работ (Вильконский, 1897; Сатунин, 1911, 1913; Домбровский, 1913; Кудашев, 1917) указываются факты добычи красноголового королька в западном Закавказье и предполагается его зимовка по Черноморскому побережью Кавказа.

Л. А. Портенко (1960) включает Кавказ в гнездовой ареал этого вида, хотя ряд авторов, работавших на Кавказе (Богданов, 1879; Нестеров, 1910, 1911; Лауниц, 1912; Дороватовский, 1913; Аверин и Насимович, 1938; Бернацкий, 1958; Волчанецкий, Пузанов, Петров, 1962) даже не упоминает о нем. В сводке «Птицы Советского Союза» его находки квалифицируются как случайные залеты (Судиловская, 1954).

Большая часть сведений о красноголовом корольке на Кавказе основывается на материалах Ф. В. Вильконского и экземплярах коллекции М. А. Мензбира, список которых (хранящихся в ЗИН АН СССР) опубликован Л. С. Степаняном (1966). Помимо этого Л. С. Степанян привел ряд наблюдений за красноголовыми корольками в районе г. Сочи на северо-западных склонах горы Б. Ахун в январе — феврале 1961—1962 гг., где им было добыто 7 птиц. В зимний период 1963/64 г. наблюдения были продолжены Л. С. и Е. Н. Степанян, собрано значительное число экземпляров, позволяющее сделать заключение о регулярной зимовке красноголового королька на Черноморском побережье Кавказа.

Общая численность зимующих птиц этого вида здесь невысокая и уступает численности зимующих здесь же желтоголовых корольков. На зимовке красноголовые корольки придерживаются различных типов леса, тяготея, однако, к особенно густым участкам с вечнозеленой растительностью.

7—8/V 1965 г. Р. Л. Бёме обнаружил красноголовых корольков на склонах горы Аишхо в высокоствольном пихтовом лесу (23 км к северо-западу от Красной Поляны, в районе кордона Кавказского заповедника «Пслух» — 1300—1400 м над ур. м.). Птицы держались в верхней части пихт, вместе с желтоголовыми корольками, при этом самцы красноголовых корольков энергично охраняли свой гнездовой участок (включающий 10—12 деревьев) от самцов своего вида и не обращали внимания на самцов желтоголовых корольков. Тогда же был добыт самец красноголового королька с семенниками, достигшими максимальных размеров. Эта находка позволила предположить гнездование этого вида в пихтаче. С 23 по 29/IV красноголовые корольки наблюдались ежедневно. Численность их была значительно меньше, чем у желтоголовых корольков (примерно 1 пара на 2—3 км маршрута, а у желтоголовых — на этом же маршруте 3—4 пары). Держались они в верхней части смешанного пихтово-широколиственного леса там, где пихты образуют сомкнутые насаждения и высота деревьев достигает 40—50 м.

28/IV здесь добыли самку, в яйцеводе которой было яйцо без скорлупы, а в яичнике — 3 крупных желтка. Лопнувших фолликул нет, очевидно, кладка еще не начиналась. Тогда же было добыто 2 самца с крупными семенниками. Эти факты служат свидетельством гнездования красноголового королька в данном районе. В июле 1966 г. в приморском лесу около г. Сочи, в местах, где корольки добывались зимой (в частности, широколиственный лес нижней части р. Агуры), были добыты взрослые и молодые красноголовые корольки, державшиеся выводками. В октябре 1966 г. в районе Лазаревской также было отмечено значительное количество красноголовых корольков. В это же время там держались и желтоголовые корольки (в апреле — июне ни тех, ни других в этом районе не было).

Красноголовые корольки встречались парами, реже в одиночку, в густом кустарнике по склонам гор, обвитом колючими лианами, в то время как желтоголовые корольки кормились в средней и верхней частях кроны высоких деревьев. Самцы крас-

ноголовых корольков много пели. При этом наблюдалось подобие тока — птичка поднимала вверх хохол так, что издали были видны белые, черные и оранжевая полосы, поднимала вертикально хвост, распушивала перья тела, опускала крылья, становясь похожей на шарик, и, высоко поднявшись на ногах, с песней вертелась около самки. С подлетевшим другим самцом немедленно начиналась драка. У всех добытых птиц гонады находились в состоянии покоя.

Последние находки позволяют предположить гнездование красноголовых корольков в полосе пихтовых лесов Кавказа и широкий разлет их по всему лесному поясу после вылета молодых из гнезд. Окончание гнездового периода, судя по июльским находкам птиц у Сочи, приходится на начало этого месяца.

ЛИТЕРАТУРА

Аверин Ю. А., Насимович А. А. Птицы горной части северо-западного Кавказа. «Тр. Кавказск. гос. заповедника», 1938, вып. 1.

Бернацкий Г. И. Птицы Пицундского заповедника. «Тр. Абхазск. гос. музея», 1958, вып. 3.

Богданов М. Н. Птицы Кавказа. «Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанском ун-те», 1879, т. 3.

Вильконский Ф. В. Орнитологическая фауна Аджарии, Гурии и северо-восточного Лазистана. «Мат-лы к познанию фауны и флоры Российской империи», 1879, т. 3.

Волчанецкий И. Б., Пузанов И. И., Петров В. С. Материалы по орнитофауне северо-западного Кавказа. «Тр. НИИ биологии и биол. ф-та Харьковск. гос. ун-та», 1962, т. 32.

Домбровский В. А. Материалы для изучения птиц Колхиды, Аджарии и сопредельных мест. «Тр. Киевск. орнитол. о-ва им. Кесслера», 1913, т. 1.

Дороватовский Н. С. К орнитофауне северо-западного Закавказья. «Тр. о-ва изуч. Черноморского побережья», 1913, т. 1.

Кудашев А. Е. Предварительный список птиц, наблюдавшихся мною в Сочинском округе Черноморской губернии. «Орнитол. вестн.», 1917, т. 6.

Лауниц К. В. Материалы для орнитофауны Черноморского побережья Кавказа. «Птицеведение и птицеводство», 1912, т. 3, вып. 3—4.

Нестеров П. В. Материалы для орнитофауны Батумской области. «Изв. Кавказск. музея», 1910, т. 5.

Нестеров П. В. Материалы по орнитофауне юго-западного Закавказья и северо-восточной части Малой Азии. «Ежегодн. Зоол. музея ИАН», 1911, т. 16, № 3, вып. 3—4.

Портенко Л. А. Птицы СССР, т. 3. Л., 1960.

Сатунин К. А. Систематический каталог птиц Кавказского края. «Зап. Кавказск. отд. ИРГО», 1911, т. 28, вып. 1.

Сатунин К. А. Фауна Черноморского побережья Кавказа. «Тр. о-ва для изуч. Черноморского побережья», 1913, т. 2.

Степанян Л. С. История рода *Regulus* L. с позиций теории беринги́йских континентальных связей. «Журн. общ. биол.», 1966, т. XXVII, вып. 6.

Судиловская А. М. Семейство корольковые. Кн. «Птицы Советского Союза», т. 6. М., «Советская наука», 1954.

Штегман Б. К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы, т. 1, вып. 2. Л., 1938.

Р. Л. Бёме, Е. Н. Степанян

О гнездовании поручейника в Прибайкалье. Восточная граница сплошного распространения поручейника в Западной Сибири доходит до Алтая. В Средней Сибири — между Алтаем и Байкалом — он отсутствует, а восточнее гнездится чрезвычайно спорадично (Козлова, 1961). А. М. Гынгазов (1962) нашел его обычным на гнездовье в районе Новосибирского водохранилища (от г. Камня до с. Берегового). В бассейне Ангары первые находки поручейника принадлежат В. Н. Скалон и А. А. Слудскому (Гагина, 1962), которые встретили его в устье р. Унги 28/VIII 1931 г. на залете. В этом же сообщении Т. Н. Гагиной было высказано предположение о том, что «поручейник — редко гнездящаяся птица всей южной полосы Восточной Сибири». На Витимском плоскогорье этот вид найден И. В. Измайловым (1967), который также предполагает его гнездование. С. И. Липин с соавторами (1968) утверждают, что гнездование поручейника в Приангарье не вызывает сомнений.

Нами поручейник встречен в июле 1965 г. у пос. Ново-Ленино в пойме р. Унги на Братском водохранилище в типичной гнездовой стации. Несколько очень обеспокоенных пар куликов с криками кружились над головой у небольших мелких озерков,

заросших тростником и другой болотной растительностью. Один был добыт. Более систематические наблюдения за поручейниками проводились автором в мае — августе 1967 г. в пойме р. Иркута (нижнее течение). Ширина поймы в этом районе колеблется в пределах 3—5 км.

Под Иркутском поручейники весьма обычны на пролете и не редки на гнездовье. Больших колоний мы здесь не наблюдали. У небольшого озерка, заросшего осокой и тростником, площадью 0,3—0,5 га обычно находилась одна пара куликов. Над более



Гнездо поручейника

крупными озерками площадью 1,0—1,5 га, как правило, одновременно кружились 3—4 обеспокоенных пары поручейников. В среднем на 1 га площади, пригодной для гнездования, приходится 2—3 пары гнездящихся улитов.

Прилет поручейников на места гнездовий происходит в начале мая. 12/V 1967 г. мы наблюдали брачные игры и активное токование самцов. Токующие кулики встречались до середины июня. Наиболее активное токование куликов зарегистрировано в третьей декаде мая, когда можно было видеть 5—7 пар одновременно токующих птиц в воздухе.

14/VI отмечена одна очень беспокоящаяся пара поручейников около небольшого озерка (0,5—0,7 га); по-видимому, рядом находились птенцы. В это же время некоторые самцы еще продолжали токовать в воздухе. Во второй половине июня токование куликов мы не наблюдали. 20/VI в 300 м от воды было найдено гнездо поручейника с тремя насиженными яйцами. Очевидно, это повторная кладка. Пойма осушается и регулярно вспахивается. Иногда остаются небольшие невспаханные участки. На одном из них в небольшой лунке обнаружено гнездо поручейника (рис.). Лунка глубиной 1,5—2 см была устлана несколькими сухими стебельками злаковых. При подходе к гнезду на расстояние 5—6 м кулик резко взлетел с гнезда с сильным криком. Сделав один большой круг, он улетел молча. Одно яйцо при поспешном взлете птицы откатилось от гнезда на расстояние 0,5—0,7 м.

Молодые кулики начинают подниматься на крыло в начале июля. Так, 4/VII один потревоженный поршок неуверенно перелетел с одного конца озерка на другой и опустился в густую траву. Массовый подъем на крыло отмечен через несколько дней — в конце первой декады июля. Выводки поручейников, поднявшихся на крыло (по 2—4 особи), некоторое время держались на своих гнездовых участках отдельно от других выводков. Интересно отметить, что до поднятия на крыло молодые кулики ведут весьма скрытный образ жизни, находясь под постоянной опекой родителей. Последние поднимаются в воздух с беспокойными криками и «висят» над головой в 200—300 м от гнездового участка, оповещая всех об опасности.

Во второй половине июля родители оставили уже окрепших птенцов и начали кочевать по пойме с другими куликами. Молодежь вылетает кормиться на открытые озера и, образуя небольшие группы с другими выводками поручейников (6—12 птиц), совершает самостоятельные кочевки. Молодые кулики хорошо отличимы от взрослых по нежно-светлой окраске нижней стороны тела. Их можно наблюдать в смешанных стайках с другими куликами, например со щеголями, фифи, песочниками. Опекающих родителей, у которых были запоздалые или повторные кладки, можно встретить еще в последней декаде июля. Так, 25/VII здесь отмечена последняя беспокоящаяся пара поручейников.

Откочевывают поручейники рано как небольшими группами, так и поодиночке. Пролетные стайки куликов кормятся на открытых мелких и средних озерках. К середине августа улиты попадаются на глаза реже и не каждый день. Очевидно, в это время у них заканчивается отлет. 13/VIII в пойме нами отмечен только один поручейник, который вел себя очень осторожно.

Итак, судя по литературным данным и личным наблюдениям, поручейник является обычным гнездящимся видом в Прибайкалье.

ЛИТЕРАТУРА

Гагина Т. Н. Примечание и дополнения к списку птиц Восточной Сибири. «Тр. гос. Баргузинск. заповедника», 1962, вып. 4.

Гынгазов А. Н. Новые данные о распространении птиц в Западной Сибири. Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1962.

Измайлов И. В. Птицы Витимского плоскогорья. Улан-Удэ, 1967.

Козлова Е. В. Фауна СССР. Птицы (Ржанкообразные. Подотряд — кулики), т. 2, вып. 1, ч. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.

Липин С. И., Толчин В. А., Вайнштейн Б. Г., Сонин В. Д. К изучению куликов Братского водохранилища. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

В. И. Безбородов

О зимнем населении птиц субальпийского пояса Центрального Кавказа. Количественные учеты птиц проводились в конце января — начале февраля 1968 г. на северных склонах Большого Кавказа в Северной Осетии. Учетные маршруты проходили по долине р. Гизельдон, между селами Даргавс и Кахтисар, а также по склонам гор Тбау-хох и Чинджите-хох. Подсчитывались все птицы, независимо от расстояния до них от линии хода учетчика. Результаты пересчитывались на 1 км² раздельно по средним дальностям обнаружения (Равкин, 1967). За 23 учетных часа было пройдено 46 км маршрута и зарегистрировано 918 птиц 23 видов. В 1960 г. в том же районе и в тот же сезон аналогичные работы проводили Н. Н. Дроздов и Р. И. Злотин. Ими описаны природно-географические комплексы долины.

Наши маршруты проходили: 1) в зарослях облепихи, 2) на речных террасах и 3) на субальпийских лугах и среди скал. Для оценки численности и степени доминирования отдельных видов мы исходили из шкалы, предложенной А. П. Кузякиным (1962).

В зарослях облепихи наблюдалось наибольшее количество птиц (562 особи на 1 км²). Доминировали: большая синица (218 особей на 1 км² — 40% от учтенных) и краснобрюхая горихвостка (195—36%). В 1960 г. Н. Н. Дроздов и Р. И. Злотин насчитывали здесь почти в два раза больше птиц. Ни на маршрутах, ни за все время пребывания в долине нами не встречены лазоревка, рябинник, серый сорокопут, серая куропатка, отмеченные в учетах 1960 г. Желтоголовый королек — не свойственный обитатель зарослей облепихи был встречен нами (1 особь на 1 км²) в долине, вероятно, на кочевке, так как в последующие дни он не отмечался.

На речных террасах общее обилие птиц составляло 300 особей на 1 км². Наиболее многочисленными и доминантами были рогатый жаворонок (169—51%), щегол (66—22%), альпийская галка (33—11%). По сравнению с 1960 г. обилие птиц в 1968 г. на речных террасах было в 38 раз выше (соответственно 8 особей на 1 км² — 5 видов и 300—11 видов). Разница в количестве птиц была в основном за счет рогатого жаворонка, обычного в 1960 г. и весьма многочисленного в 1968 г., а также щегла, альпийской галки и красношапочного вьюрка, не встреченных в 1960 г. и многочисленных в 1968 г.

На субальпийских лугах и скалах отмечена наименьшая плотность птичьего населения (55 особей на 1 км²). Доминировали горная чечетка (27—49%), альпийская завирушка (16—29%), красношапочный вьюрк (7—13%). Общее обилие

птиц зимой 1960 г. в 6 раз меньше, чем в 1960 г. за счет снижения количества альпийской галки, клушицы, красношапочного вьюрка и некоторых других видов. Многочисленные в 1960 г. щегол, рогатый жаворонок и горная овсянка в 1968 г. не встречены (таблица).

Птицы долины р. Гизельдон Северо-Осетинской АССР

Виды птиц	Особей на 1 км²					
	облепиха*		речные террасы		субальпийские луга и скалы	
Большая чечевица	293,3	218	2	—	—	—
Краснобрюхая горихвостка	376,7	195	1	—	—	—
Крапивник	13,3	61	—	—	—	—
Снегирь	120	49	1	—	—	—
Ополовник	—	13	—	—	—	—
Обыкновенная оляпка	—	9	—	6	—	—
Горная трясогузка	—	6	—	2	—	—
Кеклик	—	4	—	8	—	2
Гаршнеп	33	3	—	—	—	—
Желтоголовый королек	—	1	—	—	—	—
Большая синица	20	0,8	—	—	—	—
Степная пустельга	—	0,8	—	—	0,7	—
Альпийская галка	43,3	0,9	—	33	45,3	3
Клушица	36,7	—	—	0,01	49,3	0,01
Щегол	—	—	—	66	30,7	—
Красношапочный вьюрок	—	—	—	21	37,3	—
Серая ворона	—	—	1	0,01	—	—
Рогатый жаворонок	—	—	3	164	12	—
Альпийская завирушка	—	—	—	—	82,7	16
Горная чечетка	—	—	—	—	72	27
Белозобый дрозд	7	—	—	—	1,3	0,04
Обыкновенная пустельга	—	—	—	0,2	0,7	—
Лазоревка	60	—	—	—	—	—
Рябинник	30	—	—	—	—	—
Серый сорокопут	3,3	—	—	—	—	—
Перепелятник	—	—	—	—	0,7	—
Стенолаз	—	—	—	—	0,7	—
Горная овсянка	—	—	—	—	13,3	—
Ворон	—	—	—	—	0,7	—
Серая куропатка	26,7	—	—	—	6	—
Всего особей на 1 км²	1013	562	8	300	352	55
Всего видов	13	13	5	11	15	7
Протяженность маршрутов, км	10	11,6	10	23	15	11

* Первая графа — данные за 1960 г., вторая — 1968 г.

Разница в суммарном обилии птиц трех природно-географических комплексов долины р. Гизельдон за 1960 и 1968 гг. незначительна (соответственно 918 и 1015 особей на 1 км²). Но различия внутри каждого из них по количеству птиц на 1 км² и видовому составу велики. Особенно это выражено на речных террасах. В 1960 г., как пишут Н. Н. Дроздов и Р. И. Злотин, снежный покров в долине был сравнительно высок, а в 1968 г. террасы были почти полностью свободны от снега. По-видимому, это и повлияло на столь резкое изменение численности птиц. Также значительны изменения в обилии и видовом составе птиц в зарослях облепихи и на субальпийских лугах и скалах.

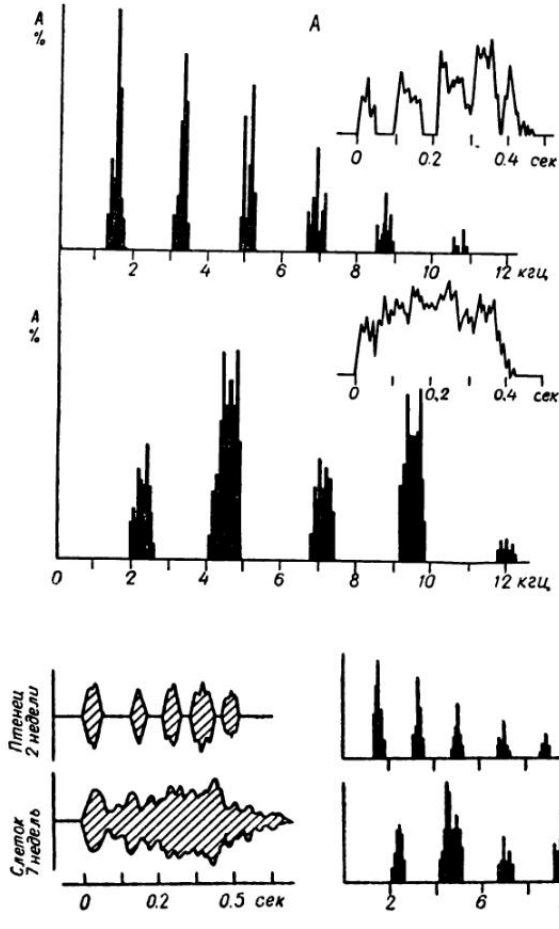
Весной 1967 г. Гизельдон вышел из берегов и в результате наводнения уменьшилась площадь зарослей облепихи и сильно снизилось ее плодоношение, и зимой корма для птиц было значительно меньше, чем в предыдущие годы. Вероятно, это и повлияло на обилие птиц. Таким образом, внутренние перераспределения в населении птиц вызваны, по-видимому, как изменением обилия кормов, так и степенью их доступности.

ЛИТЕРАТУРА

Дроздов Н. Н., Злотин Р. И. К географии зимнего населения птиц в субальпийском поясе Центрального Кавказа. Сб. «Орнитология», вып. 5. Изд-во МГУ, 1962.
Кузякин А. П. Зоогеография. «Уч. зап. МОПИ», биогеогр., 1962, т. CIX, вып. 1.
Равкин Ю. С. Методика учета птиц в лесных ландшафтах. Сб. «Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае». Новосибирск, 1967.

К. А. Воронкова, Е. С. Равкин

Голос птенцов и слетков ушастой совы[1]. На основании спектрографического, осциллографического анализа и анализа уровнеграмм записей голоса птенцов и слетков



А: *вверху* — спектрограмма и уровнеграмма маркировочного сигнала птенца ушастой совы (возраст 7—10 дней); *внизу* — спектрограмма и уровнеграмма сигнала слетка ушастой совы (возраст около 2 мес.) *Б* — общий вид, спектры и уровни сигнала слетков и птенцов

ушастых сов, записанных на территории Звенигородской биостанции МГУ, выявлены следующие особенности сигналов. Общая длительность сигналов составляет около 0,5 сек. Сигналы птенцов расчленены на отдельные пульсы, которые у слетков сливаются и образуют единый сигнал, сильно модулированный по амплитуде (рисунок). Эти особенности отражаются на уровнеграмме.

Спектр сигналов птенцов и слетков разорван равными интервалами (что свидетельствует о его гармонической природе), которые несколько шире у птенцов и уже

[1] Использовалась следующая аппаратура: самописцы уровня фирмы «Брюль и Кьер» и Н-110, осциллограф ЭНО-1, спектрометр со скользящими фильтрами С4-12. Записи производились на магнитофон.

у слетков. Частотные составляющие, на которые благодаря этому распадается спектр, у птенцов у́же, чем у слетков. Число составляющих достигает 5—6 в голосах разных особей, слегка варьируя от сигнала к сигналу. Характерно, что общий спектр сигнала слетка несколько более смещен в высокочастотную область. На рисунке (*Б*) показаны уровнеграммы отдельных частотных составляющих сигналов слетков и птенцов, выфильтрованные с помощью блока фильтров от СЗЧ. Отчетливо видно, что в сигналах птенцов уровнеграммы частотных составляющих носят достаточно неопределенный, по сравнению с общим уровнем сигнала характер. В сигналах взрослых слетков уровни составляющих по своему характеру напоминают общий уровень сигнала.

В. С. Воронецкий

Залеты черной кряквы на Камчатку. Черная, или желтоносая, кряква (*Anas poecilorhyncha* Forst.) до последнего времени на Камчатке не наблюдалась. 12/X 1968 г. в дельте р. Авачи (юго-восточное побережье п-ова Камчатка) нами был добыт взрослый самец желтоносой кряквы, в одиночку кормившийся около берега. В его пищеводе и желудке найдены молодые побеги хвоща (*Equisetum wariegatum*). Птица была хорошо упитана. Размеры ее таковы: общая длина — 535 мм, размах крыльев — 865 мм, длина крыла — 263 мм, плюсны — 43,5 мм и клюва — 50 мм. Экземпляр хранится в ЗИН АН СССР.

В связи с этим интересно сообщение охотника Н. Н. Зюзина о том, что 11/X 1966 г. в устье р. Авачи на озере из стаи в 30—35 птиц он добыл трех уток неизвестного ему вида, которых ни ранее, ни потом ему добывать не приходилось. По его описанию, это были речные утки с длинными, как у шилохвости, шеями, но необычно темные и с двуцветными клювами, Увидев убитую нами птицу, Н. Н. Зюзин подтвердил, что он добыл именно таких уток. Ни один из многих других охотников, опрошенных нами, не сообщил о встречах подобной утки. Осенние залеты черной кряквы на Камчатку, вероятно, носят случайный характер.

Н. Н. Герасимов

Некоторые данные по биологии стрепета. Из-за большой осторожности стрепетов во время токования и трудности наблюдения за этими птицами в открытой степи, в описаниях токового поведения этих птиц имеется ряд неточностей. Из специальных, частично вкопанных в землю и хорошо замаскированных укрытий нами были проведены наблюдения за токованием 6 самцов стрепета и за насиживающей самкой. Работа проводилась в мае и в июне 1965 г. в Новоузенском районе Саратовской обл. Было проведено 10 наблюдений за полным циклом вечернего токования и одно наблюдение от начала вечернего до конца утреннего тока.

В мае голоса токующих стрепетов можно было слышать и в дневное время, однако активный ток начинался с 17 час. Самцы расхаживали по токовому участку (каждый по своему), то и дело останавливаясь (рис. 1), запрокидывая голову и издавая резкий трескучий звук, который удачно сравнивают с треском разрываемого полотна. Когда солнце наполовину уходит за горизонт, наступает кульминационное время тока. Стрепеты перестают расхаживать по токовой территории, подходят к своим точка́м и начинают характерные подлеты-прыжки на одном месте. Зрительные и звуковые сигналы, производимые птицами, достигают максимальной насыщенности. Токование на точке́ состоит из регулярно повторяемых последовательных движений. Вначале самец делает два размеренных удара ногами о твердую землю, за ними следует четырехкратное быстрое притопывание, затем птица подпрыгивает в воздух. Внезапно раскрываемые крылья вспыхивают ослепительным белым пятном, которое заметно в лучах заходящего солнца на расстоянии не менее 1 км. В это время удобно проводить учеты токующих самцов. С силой взмахивая крыльями, издающими при этом резкий свистящий звук, стрепет опускается на точо́к, несколько раз повторяет свою «песню» и опять стучит лапами и подпрыгивает. Когда солнце скрывается за горизонтом, стрепеты перестают кричать и только подпрыгивают.

Утреннее токование разворачивалось в обратном порядке, по сравнению с вечерним. Вначале, до восхода солнца, птицы токовали на точка́х с характерными подскакиваниями и подлетами, а потом начинали ходить по всему участку, перемежая пение с кормежкой.

Сигнальному значению ударов лап токующих самцов в литературе, особенно в новейшей, уделяется мало внимания, хотя, по нашему мнению, этот компонент токового поведения имеет немаловажное значение. Этими особенностями токования стрепета можно объяснить тот факт, что при выборе места для точка́ птицы отдают предпочтение наиболее твердым участкам почвы.



Рис. 1. Токующий стрепет



Рис. 2. Самка стрепета на гнезде

Как показали маршрутные учеты, в период гнездования стрепеты концентрировались вокруг посевов зерновых. Два гнезда были найдены нами в зарослях пырея ползучего на расстоянии 1 и 10 м от посева ярового ячменя. На самом посеве стрепеты, по-видимому, не гнездятся потому, что из-за высоких стеблей насиживающая самка лишается возможности кругового обзора местности. Над найденными нами гнездами была образована как бы крыша из наклоненных со всех сторон стеблей пырея. Эту

крышу-шалаш активно сооружали сами насиживающие самки, как мы убедились при фотографировании одного из гнезд. Для того чтобы сфотографировать насиживающую птицу, мы отогнули стебли пырея и привязали их шпагатом. Пришедшая на гнездо самка сразу принялась вытаскивать стебли пырея из-под шпагата. Птица брала каждое высвобожденное растение за вершину и держала не выпуская из клюва по несколько минут. Опущенные птицей травинки после этого оставались склоненными над гнездом, образуя над ним ажурную крышу. Такое устройство хорошо маскирует насиживающую птицу и в то же время дает ей возможность осматриваться, подняв голову над низко склоненными растениями (рис. 2).

Э. Н. Голованова

Сезонные изменения гистологической структуры щитовидной железы зяблика. Материал собран на Биологической станции Зоологического института АН СССР на Куршской косе Балтийского моря в 1962—1963 и 1968—1970 гг. Птиц в течение года содержали в больших вольерах при естественных фотопериодах и температурах.

Щитовидные железы собирали в основные периоды годового цикла жизнедеятельности зяблика: зимой, в периоды размножения, линьки и миграций. Извлеченные железы фиксировали в жидкости Буэна, иногда в 10%-ном формалине. После гистоло-

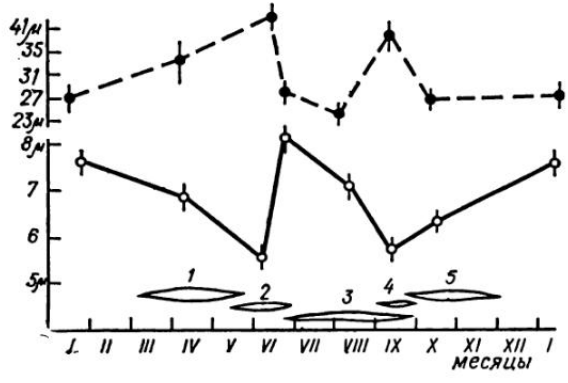


Рис. 1. Активность щитовидной железы зяблика (n=67) в течение года (гистологические показатели). *Темные кружки* — диаметр фолликулов железы. *Светлые кружки* — высота эпителия фолликулов железы

1 — период весенней миграции; *2* — период размножения; *3* — период линьки; *4* — осенний предмиграционный период; *5* — период осенней миграции

гической проводки щитовидные железы заливали в парафин, затем делали срезы на микротоме (толщина среза 6—10 μ), которые окрашивали альдегид-фуксином (Дыбан, 1959; Фалин, 1961) или хромовым гематоксилином по Гомори (Поленов, 1958). На препаратах под микроскопом с помощью окуляр- и объект-микрометров измеряли внутренние поперечники фолликулов и высоту эпителия фолликулов железы. Эти два показателя представляют собой основные характеристики при оценке активности щитовидной железы. При наименьшей высоте эпителия и наибольшем внутреннем поперечнике фолликулов щитовидная железа наименее активна, фолликулы ее наполнены коллоидом. При гиперфункции щитовидной железы ее фолликулы истощены, они имеют высокий эпителий и небольшой запас коллоида.

Как видно из рис. 1 и 2, активность щитовидной железы в течение года изменяется. Наиболее активна железа зимой и во время линьки. Наименее активна — во время размножения и в осенний предмиграционный период. Во время весенней и осенней миграций щитовидная железа была умеренно активна.

Сравнивая наши данные с данными других авторов по функционированию щитовидной железы у птиц, можно отметить следующее. Наши данные согласуются с данными Вильсона и Фарнера (Wilson, Farner, 1960; Farner, 1964) и Кенди (Kendeigh,

Wallin, 1966) в том отношении, что щитовидная железа активна зимой и в целом за год ее активность обратно пропорциональна температуре среды, но в противоположность тому, что наблюдали Фарнер и Вильсон у *Zonotrichia leucophrys gambelii*, у зяблика щитовидная железа определенно увеличивает свою активность во время летней послебрачной линьки. Высокая активность щитовидной железы в этот период, возможно, связана с участием ее в процессах смены оперения (Войткевич, 1962).

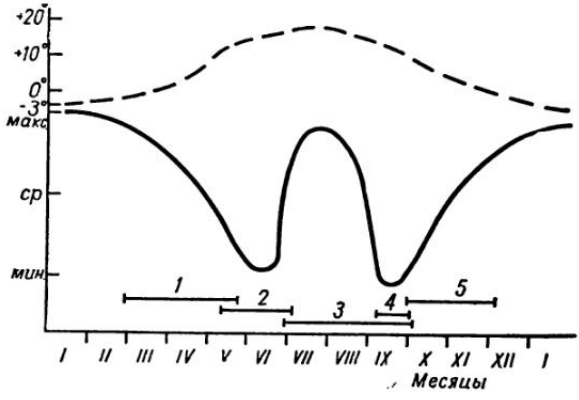


Рис. 2. Схема изменения активности щитовидной железы в течение года (*сплошная линия*) в сравнении с годовым ходом температур (*прерывистая линия*) и сезонными биологическими явлениями:

1 — период весенней миграции; *2* — период размножения; *3* — период линьки; *4* — осенний предмиграционный период; *5* — период осенней миграции у зябликов

В осенний предмиграционный период уровень активности железы низкий, но во время миграций отмечается повышение активности щитовидной железы, которое в течение осеннего миграционного периода может быть связано с понижением окружающей температуры. Таким образом, с сентября по конец июня активность щитовидной железы обратно пропорциональна температуре среды. С июля по сентябрь, во время послебрачной линьки, обнаружено усиление активности щитовидной железы. Это усиление не связано с температурой среды.

ЛИТЕРАТУРА

Войткевич А. А. Перо птицы. М., Изд-во АН СССР, 1962.

Дыбан А. П. О методике дифференциального выявления в передней доле гипофиза бета- и дельта-базофильных клеток. «Пробл. эндокр. и гормонотерапии», 1959, т. 5, № 2.

Поленов А. Л. Методика окраски хромовым гематоксилином по Гомори и ее упрощенная модификация для выявления нейросекреторных включений. «Архив анат., гист. и эмбр.», 1958, т. 35, № 4.

Фалин Л. Н. Альдегид-фуксин и его применение в гистохимии. «Архив анат., гист. и эмбр.», 1961, т. 40, № 5.

Farner D. S. Annual endocrine cycles in temperate-zone birds with special attention to the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. «Proceedings of the Second International Congress of Endocrinology». L., 1964.

Kendeigh S. G., Wallin H. E. Seasonal and taxonomic differences in the size and activity of the thyroid glands in birds. «Ohio J. Sci.», 1966, vol. 66, No. 4.

Wilson A. C., Farner D. S. The annual cycle of thyroid activity in white-crowned sparrows of Eastern Washington. «Condor», 1960, vol. 62, No. 6.

И. Н. Добрынина

Некоторые дополнительные сведения о птицах Среднего Сихотэ-Алиня. Материалом для настоящего сообщения послужили результаты круглогодичных наблюдений за птицами, проводившихся с 1966 по 1969 г. стационарно и на маршрутах в Сихотэ-Алиньском заповеднике и на прилежащих к нему территориях. К нескольким экземплярам малой поганки, отмеченным ранее на юге Приморья, можно добавить самку, добытую 21/X 1968 г., и самца — 20/XI 1969 г. на р. Джигитовке. Камышница обычна в долинах рек, где придерживается стариц, поросших ивняком. Все птицы были добыты в послегнездовое время: самка 20/VIII 1965 г. у пос. Терней; молодая самка 3/X 1968 г. и самец 19/XI 1969 г. на р. Джигитовке. Восточная тиркушка встречена 24/IV 1969 г. на берегу бухты Благодатной. 27/IV она была добыта и оказалась самцом, семенники которого имели размеры 2,7×5,0 мм. Малую крачку видели на льду оз. Благодатное 21/X 1968 г.

Воробьиный сыч нами зарегистрирован только в период с 15/IX по 14/I в ельниках бассейна р. Пещерной и в разнообразных горных и долинных лесах, в том числе в чозенниках и дубняках на восточных склонах Среднего Сихотэ-Алиня, до самого побережья. Особенно активны птицы были в сумерках во второй половине сентября и в первых числах октября, хотя слышать одновременно более двух сычей не приходилось. Добыто три экземпляра: самец 27/IX 1967 г. в долине р. Полуденной (бассейн р. Пещерной); самка 24/X 1967 г. в окрестностях пос. Терней; самка 29/XII 1968 г. Пара пролетных малых жаворонков отмечена 30/IV 1968 г. в бухте Благодатной. Они держались на галечниковом пляже, поросшем низкорослой травянистой растительностью. У добытого самца левый семенник был 3,5×5,0 мм. Пятнистый сверчок обычен в гнездовой период в бассейне р. Пещерной, где он придерживается зарослей багульника лиственничных марей, а также поросших вейником захламленных берегов рек и ключей. Пение самцов можно слышать уже с середины мая. Осенний пролет начинался в конце августа и продолжался в октябре. В это время птицы появлялись на открытых пространствах, в том числе в окрестностях пос. Терней.

Японская трясогузка (самка) добыта нами 5/III 1967 г. на одном из ключей. Другие трясогузки тогда еще не появились. Вторая птица отмечена там же 16/III 1968 г. Японский скворец обнаружен значительно севернее всех ранее известных находок в Приморье. В районе Тернея добыты самцы 17/V 1966 г. и 6/VII 1968 г. Обе птицы держались в ивняках среди луга; их семенники были соответственно 3,5×7,0 мм и 1,5×2,2 мм. Самка островной формы седоголовой овсянки (*Emberiza spodocephala personata* Temm.), добытая нами 6/V 1966 г. в окрестностях Тернея находится в Зоологическом музее Дальневосточного университета. Птица держалась на поросшем лесом берегу речки отдельно то других овсянок. Рыжешейная овсянка регулярно встречалась в долине реки и в бухте Благодатной во второй половине марта—апреле и в конце августа — начале ноября в безлесных участках с зарослями вейника, на полях и лугах.

С. В. Елсуков

Новые данные об альпийской завирушке в Грузии. Данные по расселению и экологии альпийской завирушки бедны, особенно незначительны они для Грузии, так как детально еще никем не суммировались. Достаточно отметить, что до сих пор конкретно указывались лишь три пункта добычи этой птицы в Грузии (г. Дадиаши — в Сванетии, окрестности Тбилиси и окрестности Ардоти — в Хевсуретии), да и то данные эти изрядно устарели (Радде, 1866; Цветков, 1901; Чхиквишвили, 1941). В последние годы альпийская завирушка отмечалась нами в альпийской зоне Лагодехского заповедника (Жордания, 1960).

И. Д. Чхиквишвили (1930) пишет, что он неоднократно наблюдал альпийскую завирушку на высоте 2700 м над ур. м., в другую работу (1959), касающуюся той же территории (Телавский район, Кахетия), эта птица вовсе не включена в фаунистический список. То же самое и в Тушетии: И. Д. Чхиквишвили (1943) отмечает здесь эту птицу на высоте 2400 м, а М. Е. Кутубидзе (1966), ревизовавший местную орнитофауну, не упоминает об альпийской завирушке. Р. Н. Мекленбурцев (1954), ссылаясь на Г. И. Радде пишет, что она гнездится (?) в Гурии и Абхазии, а сам Г. И. Радде (1884) пишет, что «Нордманн говорит о нахождении ее в Гурии и Абхазии»; в Абхазии же она даже не упоминается И. Д. Чхиквишвили (1939).

В Грузии регистрируется кавказский подвид альпийской завирушки — *Prunella (Laiscopus) collaris montana* Hablizl. Интересен факт, что кавказская альпийская завирушка, по крайней мере в границах Грузии не живет на Малом Кавказе, а отмечается нами как немногочисленная птица исключительно на Главном (Большом) Кавказском хребте. Держится альпийская завирушка в альпийской зоне (вертикальное распространение 1800—3000 м над ур. м.) — в ущельях между скал, на каменистых осыпях и склонах, на глыбисто-каменистых выходах породы, на альпийских лугах.

Обыкновенно альпийская завирушка садится на крупный камень или вершину утеса близ травы и время от времени подергивает хвостом, как горихвостка, и «подает голос». С писком взлетает вверх, складывает крылья, затем раскрывает их, на секунду замирает в воздухе наподобие жаворонка и уже без писка садится — обыкновенно несколько выше того места, где сидела раньше. «Приземлившись», передвигается вниз или же горизонтально. Редко на короткое время вспрыгивает на камень и мгновенно опять перебегает к его основанию или же на осыпь — попутно склевывая подвернувшегося жучка. При обследовании летит вниз — по ущелью, а затем, укрываясь за камнями или же гребнем скалы, передвигается опять вверх. В осенне-зимний период альпийская завирушка производит вертикальные перемещения, недалекие кочевки.

20/VI 1968 г. у самки, добытой в альпийской зоне Мегрелии (Самегрело) в окрестностях Скури, было два вполне созревших яйца. В желудке этого экземпляра обнаружены семена травянистых растений и малое количество (5—6 шт.) гастролитов. Добытый материал хранится в орнитологической коллекции Государственного музея им. акад. С. Н. Джанашия АН ГрузССР.

В Грузии кавказская альпийская завирушка отмечается в следующих пунктах альпийской зоны Главного Кавказского хребта: окрестности Скури — в Мегрелии (Жордания — в 1968 г.), г. Дадиаши (Радде, 1866), окрестности Ушгули (Жордания, Гогилашвили — в 1967 г.) — в Сванетии, в окрестностях Ардоти (Чхиквишвили, 1941) — в Хевсуретии, в окрестностях Магарос-Кари (Жордания — в 1959 г.) — в Пшави, в альпийской зоне Лагодехского заповедника (Жордания, 1960) — в Кахетии, в Тушетии (Чхиквишвили, 1943) и в окрестностях Млета (Жордания — в 1964 г.) — в Хеви. По-видимому, надо предполагать ее нахождение в альпийской зоне Абхазии и в других пунктах Кахетии и Хеви (источники р. Дуруджи, Казбеги).

ЛИТЕРАТУРА

Бёме Р. Л. Возникновение орнитофауны высокогорных ландшафтов Кавказа. Сб. «Орнитология», вып. 3. Изд-во МГУ, 1960.

Бёме Р. Л. Опыт орнитогеографического районирования высокогорий Палеарктики. Сб. «Орнитология», вып. 6. Изд-во МГУ, 1963.

Дементьев Г. П. Задачи экологической классификации птиц и понятие о жизненных формах. Сб. «Проблемы орнитологии». Львов, 1964.

Джанашвили А. Г., Кутубидзе Л. Е., Заркуа Д. Г. Определитель птиц Грузии (на груз. яз.). Тбилиси, 1960.

Джанашвили А. Г. Животный мир Грузии, т. III (на груз. яз.). Тбилиси, 1963.

Жордания Р. Г. Орнитофауна Лагодехского заповедника и окрестностей. «Сообщ. АН ГрузССР», 1960, т. XXIV, № 4.

Жордания Р. Г. Терминологический словарь птиц Грузии (латинская, грузинская, русская и немецкая номенклатура). Тбилиси, 1960.

Жордания Р. Г. Орнитофауна Малого Кавказа (в границах Грузинской ССР). Тбилиси, 1962.

Кутубидзе М. Е. К изучению орнитофауны горной Тушети. Сб. «Материалы к фауне Грузии», ч. I. Тбилиси, 1966.

Макленбурцев Р. Н. Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 6. М., «Советская наука», 1954.

Портенко Л. А. Птицы СССР, т. IV. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960.

Радде Г. И. Путешествие в мингрельских альпах и в трех их верхних продольных равнинах (Рион, Цхенис-Цали и Ингур). «Зап. Кавказск. отд. имп. Русск. геогр. об-ва (ЗКОИРГО)», 1866, т. VII.

Радде Г. И. Орнитологическая фауна Кавказа (Ornis Caucasica). Тифлис, 1884 (на обложке 1885).

Рустамов А. К. Еще раз о понятии «жизненная форма» в экологии животных. Сб. «Проблемы орнитологии». Львов, 1964.

Серебровский П. В. Результаты орнитологических наблюдений в Закатальском округе Закавказья в 1916 г. (дополн. М. А. Мензбира). М., 1925.

Флинт В. Е., Бёме Р. Л., Костин Ю. В., Кузнецов А. А. Птицы СССР. М., «Мысль», 1968.

Цветков Е. В. Орнитологические наблюдения в окрестностях Белого Ключа. «Матлы к познанию флоры и фауны Российск. империи», отд. зоол., 1901, вып. V.

Чхиквишвили И. Д. Материалы по орнитофауне Кахетии (Телавский уезд). Тифлис, 1930.

Чхиквишвили И. Д. К фауне млекопитающих и птиц Абхазии. «Мат-лы к фауне Абхазии». Тбилиси, 1939.

Чхиквишвили И. Д. Материалы к изучению фауны Хевсурети (птицы и млекопитающие, на груз. яз.). «Вестн. Гос. музея Грузии», 1941, т. XI-А.

Чхиквишвили И. Д. Некоторые данные о вертикальном распространении птиц Кавказа. «Вестн. Гос. музея Грузии», 1943, т. XII-А.
Чхиквишвили И. Д. Птицы Грузии (список на груз. яз.). «Вестн. Гос. музея Грузии», 1949, т. XIV-А.
Чхиквишвили И. Д. Материалы для изучения орнитофауны Телавского района (на груз. яз.). «Вестн. Гос. музея Грузии», 1959, т. XVIII-А.
Charles Vaurie. The birds of the Palearctic fauna. Passeriformes. H. F. et G. Witherby Ltd. L., 1959.

Р. Г. Жордания

Данные по экологии и этологии серого сорокопута. Наблюдения за *Lanius excubitor* проводились нами в основном в Белоруссии, под Минском, с 1959 по 1967 г., но кроме того в Витебской, Московской и Костромской областях. Для Минской обл. характерны открытые пространства, в Вилейском районе рассеченные редкостволь ными борами беломошниками, а в Минском — смешанными возобновляющимися лесами. Очевидно, что весь ландшафт этой части лесной зоны окультурен. Пожалуй, в наименьшей степени антропогенное влияние сказывается на борах-беломошниках, в которых избегают селиться серые сорокопуты. И в гнездовой и во внегнездовой период он встречается в культурном ландшафте. Только весной и летом это — перелески, рощи, примыкающие к полям и пастбищам, посадки вдоль железных дорог, небольшие парки, а осенью и зимой — более открытые пространства с редкими кустиками. Часто встречается на лугах с копнами сена.

В Минской обл. серый сорокопут не тяготеет к обводненным участкам, чего нельзя сказать о его биотопах в Московской и Костромской областях. Приуроченность этого вида к влажным местностям наиболее характерна в северной части ареала. Даже такая относительно небольшая разница в широте характеризуется различной структурой биотопа. В Люберецком районе Московской обл. осенью трижды встретившиеся нам сорокопуты наблюдались непосредственно среди болот в культурном ландшафте, а в Костромской обл. (между пос. Антропово и г. Чухломой — Чухломский р-н) — также осенью среди болотистых низин, носящих следы антропогенного воздействия (около брошенных деревень).

Из посещенных районов Минской и Вилейский характеризуются наибольшим количеством стаций, занимаемых серым сорокуптом, тем не менее его относительная плотность здесь небольшая. Так, в Минском районе перед началом гнездования (конец марта, апрель) по опушкам сосновых и смешанных лесов, чередующихся с холмистыми полями, она равна 7 особям на 1 км². А в Вилейском районе перед началом гнездования плотность на лугах и пастбищах по окраинам перелесков в среднем равна 5 особям на 1 км². Причем в этот период, особенно в последней декаде апреля, изредка наблюдаются небольшие стайки — три, четыре особи держатся в одном месте. В отдельных урочищах Минского района численность серого сорокопута в конце апреля (по 1966 г.) достигает 14 особей на 1 км².

Растянутые сроки прилета серого сорокопута не вызывают смещения начала гнездования. В конце апреля начинается разбивка на пары. В этот период птицы перемещаются в разреженные смешанные лесные массивы, чередующиеся с лугами, наблюдаются недалеко от поселений человека. Из 14 найденных нами в Минской области гнезд 9 находились в непосредственной близости от жилья человека, а 5 — далее 1 км от населенного пункта. Причем из 5 гнезд лишь 2 были отмечены вдалеке от поселений.

В противоположность сорокопуту-жулану серый сорокопут избегает селиться в низкорослых кустраниках и густых лесопосадках, явно предпочитая им отдельно стоящие на опушкие леса не очень высокие деревья, реже небольшие группы деревьев. Причем в отличие от этого вида серый сорокопут не строит гнезд на лиственных деревьях с шипами и колючками, типа боярышника, а явно тяготеет к голосеменным деревьям с микрофильной линией развития листьев. Так, из общего числа найденных нами в Минской области гнезд 10 находились в верхушках старых сосен, 2 — на невысоких елях в эолозащитной полосе железной дороги и лишь 2 гнезда (15%) располагались на дубе и тополе. Это, видимо, объясняется мутовчатым расположением побегов у хвойных деревьев, поскольку гнезда серого сорокопута были в мутовках.

Гнезда обычно располагаются во втором ярусе леса (до 12 м) и состоят из двух реже трех четко разделяющихся слоев. Первый визуально на 60% (до 90%) состоит из веточек сосны длиной от 3 до 20 см и диаметром 1—4 мм, сюда же добавляются стебли сухой крапивы и тоненькие побеги репейника. Второй слой, он же выстилка гнезда, в основном состоит из сухой травы (20—60%), волоса, пера и пуха. В лоточке часто встречаются пакля, войлок, вата. Так, гнездо, обнаруженное в Минском районе (дер. Боровляны), находилось на опушке соснового перелеска в 7 м от земли. В первом слое гнезда 70% составляли прутики сосны толщиной 2—3 мм, 30% — стебли сухой крапивы, вьюнка и жесткой соломы; лоточек был выстлан сухой травой (листьями —

40%), стебельками дикорастущих злаков (10%), волосом (20%), пером и пухом (20%) и войлоком (10%). Размеры найденных гнезд в среднем таковы: диаметр 19—27 см, высота — 8—11 см, диаметр лотка — 6—8 см, глубина лотка — 3—5,5 см.

Гнездостроение у отдельных пар серого сорокопута заканчивается в середине мая, обычно в первой декаде. Хронология откладки яиц сильно разнится, а в среднем срок откладки первого яйца — конец первой декады мая (7/V). Полная кладка состоит из 3—7, а обычно 4—6 зеленовато-серых яиц с зеленоватым оттенком и бурыми крапинками, разбросанными реже к острому концу; у тупого конца они иногда сливаются. Найдены кладки, яйца которых имели белый или голубоватый оттенок, в этом случае пятна были бледнее и более размазаны. Вариации размеров и веса яиц, как в пределах одной, так и по сравнению с другими кладками, незначительны. Общая закономерность такова: чем больше кладка, тем меньше размеры и вес яиц.

Насиживание у серого сорокопута длится 15—17 дней. После вылупления птенцов, родители тщательно их оберегают и в этот период становятся особенно агрессивны. Вблизи их гнезд не было обнаружено ни одного гнезда мелких и средних птиц. Ближайшим было гнездо щегла, располагавшееся примерно в 100 м (Вилейский р-н). У пос. Восточный гнездо серого сорокопута находилось недалеко от колонии грачей. Грачи иногда пролетали около гнезда. При их приближении самец, постоянно находившийся неподалеку, с громким стрекотом «нападал» на ближайшего грача, последний, лавируя в воздухе, почти всегда улетал в сторону. Серый сорокопут пролетев метров 100 за удаляющейся птицей, возвращался к гнезду. Многократные столкновения наблюдались в основном в начале гнездования. В дальнейшем, если серый сорокопут начинал кричать, грачи с шумом поднимались с гнезд в воздух. В этом случае крик сорокопута мог служить знаком тревоги. Как уже было сказано выше, гнезд других птиц около гнезд серого сорокопута, как правило, не наблюдалось, но в местечке Боровляны было найдено гнездо, которое располагалось в 50 м от гнезда серой вороны. Эти виды характеризуются ярко выраженным агрессивным отношением к птицам, появляющимся в пределах гнездового участка. В результате между обеими семьями постоянно происходили столкновения, причем обычно нападению подвергалась серая ворона. Сорокопуты могли свободно подлетать (особенно самец) на 20 м к гнезду вороны. И только в непосредственной близости от гнезда серая ворона с карканьем бросалась на серого сорокопута. Неоднократно нам приходилось наблюдать, как серый сорокопут прогонял с гнездового участка сорок и кошек. К человеку, подходящему к гнезду, эти сорокопуты относятся также агрессивно. У гнезда с громким стрекотом могут подлетать на расстояние вытянутой руки, а со спины отваживаются пролететь, задев крыльями.

В первые дни жизни, птенцы очень прожорливы. Количество приносов корма за час у самки равно 20—27, а у самца в этот период 10—15, однако последний постоянно держится около гнезда. С появлением у молодых птиц трубочек первостепенных маховых перьев интенсивность вскармливания заметно падает. Число приносов корма за час у самки равно 8—10, а у самца 3—7. В дальнейшем интенсивность вскармливания идет на убыль. Птенцы вылетают в первой половине июня и еще долго держатся с родителями у гнездовых территорий, потом откочевывают все дальше и дальше, а с сентября начинают мигрировать.

Что касается питания серого сорокопута, то мы располагаем следующими данными. С 1959 по 1967 г. в Минской обл. нами были добыты в различные месяцы (с марта по август) 26 особей этого вида. Среди них были как самцы (12 экз.), самки (8 экз.), так и молодые птицы (6 экз.). Всего нами обработано 24 желудка, 2 оказались пустыми.

Наибольшее значение в весеннем и летнем питании серого сорокопута имеют беспозвоночные. Это в основном насекомые, также имелись единичные встречи в желудках моллюска и дождевого червя. Кроме беспозвоночных в исследованных желудках дважды обнаружены шкурки мышевидных грызунов; в 7 желудках — растительные остатки (в 2 из них почки деревьев) и гастролиты. Таким образом, на долю позвоночных животных приходится очень маленький процент в питании серого сорокопута, чего, судя по литературе, другие авторы не наблюдали. Например, В. Ф. Гаврин (1957) считает основным кормом серого сорокопута грызунов. Расхождение сведений этого автора и приводимых выше, видимо, объясняется тем, что нами сорокопуты добывались в конце весны и летом. Поэтому, на наш взгляд, можно сделать вывод: в гнездовой период питание серого сорокопута зачастую составляют насекомые. Очевидно, и выкармливание молодых птиц осуществляется насекомыми (в желудках молодых особей встречены только насекомые).

Отношение серого сорокопута к птицам, как к объекту питания, мы пытались выяснить при содержании его в неволе. В 1967 г. у нас жил самец этого вида, пойманный тайником, поставленным под проводами электропередач, на заманного щегла. Отношение сорокопута к живым птицам и чучелам нам кажется весьма любопытным. Так, будучи в течение суток не кормленным, он бросался на клетку с певчими птицами и старался проникнуть в нее через прутья. Когда бывал сыт, не обращал на птиц внимания. Таково же его отношение к чучелам. Утром до получения корма, серый сорокопут, выпущенный из вольера, стремительно садился к развешанным чучелам на

спину и сразу же ударял клювом в затылок или в первые шейные позвонки, иногда сбоку. Ударив и рванув несколько раз сорокопут начинал выщипывать у чучел перья, обычно со спины и поясницы, нередко отрывая хвост. Порвав одну птицу он начинал рвать другую. Причем, можно отметить, что он бросался не только на мелких птиц, но и на крупных. Так, им были разорваны помимо чучел королевского вьюрка, белой лазоревки, королька, камышовой и желчной овсянок, зеленый дятел и альпийская галка. Единственное чучело, на которое не бросался серый сорокопут, — синего пингвина — было самым большим из предоставленных ему чучел. И в то же время, даже не кормленный (правда, в первые дни жизни в неволе), он не трогал живых воробьев и чечеток, посаженных к нему в вольер, прижимался к решетке и сидел так пока не выпускали всех птиц. Мертвых птичек серый сорокопут ел охотно.

На основании изучения питания и некоторых других черт биологии серого сорокопута можно заключить, что он является бесспорно полезной птицей, почти все питание которой составляют насекомые и мышевидные грызуны.

ЛИТЕРАТУРА

Гаврин В. Ф. Сезонные миграции птиц в Беловежской пуще и ее окрестностях. «Тр. II Прибалтийск. орнитол. конф.», 1957.

М. Н. Журавлев, М. Б. Панцелюзин

Гибель перелетных птиц в пустыне. Работая ряд лет в пустынях западной Туркмении нам неоднократно удавалось отмечать случаи ослабления и гибели перелетных и кочующих птиц в пустыне из-за неблагоприятных погодных и климатических условий. Особенно много трупов птиц найдено осенью 1957 г. на Красноводском плато, когда в северо-западной Туркмении была засуха. Первые находки мертвых птиц совпали с резким похолоданием в октябре, сопровождающимся ветрами и песчаными бурями.

Первая мертвая птица — пастушок была найдена у колодцев Суйли. Другой пастушок обитал прямо в селении, забегая в жилые помещения спасаясь от непогоды. Он совершенно не боялся людей и даже принимал из рук пищу. Через несколько дней вокруг поселка нашли трупы еще трех пастушков, коростеля, трех вальдшнепов и лысух и одну болотную сову. После еще одного похолодания на глинистой равнине в районе Джанаурпы под неглубоким снегом удалось отыскать двух вальдшнепов и четырех рогатых и трех малых жаворонков. Встречались кучки перьев и растерзанные птицы. Всего в данную осень нами было зарегистрировано около двухсот остатков мелких птиц: малых, серых и рогатых жаворонков, зябликов, зарянок, а также одиннадцать вальдшнепов, десять дроф-красоток, восемь лысух и единично чибисов и юрков. Кроме того, были отмечены не определенные до вида дрозды, воробьи и пастушковые (по-видимому, водяные курочки).

В сухую ветреную погоду в первой половине ноября в районе Суйли можно было прямо руками ловить ослабших зарянок, зябликов и варакушку, которых порывы ветра буквально валили с ног при попытке собирать пищу на земле. В одном из пустых помещений, где ночевали птицы, были обнаружены три закоченевших зарянки и два зяблика.

В октябре 1956 г. мы в песках Дарджакум наблюдали интенсивный пролет сибирских пеночек-теньковок. Многие птички были настолько ослаблены, что их легко можно было поймать руками, но ни одной погибшей пеночки не было отмечено. Все три дня наблюдений были ветреными. В другие годы гибель птиц была меньшей. Почти ежегодно в пустынях удается находить трупы пастушков, коростелей, вальдшнепов, а также водоплавающих (имеются в виду встречи вдалеке от водоемов) — лысух, красноносых нырков, чирков-трескунков и других.

В суровую зиму 1964/65 г. в нишах обрывов и других укрытиях много раз приходилось находить трупы дроздов-белобровиков и зябликов (по 6 сборов) и один раз болотную сову. В ветреную погоду малые, серые и рогатые жаворонки отлавливались нами в жилых и нежилых норах краснохвостых и больших песчанок. Такие случаи довольно обычны. Отмечены единичные случаи отлова в норах саксаульного воробья, зябликов, юрков и зарянки; в песчаных массивах — больших синиц. Вылов в капканы в норах каменок: плясуньи, обыкновенной, пустынной и чернопегой является делом обычным, так как эти птицы используют норы под жилье.

В связи с этим приведем данные по отлову птиц в капканы на норах краснохвостых песчанок, а также больших песчанок и сусликов в суровую осень 1957 и 1963 гг. на Красноводском полуострове (глинистые полынно-солянковые эфемеровые пустыни; табл.).

Процент попадания млекопитающих и птиц в капканы, выставленные на норы грызунов (по данным 600 капкано-суток)

Вид животных	Ноябрь 1957 г.	Декабрь 1963 г.
Грызуны	30	50
Перевязки и ласки	7	2
Каменки (плясунья, обыкновенная, пустынная и чернопегая)	7	4
Малый жаворонок	6	4
Серый жаворонок	5	2
Рогатый жаворонок	5	—
Прочие виды птиц	5	3

Несомненно, что в норах птицы укрывались от непогоды. Здесь они нередко становились добычей хищников, чем и объясняются довольно частые находки у входа и в первом колене нор не целых трупов, а остатков перьев и растерзанных птиц. В 1957 г. при обследовании нор грызунов мы обнаружили около 40 находок малых, серых и рогатых жаворонок, единично хохлатых и двупятнистых жаворонков, несколько зябликов, 2 зарянки, болотную сову и сыча домового. В 1963 г. в норах были обнаружены остатки 3 малых, 2 серых и одного полевого жаворонка и каменки-плясуньи. В остальные годы отмечены лишь единичные находки. Интересно отметить, что гибель в значительном количестве имела место только в осенние и зимние месяцы и редко наблюдалась на весеннем пролете.

Таким образом, наблюдения показывают, что в засушливые годы при сочетании с неблагоприятными погодными условиями гибель птиц может быть значительной. При этом следует учесть, что большая часть трупов растаскивается хищниками и не поддается учету.

В. А. Зархидзе

О характерных хищных птицах Юго-Восточного Алтая. Юго-Восточный Алтай и Северо-Западная Монголия фаунистически очень близки между собой и отличаются многими общими чертами от остальных частей этой горной страны. Рассматриваемые в статье материалы касаются четырех видов отряда Falconiformes, являющихся представителями этой группы видов птиц, которые связывают фаунистически Юго-Восточный Алтай с Северо-Западной Монголией. Между тем распространение этих видов и характер из нахождения в Юго-Восточном Алтае до настоящего времени выявлены крайне недостаточно. Материалы данного сообщения собраны в процессе стационарных орнитологических работ в Юго-Восточном Алтае в период с 1962 по 1968 г. Они дают конкретное представление о распространении специфических представителей фауны общей для Юго-Восточного Алтая с Северо-Западной Монголией и понимание зоогеографических связей этих двух регионов.

Белоголовый сип — *Gyps fulvus* Hablizl. Белоголовый сип дважды был встречен П. П. Сушкиным (1938) на хребте Сайлюгем. Один раз сип отмечен в Чуйской степи (Hesse, 1913). За период семилетних стационарных орнитологических работ в Юго-Восточном Алтае нами белоголовый сип наблюдался дважды. 23/VIII 1964 г. близ с. Ташанта (хребет Сайлюгем) у свалочных ям с отходами бойни. Здесь же был найден высохший на солнце труп птицы. Вторично одна особь наблюдалась здесь же 24/VI 1967 г. в стае черных грифов и воронов. В Юго-Восточном Алтае белоголовый сип, вероятно, не гнездится, а наблюдавшиеся птицы являются бродячими холостыми особями.

Черный гриф — *Aegypius monachus* L. В Юго-Восточном Алтае черный гриф встречается регулярно и главным образом на хребте Сайлюгем. На остальной части этой территории гриф бывает эпизодически, как случайно залетная птица. В хребте Сайлюгем, по крайней мере по «советским» склонам хребта, черный гриф не гнездится. Вопреки сообщениям (Сушкин, 1938), не гнездится гриф и в верховьях р. Башкаус. Этот район только посещается птицами и к тому же не чаще, чем другие места, прилежащие к хр. Сайлюгему. На этом хребте черные грифы появляются в начале мая. Основная масса (до 40—50 особей) держится в районе бойни близ с. Ташанта в течение одного-двух месяцев, где они кормятся у свалочных ям. Днем в мае — июне у

этих ям всегда можно видеть более десятка (14, 17, 26, 28) птиц, кормящихся вместе с воронами, черными коршунами, реже здесь же держатся белоголовые сипы.

В августе черные грифы здесь встречаются реже и не более 2—3 птиц. Дело в том, что бойня функционирует только в зимнее время. Накопившиеся отходы бойни начинают оттаивать в мае, а к концу июня, когда оттаивает грунт, свалочные ямы зарываются с помощью бульдозера. В зимнее время черные грифы отсутствуют на хр. Сайлюгем. Добытые 23 и 24/VI у свалочных ям грифы (самец и самка) были с сильно изношенными маховыми и рулями; половые органы их были неразвиты — птицы явно холостые.

Кроме бойни скопление грифов (23 птицы) нами наблюдались 21/VIII 1964 г. у оз. Зерлю-Куль на павшей овце. В других частях Юго-Восточного Алтая одиночные бродячие парящие птицы встречались очень редко.

Бородач, или ягнятник, — *Gypaëtus barbatus* L. За период семилетних работ в Юго-Восточном Алтае нами бородач ни разу не встречен. Имеющиеся данные о нахождении бородача в этой части Алтая предшествующими исследователями были собраны главным образом опросным путем (Gebler, 1837, 1840; Hesse, 1913; Сушкин, 1938). 9/VI 1914 г. П. П. Сушкиным птица наблюдалась в горах у р. Кошконур. Указывалось нахождение бородача в хр. Сайлюгем (Bangs, 1913). Вместе с этим, в работе (Hesse, 1913) сообщается, что «даже опытнейшие калмыки не видали ягнятника и не слыхали о нем».

Опрошенные нами чабаны и охотники (окол 20 человек) не имели представления об этой птице, тогда как им был хорошо известен редко встречающийся здесь черный гриф (местное название кара-кус) и даже очень редко встречающийся белоголовый сип (таз-кара). Суммируя известные и собранные нами данные, можно полагать, что имеют место исключительно редкие случаи залета бородача в Юго-Восточный Алтай. На Алтае (в пределах Казахстана) бородач пока еще не найден (Корелов, 1962).

Мохноногий курганник — *Buteo hemilasius* Temm. et Schleg. Все имеющиеся сравнительно немногочисленные данные о распространении и экологии этого вида сосредоточены в монографических работах «Птицы Советского Союза», т. 1, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, «Птицы Казахстана», т. 2, под ред. И. А. Долгушина. Малочисленность сведений по экологии этой птицы, видимо, частично объясняется локальностью ареала ее распространения в Центральной Азии, где он простирается к югу до Гималаев (?), к северу до Алтая (Юго-Восточный Алтай — достоверно; быть может, в пограничных участках Центрального Алтая (?), хребта Западный Саян (?), Забайкалья, к востоку до Северо-Восточного Китая, к западу до Кашгарии, Тянь-Шаня (гнездовье не доказано), Джунгарии и Тарбагатая (гнездовье не доказано). Таким образом, на территории СССР простирается только незначительная часть ареала.

В Юго-Восточном Алтае мохноногий курганник — гнездящаяся птица. Из хищных птиц, после обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus* L.), это самый многочисленный и широко распространенный хищник. Наибольшая численность курганников нами отмечена в южных районах Юго-Восточного Алтая, прилежащих к хр. Сайлюгем, и на плато Укок. Типичные биотопы этой птицы представляют собой высокогорные степи, иногда сильно опустыненные, занимающие пологие склоны гор, холмы вдоль рек, террасы; значительно реже северные склоны, поросшие карликовой березкой. Совершенно ровных степей (Курайская и Чуйская) этот курганник избегает, ровно как и ущелий, узких долин рек, склонов гор, покрытых крупнокаменистыми осыпями (курумниками). Вертикальное распространение в Юго-Восточном Алтае на гнездовье — до 2800 м, на охоте и в период осенних кочевок — до 3000 м (Ирисов, 1967).

Весной мохноногие курганники появляются в этой части Алтая в апреле, но к кладке яиц приступают в конце этого месяца (Курайский хребет). На предельной высоте вертикального распространения курганника кладка происходит в начале мая. Гнезда устраивает исключительно на скалистых останцах по склонам гор, на карнизах скальных обнажений. Гнездо располагается так, чтобы из него был хороший обзор местности. В большинстве случаев гнездо курганника доступно для человека. Пять обследованных нами гнезд располагалось на высотах от 20 до 50 м от подножия скалы или останца. Гнезда строятся независимо от ориентации склонов, но избегаются участки, находящиеся в тени, либо поздно освещаемые солнцем с наступлением дня. Обнаруженные гнезда были сделаны из ветвей карликовой березы. Размер в диаметре превышал 1 м. Гнезда плоские от 50 до 80 см толщиной, рыхлые. Лотки их были выстланы мелкими ветвями, кусками кошмы, шкур, обрывками веревок, тряпками, кусками кизяка. Гнезда курганниками используются многократно и каждый раз подстраиваются.

В кладках, как правило, два яйца, реже — три. Птенцы начинают вылупляться в первой половине июня (Курайский хребет), в среднем течении р. Усой они вылупились 8/VI, а в верховьях р. Башкаус — 12/VII. Летающие молодые впервые были зафиксированы 20/VII (Курайский хребет). Последующие вылеты — 8/VIII (среднее течение р. Усой), 16/VIII (верховья р. Тархаты), 20/VIII (верховья р. Башкаус). Неразбившиеся выводки встречались до 20/IX.

Остается ли курганник зимовать в Юго-Восточном Алтае — неизвестно. Нами птицы встречались в долине р. Тархаты и по окраинам Чуйской степи в первых числах октября. В январе в Курайском хребте, Чуйской степи и хр. Сайлюгем курганники отсутствовали, несмотря на обилие пищух в последнем. Вполне возможно, что могут встречаться отдельные зимующие особи, но основная масса птиц, несомненно, на январь — февраль (может быть, и декабрь?) — период морозов и буранов откочевывает в Монголию (Бианки, 1915).

Линька у курганников обоего пола начинается в конце гнездового периода и заканчивается к концу августа— началу сентября. Некоторые птицы, добытые в конце июля, имели почти полностью отросшие первостепенные маховые, другие экземпляры, добытые в конце августа, были уже в свежем пере. В последнюю очередь у этих птиц протекает линька перьев головы, частично кроющих крыла и отдельных контурных перьев спины. Молодые уже в первом годовом наряде не отличимы от взрослых птиц [1].

По всей области распространения мохноногого курганника в Юго-Восточном Алтае замечено существование птиц с темной и светлой вариацией окраски пера (Сушкин, 1938). В собранной нами коллекции из 14 птиц имеется 3 экз. темноокрашенных и существенно отличимых от остальных. Из одного гнезда имеется два птенца (добыты за 3—4 дня до вылета в районе верховьев р. Башкаус), один из которых представляет светлую, численно преобладающую вариацию окраски, другой — темную. Кормившая этих птенцов взрослая птица была темноокрашенной. Нам ни разу не приходилось встречать гнездящиеся пары, в которых одна из птиц отличалась бы по окраске от другой. Каких-либо различий в экологии темно- и светлоокрашенных птиц нами не замечено.

Питается мохноногий курганник в Юго-Восточном Алтае полевками (*Microtus arvalis* Pall.) и сусликами (*Citellus undulatus* Pall.). В желудках добытых птиц встречены остатки птенцов белой куропатки (*Lagopus lagopus* L.) у трех особей, остатки крота (*Talpa altaica* Nik.) — у одной. Случаи нападения мохноногого курганника на птенцов белой куропатки нам приходилось наблюдать несколько раз. Молодая птица, содержавшаяся в неволе, охотно ела рыбу.

Поскольку размеры мохноногих курганников в упомянутой литературе приведены по нескольким экземплярам, приводим размеры взрослых птиц нашей коллекции. Длина самки (4) — 633 мм, длина самца (3) — 585 мм; длина крыла самки — 482 мм, самца — 414 мм; длина хвоста самки — 261 мм, самца — 236 мм; размах крыла самки — 1484 мм, самца — 1333 мм.

ЛИТЕРАТУРА

Бианки В. Л. Материалы для авифауны Восточной Монголии и Северо-Восточного Тибета по данным Монголо-Сычуанской экспедиции 1907—1909 гг. под начальством П. К. Козлова. «Ежегодн. Зоол. Музея Академии наук», 1915.

Ирисов Э. А. О вертикальном распространении некоторых птиц в Юго-Восточном Алтае. «Изв. Алтайск. отд. Геогр. о-ва СССР», 1967, вып. 8.

Корелов М. Н. Хищные птицы. «Птицы Казахстана», т. 2. Изд. АН КазССР, 1962.

Сушкин П. П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии, т. 1—2. Изд. АН СССР, 1938.

Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 1. М., «Советская наука», 1951.

Bangs O. Some birds from the highlands of Siberia. «Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.», 1913, vol. LIV, No. 16.

Gebler. Vebersicht der katunischen Gebirge. «Mem. savants etrang. de l'Acad. de Petersb.», 1837, vol. III.

Gebler. On Cypaëtus barbatus. «Bull. Sc. de l'Acad. de Petersb.», 1840, vol. VI.

Hesse E. Vebersicht einer Vogelsammlung aus dem Altai. «Mett. zoolog. Mus. in Berlin», 1913, Bd. VI, H. 3.

Э. А. Ирисов

О распространении и биологии кудрявого пеликана в дельте Амударьи. Кудрявый пеликан (*Pelecanus crispus* Bruch), гнездящийся и перелетный вид дельты Амударьи, распространен здесь спорадично и связан главным образом с обширными водоемами. Биология этого вида до сих пор мало изучена. Некоторые сведения о распространении пеликана в дельте приведены в работах Богданова (1882), Молчанова (1912), Гладкова (1932), Салихбаева (1950). Материалы, излагаемые в статье, собраны нами в

[1] Птица содержалась в неволе с 8-дневного возраста (с 16/VII по 20/XI).

1962—1964 и 1966—1968 гг. в дельте Амударьи и на южном побережье Аральского моря.

Кудрявый пеликан появляется во второй половине марта. Так, нами он отмечен в 1963 г. 22/III, в 1966, 1967 и 1968 гг. соответственно 21, 23, 25/III. Весной прилетают одиночками или небольшими группами. Мы ни разу не видели в это время сколько-нибудь значительной стаи. Прилет заканчивается в первой декаде апреля. Уже 13/IV мы находили гнезда с 2—3 яйцами. По данным Долгушина (1960), на нижней Сырдарье прилет продолжается с середины марта до конца апреля, а в дельте Волги в среднем миграция заканчивается 1/IV. Таким образом, в дельте Амударьи прилет несколько запаздывает. Это, может быть, зависит от того, что на Волгу и к Аралу прилетают птицы из разных мест зимовки.

Большие стаи пеликанов нами наблюдались 14/IV 1963 г. в урочище Узынкаир (Казахдарья) из 182 особей и 26/VI в этом же месте 209 кудрявых и розовых пеликанов с преобладанием первых. Такое большое скопление, по нашим наблюдениям, образуется только во время сильного ветра с севера, который нагоняет высокие волны в Джилтырбасском заливе. В это время пеликаны собираются на больших плёссах среди тростниковой крепи, где ветер не так беспокоит птиц и дает им возможность ловить рыбу. После спада ветра эти стаи разбиваются на мелкие группы и разлетаются по излюбленным местам. 24/VI 1963 г. в Джилтырбасском заливе за трехчасовой проезд на моторной лодке по юго-западному и южному побережью этого залива мы зарегистрировали 55 кудрявых пеликанов мелкими группами. В среднем здесь приходилось на 1 км пути 2 птицы. Во время летних наблюдений в 1966 и 1967 гг. в Аббаском и Муйнакском заливах постоянно держалось 20—30 пеликанов, а в остальных местах от 2 до 8 особей. Основное размещение кудрявых пеликанов ежегодно отмечается в юго-восточных побережьях Арала. Причина концентрации пеликанов в этом районе главным образом зависит от кормности и спокойствия водоемов.

Добывает пищу кудрявый пеликан часто совместно с большими бакланами и розовыми пеликанами, изредка с большими поганками. Основным кормом его является рыба. По данным Х. С. Салихбаева (1961), в пяти желудках пеликанов, добытых в водоемах дельты, обнаружены красноперка (в 5 желудках), сазан (в 3), плотва (в 1). При анализе содержимого 14 желудков пеликанов, добытых нами (1962, 1963 гг.), оказалось, что сазан в них составляет 31,2%, бычки — 6,2% от общего числа встреч. Кроме того, мы неоднократно обнаруживали около гнезда пеликана щук, усачей, чехонь, судаков длиной до 34 см, а сазанов — до 37 и 39 см. Напомним, что, по наблюдениям Н. А. Гладкова (1949), на Аральском море пеликаны поедают сазанов, достигающих длины 40 см.

Гнездовые колонии кудрявого пеликана нами обнаружены в следующих местах: окрестности Ушарым на юго-западном побережье Муйнакского залива, на озерах Карахожабах (урочище Каражар), Шегекуль (Междуречье) и в урочище Узынкаир, в устье Кокдарьи на юго-восточном побережье Аральского моря. Число гнездящихся взрослых пеликанов в указанных колониях не превышает 40—50 пар (Кенжегулов, 1965). Поэтому необходима охрана пеликанов в водоемах дельты Амударьи и в море.

Кудрявые пеликаны в первой пятидневке апреля приступают к строительству гнезд или поправляют прошлогодние. Гнездятся они колониями, совместно с большими и малыми бакланами. Гнезда располагаются на берегах заливов или больших тихих озер. Строительным материалом служат сухие стебли тростника. Строятся гнезда на купаке отдельно или группами. Размеры гнезд (по 10 измеренным) таковы: наружный диаметр 55—94 см, в среднем 63,2 см; внутренний диаметр 37—53 см, в среднем 42,9 см; высота гнезда 16—27 см, в среднем 21,5 см; глубина лотка 8—15 см, в среднем 12,1 см. Высота гнезда (7 гнезд) от уровня воды 46—87 см, расстояние между гнездами доходило до 3 м. Первая откладка яиц была отмечена 10/IV 1963 г. на оз. Шегекуль. На этом озере 13/IV 1963 г. нами обнаружено 21 гнездо кудрявого пеликана с 39 свежими яйцами: по 1 яйцу в 4 гнездах, по 2—в 16, 3 — в одном. Размеры 9 яиц 87—98×59—61 мм, в среднем 59,6×92,9 мм, вес их от 147 до 184,7 г.

В дельте Амударьи 7/VI 1964 г. в колонии кудрявых пеликанов в урочище Узынкаир мы осмотрели 16 гнезд. В семи было 10 голых зрячих птенцов, окрашенных в розовый цвет; в пяти — по три птенца, имевших черноватую шею, на спине еще был заметен розовый цвет. Кроме того, обнаружены 2 насиженных яйца и 6 болтунов. В 2 гнездах было по 6 оперившихся птенцов. Двух из них мы добыли. Один весил 1950 г, а другой — 4200 г. Если определять возраст по весу птенцов (по Ромашевой), то первому было 12 дней, а второму примерно 25. Следовательно, последний птенец вылупился из яйца примерно 12—13/IV. Из сопоставления сроков откладки первых яиц и появления птенцов, срок насиживания яиц для дельты Амударьи можно считать примерно 33—34 дня.

При повторном посещении гнездовой колонии в урочище Узынкаир 14/VI 1963 г. мы нашли гнезда пеликанов с нелётными птенцами разных возрастов — по 2 птенца в двух гнездах, по 3 — в двух и 4 птенца — в трех гнездах. В этот период большинство птенцов при подходе к ним легко удалялось из гнезда. Развитие птенцов происходит довольно быстро (таблица).

Вес и размеры птенцов кудрявого пеликана, добытых 21/VI 1963 г. в урочище Узынкаир

№ птиц	Длина, *см*						Вес, *см*	Упитанность (по Белопольскому, 1957)
	клюва	плюсны	крыла	размах крыла	тела	хвоста		
260	16,5	12,3	32	172	119	2,4	7	средняя
261	18,5	11,9	33,3	186	118	3,5	7,4	хорошая
262	17	11,9	31	171	112	2,5	6,4	»
263	20	11,9	40,9	250	120,5	6,8	7,4	»
264	20,1	12,2	38,2	280	128	4,9	8,4	»
265	18	11,4	39,9	250	121	6	7,2	средняя
266	19,5	12,9	42,9	221	137	7	9	хорошая

По нашим наблюдениям, до 25/VI птенцы еще не плавали, но уже 26/VI в 7 час. 30 мин. утра мы у колонии видели птенцов, плавающих со взрослыми. Птенцы становятся лётными между 15 и 18/VI. После вылета из гнезда и до 15—20/IX они все еще не теряют связи с гнездовой колонией. Часть птенцов обычно отдыхает и ночует вместе со взрослыми на косе м. Узынкаир, но отдельные особи для ночевки возвращаются в свою колонию.

После гнездования, в августе, сентябре, когда птенцы на крыле, кудрявые пеликаны кочуют по взморью и по большим озерам стаями. На побережье Арала с 18/VIII до середины сентября мы встретили у м. Акката одиночных пеликанов и стаи до 26—50 и даже больше особей. С 1 по 7/IX 1967 г. мы ежедневно наблюдали в Аджибайском и Муйнакском заливах от 10 до 20 особей пеликанов. Самое большое скопление этих птиц (65 экз.) нами отмечено 4/IX на юго-западном побережье Муйнакского залива. На юго-восточном побережье Арала 28 и 29/IX между о. Терменбес и м. Узынкаир постоянно держалось 25—30 стай. Следует отметить, что после гнездового периода мы нигде не наблюдали больших концентраций пеликанов (более 100 особей).

Осенний отлет пеликана проходит в основном в сентябре, продолжается до второй половины октября и заканчивается к концу этого месяца. Отдельные экземпляры можно встретить в начале ноября. Наиболее поздние встречи отмечались 28/X (1962 г.), 1/XI (1963 г.), 29/X (1967 г.) и 26/X (1968 г.).

ЛИТЕРАТУРА

Белопольский Л. О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.

Богданов М. Н. Очерки природы Хивинского оазиса и пустыни Кызыл-Кум. Ташкент, 1882.

Гладков Н. А. Орнитологические результаты поездки на Аму-Дарью летом 1931 г. «Бюлл. МОИП», 1932, т. 12, вып. 3—4.

Гладков Н. А. Наблюдения над птицами острова Комсомольского (Аральское море). «Охрана природы», 1949, № 8.

Долгушин И. А. Птицы Казахстана, т. 1. Алма-Ата, 1960.

Кенжегулов К. К. О численности и хозяйственном значении веслоногих птиц в низовьях дельты Аму-Дарьи. «Вестн. Каракалпакск. фил. АН УзбССР», 1965, № 3.

Молчанов М. А. О птицах Айбугир. «Орнитол. вестн.», 1912, № 3.

Ромашева А. Т. Экология каспийского пеликана. «Тр. Астраханск. заповедника», 1940.

Салихбаев Х. С. Охотничье-промысловые животные дельты Аму-Дарьи (Каракалпакия) и меры их рационального использования. «Мат-лы по производительным силам Узбекистана», 1950, вып. 1.

Салихбаев Х. С., Богданов А. Н. Фауна Узбекской ССР, т. 2. Птицы, ч. 3. Ташкент, 1961.

Спангенберг Е. П., Фейгин Г. А. Птицы нижней Сыр-Дарьи и прилежащих районов. «Сб. тр. Гос. зоологического музея МГУ», 1936, № 3.

Судиловская А. Т. Отряд веслоногих. Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 1. М., «Советская наука», 1951.

К. Кенжегулов

Материалы по биологии воробьиных птиц низовьев Сырдарьи. Материал для настоящего сообщения собран в окрестностях ст. Байгакум, пос. Джулек и с. Артокшил-Кзыл-Ординской обл. 14/V—6/VI 1965 г. Были обследованы 4 местообитания птиц: названные селения; тугаи Сырдарьи с прилежащей полупустыней, барханные саксаульники и окрестные озера.

Буроголовый ворон. Осмотренное 19/V гнездо на саксауле содержало 4 птенцов (примерно трехнедельного возраста).

Черная ворона. Обычна в тугаях. На единичных крупных ивах гнездится далеко в полупустыне, где на одном дереве могут быть 2 гнезда. Наши сведения о размножении (и численности) вороны в тугаях таковы: 14/V — 5 гнезд с птенцами на вылете и 1 выводок слетков; 15/V — 4 подобных гнезда и 1 выводок; 16/V — 1 гнездо со взрослыми птенцами; 21/V — три выводка (по 4—5 слетков в каждом) за часовую экскурсию; 22/V — 1 гнездо с птенцами перед вылетом и 1 только что вылетевший выводок; 25/V — хорошо летающие выводки собираются в стайки; 27/V — гнездо с оперенными птенцами; 2/VI — плохо летающий выводок. Все найденные гнезда располагались на ивах. В тугаях ворона наносит большой ущерб птичьему населению, разоряя гнезда.

Сорока. В тугаях по численности уступает вороне. 16/V найденное гнездо содержало двухнедельных птенцов, а 21/V встречен выводок хорошо летающих слетков.

Саксаульная сойка. В связи с очень ранней весной 1965 г. основная часть птиц, по всей вероятности, уже отгнездилась к 20 числам мая. На саксаулах найдены три старых гнезда, расположенных в 0,2; 0,5 и 1,2 м от земли (первое устроено в полудупле).

Домовый воробей. Гнездится в жилых гнездах (и около них) могильников, курганников, орлов-карликов, чеглоков, воронов, в постройках чабанов, колодцах (в саксаульниках и тугаях), а в селениях — в постройках и на деревьях. Воробьи из колонии на ст. Байгакум строили на одном тополе до 10 и более гнезд. В тугаях спаривание отмечено 14/V; в саксаульниках 17/V — постройка гнезда и 4 почти готовых гнезда (в гнезде ворона); 5/VI — гнездо с 1 яйцом в тугаях (в гнезде чеглока).

Полевой воробей. Встречается всюду. Сведения о размножении следующие: 14/V — оперяющиеся птенцы; 14—20/V — постройка гнезд, спаривание; 27/V — встречены слетки, спаривание (ст. Байгакум). Гнездо, устроенное в трубе колодца, 16/V содержало полную кладку из 6 свежих яиц (в окрестности Артокшила).

Желчная овсянка. 14/V птицы держались уже парами. В 2 гнездах, найденных 22/V в окрестностях Артокшила, были неполные кладки из 1 и 3 яиц, а в гнезде от 25/V (окрестности Байгакума) — 3 слегка насиженных яйца. В то же время, 29/V здесь же встречены пары, строящие гнезда. И, наконец, 3/VI найдены 3 только что выстроенных гнезда и одно с 1 яйцом. Гнезда устраиваются на кустиках солодки (3) и чингила (4), располагаясь в основании куста (1), в 20—50 см (3) и в 1 м (3) от земли.

Двупятнистый жаворонок. 19/V подняли еще не распавшийся выводок (5 птиц) на такырном участке саксаульников.

Белая трясогузка. Гнездо с полной кладкой из 7 свежих яиц найдено в камнях (причал парома) 19/V. Вес яиц: 2,06—2,76 г в среднем (из 7) — 2,46 г. Размеры: 20,1—21,0×15,2—15,7 мм, в среднем (из 6) — 20,4×15,5 мм.

Желтая трясогузка. 14—17/V наблюдался интенсивный ток. 23/V встречена пара птиц, строящая гнездо (окрестности Артокшила).

Большая синица. Два выводка взрослых птенцов встречены в саксаульниках 18/V. 21—22/V отмечено интенсивное пение самцов (вторые кладки) в пос. Джулек.

Ремез. Селится всюду: в тугаях, во дворах селений, в пустыне, куда заходит с одиночными лохами и турангами. За одну 3—5-часовую экскурсию в тугаях находили 2—5 жилых и 2—4 прошлогодних гнезда. Здесь почти готовые (недостроен летковый выход) гнезда отмечены 14/V (3 гнезда), 15/V (3) и 16/V (1), а готовые — 15/V (2) и 16/V (3). Слегка насиженные кладки по 6 яиц найдены 21 и 27/V. За 6 дней (до 25/V) найдено 18 жилых и 14 прошлогодних гнезд, из которых на лохах было устроено 11 и 10 гнезд; на ивах 4 и 4 и на турангах — 3 (только жилых). Устраиваются гнезда на свисающих ветвях деревьев (высотой от 6 до 15, чаще — 9—10 м) в 3—9, чаще в 4—6 м от земли. Часто новые гнезда строятся на одном дереве со старыми. Самка насиживает кладку очень плотно. Однажды она покинула гнездо лишь тогда, когда последнее было снято с дерева и из него хотели извлечь яйца. Размеры гнезд (2): длина — 165—220 и 145 мм; ширина — 90—100 и 95—100 мм; длина леткового входа — наружная — 45—90 и 60—85 мм, а внутренняя (до противоположной стенки гнезда) — 115 и 140 мм; диаметр летка — 27×27 и 20×25 мм. Вес почти свежих яиц: 0,79—0,89 г, в среднем (из 12) — 0,84 г. Размеры: 14,8—15,9××10,0—10,4 мм, в среднем (из 12) — 15,2×10,2 мм.

Серый сорокопут. Найденное 18/V гнездо было устроено в кроне срубленного саксаула (в 1 м от земли) и содержало 6 частью уже наклюнутых яиц. В этот же день был пойман слеток, только что покинувший гнездо. Размеры гнезда: диаметр—

208 мм; диаметр лотка — 93 мм; глубина лотка — 70 мм; высота гнезда — 130 мм. Вес яиц: 4,21—4,77 г, в среднем (из 6) — 4,52 г. Размеры: 26,3—27,1×18,6—19,5 мм; в среднем (из 6) — 26,6×19,1 мм.

Южная бормотушка. Самая многочисленная (во всех местообитаниях) птица. Готовое гнездо найдено в саксаульниках 18/V. В тугаях 25/V — полная кладка из 4 почти свежих яиц; 27/V — строящееся гнездо, 2 только что построенных, 1 с одним и 1 с двумя (29/V — брошено) яйцами; 29/V — гнездо с 1 яйцом; 3/VI — только что построенное гнездо, неполная кладка в 3 яйца, 2 кладки по 4 слегка насиженных яйца; 4/VI — 2 кладки из 4 слегка и средней насиженности яиц. Строящееся гнездо в пос. Байгакум найдено 27/V (2/VI — 4 яйца, 3/VI — полная кладка из 5 яиц). Найденные гнезда были устроены на лохах высотой 3—8,5 м (4), чингиле (5), тамариске высотой до 1,5 м (2), саксауле (1) и кустике солодки высотой 1,5 м (1). В Байгакуме гнездо было построено на изгороди (рядом с прошлогодним). Гнезда строятся на высоте 0,2—0,4 чаще — 1,0—2,0 м (70% от числа всех найденных). Размеры гнезд (2) таковы: диаметр гнезда — 70 и 80, 90 и 95 мм; диаметр лотка — 35 и 45, 43 и 47 мм; глубина лотка —50, 52 мм; высота гнезда — 75 и 90 мм. Отмечено два типа окраски яиц. Второй тип отличается от «обычного» более розовым фоном и отсутствием извитых линий. Яйца в осмотренных гнездах имели окраску обоих типов в соотношении 1 : 1. Вес почти свежих яиц был 1,13—1,48 г, в среднем (из 9) — 1,31 г. Размеры — 15,5—17,0×11,9—12,8 мм; в среднем (из 9) — 16,2×12,4 мм.

Славка-завирушка. В саксаульниках гнездо с 5 только что вылупившимися птенцами найдено 17/V. Оно было хорошо спрятано в срубленной ветке саксаула и сделано из саксауловых веточек.

Пустынная славка. 2 гнезда этой славки найдены в саксаульниках 18/V. Из первого, устроенного в кусте кандыма в 10 см от земли, при нашем приближении выскочили 4 птенца; второе, уже покинутое птенцами, было устроено в 1,5 м от земли на 3-метровом саксауле. Гнезда строятся из веточек саксаула, в лотке — овечья шерсть.

Белоусая славка. Встречены в тугаях 2 гнезда, устроенные на кустиках солодки в 30 и 75 м от земли. В первом 27/V — полная кладка из 4 свежих яиц, во втором 31/V — первое яйцо и 4/VI — полная свежая кладка из 4 яиц. Гнезда строятся из злаковых метелок, к которым приклеены коконы пауков; в лотке — конский волос. Размеры гнезда (1): диаметр гнезда — 98 мм; диаметр лотка — 52 мм; глубина лотка — 45 мм и высота гнезда — 90 мм.

Пустынная каменка и каменка-плясунья. В саксаульниках гнездятся в норах песчанок. 17—19/V наблюдались первые слетки, но основная масса взрослых птенцов еще сидела в гнездах.

Южный соловей. С 25/V соловьи уже встречались парами. Птицы беспокоились у гнездовых участков. Свежее гнездо, неполная кладка которого была съедена вороной, найдено в тугаях 29/V, а гнездо с 2 яйцами— 3/VI (4/VI — яйца съедены вороной). Гнезда (2 свежих и 2 прошлогодних) располагались на лохах в развилках ствола (2), между двумя стволами (1) и на изломе отростка (1). Последнее было замаскировано под висящий пучок мусора. Все гнезда были устроены на высоте около метра. Внешний слой гнезд делается из старых листьев тростника; внутренний — из листьев и стеблей более нежных злаков.

Деревенская ласточка. Кроме селений, гнездится в одиночных постройках в тугаях и пустыне, в лодках парома. Гнездо от 2/VI содержало законченную кладку в 5 свежих яиц. Размеры гнезда (1): диаметр гнезда — 85 и 125 мм; диаметр лотка — 70 и 95 мм; глубина лотка — 30 мм; высота гнезда — 60 мм. Вес яиц: 1,79; 1,74; 1,84; 1,80; 1,84 г. Размеры: 18,4×13,6; 18,6×13,4; 18,5×13,7; 18,8×13,6; 18,6×13,6 мм.

Г. С. Кисленко

Питание домового сыча в Северном Приаралье. Домовый сыч (*Athene noctua bactriana* Hutton) широко распространен в пустынных и степных районах и является одним из многочисленных хищников. В пустынях Приаралья сычи явно предпочитают гнездиться в развалинах глинобитных построек (могил, памятников, старых жилищ человека). Близкое соседство людей их не пугает — известны случаи успешного гнездования в течение нескольких лет в жилых домах и землянках. Однако этому мешает широко распространенное поверье, что «байгыз» (сыч) приносит несчастье, за что нередко этих птиц изгоняют. Столь же часто пустынные сычи устраивают свои гнезда в кучах саксаула (памятники — «бельге»), оградах из кустарниковой (джузгун, тамариск) растительности, если ветки уложены достаточно плотно и гнездо может быть недоступным для врагов. Охотно селятся они и в колодцах (как выложенных внутри саксаулом, так и в бетонированных), ямах и особенно в норах грызунов.

Изучению питания домовых сычей посвящены работы Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1938), В. И. Осмоловской (1953), В. М. Гусева (1956), Н. В. Башениной

(1968) и многие другие. Интерес к этому вопросу вызван тем, что помимо чисто экологических материалов анализ погадок дает возможность наиболее полного исследования фауны, особенно мелких и редких видов млекопитающих (пегий путорак, полевки, тушканчик Лихтенштейна, толстохвостые тушканчики, хомячки и другие). Кроме того, изучение соотношения отдельных видов млекопитающих в погадках ночных хищных птиц дает представление об относительном обилии их в природе, по крайней мере в степной и пустынной зонах (Кучерук, 1963), хотя такого рода работы проводились и в средней полосе (Zelenka Georges, Pricam Roland, 1964; Saint-Girons M. C., Spitz F., 1966).

Материалом, послужившим основой для этой работы, были погадки домового сыча из северо-восточного Приаралья, собранные в 1956—1957 гг. в Арыскумах, долине Сырдарьи и низовьях Сарысу, а также в 1965—1968 гг. в Приаральских Каракумах, северо-западных Кызылкумах и в окрестностях Челкар-Тенгиза (3303 погадки 17 пунктов; рис. 1).

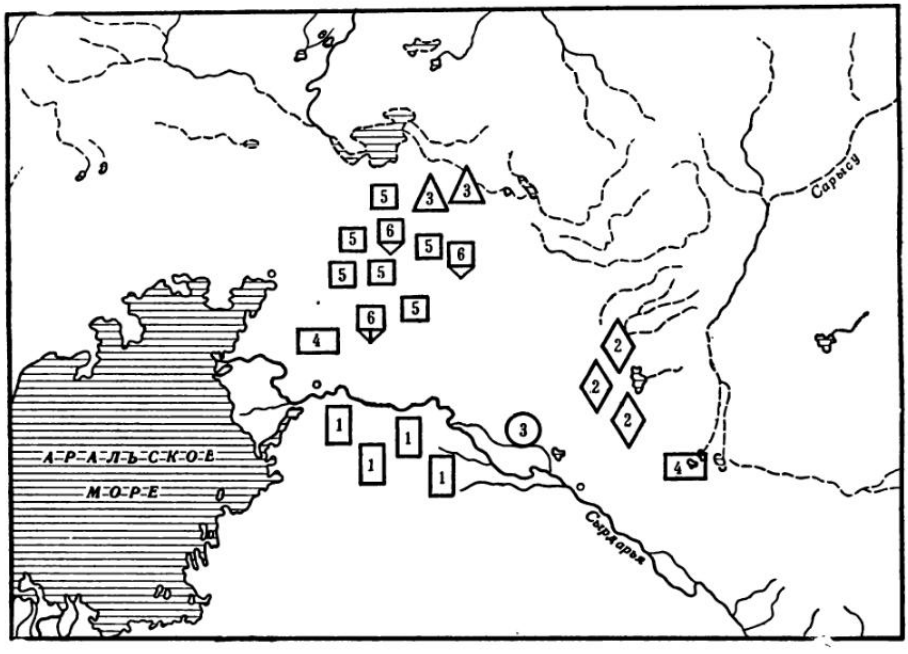


Рис. 1. Пункты сбора погадок сыча:
1 — бугристые пески северо-западных Кызылкумов, 2 — грядово-ячеистые пески Арыскумов, 3 — долины рек Сырдарьи и Сырысу, 4 — котловины озер и окрестности соров, 5 — грядовые пески Приаральских Каракумов, 6 — супесчаные волнистые равнины Приаральских Каракумов

В северо-восточном Приаралье, как и в других пустынных районах, в питании сыча можно найти как насекомых и паукообразных, так и млекопитающих, птиц и рептилий. Хотя в основном сычи охотятся за живой добычей, иногда, хотя, видимо, и не часто, они могут подбирать и падаль (находки остатков зайца-толая в погадках, визуальные наблюдения за трупами тушканчиков, лежащих на поверхности земли). Главным кормом сычей безусловно служат мелкие млекопитающие. В погадках обнаружены остатки 26 видов из этой группы, в основном — грызуны (91% по количеству экземпляров позвоночных). Насколько можно судить по нашим материалам, число встреч в погадках сыча мелких млекопитающих с ночной активностью довольно близко к их соотношению в природе. Очевидно, это объясняется тем, что, питаясь преимущественно грызунами, численность которых подвержена резким колебаниям, массовые виды хищников не могут быть строгим стенофагами. Следствием этого является «максимальное расширение стереотипа поведения» (Башенина, 1968).

Разнообразие пищевого режима сычей можно проиллюстрировать следующими примерами. Прежде все это ландшафтно-географическая и биотопическая изменчивость питания. Нами собраны погадки из гнезд, располагавшихся в шести основных ландшафтных районах. Это — супесчаные волнистые равнины Приаральских Каракумов, грядовые пески Приаральских Каракумов, долины озер и окрестности соров, долины

	Бугристые пески северо-западных Кызылкумов				Грядово-ячеистые пески Арыскумов			
Число погадок	277				2090			
Число экз позвоночных	379*				2145			
Грызуны	261	94,3			2012	95,7		
Тушканчики	38	13,7	47	12,4	1005	48,1	1029	47,9
Малый тушканчик	30	10,8	37	9,8	170	8,1	172	8,0
Большой тушканчик	—		—		—		—	
Тушканчик Северцова	1	0,4	1	0,3	17	0,8	17	0,8
Тушканчик-прыгун	—		—		—		—	
Тарбаганчик	3	1,1	3	0,8	378	18,1	398	18,6
Приаральский толстохвостый тушканчик	—		—		11	0,5	11	0,5
Емуранчик	2	0,7	2	0,5	26	1,2	26	1,2
Мохноногий тушканчик	1	0,4	1	0,3	5	0,2	6	0,3
Тушканчик Лихтенштейна	—		—		1	0,05	1	0,05
Песчанки	197	71,2	277	73,1	830	39,7	835	38,9
Большая песчанка	75	27,0	83	21,9	262	12,5	262	12,2
Полуденная песчанка	122	44,1	166	43,8	62	3,0	62	2,9
Краснохвостая песчанка	10	3,6	12	3,2	258	12,3	263	12,2
Гребенчуковая песчанка	1	0,4	1	0,3	16	0,8	16	0,7
Полевки	—		—		—		—	
Степная пеструшка	—		—		—		—	
Обыкновенная слепушонка	9	3,3	13	3,4	65	3,1	65	3,1
Серый хомячок	1	0,4	1	0,3	64	3,1	66	3,1
Хомячок Эверсманна	—		—		—		—	
Домовая мышь	2	0,7	2	0,5	2	0,1	3	0,1
Малый суслик	—		—		—		—	
Желтый суслик	1	0,4	1	0,3	3	0,1	3	0,1
Насекомоядные	8	2,9	8	2,1	25	1,2	25	1,1
Ушастый еж	4	1,4	4	1,1	3	0,1	3	0,1
Пегий путорак	3	1,1	3	0,8	20	1,0	20	0,9
Малая белозубка	1	0,4	1	0,3	2	0,1	2	0,1
Птицы	13	4,7	16	4,2	64	3,1	65	3,1
Рептилии	14	5,1	14	3,7	54	2,6	54	2,6
Степная черепаха	3	1,1	3	0,8	—		—	
Ящурки	1	0,4	1	0,3	19	0,9	19	0,9
Гекконы	1	0,4	1	0,3	2	0,1	2	0,1
Степная агама	5	1,8	5	1,3	27	1,3	27	1,3
Круглоголовки	3	1,1	3	0,8	3	0,1	3	0,1
Палласов щитомордник	1	0,4	1	0,3	2	0,1	2	0,1
Стрела-змея	1	0,4	1	0,3	1	0,05	1	0,05

* Первая графа — число встреч, вторая — % встреч, третья — число экземпляров, за 100% принималось число всех экземпляров, кроме грызунов, определенных менее, чем может быть больше суммы встреч видов, так как часть остатков, неопределенных до вида, меньше суммы встреч видов, так как в одной погадке могут быть остатки нескольких ви-

Приаралье (поэзоночные)

Долины рек Сырдарьи и Сарысу				Долины озер и окрестности соров				Грядовые пески Приаральских Каракумов				Супесчаные волнистые равнины Приаральских Каракумов				Общее число	Средний % по числу экз.
151				319				119				247				3303	
165				349				329				298				3665	
145	95,9			307	96,3			113	95,0			233	95,6				
101	66,9	105	63,7	173	54,2	198	53,8	67	56,3	123	37,4	169	68,4	219	73,5	1721	48,7
23	18,5	29	17,6	55	17,2	58	16,6	10	8,4	30	9,1	22	8,9	22	7,4	348	11,4
—		—		—		—		1	0,8	1	0,3	—		—		1	0,05
5	3,3	5	3,0	—		—		—		—		—		—		23	0,2
—		—		2	0,6	2	0,6	6	5,0	7	2,1	1	0,4	1	0,3	10	0,5
29	19,2	32	19,4	50	15,7	52	14,9	15	12,6	25	7,6	62	25,1	73	24,5	580	14,3
—		—		—		—		—		—		—		—		11	0,1
—		—		64	20,0	71	20,4	35	29,4	44	13,3	82	33,2	105	35,2	248	11,8
—		—		4	1,3	5	1,4	2	1,7	2	0,6	—		—		14	0,4
—		—		—		—		—		—		—		—		1	0,01
35	23,8	35	21,8	25	7,8	23	8,0	33	27,7	53	17,6	32	12,9	35	11,7	1239	28,5
11	7,3	11	6,7	12	3,8	12	3,4	17	14,3	27	8,2	12	4,9	12	4,0	407	7,9
—		—		8	2,5	8	2,3	15	12,6	22	6,7	18	7,3	19	6,4	277	10,4
11	7,3	11	6,7	—		—		2	1,7	3	0,9	2	0,8	2	0,7	291	3,9
—		—		8	2,5	8	2,3	1	0,8	3	0,9	—		—		28	0,7
—		—		23	7,2	25	7,2	21	17,7	27	8,2	8	3,2	8	2,7	60	3,0
—		—		12	3,8	14	4,0	—		—		—		—		14	0,7
—		—		5	1,6	5	1,4	4	3,4	10	3,0	2	0,8	2	0,7	95	1,9
4	2,7	4	2,4	5	1,6	5	1,4	19	16,0	41	12,5	3	1,2	3	1,0	120	3,4
—		—		—		—		2	1,7	2	0,6	2	0,8	2	0,7	4	0,2
7	4,6	8	4,8	48	15,0	56	16,1	8	6,7	14	4,3	2	0,8	2	0,7	85	4,4
—		—		1	0,3	1	0,3	—		—		4	1,6	4	1,3	5	0,3
—		—		—		—		—		—		1	0,4	1	0,3	5	0,1
1	0,7	1	0,6	8	2,5	12	3,4	16	13,4	23	7,9	4	1,6	5	1,7	77	2,8
—		—		1	0,3	1	0,3	1	0,8	2	0,6	1	0,4	1	0,3	11	0,4
1	0,7	1	0,6	4	1,3	6	1,7	12	10,1	20	6,1	3	1,2	4	1,3	54	1,9
—		—		4	1,3	5	1,4	3	2,5	4	1,2	—		—		12	0,5
9	6,0	9	5,5	4	1,3	4	1,1	12	10,1	13	3,9	12	4,9	12	4,0	119	3,6
2	1,3	2	1,2	1	0,3	1	0,3	10	8,4	15	4,6	4	1,6	5	1,7	91	2,3
—		—		—		—		—		—		—		—		3	0,1
2	1,3	2	1,2	1	0,3	1	0,3	5	4,2	6	1,8	1	0,4	1	0,3	30	0,8
—		—		—		—		2	1,7	4	1,2	—		—		7	0,3
—		—		—		—		2	1,7	3	0,9	2	0,8	2	0,7	37	0,7
—		—		—		—		2	1,7	2	0,6	1	0,4	1	0,3	9	0,3
—		—		—		—		—		—		—		—		3	0,05
—		—		—		—		—		—		—		—		1	0,05

четвертая — % от общего числа экземпляров позвоночных, при вычислении которого до семейства (т. е. «грызунов ближе не определенных»). Итоговое число встреч группы включены только в итоговые цифры группы; а также число встреч группы может быть дов.

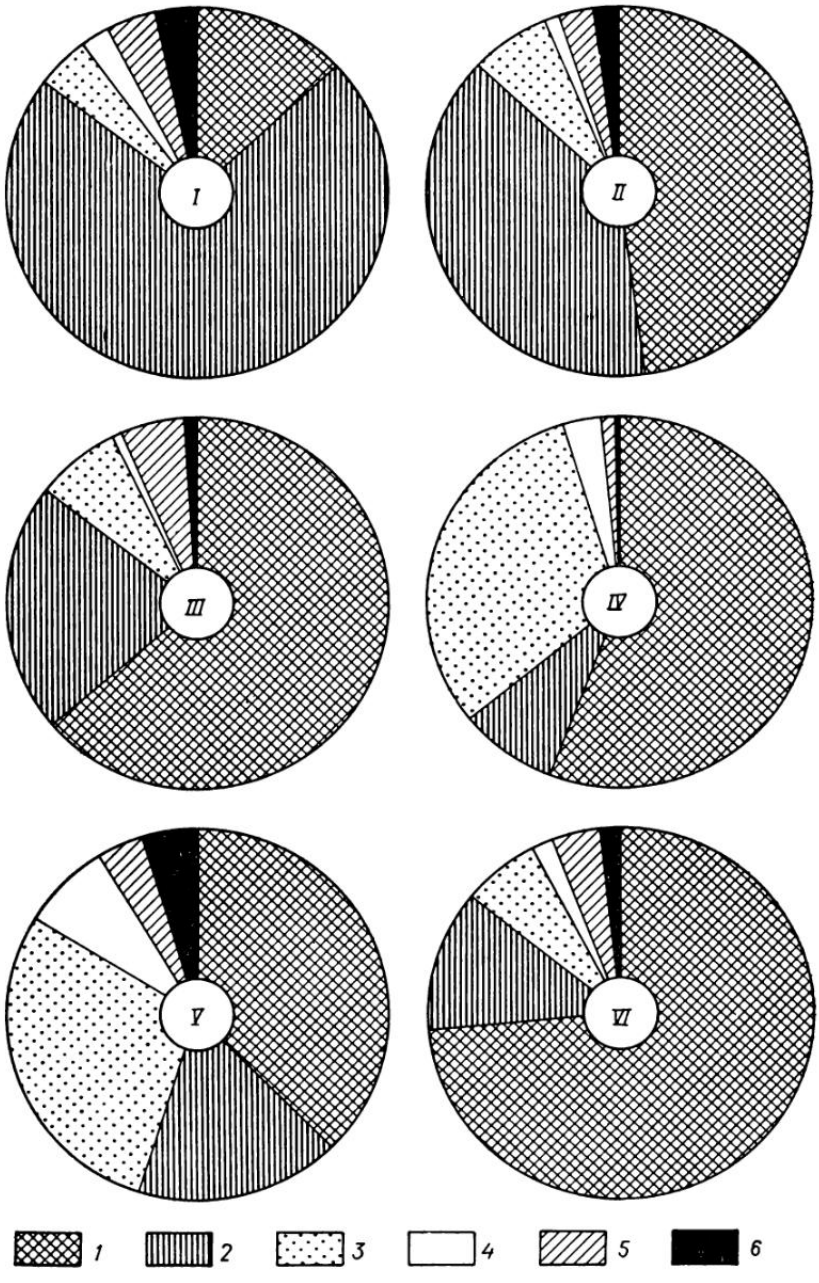


Рис. 2. «Спектры» питания домового сыча в различных ландшафтных районах (в % по числу экземпляров позвоночных):

I — бугристые пески северо-западных Қызылкумов (379 экз.), *II* — грядово-ячеистые пески Арыскумов (2145 экз.), *III* — долины рек Сырдарьи и Сарысу (165 экз.), *IV* — котловины озер и окрестности соров (349 экз.), *V* — грядовые пески Приаральских Қаракумов (329 экз.), *VI* — супесчаные волнистые равнины Приаральских Қаракумов (298 экз.), *1* — тушканчики, *2* — песчанки, *3* — мелкие мышевидные грызуны, *4* — насекомоядные, *5* — птицы, *6* — рептилии

рек Сырдарьи и Сарысу, грядово-ячеистые пески (Арыскумы), а также своеобразные бугристые пески северо-западных Кызылкумов.

По данным анализа погадок, наиболее постоянным компонентом корма сычей являются тушканчики. Больше всего их в погадках, собранных на супесчаных волнистых равнинах Приаральских Каракумов (73,5% от общего числа экземпляров позвоночных). В основном там встречается емуранчик (табл. 1). Несколько меньше тушканчиков (64%) в долинах рек на правобережье Сырдарьи, где сычи чаще других ловят малых тушканчиков и тарбаганчиков. Меньше тушканчиков в долинах озер и окрестностях соров (57%), в грядово-ячеистых песках Арыскумов (48%)и в грядовых песках Приаральских Каракумов (37%). В бугристых песках северо-западных Кызылкумов тушканчики отлавливаются сычами гораздо реже (12%) (рис. 2). Мохноногих тушканчиков сычи ловят реже остальных (табл. 1) отчасти вследствие их низкой численности и стенотопности в северной пустыне, но главным образом из-за того, что охотничьи участки сычей мало распространяются на излюбленные места обитания этого вида — верхние части склонов барханов, песчаных гряд и бугров. Кроме того, по нашим наблюдениям за поведением мохноногих тушканчиков, ночью эти зверьки не только быстро убегают от преследования, но и охотно прячутся в густые кустарники, иногда высоко залезая на ветви джузгуна, где и затаиваются.

Число встреч мелких песчанок рода *Meriones* в погадках сыча обратно пропорционально числу встреч тушканчиков. Больше всего их в бугристых песках северо-западных Кызылкумов (47%), а меньше всего — в долинах рек (7%), озер и окрестностях соров (5%) и на супесчаных волнистых равнинах Приаральских Каракумов (7%). Столь резкие различия между Кызылкумами и Приаральскими Каракумами объясняются, на наш взгляд, отнюдь не малочисленностью мелких песчанок в песчаных ландшафтах Приаральских Каракумов по сравнению с Кызылкумами. Разница в их численности в обоих районах не столь велика. Зато существенно отличается число тушканчиков (и особенно массовых видов — емуранчика и тарбаганчика), что, видимо, и определяет эти различия в питании.

Мелких мышевидных грызунов сычи отлавливают в максимальном количестве в долинах озер и окрестностях соров (30%) и в грядовых песках Приаральских Каракумов (29%). Эти данные в значительной мере согласуются с результатами относительных учетов численности грызунов на площадках полного вылова давилками и капканами.

В погадках сыча найдены следующие виды членистоногих. Насекомые: прямокрылые — *Gryllotalpa gryllotalpa*[1] (4); жуки — *Carabus* sp. (1), *Amara* sp. (2), *Pterostichus* sp. (2), *Dytiscus* sp. (1), *Silpha carinata* (3), *Meloe* sp. (1), *Blaps* sp. (16), *Tentyria nomas* (17), *Pimelia cephalotes* (8), *Opatrum* sp. (1), *Pedinus femoralis* (1), *Lasiostola pubescens* (3), *Prosodes* sp. (5), *Platyscelis* sp. (2), *Platyope leucogramma* (3), *Anemia dentipes* (2), *Oodescelis* sp. (2), *Conocephalum* sp. (1), *Anatolica lata* (1), *Cyphogenia aurata* (1), *Dorcadion elegans* (3), *Dorcadion glycyrrhizae* (6), *Chrysomela limbata* (1), *Otiorrhynchus* sp. (5), *Chlorophanus viridis* (1), *Bothinoderes* sp. (3), *Sphaenophorus* sp. (4), *Stephanophorus strabus* (5), *Baris* sp. (1), *Lucanus cervus* (12), *Aphodius* sp. (4), *Scarabaeus sacer* (46), *Onthophagus* sp. (2), *Gymnopleurus* sp. (1), *Oryctes nasicornis* (27), *Cetonia aurata* (2), *Potosia metallica* (4), *Cyphonotus testaceus* (1); уховертки; богомолы. Паукообразные: фаланги, скорпионы, мокрицы. Данные о соотношении их встреч в погадках сычей в различных ландшафтных районах представлены в табл. 2.

Интересно сравнение данных по питанию сыча за 1965 и 1968 гг. из одного и того же места (урочище Костам, Приаральские Каракумы), где в 1967 г. были проведены истребительные работы против больших песчанок (овсом и пшеницей с фосфидом цинка). Из табл. 3 видно, как резко сократилось там после истребления песчанок число встреч в погадках тушканчиков (кроме мохноногого, относительно редко контактирующего с колониями большой песчанки, численность которого осталась на прежнем уровне) и мелких мышевидных грызунов. Несмотря на резкое сокращение числа больших песчанок, сычи ловили их в прежнем количестве. По контрольным отловам получены соответствующие данные — резкое сокращение и гораздо более медленное восстановление численности так называемых «второстепенных» видов мелких грызунов после затравок, по сравнению с большими песчанками. Это является лишним подтверждением того, что число встреч грызунов с ночной активностью в погадках сыча соответствует их численности и подвижности в природе.

Географическая изменчивость питания домового сыча хорошо освещена в литературе. По данным В. И. Осмоловской (1953), у сыча происходит смена кормов от «серых полевок» у пос. Иргиз (49%) до большой песчанки в северных Кызылкумах (42%) и от полуденной песчанки в восточном Приаралье (18—24%) до малого тушканчика у оз. Теле-Куля (14%). Рассматриваемая здесь территория близка к этим районам. В Приаральских Каракумах главный корм сыча — емуранчик, процент встреч которого

[1] Цифры, стоящие в скобках после названия вида, обозначают общее число встреч данного вида в исследованных погадках.

Таблица 2

Состав пищи сыча в северо-восточном Приаралье (членистоногие)

	I		II		III		IV		V		VI	
Насекомые												
Жуки												
Жужелицы	2	5,9	51	6,2	8	12,7	—		3	3	1	2,2
Плавунцы	—		—		—		—		1	1	—	
Мертвоеды	—		4	0,5	1	1,6	—		3	3	—	
Щелкуны	—		1	0,1	—		—		—		—	
Златки	—		50	6,1	5	7,9	—		—		—	
Нарывники	—		—		—		1	1,4	—		—	
Чернотелки	20	58,9	194	23,7	17	27,0	14	20,3	22	22	6	13,0
Усачи	1	2,9	5	0,6	—		1	1,4	3	3	2	4,4
Листоеды	—		1	0,1	—		—		2	2	—	
Долгоносики	1	2,9	10	1,2	1	1,6	5	7,3	6	6	6	13,0
Жуки-рогачи	—		—		—		2	2,9	4	4	6	13,0
Хрущи и навозники	5	14,7	156	19,0	13	20,6	14	20,3	24	24	6	13,0
Прямокрылые	—		15	1,8	4	6,4	2	2,9	3	3	1	2,2
Уховертки	—		9	1,1	—		—		—		—	
Богомолы	—		1	0,1	—		—		—		—	
Паукообразные												
Фаланги	3	8,8	138	16,8	6	9,5	20	29,0	15	15	5	10,9
Скорпионы	2	5,9	186	22,7	7	11,1	10	14,5	14	14	13	28,3
Мокрицы	—		—		1	1,6	—		—		—	

Примечания: I — Бугристые пески северо-западных Кызылкумов; II — грядово-ячеистые пески Арыскумов; III — долины рек Сырдарьи и Сарысу; IV — долины озер и окрестности соров; V — грядовые пески Приаральских Каракумов; VI — супесчаные волнистые равнины Приаральских Каракумов. Первая графа — число встреч, вторая — процент встреч. Процент встреч вычислялся от общего количества погадок, содержащих членистоногих.

Таблица 3

Влияние истребительных работ против больших песчанок на состав пищи сыча (урочище Костам)

Вид	Процент встреч	
	до дератизации, 1965 г.	через год после нее, 1968 г.
Малый тушканчик	25,6	4,8
Тушканчик-прыгун	10,6	—
Тарбаганчик	27,6	1,6
Емуранчик	21,3	3,2
Мохноногий тушканчик	4,3	6,4
Большая песчанка	27,6	19,4
Полуденная песчанка	12,8	25,8
Краснохвостая песчанка	4,3	—
Полевки	10,6	8,1
Серый хомячок	31,9	6,4
Домовая мышь	8,5	—
Слепушонка	8,5	4,8

для всей этой территории в среднем равен 33. В северо-западных Кызылкумах он заменяется полуденной песчанкой (42%). В Арыскумах, а также долинах Сырдарьи и Сарысу такими основными видами служат тарбаганчик (17%) и малый тушканчик (16%). В целом же на всей территории северо-восточного Приаралья основа питания сыча —

тушканчики, число встреч которых в погадках сильно изменяется. Оно возрастает с севера на юг от низовьев Тургая до центральной части Приаральских Каракумов и затем убывает к северо-западным Кызылкумам. Как было сказано выше, число встреч песчанок, в общем, обратно пропорционально числу встреч тушканчиков. Очевидно, что такая изменчивость питания сыча — прежде всего результат географических и ландшафтных особенностей распространения отдельных видов мелких млекопитающих.

Индивидуальные отличия питания у сычей, несомненно, существуют. Однако они, а также различия в питании отдельных пар проявляются в значительно меньшей степени, чем биотопические и географические (рис. 3).

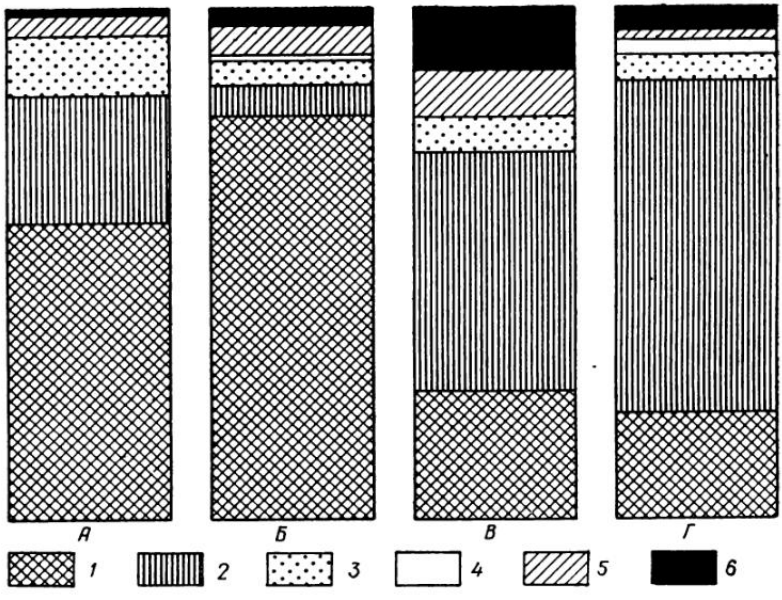


Рис. 3. Отличия в питании отдельных пар сычей в различных ландшафтных районах:

А и *Б* — супесчаные волнистые равнины Приаральских Каракумов (*А* — 8-й км Нарымбайской дороги, *Б* — Кемпр-мола); *В* и *Г* — бугристые пески северо-западных Кызылкумов (*В* — 20 км на север от Монара, *Г* — Карак); *1* — тушканчики, *2* — песчанки, *3* — мелкие мышевидные грызуны, *4* — насекомоядные, *5* — птицы, *6* — рептилии

Большая песчанка, чаще всего активная днем, встречается почти во всех сериях погадок (кроме двух — окрестности могилы Жаршагыл и Шивындыузяк), но не является основным кормом, как в более южных пустынях (Осмоловская, 1953; Штегман, 1960). По наблюдениям Б. К. Штегмана в Прибалхашье, сычи очень часто гнездятся в колониях большой песчанки и поедают ее в норах во время сна. Охота сыча в светлое время суток им не отмечалось. В Приаральских Каракумах сыч гнездится в колониях больших песчанок повсеместно, и еще чаще использует их норы для дневного отдыха. Вылов сычами больших песчанок внутри колоний мы ни разу не отмечали. Охоту сыча в светлое время дня на уже активных больших песчанок, напротив, наблюдали неоднократно. Возможно, что сычи нападают на больших песчанок и во время их ночных миграций летом.

Роль птиц и рептилий в питании сыча весьма мала (5,2% и 4,8%). Низкий процент встреч птиц в погадках сыча характерен для всего гнездового периода. Известно, что зимой значение этой группы сильно возрастает (Гусев, 1956). Численность в природе рептилий (агамы, ящурки, круглоголовки и гекконы весьма многочисленны в Приаралье), так же как и птиц, не соответствует их обилию в погадках сыча. Очевидно, птицы и рептилии в гнездовой период не являются основными объектами охоты сыча и поедаются им лишь случайно.

Как известно, по анализу погадок хищных птиц гораздо легче обнаружить те виды, которые плохо ловятся в существующие ловушки, но иногда оказываются далеко не редкими в природе (Варшавский, Шилов, 1955; Лобачев, 1960; Солецкий, 1961). Используя данные анализа погадок удалось установить, что в Приаралье пегий путорак

не редкий, а обычный вид, особенно в песчаных биотопах, хотя довольно высокий процент встреч его в погадках может быть объяснен его значительной подвижностью (Лобачев, 1968). Анализ погадок помог установить, что в низовьях Тургая и северной части Приаральских Каракумов степная пеструшка тоже далеко не редкий вид. Хомячок Эверсманна найден южнее мест последних его находок (по Варшавскому и Шилову, 1955). Емуранчик найден на левом берегу Сырдарьи, где его до этого не отмечали.

Поскольку количество встреч грызунов в погадках в общем соответствует их соотношению в природе, а увеличение числа «второстепенных» видов нередко предшествует или свидетельствует об осложнении эпидемиологической ситуации, по изменению этого показателя можно судить о возможных изменениях эпизоотийной и эпидемиологической обстановки по чуме на данной территории. В начале острых эпизоотий число тушканчиков и других высокочувствительных к заболеванию чумой видов в погадках сыча возрастает из-за того, что сычу легче отлавливать больных зверьков. В разгар эпизоотии численность этих видов резко падает, что можно видеть и по анализу питания. Так что периодический анализ погадок сыча в одной точке может служить хорошим эпизоотологическим контролем.

Сбор кормовых остатков и погадок из гнезд сычей может быть использован как дополнительный метод при эпизоотологическом обследовании на чуму. Этот вспомогательный метод достаточно достоверен (сычи в гнездовое время охотятся в радиусе 2—3 км от гнезд) и гораздо проще по сравнению с другими. Кроме того, известно, что эти данные нередко оказываются более результативными, чем поиски заболевших зверьков в природе (Безрукова, Линник, 1944; Тарасов, 1949), тем более, что в погадках можно обнаружить не только возбудителя, но и длительно сохраняющиеся антигенные фракции чумного микроба, что дает возможность судить об истории очагов. Весьма вероятно сохранение специфических фракций и в субфоссиальных погадках и остатках корма ночных хищников.

ЛИТЕРАТУРА

Башенина Н. В. Географическая изменчивость хищных птиц и их питание. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Безрукова М. М., Линник Т. Г. Гнезда хищных птиц как места концентрации чумного вируса в природе. «Изв. Иркутск. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока», 1944, т. 5.

Варшавский С. Н., Шилов М. Н. Новые данные по распространению некоторых млекопитающих, преимущественно грызунов, в Северном Приаралье и прилежащих районах. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 1955, т. 60, вып. 5.

Гусев В. М. О зимнем питании сыча *Athene noctua* Scopoli. 1709 на Апшеронском полуострове. «Зоол. журн.», 1956, т. 35, № 2.

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Особенности питания домового сыча в связи с географическими и стационарными условиями и сезонами года. «Зоол. журн.», 1938, т. 17, № 6.

Кучерук В. В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек. Сб. «Организация и методы учета птиц и вредных грызунов». М., Изд-во АН СССР, 1963.

Лобачев В. С. Опыт использования хищных птиц для изучения фауны мелких наземных позвоночных. «Тез. докл. научн. конф. молодых ученых, посвященной 90-летию со дня рождения В. И. Ленина». МГУ, 1960.

Лобачев В. С. О распространении некоторых млекопитающих в северо-восточном Приаралье. «Сб. тр. Зоол. музея МГУ», 1968, т. X.

Осмоловская В. И. Географическое распределение птиц равнинного Казахстана и их значение в истреблении вредителей. «Тр. Ин-та геогр. АН СССР», 1953, т. 54.

Солецкий Г. К. Некоторые результаты исследования погадок хищных птиц и их применение для фаунистических целей. «Зоол. журн.», 1961, т. 40, № 1.

Тарасов П. П. О значении птиц в чумных очагах Хангая. «Изв. Иркутск. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока», 1949, т. 7.

Штегман Б. К. К биологии домового сыча в Южном Прибалхашье. Сб. «Орнитология», вып. 3. Изд-во МГУ, 1960.

Zelenka Georges, Pricam Roland. Variations d'effectifs des populations de petits mammiferes revelees par le regime alimentaire d'un rapace nocturne. «Terre et vie», 1964, vol. 111, n° 2.

Saint-Girons M. C., Spitz F. A propos de l'etude des micromammiferes par l'analyse des pelotes de rapaces. Interet et limites de la methode. «Terre et vie», 1966, vol. 113, n° 1.

В. С. Лобачев, Г. И. Шенброт

О редких птицах Мелитопольщины. На Мелитопольщине (Мелитопольский, Акимовский и Приазовский районы Запорожской обл.) П. П. Орловым и В. В. Стаховским отмечено 186 видов птиц. Наши наблюдения позволяют увеличить этот список еще на 6 видов: авдотка, кулик-лопатень, гуменник, красная утка, турпан, кудрявый пеликан, т. е. всего на Мелитопольщине встречается 192 вида, из которых 27 следует отнести к редким. Эти виды представляют определенный интерес или как исчезающие под влиянием человека и его деятельности, или, наоборот, расширяющие свой ареал, или, наконец, периодически залетающие в несвойственный для них район.

Стрепет. В прошлом гнездящийся вид. Сейчас изредка встречаются бродячие особи в период осеннего пролета. Известны случаи добычи (три самки добыты у с. Дунаевки Приазовского района 23/X 1956 г., 1/X 1963 г., 23/X 1964 г.); нами наблюдался дважды (30/VII 1964 г. у с. Дунаевки и 5/VIII 1965 г. у с. Косых Акимовского района).

Авдотка. Единственный раз встречена и добыта 20/VIII 1957 г. у р. Тащенак.

Кулик-лопатень. Добыт 20/VIII 1952 г. у Алтагирского мыса (Молочный лиман) из стайки чернозобиков. К сожалению, шкурка не сохранилась.

Средний кроншнеп. Встречается на пролетах, но очень редко, особенно в последние годы. Нам известен один случай его добычи.

Круглоносый плавунчик. Встречается на пролетах, но в очень ограниченном числе. Нами на Молочном лимане 21/IX 1965 г. наблюдалась стайка в 7 особей.

Ходулочник. В прошлом гнездящийся вид, сейчас встречаются бродячие особи и далеко не каждый год. Известны 3 случая добычи (24/IX 1960 г. в устье р. Тащенак, 18/VIII 1962 г. на р. Малый Утлюг). Нами неоднократно наблюдались одиночные особи на Молочном лимане и один раз (4/VII 1965 г.) стайка из 3 особей.

Малая чайка. На Молочном лимане встречается в очень ограниченном числе. Нами добыта 5/VII 1964 г. в верховье Молочного лимана.

Короткохвостый поморник. На Молочном лимане одиночные особи встречаются почти каждый год. Нами добыт 25/IX 1965 г.

Гуменник. Перелетный вид; встречается не ежегодно и в ограниченном числе. Добыт 14/XI 1965 г. на Радионовском мысу Молочного лимана.

Краснозобая казарка. Известны 3 случая добычи (16/XI 1956 г. у с. Мордвиновки, 20/XI 1955 г. у с. Гирсовки на Молочном лимане, 23/XI 1964 г. на пруду колхоза «Переможець» Мелитопольского района). Дважды — с 21 по 23/III 1956 г. в верховье Молочного лимана и 17/X 1965 г. в его низовье мы наблюдали в первом случае стаю из 1450—1500, во втором — из 98 особей.

Красная утка. Редко встречающийся вид. Самец добыт 23/III 1962 г. в верховье Молочного лимана; там же 31/VIII 1965 г. наблюдалась стайка в 4 особи, из которой был добыт самец. Мы зарегистрировали пару этих уток 10/IX 1965 г.

Красноносый нырок. Перелетный вид. Встречается лишь на пролетах. В верховье Молочного лимана 28/XI 1962 г. нами добыт самец.

Турпан. Встречается на осеннем пролете. Известен случай добычи 20/IX 1959 г. В следующем году 23/X 1960 г. мы встретили эту птицу в низовье Молочного лимана.

Морянка. Нам известен один случай, когда самка запуталась в сеть рыбака (9/XII 1960 г.). По-видимому, залетная птица.

Савка. Нам известен один случай добычи, очевидно, залетной птицы (28/IX 1949 г.) в верховье Молочного лимана.

Большой баклан. Залетный вид. Один раз добыт у о-ва Подкова 25/VIII 1956 г., вторично мы наблюдали баклана там же 10/VIII 1962 г.

Малый баклан. Однажды добыт в верховье Молочного лимана 20/VIII 1955 г. По-видимому, залет.

Кудрявый пеликан. Наблюдался нами 20/VIII 1956 г. у с. Мордвиновка.

Каравайка. В последние годы бродячие особи бывают почти регулярно в июле — августе. Нами наблюдалась на Молочном лимане в августе 1960 г. стайка из 16 особей; 6/VIII 1961 г.—из 19 особей; с 27/VII по 18/VIII 1962 г.—стайка из 18 особей; 5/VII 1964 г. — стайка из 18 особей; 26/VIII 1964 г. — одна добыта. Весной встречена нами один раз — 25/III 1958 г. стайка из 14 птиц.

Белый аист. В прошлом обычный гнездящийся вид. За последние 10 лет известен случай гнездования одной пары в с. Светлодолинске Мелитопольского района.

Орлан-белохвост. Встречается осенью и весной, но очень редко. Нами наблюдался 13/XII 1964 г. в районе с. Степок Акимовского района, над Утлюгским лиманом.

Беркут. Крайне редок. Мы встречали эту птицу дважды: 29/X 1962 г. на окраине г. Мелитополя и 23/X 1965 г. у с. Кирилловки Акимовского района.

Степной орел. В прошлом довольно обычный гнездящийся вид. Сейчас чрезвычайно редок. Нам известен случай попытки загнездиться на пустыре у с. Гирсовки Приазовского района в мае 1962 г.

Змееяд. Очень редок. Известен один случай добычи этой птицы 5/VI 1963 г. в с. Приазовье.

Кедровка. Единственный раз была добыта 18/VIII 1963 г. на окраине г. Мелитополя.

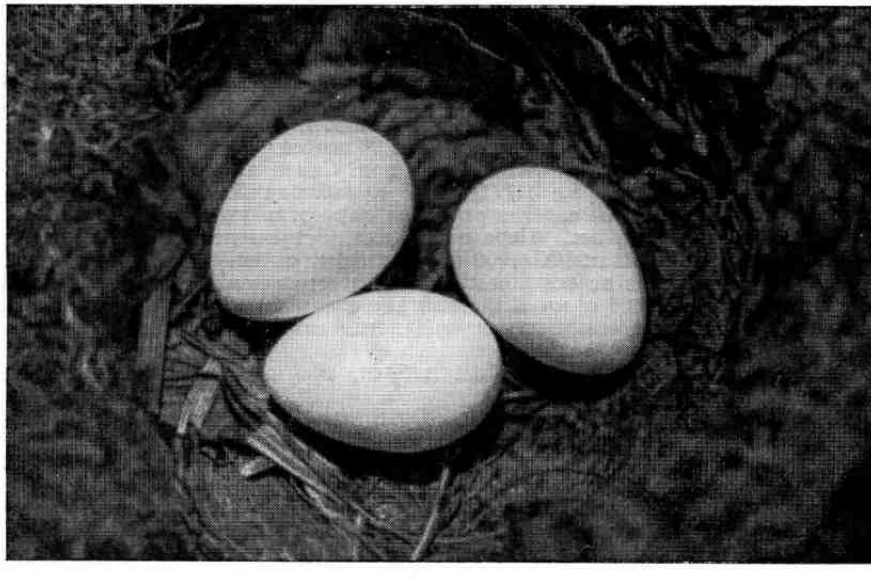
Клест-еловик. Залетный вид. Нами зарегистрированы две встречи этой птицы: 10/XI 1962 г. поймана молодая птица в г. Мелитополе и 20/XII 1963 г. добыта в Старобердянском лесу.

Пищуха. Кочующий вид. В последние годы бывает более или менее регулярно в зимний период. Нам известен случай добычи ее 21/XII 1960 г. В Богатырском лесу 19/XI 1965 г. наблюдались нами 3 птицы.

Из перечисленных 27 видов редких птиц наибольшая часть — 19 видов (куликлопатень, средний кроншнеп, круглоносый плавунчик, ходулочник, авдотка, малая чайка, короткохвостый поморник, краснозобая казарка, красная утка, красноносый нырок, турпан, морянка, савка, большой баклан, малый баклан, кудрявый пеликан, каравайка, белый аист, гуменник и орлан-белохвост) — связаны с различными водоемами; два вида — стрепет и степной орел — исчезающие виды целинных степей; три вида — кедровка, клест-еловик, пищуха — типичные дендрофильные птицы, встреченные в районе исследований лишь в различных искусственных древесных насаждениях. Змееяд и беркут встречаются в различных биотопах этого района, но тяготеют к искусственным древесным насаждениям.

В. И. Лысенко

К гнездованию белоножки в Таджикской ССР. Белоножка (*Microcichla scouleri* Vig.) довольно обыкновенная, но спорадически распространенная птица, населяющая горные, с зарослями кустарников по берегам, реки Среднегорной части Памиро-Алая,



Кладка белоножки

где ведет оседлый образ жизни, совершая небольшие вертикальные кочевки. Несмотря на относительную обычность птицы, в отечественной орнитологической литературе нет сведений о находках гнезд белоножки в СССР.

В 1970 г. во время обследования орнитофауны Гиссарского хребта на р. Мазор, протекающей по ущелью у Хаджи-Оби-Гарм, нами были отмечены две пары этих птиц, а 9/VI найдено гнездо с тремя птенцами в возрасте, примерно, 8 дней. Гнездо с мягкой выстилкой и наружной облицовкой из зеленого мха помещалось на каменном уступе обрывистого берега реки, поросшего кустами и свисающей травой. Со стороны реки оно как бы прикрывалось плоской вертикальной волной, образующейся от удара воды о вышележащий камень.

Птицы приносили корм через 7—10 мин. Перед тем, как подлететь непосредственно к гнезду, птицы присаживались на присадочный плоский камень. После кормления они отлетали от гнезда и садились на выступающий из воды камень, отряхивались и отдыхали, а затем вновь улетали за кормом.

В 1971 г. на р. Мазор 17/V мы наблюдали самку, собиравшую гнездовой материал и относившую его к месту постройки гнезда, часто в сопровождении самца. При осмотре гнезда 26/V в нем находилось три яйца белого цвета, весом 2,45; 2,57; 2,65 г и размером 21,5×15; 21,5×15; 21,5×15,5 мм (рисунок). Таким образом, можно было установить примерные сроки гнездования: постройка гнезда падает на первую декаду мая, а кладка — на середину этого месяца.

Гнездо помещалось на уступе невысокого каменного берега и было прикрыто спускавшимися листьями борщевика. Чашеобразное, с толстыми стенками из зеленого мха оно сливалось со мхом, покрывавшим камни. Внутренний слой гнезда свит из тонких корешков; лоток выстлан сухими листьями. Размеры гнезда следующие: диаметр гнезда 120 мм; диаметр лотка — 65 мм; высота — 60 мм; глубина лотка — 45 мм.

Несомненно, дальнейшие наблюдения дадут интересный материал по биологии белоножки.

Р. И. Малышевский

Ушастая сова в Ленинграде. Ушастая сова (*Asio otus* L.) нередко отмечается в культурном ландшафте. В частности, она почти ежегодно гнездится на территории Главного ботанического сада АН СССР на северной окраине Москвы (Бельский, 1962). Охотно селится в сосновых лесах (Доппельмаир и др., 1966). В мае 1969 г. зафиксировано гнездование ушастой совы на северной окраине Ленинграда, в Пискаревском лесопарке, который представляет собой сосновый массив, местами с примесью березы, площадью около 150 га. Лесопарк окружено жилыми постройками и довольно интенсивно посещается отдыхающими.

Участок с гнездом представляет жердняк состава 9 — сосна 1 — береза, сомкнутостью 0,9; средняя высота — 12 м, средний диаметр — 12 см; коренной тип леса — черничник свежий. Кладка помещалась в сорочьем гнезде — по излюбленному способу гнездования ушастой совы в Главном ботаническом саду (Бельский, 1962). В 10 м находилась пешеходная дорожка. Гнездо располагалось на 10-метровой сосне на высоте 8 м. Лоток был, по-видимому, несколько уплощен совой, навес из сучьев — изрежен.

23/V в гнезде было два 3—5-дневных птенца и 2 яйца. Подтверждается сразу два положения: частая разоряемость гнезд ушастой совы в культурном ландшафте и низкая выводимость птенцов, так как встречаются неоплодотворенные яйца (Птицы Советского Союза, т. 1, 1951; Бельский, 1962). 29/V в гнезде обнаружена красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocanus* Sund.) с отъеденной головой и передними конечностями.

Из родителей вблизи гнезда наблюдалась только одна птица.

ЛИТЕРАТУРА

Бельский Н. В. Обыкновенная пустельга и ушастая сова в Ботаническом саду. Сб. «Орнитология», вып. 4. Изд-во МГУ, 1962.

Доппельмаир Г. Г. и др. Биология лесных птиц и зверей. М., «Высшая школа», 1966.

Птицы Советского Союза, т. 1. М., «Советская наука», 1951.

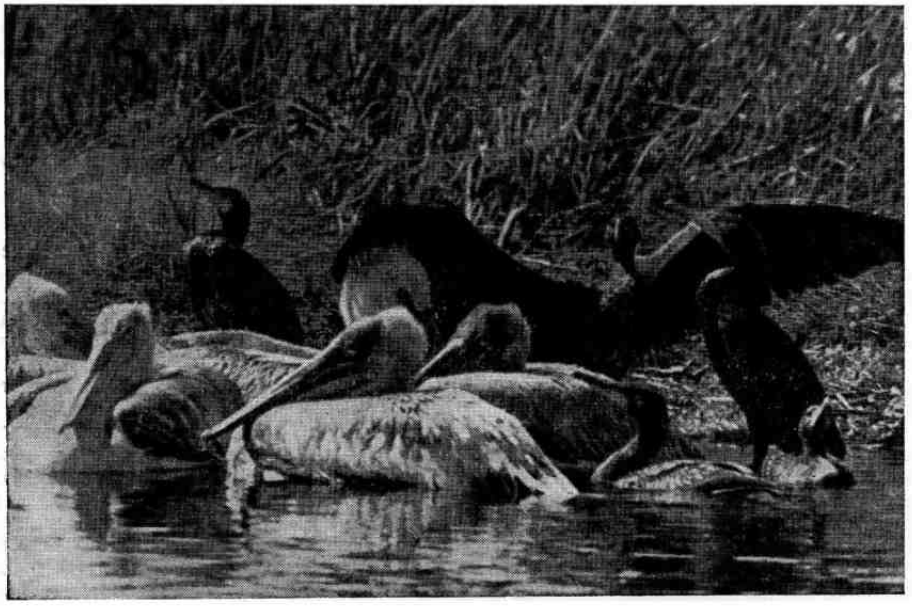
Е. Н. Мартынов

Пеликаны и бакланы Западной Сибири. Северным пределом гнездования кудрявого пеликана (*Pelecanus crispus* Bruch) является оз. Черное в Западной Сибири. Впервые о пеликанах на озерах Западной Сибири написал Р. И. Рычков («Топография Оренбургской губернии», 1762). Последнее сообщение о нескольких гнездящихся парах пеликанов на оз. Черном опубликовано А. И. Янушевичем в 1951 г.

Это озеро расположено на границе Курганской и Тюменской областей (55°40′ с.ш.). Оно простирается в широтном направлении на 60 км. Площадь его 24 000 га. Его низкие берега имеют широкий бордюр из тростников, окаймленный березовыми колками. Здесь густые тростниковые «чащи» чередуются с обширными «деревями». Огромные поля сплавин с осокой, тальником и местами с группами берез, передвигаемые ветром, затрудняют доступ людей в озеро. На обширных плесах тростник образует небольшие островки — «курени», что особенно благоприятно для птиц, имеющих надводные гнезда.

Озеро сравнительно неглубокое: только местами толщина воды превышает 3 м. Вода в нем пресная, чистая. В изобилии растут кувшинки (*Nymphaca candida Presl*) и кубышки (*Nuphar luteum*), роголистники и стрелолисты, пузырчатки, рдесты, жируха земноводная, телозеры и разнообразные водоросли. Много моллюсков и водных насекомых.

Удобные места для гнездования и обилие корма привлекают сюда массу птиц: здесь гнездятся утки, кулики, чайки, крачки, цапли, журавли, лебеди и серые гуси. На оз. Черном нами обнаружены две колонии пеликанов, расположенные на «Студеном плесе». Гнезда пеликаны устраивают на сплавине, окруженной плотной камышово-трост-



Птенцы пеликанов и бакланов

никовой стеной, перед которой имеется неширокое водное пространство, глубиной 2 см. Гнезда построены из наломанных стеблей сухого тростника. Каждое гнездо строится отдельно, однако концы тростниковых стеблей соседних гнезд соприкасаются и цементируются пометом птиц. Из многих гнезд получается своеобразный «плот», выдерживающий тяжесть человека. Выстилку гнезда составляют мелкие стебли сухой травы, мох, перышки.

Первая колония состояла из пяти гнезд пеликанов. В гнездах были сильно насиженные кладки (в трех гнездах по 2 яйца, в двух по 1). Вторая колония находилась примерно в 1,5 км от первой и состояла из 29 гнезд; здесь же располагалось 35 гнезд бакланов. Величина «плота», на котором были расположены все 64 гнезда, составляла около 7 м в длину и 6 м в ширину. В семи гнездах пеликанов были сильно насиженные кладки (в шести — по 2 яйца, в одном — 1). В остальных гнездах — различно развитые птенцы: только что вылупившиеся розовые, голые, малоподвижные; опушенные, пытающиеся приподняться на гнезде; заметно подросшие с пеньками маховых перьев. Последние при нашем приближении смогли сбиться в кучу у одного гнезда, но на ногах еще держались слабо.

Средние размеры гнезда (промерены 34 гнезда) следующие: диаметр гнезда 67 см (57—75), диаметр лотка 36 см (31—43), глубина лотка 9 см (5—14) высота гнезда 60 см (50—110). Средние размеры яиц (промерено 21 яйцо): 93×53 (85—95×45—67); вариации в одной и той же кладке значительны: 98×63 мм и 89×56 мм, 95×50 мм и 85×45 мм.

Гнезда больших бакланов, находившиеся среди гнезд пеликанов, отличались лишь меньшими размерами. Из них в 16 содержались сильно насиженные кладки (в большинстве по 4—6 яиц, лишь в одном — 7). Средние размеры гнезда: диаметр 53 см, диаметр лотка 30 см, высота гнезда 37 см, высота лотка 10 см; вариации размеров гнезда незначительны. Средние размеры яиц 62×42 мм (53—71×33—43 мм). В осталь-

ных гнездах были птенцы в различной стадии развития. Самые старшие из них были полностью опушены; при приближении человека они громко кричали и, если видели руку, то широко раскрывали клюв, выпрашивая корм. Около гнезд кучами валялась несъеденная рыба (гальяны — 5—6 см и караси — 10—12 см); некоторые караси были разорваны на части.

При вторичном посещении оз. Черного первая колония была найдена с большим трудом, так как «плот» оказался «зажатым» сплавинами. Гнезда были пусты, вокруг валялась скорлупа от яиц. Видимо, взрослые увели птенцов во вторую колонию. Во второй колонии некоторые птенцы пеликанов уже достигли величины взрослых, но еще не летали (рисунок). При нашем приближении они отступили к тростнику и, отыскав в нем просвет, утопая в вязкой грязи и помогая себе крыльями, гуськом скрылись в нем. Птенцы бакланов оказались менее пугливыми. Многие из них пытались очень неуверенно взлетать, но быстро садились. Они прекрасно ныряли, находясь под водой до 15 сек. Выйдя на берег, птенцы некоторое время стояли как бы в раздумье, затем принимали почти вертикальное положение и, несколько раз тяжело взмахнув крыльями (стряхивая воду), «застывали» неподвижно на 8—10 мин. После чего вновь взмахивали крыльями и снова «застывали» в той же позе. Два птенца баклана, совсем маленькие, покрытые пухом с едва пробивающимися пеньками маховых перьев, сползли со своих гнезд и довольно проворно нырнули. Проплыв под водой около метра они вышли на берег и тоже расправили для сушки култышки крыльев.

Линька взрослых пеликанов проходит, видимо, в гнездовой период: во время первого посещения у них отсутствовали некоторые маховые первого и второго порядка (но птицы летали); много маховых и контурных перьев лежало около гнезда.

Пеликаны прилетают на оз. Черное в конце апреля. Отлет происходит во второй половине сентября. Наблюдался ранний отлет у всех птиц из-за преждевременного наступления холодов. Летят пеликаны во время миграции небольшими группами из 3—8 особей.

В связи с нахождением на оз. Черном колоний редких для Западной Сибири птиц — пеликанов и бакланов, — а также учитывая огромное значение его в воспроизводстве водоплавающей дичи, представляется весьма желательным организовать здесь заповедник или заказник.

Т. В. Молчанова

О прокормлении птицами иксодовых клещей в сосново-лиственных лесах Западного Саяна. Исследования проводились в весенне-осенний период 1967 г. в окрестностях пос. Майна, Хакасской АО, Красноярского края, представляющих собой горы северного макросклона Западного Саяна с абсолютными высотами от 300 до 1800 м над ур. м. и крутизной склонов 15—30, а местами до 50°. Характер растительности определяется крутизной и экспозицией склонов. Долины рек и склоны (до 600—1000 м над ур. м.) покрыты в основном сосново-лиственными лесами с примесью лиственницы. От 600—1000 м, начинается пояс кедрово-пихтовых и кедровых лесов, оканчивающихся на высоте 1400—1600 м. Вершины гор представляют собой нагромождения камней, покрытых лишайниками, окруженные небольшими участками горной тундры.

За четыре весенне-летних сезона (1964—1967 гг.) в окрестностях Майны зарегистрировано 170 видов птиц (160 — гнездящихся; 10 — пролетных), 17 отрядов, которые распределяются по 5 основным местообитаниям следующим образом: степь — 40 видов (10 отрядов); лесостепь — 90 (13); сосново-лиственные леса — 130 (16); темнохвойные леса — 60 (7) и таскылы — 10 (1). Для паразитологических исследований добыто 690 птиц 97 видов 11 отрядов, с которых собрано 664 клеща *Ixodes presulcatus* (из них 318 личинок и 346 нимф). Кроме того, на обыкновенных, белошапочных и одной садовой овсянках обнаружено 55 (18 личинок и 37 нимф) сухих клещей этого же вида. Клещи были найдены на 23 видах птиц 9 семейств 3 отрядов: рябчик — добыто 9 птиц, из них с клещами 4 (индекс встречаемости клещей — 44,4); вертишейка — 9/1 (11,1); кедровка — 6/2 (33,3); снегирь — 3/1 (33,3); обыкновенная овсянка — 67/15 (22,4); белошапочная овсянка — 18/2 (11,1); садовая овсянка — 8/1 (12,5); горная трясогузка — 6/1 (16,7); лесной конек — 166/98 (59,7); пятнистый конек — 4/2 (50,0); сибирская мухоловка — 5/1 (20,0); толстоклювая камышевка — 5/1 (20,0); садовая камышевка — 5/1 (20,0); сибирский дрозд — 7/6 (85,7); деряба — 5/1 (20,0); рябинник — 35/7 (20,0); певчий дрозд — 68/20 (29,4); чернозобый дрозд — 6/2 (33,3); оливковый дрозд — 5/2 (40,0); пестрый каменный дрозд—5/1 (20,0); обыкновенная горихвостка—20/4 (20,0); черноголовый чекан — 14/1 (7,1); соловей-красношейка — 12/4 (33,3).

Для сосново-лиственных лесов, откуда больше всего добытых птиц, подсчитаны индексы обилия клещей на птицах-наземниках (первая группа прокормителей клещей: глухарь, рябчик, лесной и пятнистый коньки, сибирский дрозд, деряба, рябинник, певчий, чернозобый и оливковый дрозды, пятнистый сверчок), а также количество клещей, прокормленных этими видами птиц на 1 км² в данном местообитании за сезон. Для

этого в четырех стациях указанного местообитания нами проведено 4 одноразовых маршрутных учета птиц (птицы регистрировались как на полную слышимость по голосам, так и в полосе 25×25 м), общей протяженностью 18,5 км. Кроме того, время наших исследований (1/VI—20/IX) было разбито на 5 периодов (согласно срокам гнездования указанных видов птиц): I период с 1 по 10/VI; II период — с 11 по 30/VI; III период — с 1 по 20/VII; IV период — с 21/VII по 31/VIII; V период — с 1 по 20/IX. В результате подсчета оказалось, что в 1967 г. первая группа птиц в сосново-лиственных лесах прокормила: в I период — 467 личинок (индекс обилия личинок за период — 1,6) и 198 нимф (индекс обилия нимф за период — 0,7); во II — 594 (0,6) и 576 (0,6); в III — 5020 (2,0) и 2677 (1,1); в IV — 5847 (1,1) и 8763 (1,7); в V — 329 (0,13) и 565 (0,23), а всего за период летне-осеннего сезона — 25036 клещей (12257 личинок и 12779 нимф) на 1 км².

Р. Л. Наумов, Г. С. Кисленко

О новых и редких птицах Южного Сахалина. Наши орнитологические наблюдения проводились с 8 по 18/X 1968 г. в окрестностях пос. Ново-Александровск и на побережье зал. Анива вблизи с. Кириллово.

Седой дятел (*Picus canus jessoënsis* Stejn.). На Южном Сахалине он редок. Молодая птица была добыта нами 16/X недалеко от с. Кириллово в редком березово-ольховом лесу с покровом из бамбука. В ее желудке обнаружены хитиновые остатки 5 экз. листоедов (*Gastrolina peltoidea*) и не определенных насекомых.

Пестрогрудая мухоловка (*Muscicapa griseisticta pallens* Swinh.). По данным А. И. Гизенко (1955), это — очень редкая, по-видимому, гнездящаяся птица. Мы наблюдали мухоловок в окрестностях пос. Ново-Александровск. В сильный снегопад 12/X и на следующий день, когда слой выпавшего снега достигал высоты 20—25 см, одиночные птицы, задержавшиеся с отлетом, отмечались на ветвях бузины на поляне среди елово-пихтового леса. Через день мухоловок уже не было в тех местах. Две добытые птицы оказались молодыми особями (длина крыла 8,6 и 9,1 см). В содержимом их желудков найдены семена бузины сахалинской, занимавшие соответственно 90 и 100% объема, и остатки мелкой осы.

Пестрый дрозд (*Oreocincla dauma* Lath.). Этот вид нами впервые вносится в фауну о. Сахалин. Одиночная птица наблюдалась 13/X в окрестностях пос. Ново-Александровск, где держалась в долине ключа, поросшей ольховым лесом.

Оливковый дрозд (*Turdus obscurus* Gm.). На Южном Сахалине он редок на пролете (Гизенко, 1955). Мы наблюдали одиночных птиц и стайки из 10—15 особей 12—14/X вблизи пос. Ново-Александровск. Эти дрозды держались вместе с белохвостыми дроздами (*Turdus pallidus*) в кустарниковых зарослях на опушках среди елово-пихтового леса по долине реки и на окружающих склонах сопок. В желудках двух дроздов обнаружены семена бузины сахалинской, занимавшие до 80% объема содержимого, а также семена калины вильчатой, шиповника, дерена канадского и майника двулистного.

Японская завирушка (*Prunella rubida fervida* Sharpe). Эта птица до сих пор не отмечалась на Сахалине (Гизенко, 1955). Ее ближайшие места гнездования — о. Хоккайдо и Южные Курильские острова. Мы наблюдали этот вид 14 и 15/X в окрестностях пос. Ново-Александровск. В первый день стая из 4 птиц была встречена на крутом склоне горы, покрытом редким елово-пихтовым лесом с кустарниковым пологом из калины вильчатой, остролиста морщинистого и бузины сахалинской. Птицы держались на земле в зарослях кустарников или в кронах хвойных деревьев, перекликаясь звонким писком. Во второй день две одиночные птицы отмечались на земле и на деревьях в искусственных насаждениях из лиственницы и ели.

Окраска птиц в свежем (осеннем) пере буровато-рыжая. Верх и бока головы коричневато-бурые с темными полосками на ушных кроющих перьях. Спина и кроющие крыла черные с широкими темно-коричневыми и светло-бурыми каемками. Поясница и надхвостье оливковые. Маховые и рулевые перья черные с узкими бурыми и оливковыми каемками. Низ тела серовато-оливковый с бурыми полосками на боках брюшка. Подхвостье буровато-серое. Ноги розовато-бурые. Клюв черный. Размеры 2 добытых птиц (2): крыло — 68 и 68,5 мм, хвост — 50 и 51 мм, цевка — 20 и 18 мм, клюв — 10 и 11 мм. В содержимом желудков птиц обнаружены мелкие остатки хитинового покрова насекомых и одно семя рябины.

Японская завирушка, по-видимому, гнездится в высокогорной зоне южной части о. Сахалин. На это указывает встреча в течение двух дней шести птиц на разных участках леса и появление их в темнохвойных лесах у подножия гор после выпадения снега (7—12/X) и образования постоянного снежного покрова на вершинах гор. Залет этих птиц с Хоккайдо или с Южных Курильских островов в осеннее время мало вероятен. На о. Кунашир японская завирушка гнездится в зарослях кедрового стланника,

ольхи Максимовича и бамбука на склонах вулкана Тятя на высоте около 1000 м над ур. м. (Нечаев, 1969). На о. Хоккайдо этот вид населяет заросли высокогорных кустарников (Jahn, 1942). В подобных местах обитания, вероятно, гнездится японская завирушка и на Сахалине.

Кроме того, в число «новых» и редких птиц нами включены виды, которые в 30-х годах были добыты на Южном Сахалине (Takahashi, 1937—1938), но позднее оказались забытыми не вошли в основные сводки по птицам СССР («Птицы Советского Союза», 1951—1954; «Птицы СССР», 1951—1960 и др.). Даже А. И. Гизенко (1955), включая статьи Такахаши в список литературы, к сожалению, не ссылается на них в тексте. По всей вероятности, содержание этих статей ему было неизвестно.

Из 21 вида, впервые добытого японскими орнитологами на Южном Сахалине, интересны находки следующих птиц:

Ошейниковая совка (*Otus bakkamoena semitorques* Temm. et Schleg.), 21/VI 1936 г. (Takahashi, 1937); большой козодой (*Caprimulgus indicus jotaka* Temm. et Schleg.), самка, 5/X 1938 г. (Takahashi, 1938); седой дятел (*Picus canus jessoënsis* Stejn.), самец, 1/X 1937 г. (Takahashi, 1938); японская трясогузка (*Motacilla grandis* Sharpe), самец, 9/V 1937 г. (Takahashi, 1938); сибирская завирушка (*Prunella montanella* Pall.), самец, 26/V 1938 г. (Takahashi, 1938); короткохвостка (*Urosphena squameiceps squameiceps* Swinh.), самец, 10/VII 1937 г. (Takahashi, 1938).

Интересно отметить нахождение японской выпи (*Gorsachius goisagi* Temm.) на о. Монерон 18/VI 1935 г. (Takahashi, 1937).

На остальные 16 видов птиц в работе А. И. Гизенко имеются указания, но взятые не из упомянутых статей Такахаши, а из каких-то других литературных источников.

ЛИТЕРАТУРА

Гизенко А. И. Птицы Сахалинской области. М., Изд-во АН СССР, 1955.
Нечаев В. А. Птицы южных Курильских островов. М., «Наука», 1969.
Птицы Советского Союза, тт. 1—6. М., «Сов. наука», 1951—1954.
Птицы СССР, т. 1—4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951—1960.
Jahn H. Zur Oecologie und Biologie der Vögel Japans. «J. Ornithol.», 1942.
Takahashi T. On the unrecorded birds from South Saghalien. «Tori», 1937, vol. IX, No. 45.
Takahashi T. On the birds from south Saghalien. «Tori», 1938, vol. X, No. 48.

В. А. Нечаев

Новая находка саванной овсянки в СССР. 8/III 1967 г. в окрестностях Владивостока на п-ове Де-Фриза нам удалось добыть овсянку, привлекшую внимание необычной окраской. Оказалось, что это самка саванной овсянки (*Passerculus sandwichensis*) — вид широко распространенный в Северной Америке. Саванная овсянка была найдена в пределах СССР в 1934 г. Л. А. Портенко близ Уэлена на Чукотском полуострове и А. Г. Велижаниным на о. Врангеля 27/IX 1960 г. После определения овсянки оказалось, что она принадлежит к подвиду *P. s. beldingi* (Ridgway), гнездящемуся на приморских соленых болотах в Южной Калифорнии и живущему оседло.

Если залет на Чукотский полуостров из Аляски легко объяснить, то перелет в Приморье через самую широкую часть Тихого океана оседлой птицы представить себе очень трудно. Единственное чем можно объяснить эту находку — это то, что птица была занесена бурей на одно из судов, ведших промысел у берегов Калифорнии, и совершила путешествие через океан, пользуясь водным транспортом. Примеры таких путешествий нам известны.

Добытая овсянка хранится в коллекции Орнитологического отделения Зоологического института Академии наук СССР в Ленинграде.

М. А. Омелько

К экологии малого острокрылого дятла. Малый острокрылый дятел *Jungipicus kizuki* Temm. — восточноазиатский вид с довольно узким ареалом от Курильских островов до островов Риу-Киу. На материке — Уссурийский край, Корейский полуостров, частично Северо-Восточный Китай (Гладков, 1951). В Приморье, на западных склонах Сихотэ-Алиня он распространен к югу от р. Большой Уссурки (Иванов, 1964). Для бассейна Большой Уссурки Е. П. Спангенбергом (1965) не указан. На восточных скло-

нах Сиэотэ-Алия редок, и здесь близок к северной границе своего ареала (Воробьев, 1954). В южном Приморье это обычная птица. В заповеднике «Кедровая падь» (север Хасанского района) наряду с белоспинным — самый многочисленный из дятлов.

Малый острокрылый дятел населяет широколиственные леса маньчжурского типа, предпочитая из них пойменные (Белопольский, 1950; Гладков, 1951; Воробьев, 1954; Шульпин, 1927а, б; наши наблюдения). Вопреки мнению Л. О. Белопольского (1950), считавшего, что этот вид в чистых дубняках почти не встречается, мы его в них находили в течение круглого года, в том числе и в гнездовой период. Правда, численность птиц здесь значительно ниже, чем в пойменных лесах.

Малый острокрылый дятел — самый мелкий из дятлов фауны Советского Союза, обладающий сравнительно слабым клювом. Гнездование его, несомненно, зависит от наличия деревьев, в которых способен выдолбить дупло. Поэтому его распространение некоторые авторы связывают с наличием мягких пород деревьев, среди которых упоминают и бархат, что не соответствует действительности, так как бархат по твердости занимает промежуточное положение и, кроме того, очень устойчив по отношению ко всякого рода разрушениям. В нем мы вообще никогда не находили дятловых дупел. По нашим наблюдениям, малый острокрылый дятел не способен выдолбить дупло ни в живом, ни в засохшем, но не поврежденном грибами или гнилью дереве даже мягкой породы. Поэтому дупла этих птиц чаще всего встречаются в деревьях, древесина которых в какой-то степени разрушена (обычно поражена грибами). В этом случае дятлы иногда гнездятся в таких твердых породах, как дуб и ясень. Поэтому распространение малого острокрылого дятла в гнездовой период зависит от сочетания распространения древоразрушающих грибов и пород деревьев, наиболее часто ими пораженных. В южном Приморье это в первую очередь ольха (табл. 1).

Таблица 1

Распределение гнезд малого острокрылого дятла по породам деревьев

Порода	Количество гнезд (дупел)	Порода	Количество гнезд (дупел)
Ольха	28	Ива	6
Чозения	8	Ясень	2
Маньчжурский орех	9	Дуб	1
Береза	4	Амурская сирень	1

Некоторые авторы (Гладков, 1951) считают малого острокрылого дятла строго оседлым видом, что вряд ли соответствует действительности. Л. О. Белопольский (1950) пишет: «Во время кочевок этот своеобразный дятел появляется в стациях, не свойственных ему в гнездовое время; его можно видеть не только в смешанных хвойно-лиственных лесах, но и в кустарниковых зарослях открытой поймы». Наши наблюдения подтверждают это. Однако зимой дятлы держатся оседло. По всей вероятности, их годовой жизненный цикл, так же как у многих синиц, распадается на два периода оседлости (гнездовой и зимний) и два периода кочевок (осенние и весенние). Более заметны первые.

Разбивка на пары происходит, вероятно, еще зимой, так как очень часто эти птицы держатся вдвоем и, передвигаясь по лесу, следуют друг за другом, часто при этом перекликаясь. Одиночные особи встречаются реже. В апреле малые острокрылые дятлы начинают долбить дупла и у них наблюдаются явления тока. Интересно заметить, что у самца над бровью есть красные перышки, отсутствующие у самки и незаметные в обычном состоянии птицы (нам их ни разу не удавалось видеть даже при рассматривании птиц с близкого расстояния 7—10 м в бинокль). Эти красные перышки становятся видны, когда оперение на голове приподнимается при демонстративных позах или при возбуждении птицы. Во время тока малые острокрылые дятлы крайне редко издают барабанную трель, характерную для других видов этого семейства.

Как говорилось выше, для гнезда малый острокрылый дятел выбирает дерево какой-либо мягкой породы, как правило, пораженное грибами (рис. 1). Если, начав долбить дупло, дятел натыкается на твердый слой древесины, он дупло бросает и принимается за новое. По размеру дупла малого острокрылого и малого пестрого дятлов сходны и трудно различимы в природе. Однако манера выдалбливать их разная. Малый пестрый дятел долбит дупло, как правило, в довольно толстых деревьях — от 14 см в диаметре и выше. Видимо, в связи с этим он делает горизонтальный ход 4—5,5 см длиной и после этого приступает к изготовлению гнездовой камеры. Малый острокрылый дятел не избегает и толстых стволов 14—20 см диаметром, лишь бы их разрушил гриб. Часто устраивает он дупла и в тонких стволах или толстых сучьях.

10—12 см толщиной. Одно дупло этого дятла мы нашли в ольхе диаметром 8,5 см. Древесина в задней и боковых стенках дупла была выбрана до коры. В связи с этим малый острокрылый дятел начинает долбить гнездовую камеру сразу от летка или делает очень короткий горизонтальный ход 1—2 см длиной (рис. 2). Размеры измеренного дупла малого острокрылого дятла: глубина нижнего края летка 8,5 мм, расстояние от верхнего края дупла до дна 125 мм, длинный диаметр 92 мм, короткий 63 мм (измеренное дупло в плане было не круглое, а овальное), диаметр летка 33 мм, длина горизонтального хода от летка 21 мм.

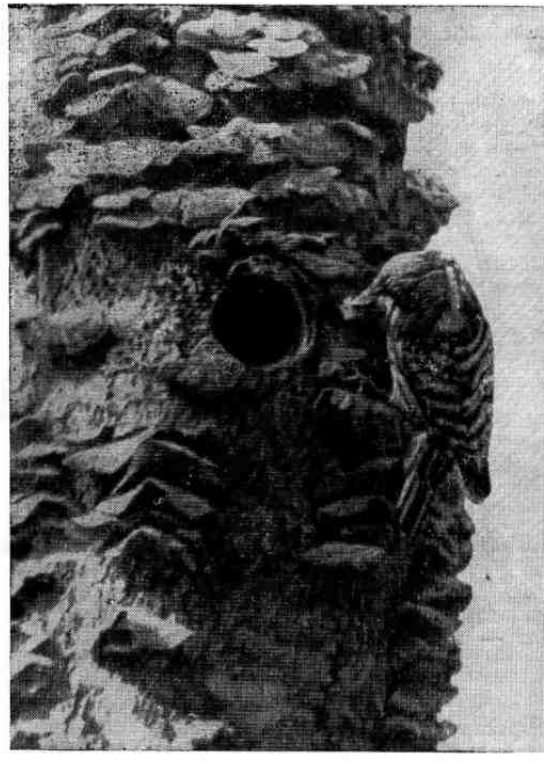


Рис. 1. Дупло малого острокрылого дятла

Кладка малых острокрылых дятлов начинается довольно поздно — около середины мая. Точные сроки не установлены. Размер найденных кладок — 4, 5, 5, 6. А. А. Назаренко (личное сообщ.) нашел в одном из дупел 9 яиц этого дятла. Установить точно срок насиживания не удалось. Вероятно, он длится около 12 дней. Вылет птенцов в заповеднике «Кедровая падь» мы наблюдали 13 и 18/VI, в пос. Заповедном (Лазовский р-н) — 22/VI обнаружили гнездо с птенцами перед вылетом. Один из них при этом выскочил из дупла, но летать еще не мог и прыгал по земле. Во второй половине июня нам приходилось встречать и слетков. Видимо, основной вылет молодых происходит именно в это время.

В выводках малых острокрылых дятлов мы регистрировали от 3 до 6 птенцов (3, 5, 6). В двух случаях был определен половой состав. В одном выводке — 1 самец и 4 самки, в другом — 3 самца и 3 самки. У некоторых дятлов (большого и малого, пестрых, трехпалого) птенцы в дупле почти непрерывно пищат. Писк этот слышен довольно далеко и по нему легко отыскивать гнездо этих птиц. У малого острокрылого — молодые в дупле сидят молча и подают голос лишь при прилете родителей с кормом.

При подлете к гнезду взрослая птица довольно часто перекликается с птенцами, видимо, сообщая им какую-то информацию. Так, например, иногда активно высовывающиеся из летка птенцы, услышав голос прилетевшего дятла, мгновенно прячутся и проходит не менее 5 мин. прежде чем родитель подлетит к дуплу и накормит молодых. В других случаях, услышав позывной, птенцы начинают высовываться еще активней. Бывают и быстрые подлеты взрослых птиц к гнезду без предварительной переклички.

Если порция принесенного корма небольшая, родители быстро кормят одного птенца и улетают. Если же они прилетели с обильной пищей, то задерживаются больше и кормят двух-трех птенцов сразу. Незадолго перед вылетом подросшие птенцы активней высовываются из дупла и какой-нибудь один «завладевает» летком. Родители его кормят 3—4 раза подряд, потом его место занимает другой, второго сменяет третий и т. д. Видимо, наиболее голодный птенец активней других стремится завладеть летком.

В день вылета один из птенцов прочно завладевает летком и уже не пускает на него других. Сам он высовывается из летка примерно наполовину. Если такого птенца потревожить, он не прячется в дупло, а вылетает. Если же все спокойно, птенца не-

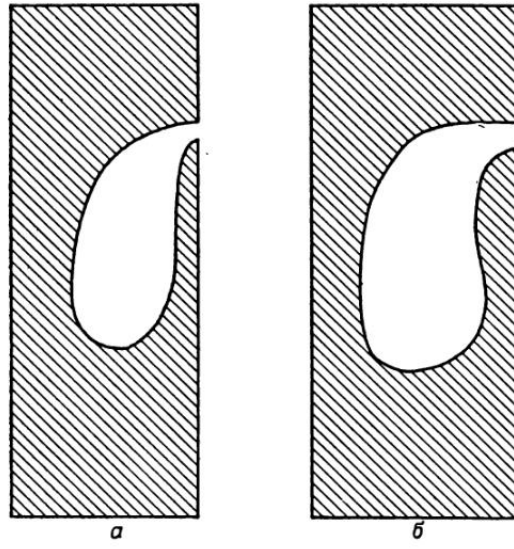


Рис. 2. Схематический разрез дупел дятлов: *а* — малого острокрылого; *б* — малого пестрого

сколько раз кормят взрослые птицы, а сам он как бы стремится вылететь, но не решается, и то высовывается больше, чем до половины, то вновь подвигается назад. В конце концов родители прилетают с кормом, но его не кормят, лазают по деревьям где-нибудь поблизости и подают голос. Птенец вылетает, а его место занимает следующий. Картина повторяется, но более быстро. Вылетевшие птенцы рассаживаются по деревьям в случайно выбранных местах и много пищат. Взрослые птицы продолжают их кормить. Молодые ведут себя активно, лазают по стволами и ветвям деревьев и перепархивают с места на место. Постепенно выводок собирается вместе, и гомон птенцов стихает. Далее, при передвижении выводка они перекликаются подобно взрослым птицам. Только что вылетевшие птенцы 2—3 час. находятся вокруг дупла, но с того момента, как выводок соберется вместе, он начинает быстро кочевать и продвигаться не меньше 50 м в час.

Мы располагаем далеко не полными данными о питании малых острокрылых дятлов. Наблюдения за их поведением в природе показывают, что они, видимо, питаются насекомыми, которых извлекают из щелей коры или выдалбливают из-под тонкой коры на ветках. Нам ни разу не приходилось наблюдать, чтобы малые острокрылые дятлы раздалбливали древесину, как это делают более крупные виды. Не способны они продолбить и кору на стволах толстых деревьев, но иногда долбят ее и, видимо, лишь извлекают насекомых из ее щелей. В летнее время они собирают пищу с поверхности, подобно синицам, в некоторых случаях подвешиваясь с нижней стороны тоненьких веточек вниз спиной и склевывая гусениц или других насекомых с нижней поверхности листовых пластинок.

Наблюдения из переносного укрытия (поставленного в 3—5 м от гнезда) в бинокль показали, что птенцов малые острокрылые дятлы кормят довольно однообразной пищей: в основном пенницами и гусеницами бабочек. Для более точного определения состава корма и весовой его характеристики у птенцов было взято 8 порций корма (табл. 2). Вес приносимой порции корма колебался от 200 до 320 мг. Однако эти цифры, полученные методом перетяжки пищевода, видимо, несколько занижены. Во-первых,

Таблица 2

Пища птенцов малого острокрылого дятла (8 порций, 13—15/VI 1969 г.)

Компоненты корма	Стадия	Число экземпляров		Вес	
		абс.	%	абс.	%
Homoptera					
Aphrophorinae (пенницы)	l	38	79,2	1243	63,1
Coleoptera					
Caralidae (жужелицы)	i	2	4,2	47	2,4
Lepidoptera					
Lepidoptera, бл. неопр.	l	8	16,6	680	34,5
Всего . . .		48	100	1970	100

если корм состоит из мелких насекомых, часть их птенец все же может заглатывать. Во-вторых, взвешивались насекомые, отобранные у одного птенца, а, как уже говорилось выше, иногда за один прилет взрослая птица кормит двух-трех молодых. Вес таких крупных порций не учитывался. Суммарные данные по питанию, полученные методом непосредственных наблюдений, сведены в табл. 3.

Таблица 3

Корм, приносимый птенцам малого острокрылого дятла (визуальные наблюдения)

Компоненты корма	Количество прилетов с кормом			
	определенные	неопределенные	визуально не замечено	всего
Пенницы (Aphrophorinae)	171			
Гусеницы	14			
Бабочки	1		156	360
Пауки	1			
Мелкий корм темного цвета		15		
Мелкие крылатые насекомые		2		

Из таблицы видно, что из 360 зарегистрированных прилетов с кормом в 204 случаях он был с большей или меньшей точностью определен, в 156 случаях разобрать, что приносили дятлы, не удалось. Из 204 случаев в 171 птицы приносили пенниц. Таким образом, встречаемость последних составила 83,3%.

Следует отметить, что в порциях корма с пенницами не встречается других компонентов. И еще одна особенность. Взрослые дятлы часто кормят птенцов с очень короткими интервалами. От прилета до прилета проходит 1—3 мин. В таких случаях птицы приносят обычно только пенниц. Затем наступает длинный 20—40-минутный перерыв, после чего дятлы снова начинают часто кормить птенцов. Иногда во время такого длительного перерыва они приносят какой-нибудь другой корм. Схема получается такая: частое кормление пенницами — 15—20 мин. перерыв — 1—2 прилета с другим кормом, 15—20 мин. перерыв — частое кормление пенницами. Возможно допустить, что во время таких перерывов взрослые птицы кормятся сами. Но с другой стороны, создается впечатление, что малые острокрылые дятлы отыскивают колонии пенниц и, найдя их, начинают интенсивно кормить птенцов. Прикончив одну колонию, они начинают отыскивать другую, на что уходит время.

Все имеющиеся в нашем распоряжении данные о питании птенцов малого острокрылого дятла свидетельствуют о том, что основным кормом являются пенницы подсемейства Aphrophorinae. Дополнительными кормами служат различные насекомые: гусеницы, жуки, бабочки и другие, а также пауки, которых дятлы собирают с поверхности

стволов, ветвей и листьев, но не выдалбливают из древесины. Данные по питанию птенцов описываемых дятлов собраны нами на двух гнездах и в очень короткий срок. Возможно, что в другие периоды основу корма составляют не пенницы, а какие-нибудь другие насекомые, но во всяком случае те, которых можно брать с поверхности. Суточная активность кормления птенцов малыми острокрылыми дятлами изображена на графике (рис. 3). Среднее количество прилетов к гнезду с кормом за сутки, по нашим данным, равно 141,5.

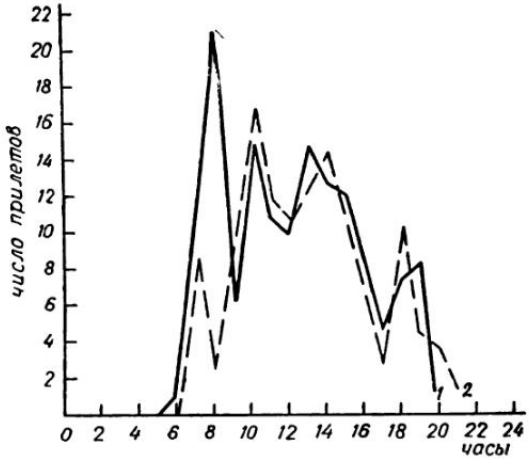


Рис. 3. Интенсивность кормления птенцов малого острокрылого дятла: *1* — птенцы перед вылетом, *2* — птенцы за 3 дня до вылета

Из приведенных выше материалов видно, что малые острокрылые дятлы обладают рядом экологических особенностей, отличающих их от других видов дятлов нашей фауны.

ЛИТЕРАТУРА

Белопольский Л. О. Птицы Судзухинского заповедника (воробьиные и ракшеобразные). Сб. «Памяти акад. П. П. Сушкина». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950.

Воробьев К. А. Птицы Уссурийского края. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Гладков Н. А. Малый острокрылый дятел. Птицы Советского Союза, т. 1. М., «Советская наука», 1951.

Иванов А. И. Малый острокрылый дятел. Краткий определитель птиц СССР. М.—Л., «Наука», 1964.

Спангенберг Е. П. Птицы бассейна реки Иман. Исследования по фауне Советского Союза (птицы). «Тр. Зоол. музея МГУ», т. 9, 1965.

Шульпин Л. М. Новые данные по распространению птиц в Южноуссурийском крае и описание новых форм. «Ежегодн. Зоол. музея АН СССР», 1927а.

Шульпин Л. М. К распространению птиц в Южноуссурийском крае. ДАН СССР, сер. А. М.—Л., Изд-во СССР, 1927б.

В. М. Поливанов, Н. Н. Поливанова

Бурый голубь на оз. Балхаш. Ареал бурого голубя (*Columba eversmanni* Bp.) в Советском Союзе определен схематично и в некоторых местах границы его не совсем ясны. Северная граница указывается по долине р. Чу и южнее оз. Балхаш по р. Или (Г. Н. Мекленбурцев. «Птицы Советского Союза». М., «Советская наука», 1951). В августе 1957 г. эта птица была обычной у северо-западных берегов оз. Балхаш в районе г. Приозерска Балхашского района Карагандинской обл.

Днем в жаркое время голубей не видно. Одиночки и мелкие группы в 4—8 птиц начинают появляться во второй половине дня. До глубоких сумерек они летят со сто-

роны озера в северном направлении, придерживаясь высоты 15—20 м. 17/VIII 1957 г. в сумерках в 20 час. 20 мин. из стайки в 6 особей добыта птица, летевшая впереди стаи. Она оказалась самкой. В зобу находились ягоды, похожие на рябину. Желудок набит гравием и мелкими плоскими семенами тех же ягод. Определить их не удалось. Растений с подобными ягодами в районе встречи голубей не имеется, поэтому не исключено, что добытая птица была из кочующей стаи, кормившейся днем где-либо в долине р. Или и только что перелетевшей оз. Балхаш. Об этом же свидетельствует общее северное направление летевшей стаи и других пролетных голубей. Ширина оз. Балхаш в этом месте около 60 км, что для такого летуна, как бурый голубь, не представляет серьезного препятствия.

Гнездование бурого голубя по пустынным, скалистым, обрывистым северо-западным берегам оз. Балхаш возможно. Удобных для размещения гнезд трещин и полостей в скалах достаточно.

Б. А. Подковыркин

К биологии обыкновенной пустельги в Тамбовской области. Наблюдения проводились в 1968—1969 гг. на территории плодовых садов Никифоровского и Тамбовского районов и в снегозащитных лесонасаждениях по обе стороны железнодорожного пути Тамбов — Мичуринск. Местом гнездования обыкновенной пустельги в садах являются ветроломные полосы, состоящие из двух рядов высокорослых деревьев. Посажены они в двух направлениях и через каждые 300—500 м пересекаются под прямым углом, разбивая сады на кварталы. Наши наблюдения касаются посадок 1932—1934 гг. Снегозащитные железнодорожные полосы представляют собой сильно загущенные насаждения, шириной от 45 до 60 м. Обследованный нами участок по составу пород деревьев и кустарников аналогичен участку, где проводил свои наблюдения В. В. Строков (1968).

В литературе имеются данные о том, что в условиях лесостепной зоны обыкновенная пустельга часто селится в гнездах сорок, ворон, грачей (Осмоловская, Формозов, 1950; Барабаш-Никифоров, Семаго, 1963; Эйгелис, 1964; Божко, 1967; Строков, 1968). В районе наших наблюдений она оказывает явное предпочтение сорочьим постройкам потому, что в садах нет гнезд других врановых. В железнодорожных же полосах есть колонии грачей, но случаев использования их гнезд пустельгами мы не наблюдали.

По литературным данным, пустельги поселяются в брошенных постройках сорок. Мы, однако, неоднократно наблюдали случаи захвата пустельгами гнезд, уже занятых сороками, причем пустельга зачастую занимала гнезда с отложенными в них яйцами, изгоняя сороку и разоряя ее кладку.

В 1969 г. в железнодорожных полосах на семикилометровом отрезке всего насчитывалось 51 сорочье гнездо. До начала гнездования пустельги сорокой было занято 13. Начиная с 10/V количество кладок этих птиц стало сокращаться. К тому времени, когда пустельги окончательно обосновались и приступили к насиживанию, в посадках осталось лишь 9 гнезд, занятых сорокой и одно (из трех) ушастых сов. Случаи изгнания сорок из их собственных гнезд пустельгами мы наблюдали 28/IV, 8/V 1968 г., 5/V и 20/V 1969 г. Разорив кладку сороки, пустельга через несколько дней откладывает в занятое гнездо свои яйца.

Аналогичный случай произошел и с гнездом ушастой совы. В 1968 г. 24/IV в нем было шесть яиц совы. В первых числах мая кладка была разорена, а 8/V в гнезде было два яйца пустельги. Прилет пустельги к другому гнезду ушастой совы во время отсутствия насиживающей птицы мы наблюдали также 28/IV 1968 г. Опасаясь за кладку, мы вынуждены были пустельгу спугнуть.

Однако к птицам, селящимся в стенках их гнезд (в частности к полевым воробьям), пустельги относятся терпимо. Одно такое гнездо было в ветроломной линии сада совхоза «Маяк». Наряду с пустельгой пара полевых воробьев благополучно вывела в нем потомство.

В железнодорожных полосах пустельга селится на расстоянии 50—800 м пара от пары, занимая сорочьи гнезда, расположенные на соснах, дубах и кленах. Высота их над землей колеблется в пределах 8—14 м. В ветроломных полосах гнезда, занятые пустельгой, встречаются на клене ясенелистном на расстоянии 500—800 м. Высота гнезд над землей 8—10 м.

В 1969 г. в старом саду совхоза «Маяк» из 67 старых и новых сорочьих построек сорокой было занято 16 гнезд, пустельгой, 3 и ушастой совой 3. Гнездование пустельги во всех трех гнездах прошло благополучно, тогда как у ушастых сов 2 гнезда с кладками были разорены. Однако данных, подтверждающих, что это было сделано пустельгой, у нас нет.

Гнезда, занимаемые пустельгой, — типичные сорочьи постройки, иногда совершенно новые, иногда полуразрушенные. Одно из них, за которым мы наблюдали в саду совхоза «Маяк», было сильно повалено на бок, так что его лоток располагался почти вертикально. Однако в нем было четыре яйца, два из которых выкатились и застряли

между сучьями развалившейся «крыши». Эти два яйца мы водворили на место, и впоследствии из четырех яиц вывелись три птенца. Те же гнезда, которые были отняты пустельгой у сороки, представляли собой совершенно неразрушенные постройки.

Таким образом, гнездование пустельги в садах и снегозащитных железнодорожных полосах зависит от присутствия сороки. Но даже при наличии достаточного количества свободных сорочьих построек пустельги оказывают предпочтение лишь некоторым из них, что приводит к гнездовой конкуренции между сорокой и пустельгой.

ЛИТЕРАТУРА

Барабаш-Никифоров И. И., Семаго Л. Л. Птицы юго-востока Черноземного центра. Воронеж, 1963.

Божко С. И. О гнездовании и питании пустельги, ушастой совы и обыкновенной неясыти в пригородных парках Ленинграда. «Acta Biologica debrecina», t. V. Debresen, 1967.

Осмоловская В. И., Формозов А. Н. Очерки экологии некоторых полезных птиц леса. Сб. «Птицы и вредители леса». Изд. МОИП, 1950.

Строков В. В. Численность птиц в лесных полосах северного лесостепья. Сб. «Орнитология», вып. 9. Изд-во МГУ, 1968.

Эйгелис Ю. К. Питание и хозяйственное значение сороки в лиственных и сосновых насаждениях степи и лесостепи Европейской части СССР. «Зоол. журн.», 1964, вып. 10, т. 43.

А. Д. Полякова, В. Р. Радецкий

Гнездостроение у некоторых видов пустынных птиц. Гнездостроение у пустынных птиц является одной из наименее изученных сторон их гнездовой биологии. Нами были получены некоторые данные по этому вопросу. Материал собран в весенне-летние сезоны 1969—1970 гг. в Юго-Восточных Каракумах (Репетек). Под наблюдением были гнезда шести видов птиц (буланый вьюрок — 1 гнездо; малая бормотушка — 2; славка-завирушка — 2; белоусая славка — 1; тугайный соловей — 1; скотоцерка — 5 гнезд).

Буланый вьюрок (*Rhodospiza obsoleta* Licht.). Гнездо строила одна самка. Самец сопровождал ее в полетах за материалом, но и в строительстве никакого участия не принимал. Пока самка находилась в гнезде, формируя его, самец обычно пел, сидя на излюбленном дереве около гнезда. Как только самка улетала, самец, прервав песенку, следовал за ней.

Рыхлый каркас гнезда состоял из веточек древесно-кустарниковых растений, а чаша гнезда — из плотно сплетенного и спрессованного пуха ландезии мохнатоцветковой. В работе самки наблюдалась периодичность. Сначала она приносила материал, почти не задерживаясь в гнезде, а затем по нескольку минут (иногда до 3—4) формировала его. В среднем самка прилетала через каждые 3—5 мин., но иногда отсутствовала более часа. За материалом птицы обычно улетали, скрываясь из поля зрения. Иногда самка прилетала в гнездо без материала и принималась уминать лоток. Гнездо строилось не менее 6 дней. На следующий же день после окончания строительства было отложено яйцо.

Малая бормотушка (*Hippolai caligata rama* Sykes). Гнездо строила одна самка. Самец держался около гнезда, охранял его, изредка пел. Иногда он сопровождал самку в поисках материала. Несколько раз мы наблюдали, как самец залетал в гнездо (без материала) и сидле там. Но как только подлетала самка, оон уступал ей место.

Самка собирала материал поблизости и в разгар строительства прилетала через 2—3,5 мин. Подлетая к гнезду, она обычно издавала тихое, отрывистое «тэк». В гнезде самка оставалась по 20—40 сек, иногда — по 1—1,5 мин. Наблюдалась такая же периодичность в работе, как и у буланого вьюрка.

Для строительства использовались пух ландезии, сухие веточки и волокна саксаула, кандыма, смирновии и других кустарников, а также сухие стебельки травянистых растений. Кроме природных строительных материалов птицы, гнездящиеся около жилья, употребляли также кусочки ваты, нитки, тряпки, обрывки бумаги и т. п. Работа начиналась еще до восхода солнца, при освещенности у гнезда 200 лк, а заканчивалась — после заката (освещенность 560 лк). Самый поздний прилет отмечен 1/V 1970 г. в 19 час. 20 мин., причем самка просто положила материал сверху гнезда и улетела. Строительство одного из гнезд было закончено за пять дней, на шестой — было отложено первое яйцо.

Славка-завирушка (*Sylvia curruca snigirewskii* Stad.). Строительством обоих найденных нами гнезд занимался исключительно самец. При этом он много пел

и в гнезде, формируя его, и вне гнезда, летая в поисках материала. Часто пел самец и сидя на дереве неподалеку от гнезда.

Основным строительным материалом служили сухие веточки саксаула, травянистых маревых растений, а также пух ландезии и коконы пауков. Материал самец собирал поблизости, в 10—20 м от гнезда, а иногда даже с того дерева, на котором размещалось гнездо. В разгар строительства птица подлетала с материалом через каждые 5—7 мин., в среднем 7,7—7,8 раза в час. В гнезде самец то задерживался по 2—3 мин., то вылетал через 10—30 сек. Работу он начинал еще до восхода солнца, а заканчивал на закате. Но и после окончания работы, уже в сумерках, он еще продолжал петь неподалеку от гнезда.

За вторым гнездом мы наблюдали меньше, но и там строил его один самец, и активность пения его была столь же высока. Самка никакого участия в строительстве не принимала, подлетала к гнезду очень редко и, осмотрев его, тут же улетала. За ней следом каждый раз улетал и самец.

Позже мы нашли еще одно полупостроенное гнездо, около которого держался самец. Но ни в одном из этих трех гнезд не были отложены яйца. Очевидно, самки в данном случае не были готовы к размножению. В качестве причины можно предположить либо резкое нарушение синхронности развития гонад у разных полов, либо качественные различия в требованиях к оптимальным условиям гнездования, в результате чего раздражители, явившиеся пусковыми для самца, остались индифферентными для самки.

Белоусая славка (*Sylvia mystacea* Ménétr.). Наблюдения были проведены за одним из двух гнезд, найденных в Репетекском заповеднике. Гнезда строили обе птицы, но самец прилетал с материалом гораздо чаще. Однако в самом процессе формирования гнезда основная роль принадлежала самке. Самец укладывал материал лишь в ее отсутствие. Когда же самка была в гнезде, он, отдав ей материал, улетал за новой порцией его. Нередко самец, только что залетевший в гнездо с материалом, сразу же уступал место подлетевшей самке, которая часто прилетала и без материала. Таким образом, разделение труда в строительстве гнезда между самцом и самкой было выражено достаточно четко.

Оба гнезда были сделаны из веточек саксаула, стеблей и листьев травянистых растений. Строительство продолжалось не менее 5—6 дней, а на следующий же день после окончания его было отложено первое яйцо.

Тугайный соловей (*Erythropigia galactotes* Temm.). Строили гнездо обе птицы, однако самка была более активна, и ей принадлежала основная роль в формировании гнезда. Самец чаще, чем самка, прилетал без материала или отдавал его самке, находящейся в гнезде. При этом он иногда вытаскивал из края гнезда торчащие травинки или пучок ландезии и подавал их в лоток. Правда, изредка наблюдалось и обратное: самец уминал лоток, а самка подносила материал. В гнезде птицы задерживались иногда по 3—5 мин. Пел самец у гнезда редко.

Для строительства использовались веточки и волокна древесно-кустарниковых растений, пух ландезии мохнатоцветковой. Материал птицы собирали неподалеку и прилетали к гнезду через 3—5 мин. Однако периодически они улетали, скрываясь из поля зрения, и тогда интервал между прилетами увеличивался до 10—15 мин., а иногда даже до часа. К гнезду птицы обычно подлетали молча. Строительство гнезда продолжалось не менее 6—7 дней. В тот день, когда было отложено первое яйцо, самка еще продолжала приносить стройматериал, самец же прилетал без него. Зато пел он несколько чаще, чем раньше.

Скотоцерка (*Scotocerca inquieta* Cretzs.). В строительстве гнезда участвовали обе птицы, причем никакого разделения функций мы у них не наблюдали. Самец, как и самка, не только приносил материал, но и формировал гнездо. Правда, самка была несколько более активна в строительстве и сборе материала. Самца же нередко, особенно в конце строительства, отвлекало пение. К строящемуся гнезду птицы подлетали обычно молча, отлетали — со свистом, а самец иногда — с песней.

Материал (травинки, веточки, волокна саксаула, пух ландезии) скотоцерки собирали неподалеку, в 15—20 м от гнезда. В разгар строительства они прилетали к нему через 1—2 мин. При этом птицы ни секунды не сидели спокойно: они скакали по земле, выщипывая пух ландезии, перепархивали по кустам, возились на саксауле, обламывая сухие веточки или обрывая волокна. И все это сопровождалось непрерывными движениями хвоста, столь характерными для скотоцерки (вздергивание, покачивание из стороны в сторону). В поисках перьев, являющихся обязательным компонентом выстилки лотка, птицы задерживались иногда по 5—10 мин.

Строительство гнезда занимало 6—9 дней (по наблюдениям за тремя гнездами). Промежуток между окончанием строительства и откладкой первого яйца составлял 1—2 дня, но может, очевидно, и затягиваться из-за плохой погоды. В 1970 г., например, в двух построенных гнездах так и не были отложены яйца. Окончание строительства совпало в данном случае с похолоданием и дождями.

Изучая гнездостроение у птиц, мы исходили из того, что гнездостроительное поведение зависит от периода строительства, времени дня, погоды, микроклиматических

условий, а также — внутреннего состояния птицы. Наиболее четко удалось проследить связь активности гнездостроения со временем от начала строительства. Активность, максимальная в начале и середине периода, угасает тем сильнее, чем ближе к завершению гнезда (табл. 1). Появление яиц не означает полного затухания строительной реакции. Важнейшим стимулом к прекращению строительства служит, вероятно, вид готового гнезда, так как и в отсутствие яиц строительство угасает. С другой стороны, отдельные проявления инстинкта гнездостроения остаются и после откладки яиц.

Таблица 1

Зависимость активности гнездостроения от периода строительства

Виды	Периоды строительства			
	начало	середина	конец	последний день
Скотоцерка	30,6	8,7	1,4	—
Тугайный соловей	—	12,5	3,1	1,5
Малая бормотушка	16,8	22,6	10,6	—
Славка-завирушка	7,7	7,7	2,3	0,5

На разных этапах строительства птицы используют разный материал, а в соответствии с этим частично изменяются промежутки между двумя последовательными прилетами и время нахождения в гнезде. Они увеличиваются, как правило, в период устройства лотка.

Время дня оказывает также сильное влияние на активность гнездостроения. В большинстве случаев она максимальна в утренние часы, причем максимум обычно достигается не сразу, а через 1,5—2 час. после начала работы (табл. 2). Наблюдения за гнездом проводились 3/V 1970 г. в середине гнездостроительного периода. В другие дни максимум прилетов к этому гнезду приходился примерно на то же время между 8 и 10 час. (1/V — 21 прилет с 9 до 10 час.; 2/V — 28 прилетов с 8 час. 10 мин. до 9 час. 10 мин.). Наивысший ритм строительства у малой бормотушки в те же часы отмечает и О. Сопыев (1960). То же самое отмечено нами для буланого вьюрка и скотоцерки. В вечерние часы активность гнездостроения заметно уменьшается. Так, 26/III, в середине строительного периода, скотоцерки подлетали к гнезду в среднем 9 раз в час в дневные часы и лишь 2 — в вечерние. Замедление ритма строительства вечером отмечено также у малой бормотушки (см. табл. 2) и буланого вьюрка. Строительство заканчивается обычно за час-два до наступления сумерек. Если дневной спад активности может быть объяснен непосредственным воздействием высоких температур и инсоляции, то утренне-вечерние спады, скорее всего, связаны с ритмом кормления птиц. Между утренним и вечерним весом птиц и их ночными весовыми потерями существует определенная корреляция (Kendeigh et al., 1969). Потери веса за ночь вызывают потребность в восполнении их утром за счет усиленного кормления. Вечером же необходимо создание некоторого резерва, расходуемого в течение ночи. Таким образом, если днем существуют ритмичные колебания кормления и строительства, или же они совмещаются, то утром и вечером необходимость повышенного питания подавляет доминанту строительства.

Таблица 2

Зависимость активности гнездостроения у малой бормотушки от времени дня

Время дня	Количество прилетов с материалом	Средний промежуток между двумя прилетами, мин.
5 час. 45 мин. — 6 час. 45 мин.	5	11,0
6 час. 45 мин. — 7 час. 45 мин.	8	7,3
7 час. 45 мин. — 8 час. 45 мин.	21	2,8
8 час. 45 мин. — 9 час. 45 мин.	14	4,1
16 час. 50 мин. — 17 час. 50 мин.	3	3,0
17 час. 50 мин. — 18 час. 50 мин.	4	25,7

Несколько особняком стоит в этом отношении только славка-завирушка. Строительная активность самца изменялась лишь в зависимости от периода гнездостроения,

но не от времени дня. Так, в разгар строительства (31/III) самец прилетал к гнезду в утренние часы (8 час. 30 мин. — 11 час. 30 мин.) в среднем 7,7 раза и ровно столько же — в вечерние часы (16 час.—19 час. 15 мин.). 2/IV общий ритм строительства снизился, но изменений его в течение дня также не наблюдалось: 2,28 раза в час с 8 час. 10 мин. до 11 час. 40 мин. и 2,33 раза — с 13 час. 15 мин. до 16 час. 15 мин. Высокая напряженность инстинкта размножения, видимо, тормозила, а в отдельных случаях даже подавляла кормовые реакции. В данном случае эндогенная стимуляция оказывала решающее воздействие и сводила почти на нет влияние внешних факторов.

Влияние температуры воздуха проявлялось в основном в уменьшении активности строительства в жаркие часы. Освещенность гнезда заметных изменений ритма строительства не вызывала. Резкие изменения погоды (холод, дождь, песчаные бури) приводили к полной остановке работы до восстановления благоприятных условий.

В целом длительность строительства определяется, видимо, размерами и сложностью гнезда. Из рассмотренных видов дольше всех (6—9 дней) строили гнездо скотоцерки. Участие полов в строительстве, очевидно, никак не связано с зональностью и является видовым признаком. Отклонения в ту или иную сторону могут указывать на неустойчивость гнездовой популяции в конкретных условиях (пример — славка-завирушка). Возможно, участие самца в строительстве в какой-то степени определяется размерами гнездового участка. Чем больше гнездовой участок и рассредоточение пар, тем меньше необходимость в охране самцом гнездовой территории, а следовательно, тем более целесообразно его участие в гнездостроении.

Общей закономерностью, характерной для большинства воробьиных птиц пустыни, является максимальное использование благоприятных микроклиматических условий при размещении гнезда. Как правило, гнезда помещаются в затенении, в гуще ветвей, кустов. Эта особенность несомненно экономически целесообразна, так как снижает энергетические затраты родителей в период гнездования. Весьма важным является также использование строительных материалов с хорошими теплоизоляционными свойствами. Для пустынных птиц, гнездящихся в черносаксаульниках, — это пух ландезии мохнатоцветковой. Из шести рассмотренных нами видов птиц он отсутствовал только в гнезде белоусой славки, и это, очевидно, не случайно. Белоусая славка, гнездование которой в песчаной пустыне носит эпизодический характер, видимо, еще не успела приобрести это приспособление. Интересно, что другая славка (*Sylvia curruca snigirewskii* Stach.), редкая, но более регулярно гнездящаяся в Юго-Восточных Каракумах, использует в небольших количествах пух ландезии для уплотнения гнезда.

ЛИТЕРАТУРА

Сопыев О. Материалы к изучению экологии малой бормотушки в Каракумах. «Тр. Туркменск. с.-х. ин-та», 1960, т. 10, вып. 2.

Kerdeigh S. Ch. et al. Environmental regulation of food intake by birds. «Compar. Biochem. and Physiol.», 1969, vol. 31, No. 6.

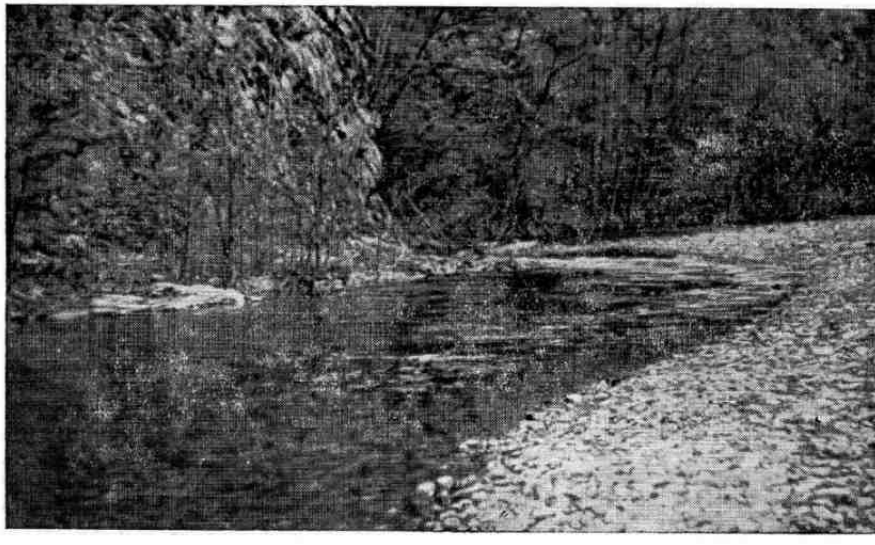
Т. С. Пономарева

Некоторые черты биологии чешуйчатого крохаля в Южном Приморье. В литературе уже отмечались встречи чешуйчатых крохалей на хребтах и в бассейнах рек Южного Приморья (Птицы Советского Союза, т. 4, 1952) и в бассейне р. Киевки (Литвиненко, Шибаев, 1965). Наши наблюдения подтверждают встречи этого вида в указанных местах, а собранный материал пополняет знания биологии этой интересной птицы.

Пара чешуйчатых крохалей впервые встречена нами в среднем течении р. Перекатной 24/IV 1969 г. Птицы были в полном брачном наряде. Они медленно подплывали к нам — самец впереди, самка чуть сзади и справа. Самец дважды издавал своеобразные скрипучие звуки, отдаленно напоминающие утиное кряканье, повернул голову и почистил перья на спине. Так они подплывали к нам на 1,5—2 м, настороженно посматривая на нас. Достаточно было слегка пошевелиться, чтобы обе птицы мгновенно снялись и улетели вниз по реке.

23/V чуть выше от этого места, на реке нами встречена самка. Она кормилась в небольшой спокойной заводи и, вспугнутая, немедленно улетела вниз по реке. 21/VI 1969 г. обследуя пойму р. Перекатной, мы встретили в среднем ее течении выводок чешуйчатых крохалей, состоящий из 1 самца и 7 пуховичков, примерно, полутора-двухнедельного возраста. Выводок грелся на солнце, расположившись на плоском, выступающем из воды у берега, камне. Вспугнутые, они стали энергично уходить в верховья. Догнать их удалось лишь через четыре километра: самец исчез, птенцы рассеялись. После упорного поиска одного птенца удалось выпугнуть из-под опустившейся в воду ветки ольхи. Он энергично побежал по воде вниз по течению и через 300—400 м выбрался на крутой каменистый обрывчик берега и затаился среди крупной гальки

(рисунок). Рядом находилась подмытая и низко повисшая над водой небольшая ольха. Мы приблизились к птенцу на 3—5 м и только успели его сфотографировать, как он юркнул в речку, а за ним из-под нависшей ольхи вылетел самец (он маскировался среди камней берега) и скрылся за поворотом реки. Птенец же долго бежал против течения и в бурунах, где вода скачет с камня на камень, создавая массу брызг и пены, исчез. Через 15—20 мин. появился самец. Не обращая внимания на присутствие человека он пролетел над этим местом несколько раз, а минут через 15 отсутствовавшие птенцы собрались в стайку и также энергично стали уходить в верховья.



Места кормежки чешуйчатых крохалей

Этот выводок чешуйчатых крохалей был встречен снова вечером. Следуя вверх по реке, мы вспугнули птенцов (7 час. вечера), устроившихся ночевать на крупногалечниковой косе на повороте реки, собравшись кучкой среди небольших валунов в 2—3 м от воды. Они быстро сошли в воду и побежали вверх. Самец вылетел из-под нависшей над водой ивы из бокового рукава реки. И вновь, с большим трудом, выводок удалось догнать через 2,5—3 км. Сначала самец энергично бежал против течения, поворачивая голову на отстающих птенцов, потом поднялся и улетел. Птенцы мгновенно рассеялись, попрятавшись среди голого каменистого берега. Одного птенца удалось отыскать и выпугнуть. Он, энергично шлепая лапками, побежал против течения (мы его преследовали) и на перекате, где вода пенится среди валунов, он нырнул. Глубина реки не превышала 30—40 см и прозрачная вода позволила проследить его действия. Нырнув против течения, птенец под водой развернулся по течению, распустив крылышки и лапки и, подгоняемый течением, поплыл под водой вниз. Через 25—30 м он вынырнул и в том же неподвижном состоянии проплыл еще 150—200 м. Затем выбрался на галечниковую косу, попищал, издавая звуки похожие на писк маленького цыпленка, и замаскировался среди камней. Самец же описывал полукруги над этим местом, пролетая в 5—7 м над нами, очевидно, стараясь собрать птенцов, а затем исчез.

Заметив место, где замаскировался на косе птенец, мы стали ожидать достаточной темноты, чтобы его поймать. Позднее от шума шагов он выскочил и побежал, причем, так быстро, что двадцатиминутная погоня за ним не принесла успеха. Даже не верилось, что столь крохотная птица могла так энергично увертываться от преследования: неожиданно сворачивая вбок либо мгновенно останавливаясь и направляя свой бег в обратную сторону.

В это время (21/VI) у самца окраска оперения головы была светло-рыжеватая, перья хохла значительно короче. По найденным перьям с чешуйчатым рисунком (с боков тела), можно было предположить, что птицы линяли. Встреченный на незамерзающем участке р. Перекатной самец (13/XII 1969 г.) имел уже полный брачный наряд.

На основании этих наблюдений у нас сложилось мнение о том, что чешуйчатые крохали, обитающие по горным речкам, в дневные часы скрываются в надежных убежищах и появляются на реке лишь вечером (позже 5 час.). Лишь в пасмурные дни их можно встретить в течение всего дня.

Во время кормежки характерными стациями являются спокойные расширенные участки реки, среди галечниковых кос. В таких местах ток воды создает углубления до 3—4 м и образуются мощные заломы снесенных паводком (в период ливневых дождей) стволов деревьев, упавших с подмытых берегов.

Автору удалось наблюдать чешуйчатых крохалей в бухте (17—18/V 1969 г.) из скрадка на песчаной косе морского побережья. В 5 час. 15 мин. к устью реки прилетели 4 пары крохалей: 3 пары чешуйчатых, 1 — длинноносых. Они плавали вблизи устья, наряли, выныривали на поверхность, держа в клюве рыбу. Несколькими передвижениями клюва разворачивали рыбку головой к себе и заглатывали. В 7 час. подлетела еще пара чешуйчатых крохалей. До 8 час. все птицы плавали в 35—50 м от берега, а затем отдалились на 300—500 м и подплывали поодиночке за рыбой к устью. Вечером, обследуя левобережье этой бухты, мы спугнули этих крохалей из небольшого заливчика. Они кормились среди выступающих из воды камней. Очевидно, здесь они проводили весь день.

Обработав свои наблюдения, записи лесной охраны Лазовского заповедника (за период 1960—1970 гг.) и литературные сведения, мы отмечаем 87 достоверных встреч чешуйчатых крохалей в реках хребта. Из этого количества отмечено 15 самцов, 16 самок и 24 птенца (у остальных птиц пол не определен). При этом, в осенне-зимнее время зарегистрированы встречи 22 особей; в весенне-летний период — 64 особей (1960 г. — 4♂, 5♀, 4 пол не определен; 1962 г. — 2♂, 1♀; 1966 г. —1♂, 1♀, 7 птенцов, 2 пол не определен; 1967 г. — 7 пол не определен; 1968 г.—2♀, 7 птенцов; 1969 г. —5♂, 5♀, 7 птенцов; в первом квартале 1970 г. — 1♂).

Выводок, состоящий из 7 птенцов, следует признать обычным (дважды встречено по 7 птенцов: 23/VII 1966 г. и 21/VI 1969 г.).

На основании анализа имеющихся данных и обследования мест обитания чешуйчатых крохалей мы приходим к заключению о возможности гнездования на указанной территории 4—5 пар птиц этого вида. Пока отрывочные сведения не дают полного представления о количестве (общем) зимующих птиц, но по имеющимся сведениям, можно предполагать зимовку в долине р. Киевки и Перекатной — 2—3 пар птиц.

ЛИТЕРАТУРА

Литвиненко Н. М., Шибаев Ю. В. О некоторых редких птицах Южного Приморья. Сб. «Орнитология», вып. 7. Изд-во МГУ, 1965.

Птицы Советского Союза, под ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова, т. 4. М., «Советская наука», 1952.

Н. Н. Пугачук

Залет туркестанской камышовой овсянки в окрестности г. Орджоникидзе (Центральный Кавказ). К югу от г. Орджоникидзе, на семнадцатом километре Военно-Грузинской дороги, у карьера 16/IV 1967 г. А. Н. Селегененко была добыта туркестанская, или толстоклювая, камышовая овсянка — *Emberiza schoeniclus pyrrhuloides* Pall. Добыта она на рассвете во время кормежки на земле из стайки в 10—15 экз. более мелких камышовых овсянок. Птица передвигалась по отложениям голого ила среди кустов облепихи. Она оказалась старой самкой, со слабо развитым яичником, очень низкой упитанности. Желудок был заполнен илом с небольшим числом остатков личинок каких-то насекомых и муравьев. После выстрела стайка с характерным для камышовых овсянок криком переместилась. В дальнейшем их нам обнаружить не удалось. Надеемся, что наша находка позволит уточнить возможные пути кочевок этого подвида в Закавказье и обратно. Дата добычи может уточнить сроки весеннего пролета.

Н. В. Селегененко

Случай столкновения чернозобого дрозда с самолетом. За последние годы участились случаи столкновения самолетов с птицами. Однако очень редко специалистам удавалось установить вид птицы, хотя подобные факты могли бы способствовать изучению миграционных путей, времени и высоты полета. 7/IV 1970 г. в 01.53 мин. местного времени на высоте 3300 м над ур. м. в 40 км северо-западнее Алма-Аты произошло столкновение самолета ИЛ-18 с птицей. При этом был пробит обтекатель бортового локатора. По сохранившимся остаткам оперения установлено, что это был чернозобый дрозд (*Turdus atrogularis* Jar.), по определению М. Н. Корелова, Э. И. Гаврилова. До настоящего времени считалось, что миграции чернозобых дроздов происходят преимущественно в утренние часы и на небольшой высоте, об этом свидетельство-

вали многолетние визуальные наблюдения, проводившиеся на Чокпакском перевале (Западный Тянь-Шань). Факт столкновения с самолетом говорит о том, что пролет данного вида птиц может проходить ночью и на значительной высоте. Возможно, что эта встреча чернозобого дрозда объясняется близким расположением к месту столкновения хребта Заилийского Алатау и птица, взлетев с его склона и удалившись от хребта по горизонтали, оказалась на большой высоте.

А. М. Сёма

К биологии кавказского тетерева. В пределах Грузии кавказский тетерев распространен на Главном Кавказском хребте и на Малом Кавказе, в альпийском и субальпийском поясе, на всем протяжении от Абхазии и истоков р. Псоу, к востоку до Дагестана и Азербайджана. На Главном Кавказском хребте он гораздо многочисленнее, чем на Малом Кавказе. Этот своеобразный эндемик Кавказа издавна привлекал внимание многих исследователей. В разных пунктах его ареала условия обитания далеко не одинаковы, к тому же они меняются под воздействием человека. Нам довелось изучать биологию кавказского тетерева в Пшав-Хевсуретии, где изучением его еще никто не занимался. Были проведены полевые исследования в полустационарных условиях в 1967—1969 гг.

Пшав-Хевсуретия представляет северную область Грузии, занимающую часть Главного Кавказского хребта к востоку от Военно-Грузинской дороги. Часть Хевсуретии расположена на северном склоне хребта, часть — на южном. На подходящих местах кавказский тетерев встречается там более или менее повсюду. Южная граница его распространения проходит в Пшави по Канатскому и Шарахевскому нагорью, на высоте 1800—1900 м над ур. м. По словам местных жителей, численность кавказского тетерева в Пшав-Хевсуретии еще 20 лет назад была значительно большей. В последнее время она намного сократилась в связи с интенсивным освоением летних пастбищ. На местах, где обычно гнездятся тетерева, в продолжение всего лета выпасаются стада овец и крупного рогатого скота. Животные сильно вытаптывают растительность, что отрицательно влияет на нормальное размножение тетерева. Поэтому на сенокосных лугах тетеревов больше, чем на пастбищах. В апреле и мае 1967—1969 гг. в период их массового токования был произведен количественный учет самцов соответственно на пастбищах и сенокосных лугах. Результаты учета показаны в табл. 1.

Таблица 1

Плотность населения самцов кавказского тетерева в альпийском и субальпийском поясе на пастбищах и сенокосных лугах в 1967—1969 гг.

Место и время учета	Сенокосные луга			Место и время учета	Пастбища		
	число встреч	км²	плотность населения на 1 км²		число встреч	км²	плотность населения на 1 км²
Ципрани 25/IV—1967	29	10	2,9	Цинхаду 27/IV—1968	6	8	0,7
Ципрани 19/V—1969	31	10	3,1	Кистани 17/V—1968	5	9	0,5
Кучечи 27/V—1968	26	8	3,2	Хахмати 23/V—1968	6	8	0,7
Копчи 27/V—1969	35	8	4,8	Муцо 21/V—1967	2	6	0,3
Борбало 30/V—1969	34	10	3,4	Шатили 28/V—1967	3	10	0,3

В Пшав-Хевсуретии кавказский тетерев обитает на высоте 1800—3200 м. Его типичным местообитанием служит субальпийское березовое редколесье с примесью рябины, тополя, клена и ивы, а из кустарников — рододендрона, азалии, можжевельника и кавказской черники. Из них больше всех распространен рододендрон, на северном склоне хребта он произрастает почти везде до верхней границы субальпийского пояса и даже переходит в альпийский пояс. В таком редколесье хорошо развит высокотравянистый покров, в котором особенно выделяются борщевик и агазиллис. Высокотравье субальпийского пояса сменяется альпийскими лугами, мятликом, овсянницей, репчатым и трезубым колокольчиком, пестрым костром, лютиком, одуванчиком, осокой и тимофеевкой, перемежающимися с куртинами кустарников.

Как показано в табл. 2, в первую половину весны большинство тетеревов держится у верхней границы высокогорного леса и рододендрона. Одиночные особи заходят в альпийский пояс. Во второй половине весны, в период интенсивного таяния снега, тетерева поднимаются еще выше субальпийских лугов с рододендроном, а на ночлег собираются в лесу или кустарниках.

Таблица 2

Сезонные и суточные перемещения кавказского тетерева по наблюдениям 1967—1969 гг.

Время года	Учетная площадь, км²	Погода и время дня	Растительный покров						всего
			верхняя граница леса; березняк с рододендроном или заросли рододендрона		субальпийские луга, куртины рододендрона		альпийские луга		
			число встреч	%	число встреч	%	число встреч	%	
Весна									
17/III—1968	6	незначительный дождь 9—12 час.	24	—	5	—	—	—	29
22/III—1968	10	чистое небо 8—12 час.	20	—	9	—	2	—	31
4/IV—1969	12	незначительный дождь 12—16 час.	7	—	19	—	—	—	26
28/IV—1968	12	чистое небо 12—16 час.	12	—	23	—	4	—	39
4/V —1967	10	облачность 16—19 час.	21	—	12	—	1	—	34
20/V —1968	10	чистое небо 16—19 час.	32	—	10	—	—	—	42
Всего	60	—	116	57,5	78	38,8	7	3,7	201
Лето									
7/VI—1968	13	чистое небо 6—12 час.	2	—	36	—	12	—	50
13/VI—1969	13	чистое небо 6—12 час.	1	—	27	—	8	—	36
14/VI—1969	13	чистое небо 12—16 час.	12	—	20	—	10	—	42
17/VIII—1969	10	облачно 16—20 час.	15	—	17	—	8	—	40
18/VIII—1969	10	чистое небо 16—20 час.	21	—	6	—	—	—	27
Всего	49	—	51	26,2	106	54,4	38	19,4	195
Осень									
10/IX—1967	10	незначительный туман 6—11 час.	31	—	17	—	3	—	51
12/IX—1967	10	чистое небо 6—11 час.	19	—	14	—	2	—	35
14/X—1968	8	чистое небо 11—16 час.	27	—	6	—	—	—	33
15/X—1968	8	чистое небо 16—19 час.	35	—	2	—	—	—	37
Всего	36	—	112	71,8	39	25,0	5	3,2	156
Зима									
24/XII—1969	7	переменная облачность 8—12 час.	37	—	9	—	—	—	46
25/XII—1969	7	облачно 8—12 час.	45	—	5	—	—	—	50
7/II—1969	9	чистое небо 12—16 час.	37	—	3	—	1	—	41
8/II—1969	9	чистое небо 16—18 час.	40	—	6	—	—	—	46
Всего	32	—	159	87,0	23	12,5	1	0,5	183

Таблица 3

Состав растительной пищи кавказского тетерева по сезонам в 1967—1969 гг.

Вид	Число вскрытых желудков по месяцам									В каком числе желудков у 19 исследованных особей	% встречаемости	Какая часть растения была найдена
	II	III	IV	V	VI	VIII	IX	X	XII			
	2	2	2	2	3	2	1	3	2			
Sorbus caucasigena Kom. — рябина кавказская	2	1	2	2	1			1	2	11	57,89	почки, побеги
Betula pubescens L. — береза	2	2	2	1					2	9	46,84	почки, плоды
Salix caprea L. — ива козья	1	2						2	2	7	36,84	почки, побеги, плоды
Rhododendron caucasicus Pall. — рододендрон кавказский		1	1	1	2	1				7	36,84	почки, цветы
Juniperus foetidissima Wied. — вонючий можжевельник	2	1	3						1	7	36,84	хвоя
Acer campestris L. — клен полевой	2	1	1	1						5	26,31	почки
Rosa canina L. — роза дикая	2	1							2	5	26,31	плоды
Heracleum sosnowskyi I. Mand. — борщевик Сосновского						1	1	2	1	5	26,31	листья, семена
Ribes alpinus L. — смородина альпийская	1						1	3		5	26,31	плоды
Anemone fasciculat L. — ветреница пучковатая				2	1	1	1			5	26,31	листья, семена
Populus tremula L. — осина	1	1	2	1						5	26,31	почки
Fagus orientalis Lips. — бук восточный	1	1	1						1	4	21,00	почки, побеги
Ribes biebersteinii Berl. — смородина альпийская		2					1	1		4	21,00	плоды
Vaccinium myrtilus L. — черника						1	1	2		4	21,00	плоды, цветы
Oxalis acetosella L. — кислица				1	2	1				4	21,00	листья
Trolius patulus Sal. — бубенчик				2	1	1				4	21,00	листья
Festuca rubra L. — овсяница красная			1	1	2					4	21,00	листья
Scilla rosenii c. Koch. — подснежник голубой				1	2	1				4	21,00	листья
Vaccinium vitis-idaea L. — брусника							1	2		3	15,79	плоды
Rubus idaeus L. — малина						1	1	1		3	15,79	плоды
Vicia sativa L. — вика посевная			1	1		1				3	15,79	семена
Trifolium montanum L. — клевер горный					2	1				3	15,79	листья
Daphne mezereum L. — волчник	1	1								2	10,52	коконы
Primula macrocalyx Bge. — первоцвет крупночашечный					2						10,52	цветы

Летом, в утренние часы и в полдень, тетерева наиболее многочисленны на субальпийских и альпийских лугах (рисунок), но ночевать спускаются в подлесье. Осенью они в основном встречаются в субальпийском поясе близ верхней границы леса. Одиночки попадаются в зарослях рододендрона и на альпийских лугах. Зимой тетеревов больше всего в лесу и в кустарниках субальпийского пояса. Ночуют они в ямах, вырытых в снегу среди кустов или деревьев.

Пища кавказского тетерева в течение всего года в основном растительная. Ю. В. Аверин (1938) в северо-западной части Главного Кавказского хребта в желудках тетеревов обнаружил 47 видов разных растений. М. Е. Кутубидзе (1961), изучая



Самец кавказского тетерева на субальпийском лугу

питание тетерева в пределах Грузии, определил 41 вид: в основном пучковатую ветреницу, рябину, рододендрон, березу, чернику, голубую пролеску, малину, можжевельник, купальницу и др. Животная пища встречалась только в 18 желудках. Нами в разное время года было добыто 19 желудков и зобов. В апреле, мае и в июне в зобе и в желудке самцов тетерева корм был найден в малом количестве, что связано (Кутубидзе, 1961) с половой активностью. У трех особей, добытых нами, в желудке и зобе оказался только растительный корм. Резкие колебаний в количестве гастролитов в разные сезоны года не отмечено. В растительной пище (табл. 3) вегетативные части рябины встречались почти круглый год: из 19 зобов и желудков в 11 случаях. Потом идет березка (9 случаев), рододендрон, ива, пучковатая ветреница (7 случаев) и др.

Зимой и особенно весной тетерев преимущественно питается рябиной, березкой, можжевельником, ивой, кленами и вообще древесными побегами и плодами. Эта растительность в зимнее время глубоким снегом не покрывается, что облегчает тетереву добывание корма. Весной (во второй декаде апреля), когда на субальпийских лугах начинается интенсивное таяние снега и обнажается растительный покров, тетерев постепенно переходит на питание зелеными частями растений и травой. Летом, с начала июня и частью осенью в желудках тетерева встречаются также компоненты животной пищи: в 6 желудках из 19. С середины сентября остатки животного корма уже не попадаются. Чаще всего в пище тетерева встречаются жуки из семейства долгоносиков Curculionidae. Два раза попались жуки из семейства жужелиц Carabidae (табл. 4).

Климатические условия в Пшави и Хевсуретии неодинаковы. В Пшави весна наступает рано. В первых числах апреля в субальпийском поясе на юго-восточном склоне снежный покров исчезает и только изредка снова покрывает почву. В Хевсуретском высокогорье весной снег стаивает поздно, в середине апреля. Часто, даж[illegible] мае и июне, освободившиеся от снега пространства в субальпийском и альпийском поясе снова по-

крываются снегом. В Пшави кавказские тетерева поселяются в субальпийском поясе раньше, даже вне зависимости от снежного покрова. 28/III 1968 г. в 9 час. утра, в горах Канати снег тонким слоем покрывал почву. Днем при солнечной тихой погоде

Таблица 4

Состав животной пищи кавказского тетерева

Место и дата добычи тетеревов	Название насекомых	Количество экз.
Ципрани 7/VI—1968	жуки из сем. Carabidae	2
Ципрани 13/VI—1969	жук из сем. Curculionidae неопределимые остатки жука	1
Канати 14/VI—1969	жук из сем. Curculionidae	1
Хахмати 17/VIII—1969	жук из сем. Curculionidae неопределимые остатки стрекозы	1
Хахмати 18/VIII—1969	жук из сем. Carabidae	1
Канати 10/IX—1967	стрекоза из сем. Acrididae неопределимые остатки жука	1

7 самцов и одна самка искали корм, находясь на расстоянии 20—25 м один от другого. На следующий день погода не изменилась. На южном склоне наблюдалось 6 тетеревов. 4/IV 1969 г. на горе Хахмати, в Хевсуретии в хорошую погоду в субальпийском поясе наблюдалась сходная картина. На почве, покрытой тонким слоем снега, торопливо клевали корм 4 самца. 19—21/IV на том же месте, но при облачной и ветреной погоде, не было замечено ни одного тетерева, несмотря на то, что снег успел стаять. Следовательно, тонкий слой снега не мешает тетереву выйти весной на субальпийские луга искать пищу. Токование на склонах, покрытых тонким слоем снега, продолжается так же, как в конце мая, когда субальпийские луга покрыты зеленым ковром. Сроки выхода тетеревов зависят не только от толщины снежного покрова, но и от температуры воздуха, а также от ветров.

7/IV 1968 г. в Пшави замечен токующий самец, хотя 4/IV у добытого самца семенники были совсем небольшие (4×4 мм). В 1969 г. токование самца было замечено впервые 9/IV. В Хевсуретии, по сравнению с Пшави, токование происходит на несколько дней позже. Например, в 1967 г. в горах Хахмати (Хевсуретия) токования начались 15/IV, а в 1969 г. — 18/IV. Итак, в Пшави токование тетерева начинается в начале апреля, а в Хевсуретии во второй декаде апреля. Токующих самцов можно наблюдать до 14—20/VI. Для токования они выбирают места, расположенные приблизительно в 100—150 м от верхней границы леса или от зарослей рододендрона. На них тетерева собираются рано утром с восходом солнца, а также в вечерние часы, когда наступают сумерки. Утром токование проходит активнее. В марте и начале апреля у добытых самцов семенники были минимальных размеров и не обнаруживали признаков их развития. В середине апреля семенники значительно увеличились, и в середине мая размеры их достигали максимума. Со второй половины июня семенники уменьшаются и в середине августа достигают минимальной величины.

У трех самок, добытых 7/II, 12 и 15/X, яичники находились в состоянии полного покоя. Массовое токование начинается в конце апреля и продолжается до начала июня, после чего значительно ослабевает. Самки несутся в середине мая и до второй декады июня. Массовый выход птенцов из гнезд происходит в конце июня и затягивается до конца июля. 26/V 1969 г. в Пшави нами обнаружено гнездо с 6 яйцами. Оно находилось на северо-западном склоне в редколесье из березы и рябины, с густым высокотравьем. Самка отсутствовала и вернулась только через 40 мин. Пролетев 2—3 м от гнезда, птица затем зашагала к нему и села на кладку. Когда мы подошли к ней на 8 шагов, самка снялась и улетела вниз. Гнездо имело в поперечнике 19 см, глубина 7 см. Дно было выстлано сухими веточками. 4/VI при вторичном нашем посещении оно оказалось пустым.

25/VI 1968 г. нам попалась самка с 5 птенцами, которые достигали величины перепела. Всего выводки были нами встречены 5 раз. 29/VII 1969 г. попались хорошо летавшие птенцы, хотя размерами они были тоже не более куропатки. 17/VI 1967 г. встреченный одиночный птенец хорошо летал.

К естественным врагам кавказского тетерева, в частности, относятся лисица и волк. В 1967—1969 гг. в Пшав-Хевсуретии добыли 8 волков и 5 лисиц. Кости и перья тетерева были найдены в желудке только одного волка, и остатки птицы — в желудках двух лисиц. В Пшав-Хевсуретии лисица распространена очень широко и, вероятно, является основным и главным врагом тетерева.

ЛИТЕРАТУРА

Аверин Ю. В. Кавказский тетерев. «Тр. Кавказск. гос. заповедника», 1938, вып. 1.
Бёме Л. Б. К биологии кавказского тетерева (*Lyrurus mlokosyewiczi* Tacz.). «Укр. охотник и рыболов», 1925, № 4.
Динник Н. Я. Кавказский тетерев (*Tetrao mlokosyewitzii* Tacz.). «Природа и охота», 1884 (март).
Кутубидзе М. Е. Экология и распространение кавказского тетерева (*Lyrurus mlokosiewiczi* Tacz.) в пределах Грузии. «Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР», 1961, т. XVIII.
Лоренц Ф. Кавказский тетерев (*Tetrao mlokosyewitzii* Tacz.). «Природа и охота», 1883 (август).
Млокосевич Л. Ф. Кавказский тетерев (*Tetrao mlokosyewitzii* Tacz.). «Изв. Кавказск. о-ва любителей естествозн. и Альпийского клуба», 1879, вып. 1.
Орловский В. Г. Кавказский тетерев. «Псовая и ружейная охота», 1905 (январь).
Радде Г. И. Орнитологическая фауна Кавказа (Ornis Caucasica). Систематическое описание Кавказских птиц. Тифлис, 1884.
Ткаченко В. И. Экология куриных птиц высокогорной области северо-западного Кавказа. «Тр. Тебердинск. гос. заповедника», 1966, вып. VI.
Noska M. Das Kaukasiche Birkhuhn (*Tetrao mlokosyewiczi* Tacz.). Eine monographische Studie. «Ornithol. J.», 1895, Nr. VI.

З. Д. Сихарулидзе

Наблюдения на глухарином току в Подмосковье. В 1959 г. в Подмосковье примерно в 12 км от Звенигорода, среди массива старого хвойного леса с небольшими торфяными болотами, нами совместно с сотрудниками биолого-почвенного факультета МГУ Н. Н. Гуртовым, С. И. Розановым и А. Н. Солдатовой был обнаружен глухариный ток. Поскольку в Подмосковье глухарь — редкая птица, мы считаем возможным изложить некоторые результаты наших наблюдений за глухарями на току, которые мы начиная с 1959 г. продолжали вести постоянно из года в год.

Токующие самцы придерживались двух участков леса, примыкающих к небольшим торфяным болотам, расположенным примерно в 2 км друг от друга. В 1959 г. был найден первый из этих участков, а на втором — токующих глухарей впервые обнаружили весной 1966 г. В последующие годы поющие самцы постоянно придерживались одних и тех же участков леса. Максимальное расстояние между наиболее удаленными друг от друга местами встреч токующих самцов (за все годы наших наблюдений) на каждом из токовищ не превышало 1 км. В весеннее время оба участка леса, где токуются глухари, мало посещаются людьми, а случаев охоты на токах за период наших наблюдений, по-видимому, не было. Напротив, в другие сезоны лес в районе расположения токовищ интенсивно посещают многочисленные туристы, сборщики грибов и ягод. Более того, здесь неоднократно проводились выборочные рубки (зимой и летом) и была проложена новая широкая просека. Все это не привело к перемене мест токования глухарей, что вполне согласуется с наблюдениями В. П. Теплова (1947) в Печоро-Илычском заповеднике.

Постоянной приуроченности отдельных глухарей к определенным деревьям, подобно той, какую наблюдали в Ленинградской обл. Ю. Б. Пукинский и С. С. Роо (1966), мы не отметили. Напротив, даже при ежедневных посещениях тока (при которых поющие самцы не были потревожены) мы наблюдали перемещения токовавших птиц в радиусе 50—100 м. Часто глухари во время тока (особенно на рассвете) перелетали с одного дерева на другое. Количество поющих самцов на обнаруженных нами токовищах было невелико. На первом (найденном в 1959 г.) мы иногда с одной точки слышали одновременно трех токующих птиц (в 1960 и 1961 гг.), но чаще всего в течение одного утра мы слышали здесь только одного или двух глухарей. На втором токовище мы ни разу не встречали более чем двух поющих самцов. Сроки начала и окончания токования глухарей мало менялись в отдельные годы. Начинается оно в первых числах апреля и заканчивается в конце второй декады мая. После 20/V токующих самцов мы уже не слышали.

Каждое утро самцы всегда начинают токовать, сидя на деревьях, куда они прилетают с вечера. В первой половине периода токования (в апреле) самцы начинают петь, как правило, сидя в кронах деревьев, чаще всего елей или сосен, хотя иногда мы видели глухарей, токующих на березах или осинах. В разгар токования, на рассвете, они обычно спускаются на землю (чаще всего с прилетом на ток глухарок). В мае токующие самцы чаще всего садились на вершины старых елей, обхватывая лапами вертикальный стержень верхушки и пригибая его своей тяжестью (рис. 1, *3*, *4*), и на рассвете не всегда спускались на землю. В конце периода токования, когда глухарки перестают прилетать на токовища, самцы уже все время поют на деревьях, сидя чаще

всего на их верхушках, временами перелетая лишь с одного дерева на другое. Позы, принимаемые глухарями при токовании в кронах деревьев, на их вершинах и на земле, заметно различаются (рис. 1 и 2).

Драк, характерных для токов со скоплением большого количества самцов (Теплов, 1947; Кириков, 1952), мы не наблюдали ни разу. Так, в 1964 г. мы регулярно наблюдали на току двух самцов, всегда певших на расстоянии 50—100 м друг от друга, однако никогда не видели не только столкновений между ними, но и вообще каких-либо явных признаков внимания со стороны одного из них к поведению другого. Тем не менее воспроизведение в непосредственной близости от поющего самца магнитофонной записи глухариной песни, сделанной на том же току ранее, вызвало четкую реакцию со стороны токующей птицы. Подобный эксперимент мы проделали весной 1968 г. Магнитофон, воспроизводивший запись глухариной песни, был установлен непосредственно под деревом, на котором токовал самец. Вначале проигрывание записи явно стимулировало более интенсивное пение глухаря, а затем после многократного

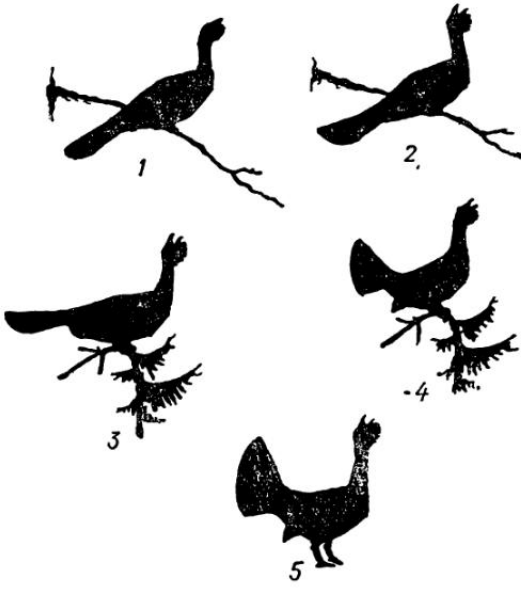


Рис. 1. Позы глухаря при токовании: 1, 2 — в корне дерева; 3, 4 — на верхушке ели; 5 — на земле



Рис. 2. Позы глухаря, окончившего токование

Рис. 3. Позы, принимаемые глухарем в ответ на многократное воспроизведение магнитофонной записи песни

повторения воспроизведения песни, самец стал в ответ на него издавать хриплый звук, называемый «крёканием» (Теплов, 1947), принимая при этом характерную позу (рис. 3). Ни подобных звуков, ни такой позы мы никогда ранее на этом току не наблюдали. Попыток спуститься на землю и атаковать «нарушителя» глухарь не делал, но улетел с токовища заметно позже времени нормального окончания токования. В другом случае явно потревоженный на току глухарь после воспроизведения магнитофонной записи возобновил пение.

Ток, на котором мы вели наблюдения, располагается близко от населенных людьми мест, и до него постоянно доносятся шум проходящих неподалеку поездов, гул пролетающих самолетов, лай собак и другие звуки. Поющие глухари на эти ставшие привычными для них шумы (подчас настолько громкие, что заглушают их пение) не обращают никакого внимания, сохраняя при этом максимальную внимательность ко всему, что происходит на территории самого токовища.

Таким образом, наши наблюдения показали, что в условиях Подмосковья при отсутствии весенней охоты глухариный ток может существовать длительное время, несмотря на близость поселков, частые посещения леса людьми в летне-осеннее время, рубки леса и т. п. Тем не менее увеличения количества токующих птиц мы не наблюдали. Наиболее вероятная причина этого — значительная гибель кладок и молодых птиц, а также случаи браконьерства осенью и зимой.

ЛИТЕРАТУРА

Теплов В. П. Глухарь в Печоро-Илычском заповеднике. «Тр. Печоро-Илычск. заповедника», 1947, вып. IV, ч. 1.
Кириков С. В. Глухари. Кн. «Птицы Советского Союза», т. IV. М., «Советская наука», 1952.
Пукинский Ю. Б., Роо С. С. О поведении глухарей в период токования. «Вестн. Ленингр. ун-та», 1966, № 21.

В. М. Смирин, Ю. М. Смирин

Плавающие журавли. В конце июля и начале августа 1966 г. сотрудники геолого-съемочной партии и мы несколько раз наблюдали, как выводок журавлей-красавок переплывал через протоку р. Шишхид-Гол (МНР) несколько ниже по течению от того места, где река вытекает из оз. Дод-Нур и представляет собой широкую глубокую реку со спокойным течением и многочисленными островами. Обычно журавлей видели плывущими через протоку шириной около 100 м по одному и тому же маршруту на один и тот же остров, поросший густой осокой. Скорость течения в протоке была приблизительно 0,3 м/сек, а глубина значительная (весло нигде не доставало до дна).

При плавании они держались компактной группой, плыли довольно быстро. Характерна поза плывущего журавля с глубоко погруженной передней частью туловища и высоко поднятым хвостом и ровной вытянутой вверх шеей. Когда кто-либо из нас приближался к ним, пытаясь рассмотреть их с близкого расстояния, они ту же шагали в воду, переплывали еще одну протоку шириной 15—20 м и скрывались в густом кустарнике на другом острове. Это было настолько необычно, что издали их вначале приняли за лебедей, тем более что птенцы журавлей в это время уже летали и проще было перелететь, чем переплывать, но пучки белых перьев на голове и черная полоса вдоль шеи говорили об их видовой принадлежности. Оказалось, что это знакомый нам выводок, который ежедневно можно было видеть на лугах невдалеке от лагеря.

Умение журавлей плавать отмечалось А. Бремом: «В случае нужды журавли ловко плавают», но это касалось серых журавлей, места обитания которых тесно связаны с водой. Журавли-красавки, как известно, — птицы степные и умение их плавать весьма интересно.

В. П. Соляников

О зимней авифауне Восточного Памира. В первой декаде февраля 1966 г. автором была предпринята поездка через Восточный Памир по памирскому тракту от Хорога до Оша. Некоторые сведения о зимней авифауне, собранные во время этого маршрута, представляют интерес, поскольку дополняют имеющиеся данные.

Eremophila alpestris (L.). Этот жаворонок был обычен в пос. Мургаб. На участке пути между Мургабом и перевалом Акбайтал отмечался небольшими стайками. Птицы кормились на плато у запорошенных снегом сухих пучков травы. Общая численность зимующих птиц невелика.

Corvus corax L. Концентрировался у населенных пунктов. Был обычен в пос. Мургаб. Птицы держались небольшими группами или парами.

Corvus cornix L. 7/II одиночная птица наблюдалась на окраине пос. Мургаб. В других местах Восточного Памира на отмечена.

Pyrrhocorax pyrrhocorax (L.). Была многочисленной в пос. Мургаб. Птицы держались стаями, кормились на улицах. За пределами поселка на всем остальном пути в пределах Восточного Памира не отмечена.

Prunella fulvescens (Severtzov). На участке пути между пос. Мургаб и перевалом Акбайтал неоднократно наблюдалась на каменистых заснеженных склонах небольшими стайками и одиночками.

Montifringilla alpicola Pallas. Был обычен на окраинах пос. Мургаб. На пути между Мургабом и перевалом Акбайтал встречался во всех поселениях человека и изредка за их пределами на плато.

Carpodacus rubicilla (Guldenstadt). Была обычно в пос. Мургаб и на его окраинах. За пределами поселка не отмечалась.

Наблюдения показывают, что в зимний период большая часть видов птиц тяготеет здесь к населенным пунктам. Это характерно даже для типичных высокогорных форм. Развитие культурного ландшафта в высокогорье, по-видимому, увеличило степень их оседлости здесь. В современных условиях, очевидно, больше птиц остается в этих районах на зиму, не предпринимая сезонных вертикальных миграций, свойственных им.

Л. С. Степанян

О движениях головы ушастой совы при определении направления на источник звука. Эксперименты с ушастой совой выявили три основных типа движений головы животного в процессе определения направления на источник звука. 1) Смещение головы в горизонтальной плоскости. Движения происходят в плоскости лицевого диска за счет вытягивания шеи и в некоторых случаях за счет небольших смещений туловища (кости при этом остаются на месте). 2) Смещение головы в вертикальной плоскости. Лицевой диск движется вверх-вниз в одной плоскости за счет приседаний и подъемов всего туловища и за счет шеи. Производным от этих двух типов движений является движение лицевого диска по кругу с радиусом 4—5 см. 3) Третий основной тип движения головы в сагиттальной плоскости, причем осью вращения является центр лицевого диска.

Описанные типы движений появляются только когда сова не может обнаружить жертву визуально и характер их (тип, амплитуда движений, частота) зависит от акустических условий эксперимента. На основании полученных данных мы предполагаем, что описанные движения связаны с локализацией ушей совы и функционально означают следующее: после первой подачи звука сова определяет направление на объект с точностью до 1,5°—1°, при повторной подаче звукового сигнала она уточняет свое положение в пределах 1° как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскостях (об этом говорит тот факт, что смещения головы в плоскости лицевого диска равноценны повороту на 1°).

Третий тип движений может быть объяснен тем, что точность локации в вертикальной плоскости больше, чем в горизонтальной. Смещения головы в плоскости лицевого диска дают возможность сове уверенно «поворачивать» голову в пределах 1° и, кроме того, оставлять в поле зрения ожидаемое место появления жертвы (как известно, глаза совы неподвижны).

А. Г. Черный

ХРОНИКА

В. Д. Ильичев, Э. В. Кумари, Е. Н. Курочкин,
Х. А. Михельсон, Л. А. Портенко, В. Э. Якоби

XV МЕЖДУНАРОДНЫЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС

30/VIII — 5/IX 1970 г. в г. Гааге проходил XV Международный орнитологический конгресс, собравший более 700 участников из 52 стран мира. От СССР в его работе принимали участие И. А. Абдусалямов, В. М. Галушин, В. Д. Ильичев, Ю. А. Исаков, А. А. Кищинский, Э. В. Кумари, Е. Н. Курочкин, Х. А. Михельсон, Л. А. Портенко, К. Т. Юрлов, В. Э. Якоби. На 5 пленарных и около 40 секционных заседаниях было прочитано более 200 сообщений, посвященных всем основным направлениям современной орнитологии.

Сейчас, когда XV конгресс ушел в историю, важно понять, что он принес и оставил науке, какие тенденции ее развития отразил в своей работе. Мнения на этот счет даже у участников — разные. Одни считают, что он дал немного и его работа напоминала заседания орнитологического клуба. Другие — сводят его роль к собиранию новых фактов и их каталогизации. Третьи видят в нем существенный сдвиг в развитии орнитологии, новые тенденции и новые перспективы. И в какой-то степени все они правы. Конгресс был и тем, и другим, и третьим. Его роль нельзя оценить единой оценкой и итоги его разнообразны.

Международные конгрессы всегда хороший барометр направленности орнитологических исследований на любом этапе их развития. И вместе с тем они всегда отражают общие специфические особенности орнитологии как науки, ее многоплановость, отражающую многочисленные контакты с другими науками в разнообразных аспектах изучения птиц. Наконец, участие огромной армии любителей, которые, идя от своей основной специальности, привносят в изучение птиц новые оригинальные подходы и методики.

Конечно, все это затрудняет или даже делает невозможным одновременный успех во всех областях орнитологии. Новые открытия проходят длительную проверку, прежде чем попасть в фундаментальные «хранилища» или быть принятыми на вооружение всеми орнитологами. Новые тенденции, новые интересы проявляются постепенно. Эти процессы затрагивают не один, а несколько интервалов между конгрессами. Но их зависимость от этого не уменьшается.

И последний конгресс, как и два предыдущих, отразил период методических и методологических исканий. Он характеризовался пробами и ошибками, успехами и неудачами, тенденциями еще больше расчленить орнитологию на дополнительные русла и направления и в то же время объединить их. Нащупывая новые пути, пробуя новые методики, заимствуя их у смежных наук и приспосабливая к своим нуждам, орнитологи стремятся существенно обновить арсенал своих приемов и идей. Сделать это непросто, и два конгресса, тринадцатый и четырнадцатый, прошли под знаком таких поисков. Но уже на XV конгрессе тенденции притяжения преобладали, и по своему характеру он был несколько иным.

На XV конгрессе выявились и заняли ведущее положение общие проблемы, связанные с различными областями орнитологии и смежными науками. Объединяющей их платформой стало изучение поведения птиц, с точки зрения тех биологических задач, которые решаются на уровне особи, популяции и вида, в различных жизненных ситуациях. Изучение, использующее широкий арсенал современных методических приемов, — полевых и экспериментальных. Конгресс показал, что поведение птиц в этом новом аспекте затрагивает интересы экологов, зоогеографов, систематиков, физиологов, специалистов, работающих в области охотничьего хозяйства, птицеводства, управления по-

ведением животных, медицинской зоологии, бионики, орнитологов, изучающих миграции птиц, механизмы навигации и ориентации и т. д. Благодаря новым подходам «частные» орнитологические исследования приобрели общебиологическое значение. Выявились «ничейные» земли, комплексная разработка которых станет возможной при активной помощи смежных наук.

Этологическая направленность конгресса выразилась не только в том, что два пленарных симпозиума из пяти были посвящены непосредственно этологическим проблемам и еще на одном — поведение рассматривалось как важный фактор динамики численности, не только в том, что семь крупных секционных симпозиумов были этологическими, но также и в том, что доклады этологического содержания слушались на секциях, на первый взгляд не имеющих отношения к этологии. Экологи, зоогеографы, систематики в своих докладах апеллировали к этологическим данным, отмечая их высокую значимость и для решения собственных проблем. Секции «Поведение и систематика», «Этологические аспекты биоакустики» устанавливали еще более тесные связи между этологией и этими науками.

Стремясь отразить основные тенденции в развитии современной орнитологии, и прежде всего возросшую роль этологических и экологических (популяционных) исследований, организаторы конгресса не обошли вниманием и традиционные ее направления. Специальные секции рассматривали вопросы общей (43 доклада) и популяционной экологии, зоогеографии и фаунистики (28), систематики (17), миграций и ориентации (23), линьки, экологической физиологии, энергетики и терморегуляции, охраны птиц и воздействию на них различных химических веществ и ряд других. Остановимся подробнее на работе некоторых секций.

Докладов по фаунистике было немного. В них сообщалось о фауне птиц разных стран: о морской авифауне у берегов Южной Африки и в северной части Тихого океана, о птицах равнинных лесов Африки и Колымского нагорья. В ряде докладов излагались детали распространения отдельных видов. В одном сообщении были изложены сведения об изменениях в составе, численности и расселения птиц в Европе на протяжении последнего столетия. Некоторые докладчики касались истории орнитологических исследований в их странах. Были сообщения организационного порядка. Так, К. Фаус ставил на обсуждение проект «Списка голарктических птиц», а С. Крэмп — план монографии «Птицы Западной Палеарктики».

Зоогеографического содержания были прочтены доклады по орнитогеографии пустынь Юго-Западной Африки и об особенностях распространения птиц в Северной Америке в связи с видообразованием. Особенно выделялся симпозиум по «каузальной зоогеографии», организованный по инициативе крупного специалиста в области зоогеографии, теории эволюции и систематики доктора Э. Майра (США). Целью этого симпозиума было создание нового направления в орнито-географических исследованиях. Предложенный для этого новый термин «каузальная зоогеография» потребовал разъяснения со стороны Майра. Зоогеографическая наука пережила стадии описания местных фаун, районирования областей, построения истории фаун и сыграла роль в вопросах формообразования на основе географической изоляции. Теперь возникла необходимость объяснить распространение птиц факторами физиологическими, экологическими и этологическими. Сама попытка внести новое направление была встречена с большим вниманием, но прослушанные доклады не вполне соответствовали поставленной задаче. Они были в разных отношениях интересны, но во многом оставались на прежних позициях. В них разбирались соотношения между авифаунами Африки и Индии или Австралии, между фаунами птиц Южной Америки и Австралии. Среди других выделялось сообщение Б. П. Холл об экологических факторах в расселении птиц Африки. В докладах об авифауне тропической Африки и Южной Америки проскользнула любопытная деталь — о ее относительной молодости в историческом смысле. Такие выводы показались непривычными, поскольку исстари принималось положение, что в фауне тропиков сохранились, напротив, древние формы.

В своем докладе «Общее географическое распространение птиц в Сибири» Л. А. Портенко охарактеризовал особенности состава и общего распределения отдельных фаун птиц на территории Сибири. Орнитофауна Арктики в целом довольно бедна и однообразна, но весьма самобытна. Поэтому целесообразно выделять особую зоогеографическую Арктическую подобласть Голарктической области. В зональном отношении хорошо различаются арктические пустыни и арктические тундры. В направлении с запада на восток в арктических тундрах намечаются 5 провинций, из которых Европейско-Обская, Тундровая Восточно-Сибирская и Берингийская приходятся на территорию Сибири.

Зоогеографическая провинция тайги наиболее полно выражена в Юго-Восточной Сибири, где она сближается с маньчжуро-китайской. Состав орнитофауны тайги постепенно беднеет к северо-западу. Роль р. Енисея и Уральского хребта как зоогеографических рубежей проявляется неодинаково на протяжении каждого из них. Лесотундру предпочтительней относить к провинции тайги, хотя ее фауна носит промежуточный характер. В составе орнитофауны лесостепи Западной Сибири существует переход соответственно от лесной фауны к степной. Западнопалеарктические виды птиц, обитающие

в южной полосе и лесостепи Западной Сибири, по направлению к востоку постепенно выпадают, но некоторые достигают Алтая и Кузнецкого Алатау. В Северной Монголии и Забайкалье тайга непосредственно примыкает к пустыням. В Амурской обл. и еще более в Приморском крае таежная орнитофауна соприкасается к маньчжуро-китайской. На северо-востоке Сибири, от о. Врангеля до Коряцкого нагорья, отмечается незначительная примесь американских видов.

Вопросы систематики и эволюции птиц рассматривались на конгрессе в ограниченном объеме. Характерным было полное отсутствие докладов по изучению системы и эволюции птиц на внутривидовом уровне, область исследований недавно пользовавшаяся популярностью, однако было представлено несколько докладов по системе и эволюции родов и семейств у птиц. Секция эволюции провела два заседания с шестью докладами. В докладе Г. Маклея (ЮАР) была показана зависимость между количеством яиц в кладке и особенностями географического распространения и экологии в 12 семействах подотряда Charadrii. Снижение числа яиц в кладке, от 4 яиц, исходных для группы ржанковых в целом, связано или с выходом отдельных представителей за пределы автохтонной для некоторых семейств области распространения, или с узкой специализацией различного плана в других семействах (Burhinidae, Chionididae). Р. Норуа (Франция) выступил с докладом о видообразовании и особенностях распространения коршунов рода *Milvus*. Этот род замечателен тем, что, по-видимому, формирование двух палеарктических видов его — *M. milvus* и *M. migrans* — происходило в условиях симпатрии. Интересным было выступление Е. Нибэра (Нидерланды) о происхождении полового диморфизма в строении и окраске оперения у луней, который связывается с гнездованием этих хищных птиц на земле, вследствие чего самки имеют криптическую окраску. Другие сообщения были посвящены конвергенции у луговых птиц, эволюции белоглазок на Маскаренских островах, эволюции наземных дятлов.

Состоялось лишь одно заседание секции систематики, посвященное биохимическим подходам к систематике и филогении птиц. С большим проблемным докладом о цитологии хромосом у птиц выступил В. Иованович (Югославия). Кариология имеет определенные достижения в систематике млекопитающих, но до сих пор почти не развивается в орнитологии, в основном из-за методических трудностей. В докладе были рассмотрены вопросы техники и методики исследований хромосом птиц, общая характеристика птичьих хромосом, возможности использования данных кариологии в систематике и перспективы развития и расширения всех аспектов изучения кариологии птиц. С. Сибли (США) широко известен как один из первых исследователей серологии птиц. Его сообщение состояло из двух частей. Одна была посвящена эволюции семейств дроздов, мухоловок и славок. На основании изучения серологии большинства видов этих семейств, по которым собравшимся был представлен весь спектр серологических характеристик, выполненных с ювелирной точностью, проф. Сибли заключил, что дроздовые отделились от общего ствола насекомоядных птиц на первых этапах его эволюции, а уже позднее произошло разделение на мухоловковых и славковых. Во второй части сообщения было рассмотрено происхождение гавайских цветочниц и возможная предковая для них группа, который могли быть танагры, цветочницы, лесные певуны или вьюрковые. В двух выступлениях на этом заседании анализировались структуры белков крови трупиалов и некоторых ткачиковых.

Второе заседание секции систематики было объединено с заседанием секции ископаемых птиц. С докладом о системе краксов выступил К. Амадон (США). Три других выступления были посвящены ископаемым птицам: филогенетическим отношениям между семействами третичных журавлиных (Ж. Крокрофт, США), новым открытиям по плиоценовым птицам во Флориде (П. Бродкорб, США) и новым данным по плиоценовым птицам Советского Союза (Е. Курочкин, СССР). Организация и работа на Конгрессе палеорнитологической секции, в заседании которой приняли участие многие ведущие орнитологи мира, очень знаменательные сами по себе. Это характеризует выход палеорнитологии на принципиально новый уровень исследований, когда благодаря значительному количеству накопленных материалов становится возможным изучение филогении отдельных групп птиц на ископаемом материале, анализ состава фаун птиц в прошлом для некоторых регионов и решение вопросов орнитогеографии с привлечением данных по ископаемым птицам.

Большим вниманием на конгрессе пользовались доклады, касающиеся поведения птиц. В рамках пленарных заседаний было проведено два симпозиума: «Развитие поведения птиц» (под руководством голландского ученого Я. Круйта) и «Эволюция поведения спаривания птиц» (под руководством английского ученого Я. Крука) — первый с 5 докладами и второй с 4 докладами.

Движения эмбриона птицы в яйце обусловливаются не только внешними стимулами, но зависят также от импульсов нервной системы развивающегося эмбриона, поэтому следует обращать большее внимание на изучение поведения эмбриона (Р. Оппенгейм, США). Формирование социальных связей молодых птиц объясняется на примере запечатлевания (импринтинга). Кажется правдоподобным, что интенсивность этого явления зависит от продолжительности времени, в течение которого птенец (у

выводковых птиц) имеет связи с сочленами выводка (П. Бейтсон, Великобритания). У вьюрковых семейств Estrildidae в экспериментальных условиях на формирование социального поведения большое влияние имеют условия эксперимента: выросла ли молодая птица в гнезде своего или чужого вида. Формирование поведения у этого вида происходит в возрасте от 15 до 40 дней (К. Иммельман, ФРГ). У птенцов чайки *Larus atricilla* развитие поведения в отношении различных криков родителей вырабатывается в молодом возрасте в связи с кормлением (Ц. Бэр, США).

Доклады на втором симпозиуме затрагивали семейные связи у олуш (Ю. Нельсон, Великобритания), адаптивные значения системы спаривания в семействе Ycteridae (Г. Орианс, США), факторы, определяющие выборы партнера у тетерева (Я. Круйт, И. Боссем и Г. де Фос, Нидерланды), и семейные связи и гнездование моевки (И. Кольсон, Великобритания). Полевые наблюдения за поведением тетеревов в гнездовой сезон в Нидерландах показывают, что успешность спаривания связана с количеством самцов на токах; и годовалые самцы обычно остаются без потомства. Годовая смертность моевки составляет около 12%. В колонии приблизительно 20% птиц за год меняет своих партнеров вследствие смерти бывшего партнера и около 10% по другим причинам. Из яиц вылупляется очень большой процент птенцов. Причиной порчи некоторых кладок являются ненормальности в насиживании. Наиболее успешное вылупление птенцов происходит в центре колонии. Приводятся и другие подробные данные гнездовой жизни моевки. Постановка вопроса в данном сообщении более экологическая, чем этологическая.

В качестве секционных были проведены следующие тематические заседания: «Социальная организация» (7 сообщений); «Гнездовое поведение» (5); «Территориальное поведение» (2); «Поведение и систематика» (4). Отметим самые существенные. На первом — социальная организация щурок (Ц. Фрай, Великобритания), экологические корреляции социальной структуры птичьих стай в Андах (Ф. Виллемир, США); на втором — заметки о полигамии дроздовидной камышовки (Р. Пельцер, Люксембург) различия в поведении самцов турухтана (Ю. ван Рин, Нидерланды); на третьем — территориализм и иерархия в жизни тетерева (Г. де Фос, Нидерланды); на четвертом — социальное поведение и таксономические взаимосвязи в семействе Ciconiidae (М. Каль, США), систематическое значение поведенческих данных в роде *Vireo* (И. Барлоу, Канада).

На конгрессе были показаны научные и научно-популярные кинофильмы по поведению птиц: «Гнездовая жизнь клуши» (Н. Тинберген), «Поведение пингвинов» (В. Слейден), «Импринтинг у водоплавающих птиц» (Трест водоплавающих птиц в Слимбридже), «Пернатые аристократы» (А. Клей), «Жизнь большой поганки» (Р. Истмен), репродуктивное поведение тетерева (Я. Круйт) и др.

Биоакустические сообщения слушали на трех секциях: «Акустика и вокализация» (4), «Этологические аспекты вокализации» (6), «Функциональные аспекты вокализации» (4). Кроме того, биоакустические данные использовались в докладах, посвященных экологии и систематике отдельных видов и групп и представленных на других секциях. Чисто описательных докладов не было совсем. Экспериментальные данные и полевые наблюдения оценивались в плане того, что они дают особи, популяции, виду и как используются в сигнализации и общении. В работе Р. Стайна и А. Гоунта предлагалась оригинальная гипотеза, рассматривающая голосообразование у птиц с точки зрения существования нескольких модуляторов. Интересные характеристики ушных барабанов кряквы в сопоставлении с голосом привел в докладе М. Абс (ФРГ). Сообщение П. Сёке и Т. Тарночи (Венгрия) касалось нового метода визуализации голоса птиц и новых подходов к его анализу. В докладах Г. Тильке (ФРГ) об акустическом обучении как показателе эволюции, В. Тенена (Швейцария) о сигналах гаичек, Р. Пэйна о миметических способностях паразитических вдовушек, Р. Стефански (Англия) о видовых различиях в криках бедствия близких видов голос рассматривался как индикатор эволюционного процесса, позволяющий, в частности, исследовать тонкие механизмы формообразования и поэтому использоваться в качестве систематических критериев. Все работы подтвердили большие возможности биоакустики в этом отношении, однако еще раз показали «дороговизну» биоакустических критериев, ограничивающую их применения действительно сложными систематическими ситуациями.

Большое внимание в работе секций уделялось опознавательным функциям голоса, индивидуализирующим семейное и популяционное общение. Работа Л. Фердинанда (Дания) подробно описывала особенности дуэтного пения и развитие антифональности у разных видов. Продолжая прежние работы по согласованному пению самцов, занимающих соседние гнездовые участки, Д. Тодт на примере черных дроздов предложил интересную модель различных факторов, влияющих на последовательность пения отдельных участков «хора». Эта работа вызвала особенно большой интерес в связи с использованием голоса в качестве территориально-маркировочного сигнала, регулирующего пространственное распределение птиц. Популяционному общению пеночки *Phylloscopus bonelli* была посвящена интересная работа Ж. Бремона (Франция), акустическому поведению индиговой овсянки *Passerina cyanea* — сообщение В. Томпсона. Большой

интерес вызвал доклад К. Кенига (ФРГ), описавшего на примере воробьиных птиц и сычика *Glaucidium passerinum* особую форму биоценотического общения. Сходство в криках бедствия некоторых видов птиц, обеспечивающее их межвидовое использование, отметил в своем докладе Р. Стефански.

Анализу адаптивных факторов в эволюции слуховой системы птиц был посвящен доклад В. Д. Ильичева, открывший работу биоакустических секций. В нем разбирался мозаичный характер эволюции слуховой системы и два феномена адаптивной изменчивости (латерализации и альтернативной специализации), представления о которых были им выдвинуты на основании комплексных исследований с помощью разработанного метода эколого-морфологических параллелизмов.

Миграции и ориентации птиц были посвящены две секции: «Миграция и распространение» и «Миграция и ориентация». Кроме того, отдельные вопросы, касающиеся миграции, рассматривались и на других заседаниях, посвященных биологии отдельных видов или групп птиц.

На секции «Миграция и распространение» было 8 сообщений. Анализ результатов кольцевания деревенских ласточек в Великобритании показывает, что в последние годы в Южной Африке районы массовых зимовок этой птицы сдвигаются к югу и западу. В южно-африканских зимовках (к югу от 20° ю. ш.) среди зимующих ласточек британские птицы составляют в среднем 12%, от 9% в районе Трансвала до 34% в окрестностях Кейптауна (С. Минд, Великобритания). В докладе Р. Спенсера (Великобритания) сообщалось, что в последние годы в Финляндии чаще стали встречаться черные дрозды с британскими кольцами. До 1958 г. окольцованные в Великобритании взрослыми (зимой) дрозды там не встречались, а в последние годы случаи возврата из Финляндии составляют 8% всех случаев возврата колец. В докладе К. Клейна (ФРГ) анализировались сезонные и суточные особенности миграции черноголовой и садовой славок в различных местах Европы и Северной Африки, в докладе Н. Колэтта (Бельгия) — весенние миграции камышовой овсянки в районе одной из биологических станций Бельгии. Оба исследователя широко пользовались данными массового измерения птиц, отловленных во время миграции.

В сообщении Р. Пиила (Великобритания) анализировались результаты кольцевания вертишейки в Европе (кроме СССР). Было указано, что молодые птицы, окольцованные в июне, выживают лучше, чем июльский молодняк, и улетают раньше. Весной следующего года 75% из них размещается в радусе до 25 км от родных гнезд, 90% — до 70 км, а все взрослые птицы возвращаются на прежние места гнездования. При изучения *Cinniricinclus leucogaster* в Африке, который мигрирует в северном и южном направлениях, выявлена сложная и необычная последовательность линьки (М. Трейлор, США). У разных популяций фазы полной линьки происходят не в одно и то же время, и могут наблюдаться во время миграции, зимовки и даже только по возвращении на места гнездования непосредственно перед гнездованием. Г. Брокейзен (ЮАР) сообщил результаты девятилетних наблюдений за гнездовыми колониями белого аиста в южной части области зимовки этой птицы. Выращенные в неволе, молодые птицы во время миграционного беспокойства ориентировались не на юг, а на север, даже в период с сентября по декабрь.

Последнее сообщение было посвящено возможности использования солнца во время миграций (Ф. Фервей, Нидерланды). Автор выдвигает новую гипотезу. Он допускает, что взрослые птицы могут определять правильное направление путем сравнения угла движения солнца относительно горизонта в новом месте и «у себя дома».

На секции «Миграция и ориентация» все доклады, за исключением одного — о радарных исследованиях весенней миграции птиц в Швейцарии, — были посвящены непосредственно ориентации птиц. Интересные опыты проведены С. Эмленом (США), изучившим онтогенетическое развитие ориентационных способностей Passerinacyanea. В неволе выращивали три группы птиц: одну — в условиях, при которых птицы никогда не видели небо, другую — под планетарным небом, которое было синхронизировано с местным естественным небом, третью — под планетарным небом, которое, однако, вращалось вокруг фиктивной оси. В круглых клетках птицы первой группы дали случайное распределение, второй — показали правильное южное направление, а третьей — правильное направление относительно фиктивной оси вращения. Эмлен считает, что птицы не имеют врожденной карты звездного неба, а учатся его узнавать, используя ось вращения небосвода.

Об ориентации *Zonotrichia albicollis* в клетках под планетарным небом весной сообщалось Д. Джеймсом, М. Краббом (США). Сначала направленность движений птиц изучалась при планетарном небе, синхронизированном с естественным, потом азимут неба был изменен и, наконец, возвращен в исходное положение. При повороте азимута планетарного неба направления движений птиц также менялись в соответствующую сторону. Авторы считают, что звездное небо птицы используют для компасной ориентации, но не для навигации. Другой исследователь (Ф. Рабэл, Дания) изучал ориентацию в круглых конусообразных клетках у птиц (садовая славка, пеночка-весничка, горихвостка), которые отлавливались в Дании и перевозились на другие места (до 530 км на восток и 330 км на юг). Во всех случаях ориентация птиц менялась.

Автор предполагает, что эти изменения связаны с изменением направления на промежуточные цели на трассах перелета в результате перевозки, допуская, однако, возможность использования птицами звездного неба.

Группа исследователей из ФРГ (В. Вилчко, Х. Хэк, Ф. Меркел), работы которых по магнитной ориентации зарянок известны, сообщили новые данные. Как весной, так и осенью они изучали направленность ночной активности зарянок под открытым небом в круглой клетке, у которой с помощью колец Гельмгольца магнитный север был смещен на 115° — на восток-юго-восток. Во всех случаях как при ясном, так и облачном небе подопытные птицы показали статистически достоверное предпочтение направлений, соответствующих правильному направлению сезонных миграций относительно измененного магнитного меридиана. Контрольные птицы в клетке при неизменном магнитном поле предпочитали правильные направления относительно естественного магнитного поля. Авторы предполагают, что первичной является магнитная ориентация, пользуясь которой молодые птицы учатся определять направление по звездному небу.

В пользу магнитной ориентации молодых птиц косвенно говорят также данные, приведенные в сообщении В. Сауэрна (США). Он изучал влияние магнитных помех на поведение птенцов (возраст от 2 до 20 дней) чайки *Larus delawarensis*, которые в ориентационной клетке показывают статистически достоверное предпочтение юго-восточному направлению, приблизительно совпадающему с направлением отлета этого вида. При высокой интенсивности магнитных помех (магнитного «шторма») ориентация птенцов в юго-восточном направлении нарушалась.

В докладах Г. Михельсона, Е. Вилкса и К. Лиена содержался обзор результатов, полученных в опытах с круглыми клетками при изучении хоминга речных чаек и миграционной ориентации зарянок. В некоторых случаях была установлена способность птиц выбрать правильное направление без использования астроориентиров. В опытах с применением неподвижных светящихся точек у зарянок наблюдается постепенное смещение предпочитаемого направления движений (обычно против часовой стрелки), которое напоминает компенсаторные реакции при астроориентации.

Симпозиум конгресса «Человек и птицы: рост угрозы химического загрязнения» собрал особенно большое количество участников. Он был открыт докладом канадского ученого Р. Кейса. Остатки хлорорганических соединений у птиц находят давно, но лишь недавно внимание было обращено на тяжелые металлы. Из хлорорганических соединений ДДЕ (метаболит ДДТ), а также РСВ (полихлорбифенил) промышленного происхождения найдены фактически у всех рассмотренных птиц. Наибольшее количество этих соединений обнаружено у хищников-орнитофагов, ихтиофагов и планктонофагов. Из тяжелых металлов у сухопутных и водных птиц встречается меркурий. Наиболее высок его уровень у хищников, добывающих зерноядных животных и у ихтиофагов.

Швед А. Иохнелс показал, что в перьях тетеревятников из музейной коллекции содержание меркурия увеличилось после 1940 г., когда алкилмеркуриевые соединения стали использовать в Швеции для протравливания семян. В перьях скопы и чомги также найден меркурий, что объясняется увеличением промышленного стока некоторых заводов. Р. Хес с сотрудниками доложили о проведенных испытаниях коммерческих препаратов полихлорбифенила на кряквах, фазанах, виргинской куропатке и перепелах двухнедельного возраста, которых 5 дней кормили пищей, обработанной этим препаратом. И. Прест и Д. Ретклиф (Великобритания) изучили действие хлорорганических инсектицидов на птиц. Хищные птицы могут получить увеличенное количество их при пролете через сильно загрязненные места и при добыче зерноядных птиц.

Влияние этих веществ зависит от ряда причин. Сублетальный эффект проявляется при размножении. У хищников утоньшается скорлупа яиц, птицы разбивают яйца, уменьшается выход молодых и в конечном счете птицы становятся неспособными к кладке яиц. Д. Андерсен и И. Хикей (США) подтвердили гипотезу Д. Рэтклифа, что в некоторых популяциях хищников за последние 20 лет произошли изменения в скорлупе яиц и в весе. Это в свою очередь, привело к гибели кладок. Особенно заметны эти изменения у сапсана, а также у птиц-ихтиофагов и др.

И. Коман (Нидерланды) остановился на общих аспектах проблемы. Загрязнение среды токсическими соединениями является дополнительной угрозой птицам. Большую смертность вызывает попадание ядов в корма, которыми питаются птицы, например при протравливании перед посевом семян зерновых и бобовых аддрином, дилдрином, алкилмеркурием. В Англии, Нидерландах, Швеции их применение было одной из главных причин уменьшения численности хищных птиц.

Помимо указанных вопросов большое место в работе конгресса занимали экологические сообщения, касающиеся как экологии отдельных видов, так и экологии популяций. Авторы настоящей статьи не коснулись их в своем сообщении, поскольку анализу этих направлений посвящены специальные заметки и статьи других участников конгресса, подробно анализирующих работу экологических секций.

XVI Орнитологический конгресс состоится в 1974 г. в Австралии.

Ю. А. Исаков, А. А. Кищинский

ЭКОЛОГИЯ НА XV МЕЖДУНАРОДНОМ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

На XV Международном орнитологическом конгрессе более 80 докладов из 233 было посвящено различным сторонам экологии птиц. Большое внимание уделили популяционной экологии отдельных групп и видов птиц, в особенности динамике их численности, питанию, трофическим взаимоотношениям и этологическим аспектам экологии. Однако конгресс был лишь центральным событием в серии орнитологических собраний организованных в Нидерландах в августе — сентябре 1970 г. До и после конгресса, а также в период его работы проходили заседания Международного союза прикладной орнитологии, Международного совета охраны птиц, Исполнительного комитета Международного бюро по изучению водоплавающих птиц, Третьего международного симпозиума по вопросам учета птиц, Рабочей группы по методике учетов птиц и картирования их ареалов, Группы по разработке схемы регистрации птичьих гнезд, Международного комитета по вопросам кольцевания птиц, Европейского центра по координации работ в области кольцевания птиц (ЭУРИНГ), Постоянного комитета по координации исследований морских птиц, Орнитологической группы Научного комитета по антарктическим исследованиям, Рабочей группы по изучению зерноядных птиц (в рамках Международной биологической программы).

Весь цикл орнитологических собраний занял 24 дня, отчего лишь очень немногие орнитологи смогли присутствовать до конца. В результате этого на самом конгрессе почти полностью отсутствовали специалисты, интересующиеся вопросами прикладной орнитологии, в том числе и голландские орнитологи.

Вопросы динамики популяций обсуждались наиболее всесторонне на примере тетеревиных птиц. В докладах, основанных на многолетних исследованиях, были высказаны весьма различные точки зрения на факторы, лежащие в основе значительных колебаний численности этих птиц в бореальных и арктических районах северного полушария. Основным фактором, регулирующим численность тундровой куропатки на Аляске, признается зимняя гибель молодняка. Она определяет процент первогодков в гнездовой популяции (Р. Виден, США, Дж. Себерге, Канада). Численность голубого грауса на о. Ванкувер зависит от послегнездовой смертности молодняка, интенсивность которой связана с плотностью популяции вида (Дж. Бенделл, Ф. Цвиккель, Канада). Шотландские исследователи (А. Уотсон, Р. Мосс), продолжая свои многолетние наблюдения за граусом, пришли к выводу, что ведущим фактором, определяющим плотность популяции этого вида, служат особенности территориального поведения птиц различных возрастных групп, обусловленные качеством молодняка, а следовательно, и физиологическим состоянием самок в период, предшествующий размножению. У белой куропатки в Норвегии годы высокой численности следуют за годами пика численности грызунов. Возможно, что с этим связано увеличение гибели яиц от хищников в годы высокой плотности населения этого вида (С. Майрбергет).

Вместе с тем было показано, что хищничество не определяет динамики популяций тетеревиных птиц ни в сложной экологический системе (В. Галушин, Е. Лихопек, СССР) ни в простейшей тундровой системе кречет — тундряная куропатка (Ф. Гудмундсон, Исландия). Упомянем, кстати, что эксперименты с хищниками (Х. Мюллер, США) показали, что решающую роль в выборе ими добычи имеет выработка специфического типа поиска, развивающая иногда тенденцию к ловле «необычной» добычи. Последнее заслуживает внимания с точки зрения роли хищников как «биологических регуляторов» в экосистемах. Как видимо, взгляды разных исследователей на одну и ту же проблему оказались весьма различными и сопоставление их было очень полезным.

Немало интересного сообщили исследователи, пытающиеся разобраться в тонких механизмах биологии размножения птиц. Так, была высказана гипотеза (П. Уорд, Англия) о принципе синхронизации гнездового цикла в колониях африканского красноклювого ткачика (*Quelea quelea*). Численность этого вида огромна, а половой цикл эндогенен и протекает у разных особей чрезвычайно несинхронно. Эта особенность наряду с подвижностью птиц обеспечивает им возможность размножаться в любой год. В каждой отдельной колонии гнездование происходит исключительно дружно, что способствует уменьшению потерь от хищников. Синхронизация размножения достигается поведенческой адаптацией: готовые к размножению самцы начинают строить общее гнездо. Это стимулирует присоединение к ним других физиологически готовых к гнездованию самцов и самок из постоянно мигрирующей «несинхронной» по составу местной популяции. Сходное явление — синхронизация кладки яиц у европейских скворцов путем «социальной стимуляции» — наблюдается в Бельгии (Р. Ферхайен). хайен).

Высказана мысль (У. Сафриель, Израиль), что максимальная величина кладки яиц у выводковых птиц определяется балансом энергии, затрачиваемой родителями на охрану гнезда и птенцов и получаемой ими с кормом, при том или ином обилии пищевых объектов. В слишком больших выводках птенцы гибнут чаще. Мысль эта представляется нам интересной, но не универсальной. Приведены данные о понижении выживаемости птенцов в больших выводках птенцовых птиц в результате установления в гнезде слишком высокой температуры и перегрева их (Я ван Бален, А. Каве, Нидерланды). Предполагается, что терморегуляция в гнезде является одним из факторов эволюции величины кладки. Общее положение о позитивной корреляции между интенсивностью размножения и ежегодной смертностью не подтвердилось в исследованиях, посвященных экологии куликов (О. Хилден, Финляндия). Установлено, что результаты размножения в большой степени определяются «социальными», внутрипопуляционными взаимоотношениями. В работе Д. Коульсона (Англия) было показано, например, что выживаемость птенцов моевки (*Rissa tridactyla*) значительно выше в центре колонии, где гнездятся старые птицы, как правило, образующие постоянные пары. У более молодых птиц состав пар меняется чаще, особенно после неудачного размножения. Такие пары обычно гнездятся позже, располагаются по периферии колонии, и самки откладывают меньше яиц.

Интересные наблюдения проведены за страусами в пустыне Намиб, в Юго-Западной Африке (Е. Зауер, ФРГ). В необычно дождливую весну 1969 г. там развилась чрезвычайно богатая растительность, что обусловило вспышку размножения страусов. Однако чрезмерная сексуальная мотивация взрослых птиц, стимулированная обилием пищи, имела следствием слишком раннее «изгнание» молодых птиц и даже птенцов, которые образовывали самостоятельные стаи до 700 особей. Это вызвало проявление гомосексуального поведения, абортирование яиц и пр. У дроздовидной камышовки обнаружена полигамия у старых самцов (трех и более лет), занимавших наилучшие участки. Молодым самцам доставались худшие местообитания, и они были моногамны (Р. Пельтцер, Люксембург). Известное положение школы Уинн — Эдвардса о том, что плотность популяции регулируется территориальными и социальными поведенческими механизмами, получило новое подтверждение в исследованиях биологии большой синицы (А. Дондт, Бельгия) и грача (Г. Даннет, Англия). В результате работы с мухоловкой-пеструшкой (Х. Штернберг, ФРГ) высказано мнение, что сущность «привлечения» птиц-дуплогнездников состоит в том, что искусственные гнездовья дают возможность размножаться годовалым половозрелым особям, которые и формируют новую популяцию. Для советских орнитологов эта мысль уже давно не нова. Л. Бэттеном (Англия) было рассмотрено формирование самостоятельной оседлой городской популяции черного дрозда в Лондоне.

У черноголовых ткачиков (*Ploceus cucullatus*), имеющих до восьми типов окраски яиц, путем экспериментов с подкладкой яиц обнаружено, что самки выбрасывают яйца, наиболее отличающиеся от их собственных кладок. Предполагается, что адаптивный смысл полиморфизма яиц — защита от гнездового паразитизма кукушки (*Chrysococcyx caprius*), откладывающей также политипические яйца, не всегда совпадающие по окраске с яйцами хозяина (Дж. Виктория, США).

Экология питания птиц была освещена несколько слабее, что объясняется общей направленностью конгресса. Пожалуй, наиболее интересными были доклады нидерландских ученых о питании куликов и гаги в заливе Ваддензе, где они бывают весьма многочисленны. В них приведены тонкие наблюдения над способами добывания пищи разными видами птиц и делаются попытки количественно оценить степень воздействия птиц на численность беспозвоночных, служащих им кормом (Я. Хульшер, Ц. Свеннен, С. Тьяллинги, В. Вольф).

Считается, что свойственные многим видам большие скопления для ночевки и отдыха возникли как адаптация против хищничества и влияния неблагоприятной погоды. В работах по изучению биологии египетской цапли (В. Зигфрид, ЮАР) и белой трясогузки (А. Захави, Израиль) подчеркивается еще одна важнейшая функция этих скоплений — поддержание внутрипопуляционных контактов, обеспечивающих более успешные поиски и использование пищевых ресурсов. Предполагается, что эволюция этой биологической особенности видов связана в первую очередь с приспособлением к условиям добывания корма.

В обзоре, представленном В. Яппом (Англия), была высказана весьма верная мысль, что положение о невозможности существования в одном и том же месте видов с очень сходной биологией, известное как «гипотеза Гаузе» и выведенное в основном из модельных экспериментов на микроорганизмах, далеко не всегда справедливо для сложных естественных экосистем. Из более частных заключений, стоит упомянуть гипотезу Д. Рипли (США) о том, что небольшое количество видов и низкая абсолютная численность птиц в высокогорьях Гималаев объясняется пищевой конкуренцией, которую создают многочисленные мигранты, не всегда близкие в систематическом отношении к местным видам. Это предположение заслуживает изучения, в частности в районах южного полушария, где зимуют многие палеарктические птицы. Сходным воп-

росам было посвящено интересное исследование «пищевой дивергенции» у различных видов чаек в Исландии (А. Ингольфсон, США).

Большой интерес вызвали экологические доклады, сделанные советскими учеными Э. В. Кумари, Х. А. Михельсоном и другими. Мы не останавливаемся на них, так как эти работы хорошо известны нашим орнитологам.

Ряд секционных заседаний был специально посвящен экологии большой синицы, мухоловки-пеструшки, грача и других врановых, турухтана, чаек, водоплавающих птиц, морских птиц. Из этих сообщений необходимо отметить доклад об экологии новозеландской утки (*Hymenolaimus melanocephalus*), для которой впервые описаны гнездо, пуховые птенцы, особенности питания и сексуального поведения, необычные для группы речных уток (Дж. Киир, Англия). Впервые описана биология кустарницы (*Atrichornis clamosus*) (Ф. Робинсон, Австралия).

Хорошим дополнением к экологическим докладам послужила демонстрация фильмов. Хотя большинство из них было посвящено поведению птиц, многие давали наглядное представление об особенностях жизни птиц в разных природных условиях. Особенно интересны были фильмы о жизни странствующего альбатроса (Л. Тиккелл, Англия), южноафриканской олуши (Г. Брекхьюзен, М. Джарвис, ЮАР), стенолаза (Э. Вальдхор, ФРГ), хищных птиц Испании, в том числе *Aquila heliaca adalberti* (Ф. Барнабе, Р. Треку, Испания), птиц Центральной и Восточной Африки (А. Рут, Англия; А. Сарро, Испания), Новой Зеландии (Ц. Вейсманн, Дания), Галапагосских островов (Г. Бартоломью, США) и другие.

Анализируя в целом экологические работы, представленные XV орнитологическому конгрессу, можно заключить следующее.

1. Количественно доминировали аутоэкологические исследования, а работ по синэкологии и роли птиц в экосистемах, ведущихся за рубежом в довольно большом объеме, было очень мало. Только в некоторых упомянутых выше докладах о питании птиц развивались биоценологические идеи.

2. В аутоэкологических работах определилось господство «популяционно-динамического» подхода. При этом популяция рассматривается как система со сложной структурой и функциональной организацией, гибко реагирующая на изменения среды и адаптирующаяся к этим изменениям. Исследуются изменения не только численности, но и структуры популяций, связанные как с внешними факторами, так и со специфическими особенностями реакции разных внутрипопуляционных групп. Такой подход доказал свою плодотворность и стал теперь наиболее принятым в мировой науке.

3. Устанавливаются тесные контакты экологии с этологией — наукой о поведении, следовательно, — об обмене информацией и ее восприятии в популяциях. Изучение поведения, «социальной структуры» популяций, внутрипопуляционных контактов и территориальных отношений очень широко проводится при разрешении экологических проблем. Пожалуй, наиболее интересные экологические сведения были изложены на симпозиумах, посвященных вопросам поведения. В известной мере это объясняется направленностью, данной всему конгрессу его организаторами, но в целом характерно для современного этапа развития орнитологии. Этологические исследования в СССР заслуживают значительно большего развития, чем они имеют теперь, и могут быть использованы для решения конкретных практических задач.

4. На XV конгрессе не было сделано особенно крупных обобщений в области экологической теории. Современный этап изучения экологии птиц — время накопления и осмысливания большого нового фактического материала. Поэтому преобладают работы на довольно частые темы, но выполняются они на высоком научном и техническом уровне. Доложенные работы, как правило, проводились в течение ряда лет; они основываются на большом количестве новых данных, полученных с применением современных методик, необходимой исследовательской техники и статистического анализа. В зарубежной экологии широко внедряются физиологические методы исследования, используются биохимические показатели (химический состав пищи, содержание жира в тканях, затраты мышечного белка и др.), телеметрия, киносъемка, звукозапись и пр. Применение новых, более тонких методов исследования позволяет получать принципиально новые научные результаты.

ЮБИЛЕИ

КОНСТАНТИН АЛЕКСЕЕВИЧ ЮДИН

(к 60-летию со дня рождения)



3/VI 1972 г. исполнилось 60 лет известному орнитологу, одному из видных советских зоологов, Константину Алексеевичу Юдину.

Интерес к избранной области науки определился у него еще в пору отрочества, при первом знакомстве с птицами. К. А. Юдин родился в г. Красноярске в семье служащего. Многие годы Константин Алексеевич занимался самообразованием, в 14 лет он уже работал препаратором, изготовлял чучела на заказ. Тогда же приступил к сбору научной орнитологической коллекции, которая, задолго до прихода К. А. Юдина в Зоологический институт АН СССР, заняла свое место в его фондах, пройдя придирчивый просмотр академика П. П. Сушкина. Заочное общение с этим крупнейшим ученым оказало в дальнейшем серьезное влияние на выбор К. А. Юдиным жизненного пути, и

даже особенно любимая П. П. Сушкиным группа птиц — сокола — стала первым предметом его обстоятельного изучения.

В 1931—1933 гг. Константин Алексеевич в качестве техника, а позднее — охотоведа занимался охотоустройством в магистральных районах бывшего Приенисейского края, и в составе Елогуйско-Тазовской экспедиции посетил район р. Таза. В 1934 г. он поступил в Красноярский пединститут на должность препаратора и заведующего кабинетом зоологии. Одновременно начал заниматься на вечернем отделении естественного факультета этого института. С 1936 г., продолжая учение, К. А. Юдин ведет как ассистент практические занятия со студентами, а в 1939 г. уже читает курсы зоологии позвоночных, эмбриологии и гистологии. В том же году, после окончания института, остается преподавателем при кафедре зоологии.

В 1944 г. по представлению профессора А. Я. Тугаринова, заведывавшего тогда Отделом наземных позвоночных и хорошо знавшего с детства талантливого юношу, К. А. Юдин был приглашен в аспирантуру ЗИН АН СССР. Здесь он показал себя зоологом с широким научным кругозором и ярко выраженным интересом к теоретическим проблемам. Вся последующая жизнь и научная деятельность Константина Алексеевича, — а они для него неотделимы, — неразрывно связаны с этим центральным зоологическим учреждением страны, в котором он руководит Лабораторией орнитологии и герпетологии.

Глубокое знание объекта исследований в природе, по коллекциям и литературе, позволило К. А. Юдину, изучавшему в аспирантуре морфологию и систематику птиц, придать с самого начала этим исследованиям эколого-морфологическую направленность. В кандидатской диссертации «Эколого-морфологический обзор соколиных птиц», защищенной в 1948 г., он поставил и блестяще разрешил вопрос об адаптивном значении структур, не связанных с современными условиями существования. Он показал искусственность деления признаков на «адаптивные» и «филогенетические», а также необходимость использования при изучении филогенетических отношений жизненно важных особенностей строения. Таким образом, уже в первом своем крупном исследовании К. А. Юдин не только сделал серьезный шаг вперед, по сравнению с его учителем П. П. Сушкиным, но и почти на четверть столетия опередил ведущего систематика США Э. Майра, определив «вскрытие связи хода исторического развития органических форм с условиями среды» как одну из центральных задач систематики. Эта работа, содержащая полную ревизию господствовавшего принципа построения системы класса птиц, получила высокую оценку специалистов и была удостоена премии имени П. П. Сушкина.

Не оставляя в дальнейшем своих ранних интересов в области авифаунистики и экологии, К. А. Юдин направил основное внимание на развитие столь успешно начатых им исследований по функциональной морфологии и филогении птиц. Исходя из необходимости изучения в первую очередь жизненно важных систем органов для реконструкции конкретного хода эволюции и, следовательно, филогенетических отношений изучаемой естественной группы, он в числе наиболее актуальных задач эколого-морфологических исследований птиц назвал изучение процессов отыскивания и добывания пищи, а также передвижения в пространстве во всем его многообразии. Именно трофическим и локомоторным адаптациям К. А. Юдин уделил особое внимание при разработке естественной системы ржанкообразных; при этом был использован огромный сравнительный материал по многим другим группам птиц. Отдельным результатам этих исследований посвящены публикации: «Кинетизм черепа чайковых и чистиковых», «О механизме нижней челюсти ржанкообразных, трубконосых и некоторых других птиц», «Пропатагиальный аппарат ржанкообразных», «О некоторых приспособительных особенностях крыла трубконосных птиц» и др. В итоге была написана монография «Филогения и классификация ржанкообразных». Это — первый в мировой орнитологической науке опыт применения эколого-морфологического метода при построении естественной системы крупного отряда птиц со сложными филогенетическими отношениями. За этот труд К. А. Юдину была присуждена в 1966 г. ученая степень доктора биологических наук.

При изучении трофических приспособлений ржанкообразных в центре внимания Константина Алексеевича были морфологические адаптации их челюстного аппарата, а также биологическое значение разных типов кинетичности черепа в пределах всего класса птиц. Многолетнее исследование этой проблемы увенчалось изданием в 1970 г. фундаментальной работы «Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц». В ней, подвергнув тщательно аргументированной критике ряд ошибочных положений американского ученого У. Дж. Бока, К. А. Юдин впервые обосновал принципиально важную гипотезу о создании активной напряженности верхней челюсти как о наиболее ранней, первичной, функции кинетизма черепа птиц, который был лишь очень слабо выражен у первоптиц. Этим убедительно показано, насколько серьезный общебиологический интерес имеет функционально-морфологическое изучение челюстного аппарата птиц, помогающее расшифровать одно из ключевых звеньев эволюционного процесса, сформировавшего современный класс птиц.

Наряду с выдающимися исследованиями по сравнительной и функциональной морфологии, филогении и систематике птиц К. А. Юдин внес немалый вклад в авифаунистику и экологию (все его публикации содержат оригинальные данные об образе жизни и поведении отдельных видов), в изучение птиц Сибири, Арктики и Антарктики, в аэродинамику и прикладную зоологию.

Особого упоминания заслуживает неослабное внимание К. А. Юдина к теоретическим и методологическим проблемам зоологической науки. Последовательному рассмотрению принципиальных и методических вопросов систематики животных он посвятил цикл докладов и статей, начиная с выступления на I Всесоюзной орнитологической конференции в 1956 г. («О задачах морфологических исследований в области орнитологии») и кончая блистательным докладом «О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных» на научной сессии ЗИН АН СССР в 1972 г. Первое выступление для большинства зоологов СССР стало программой и руководством, второе — вызвало бурную дискуссию: в нем К. А. Юдин предлагает деление систематики на диагностический, классический филогенетический и морфо-биологический уровни, что позволяет не только ориентироваться в современных направлениях зоологической науки, но и объективно оценивать отдельные системы животных, а также выявлять первоочередные задачи дальнейших специальных исследований и их научно обоснованное планирование.

К. А. Юдин хорошо известен не только как высококвалифицированный специалист-зоолог широкого профиля, но и как деятельный биолог-эволюционист. Его убежденные, тщательно аргументированные выступления, проникнутые духом борьбы с проявлениями идеализма в биологии, а также публикации направлены к защите и дальнейшему развитию всегда с позиций последовательного диалектического материализма идей Ч. Дарвина, В. О. Ковалевского, П. П. Сушкина, А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена. К. А. Юдин предъявляет самые высокие требования к результатам научных исследований и относится непримиримо к поверхностным, поспешным выводам. Его собственные труды неизменно отличают оригинальность творческого замысла, теоретическая глубина, тщательность проработки материала и ясная форма изложения. Работы К. А. Юдина пользуются безусловным признанием в нашей стране и за ее рубежами.

Велики заслуги Константина Алексеевича в деле воспитания научных кадров зоологов разных специальностей в Зоологическом институте и за его пределами. Он умеет, не стесняя научных интересов собеседника, направить его мысли по правильному руслу, помочь определить задачи исследования и его место в цепи перспективных проблем. В таких беседах, как и в письмах, К. А. Юдин сообщает много новых, не опубликованных им фактов и оригинальных мыслей, не опасаясь, что идеи, которыми он так богато и щедро одаряет окружающих, будут кем-то использованы. Работать рядом с К. А. Юдиным и постоянно учиться у него — счастье для всех, кто имеет такую возможность.

Остается пожелать Константину Алексеевичу новых поисков и радостных открытий, раздвигающих горизонты нашей науки, здоровья и удачи во всем.

Е. В. Козлова, И. А. Нейфельдт, Б. В. Некрасов

СОДЕРЖАНИЕ

СИСТЕМАТИКА

Б. К. Штегман. О филогенетических взаимоотношениях между семействами Gaviidae и Podicipedidae 6
В. Д. Ильичев. Об использовании биоакустических исследований для целей орнитологической систематики 20
Л. С. Степанян. О некоторых свойствах высших таксономических категорий (теоретический аспект) 28

СРАВНИТЕЛЬНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

К. А. Юдин. К функциональной морфологии вторично прокинетического черепа птиц (о значении praeethmoideum у ржанкообразных) 35
Н. Н. Карташев. Некоторые особенности строения глаза птиц 40
Ф. Я. Дзержинский. К функциональной морфологии челюстного аппарата глухаря 54
М. А. Кузьмина. Некоторые различия в летательном аппарате алтайского и темнобрюхого уларов 69
В. Д. Анисимов. Изучение строения и функционирования звукопередающей системы среднего уха обыкновенной неясыти методом моделирования 76

ФИЗИОЛОГИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ

И. А. Шилов. Некоторые перспективы развития эколого-физиологического направления в орнитологии 88
Н. Н. Гуртовой, В. Б. Садовников. Обоняние птиц 94
В. Р. Дольник, В. М. Гаврилов. Полуколичественный метод регистрации линьки у воробьиных птиц 110
Н. В. Кокшайский. Методы визуализации добычи у птиц 126

ЭКОЛОГИЯ, ФАУНИСТИКА, ОРНИТОГЕОГРАФИЯ

Общие вопросы

А. И. Иванов. Еще раз о фаунистике . . 136
Л. А. Портенко. Изменчивость ареалов птиц 143
Р. Н. Мекленбурцев. История орнитологических исследований Узбекистана 150
Г. Т. Мустафаев. Обзор орнитологических исследований в Азербайджане за советское время 163
Т. П. Шеварева. О наличии географических популяций у свиязи в пределах СССР . . . 184

ПТИЦЫ АРКТИКИ И СУБАРКТИКИ

А. А. Кищинский. К экологии белой куропатки на Новосибирских островах 198

ПТИЦЫ ЛЕСОВ

Э. В. Ивантер. Глухарь и белая куропатка в Карелии . . 205
И. А. Нейфельдт, Н. С. Панькин. Трехперстка в Приамурье 227

ПТИЦЫ СТЕПЕЙ И ПУСТЫНЬ

Р. А. Мирзобоходуров. Материалы по биологии малой горлицы в северном Таджикистане 233
А. Н. Послwoвский. К орнитогеографической характеристике Северного Прикаспия 238

ПТИЦЫ ГОР

А. Ф. Ковшарь, Э. И. Гаврилов, Э. Ф. Родионов. О биологии тусклой зарнички 253
Л. И. Тараненко. Новые материалы по экологии райской мухоловки . 268

ПТИЦЫ ВОДНОЙ СРЕДЫ

В. В. Строков. Зимовки водоплавающих птиц у Черноморских берегов Кавказа 274

ПТИЦЫ АНТРОПОГЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ

В. Ф. Рябов. Изменения авифауны степей Северного Казахстана под влиянием антропогенных факторов 279

МИГРАЦИИ ПТИЦ

М. И. Лебедева. К изучению трансконтинентальных связей некоторых куликов Сибири 298
А. М. Судиловская. О залетах фрегатов в Советский Союз 307
К. П. Филонов. Некоторые географические особенности структуры и сезонной динамики синичьих стай 311

ПАЛЕОРНИТОЛОГИЯ

Е. Н. Курочкин. Обзор палеогеновых птиц Азии 317
Н. И. Бурчак-Абрамович. Ископаемые птицы палеолитических стоянок Кавказа 329
И. В. Марисова. Антропогеновая орнитофауна Подольских пещер 334

МЕТОДИКА ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Г. Н. Севастьянов. Учет тетеревиных в подзоне средней тайги Коми АССР 339
Б. А. Загряжский, А. В. Масс, А. Г. Черный. Использование киносъемки для изучения локационного поведения ушастой совы 347
Петер Секе. Орнитомузыкология 349

МЕДИЦИНСКАЯ ОРНИТОЛОГИЯ

В. Е. Флинт, В. А. Смирнов, А. А. Пчелкина. Птичьи базары восточного Мурмана как элементарные очаги некоторых инфекций 351
В. П. Сиденко, В. С. Греков. О некоторых видах перелетных птиц Западного Причерноморья и их возможной связи с арбовирусами . . . 353

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

К биологии и распространению красноголового королька на Кавказе. *Р. Л. Бёме, Е. Н. Степанян.* — О гнездовании поручейника в Прибайкалье. *В. И. Безбородов.* — О зимнем населении птиц субальпийского пояса Центрального Кавказа. *К. А. Воронкова, Е. С. Равкин.* — Голос птенцов и слетков ушастой совы. *В. С. Воронецкий.* — Залеты черной кряквы на Камчатку. *Н. Н. Герасимов.* — Некоторые данные по биологии стрепета. *Э. Н. Голованова.* — Се-

зонные изменения гистологической структуры щитовидной железы зяблика. *И. Н. Добрынина.* — Некоторые дополнительные сведения о птицах Среднего Сихотэ-Алиня. *С. В. Елсуков.*—Новые данные об альпийской завирушке в Грузии. *Р. Г. Жордания.* — Данные по экологии и этологии серого сорокопута. *М. Н. Журавлев, М. Б. Панцелюзин.* — Гибель перелетных птиц в пустыне. *В. А. Зархидзе.* — О характерных хищных птицах Юго-Восточного Алтая. *Э. А. Ирисов.* — О распространении и биологии кудрявого пеликана в дельте Амударьи. *К. Кенжегулов.* — Материалы по биологии воробьиных птиц низовьев Сырдарьи. *Г. С. Кисленко.* — Питание домового сыча в Северном Приаралье. *В. С. Лобачев, Г. И. Шенброт.* — О редких птицах Мелитопольщины. *В. И. Лысенко.* — К гнездованию белоножки в Таджикской ССР. *Р. И. Малышевский.* — Ушастая сова в Ленинграде. *Е. Н. Мартынов.* — Пеликаны и баклаланы Западной Сибири. *Т. В. Молчанова.* — О прокормлении птицами иксодовых клещей в сосново-лиственных лесах Западного Саяна. *Р. Л. Наумов, Г. С. Кисленко.* — О новых и редких птицах Южного Сахалина. *В. А. Нечаев.* — Новая находка саванной овсянки в СССР. *М. А. Омелько.* — К экологии малого острокрылого дятла. *В. М. Поливанов, Н. Н. Поливанова.* — Бурый голубь на оз. Балхаш. *Б. А. Подковыркин.* — К биологии обыкновенной пустельги в Тамбовской области. *А. Д. Полякова, В. Р. Радецкий.* — Гнездостроение у некоторых видов пустынных птиц. *Т. С. Пономарева.* — Некоторые черты биологии чешуйчатого крохаля в Южном Приморье. *Н. Н. Пугачук.* — Залет туркестанской камышовой овсянки в окрестности г. Орджоникидзе (Центральный Кавказ). *Н. В. Селегененко.* — Случай столкновения чернозобого дрозда с самолетом. *А. М. Сёма.* — К биологии кавказского тетерева. *З. Д. Сихарулидзе.* — Наблюдения на глухарином току в Подмосковье. *В. М. Смирин, Ю. М. Смирин.* — Плавающие журавли. *В. П. Соляников.* — О зимней авифауне Восточного Памира. *Л. С. Степанян.* — О движениях головы ушастой совы при определении направления на источник звука. *А. Г. Черный.*

ХРОНИКА

В. Д. Ильичев, Э. В. Кумари, Е. Н. Курочкин, Х. А. Михельсон, Л. А. Портенко, В. Э. Якоби. XV Международный орнитологический конгресс 419

Ю. А. Исаков, А. А. Кищинский. Экология на XV Международном орнитологическом конгрессе 425

ЮБИЛЕИ

Константин Алексеевич Юдин (к 60-летию со дня рождения). — *Е. В. Козлова, И. А. Нейфельдт, Б. В. Некрасов* 428

CONTENTS

SYSTEMATICS

B. K. Stegman. On the phylogenetic relationships between the families of Gaviidae and Podicipedidae 6
V. D. Iljichev. On the utilization of bioacustic investigations for the purpose of ornithological taxonomy 20
L. S. Stepanyan. On some characteristics of the superior taxonomic categories (theoretical aspect) 28

COMPARATIVE AND FUNCTIONAL MORPHOLOGY

K. A. Yudin. To the functional morphology of the secondary prokynetic skull of birds (about the significance of praeethmoideum in Charadriiformes) 35
N. N. Kartashev. Some pecularities of the structure of eye in birds . . . 40
F. Y. Dzerdzinsky. To the functional morphology of the jaw apparatus of *Tetrao urogallus* 54
M. A. Kuzmina. Some distinctions in the apparatus of flying in *Tetraogallus altaicus* and *Tetraogallus himalayensis* 69
V. D. Anisimov. Investigation of the structure and function of the sound-communicating system in the middle ear of Strix aluco by the modelling method 76

PHYSIOLOGY AND ORIENTATION

I. A. Shilov. Some prospects of progress of eco-physiological trend in ornithology 88
N. N. Gurtovoy, V. B. Sadovnikov. Olfaction in birds 94
V. R. Dolnik, V. M. Gavrilov. Half-quantitative method of registration of moult in passerine birds 110
N. V. Kokshaysky. Methods of visualization of prey in birds 126

ECOLOGY, FAUNISTICS, ORNITHOGEOGRAPHY

GENERAL PROBLEMS

A. I. Ivanov. Once more about faunistics . . . 136
L. A. Portenko. The alteration of areas in birds 143
R. N Meklenburtsev. History of the ornithological investigations in Uzbekistan 150
G. T. Mustafaev. Review of ornithological investigations in the Soviet Azerbaijan 163
T. P. Shevareva. On the presence of geographical population in *Anas penelope* in USSR . . 184

BIRDS OF ARCTIC AND SUBARCTIC

A. A. Kishchinsky. To the ecology of *Lagopus lagopus* on the Novosibirsky Islands 198

BIRDS OF FORESTS

E. V. Ivanter. *Tetrao urogallus* and *Lagopus lagopus* in Karelia 206
I. A. Neifeldt, N. S. Pankin. Turnix tanki in the Amur region 227

BIRDS OF STEPPES AND DESERTS

R. A. Mirzobochodurov. Materials to the biology of *Streptopelia senegalensis* in the Northern Tajikistan 233
A. N. Poslavsky. To the ornithogeographical characteristics of the Northern Caspian region . . . 238

BIRDS OF MOUNTAINS

A. F. Kovshar, E. I. Gavrilov, E. F. Rodionov. On the biology of *Phylloscopus inornatus humei* 253
L. I. Taranenko. New data about the ecology of *Terpsiphone paradisi* 268

BIRDS OF WATER HABITATS

V. V. Strokov. Wintering of water birds on the Black Sea shore in the Caucasus 274

BIRDS OF ANTHROPOGENIC LANDSCAPES

V. F. Ryabov. Alterations in the avifauna of steppes in the Northern Kazakhstan under the influence of anthropogenic factors . 279

MIGRATIONS OF BIRDS

M. I. Lebedeva. To the investigation of the transcontinental connections of some Limicolae in Siberia 298
A. M. Sudilovskaya. On the occasional visits of Fregata in the Soviet Union 307
K. P. Filonov. Some geographical pecularities of the structure and seasonal dynamics of tit flocks. 311

PALEORNITHOLOGY

E. N. Kurochkin. The review of the paleogenic birds in Asia 317
N. I. Burchak-Abramovich. Fossil birds in the paleolytic settlements of the Caucasus 329
I. V. Marisova. The anthropogenic ornithofauna of the Podolian caves 334

METHODS OF ORNITHOLOGICAL INVESTIGATIONS

G. N. Sevastyanov. Counting of Tetraonidae in the sub-zone of middle taiga of Komi ASSR 339
B. A. Zagryashsky, A. V. Mass, A. G. Cherny. The utilization of filming for the investigation of the locational behaviour of *Asio otus* . 347
Peter Seke. Ornithomusicology 349

MEDICAL ORNITHOLOGY

V. E. Flint, V. A. Smirnov, A. A. Pchelkina. Bird «bazaars» in the Eastern Murman as elementary nidus of some infections 351
V. P. Sidenko, V. S. Grekov. On some species of migrating birds of the Western Black Sea region and their possible relationships with arboviruses 356

SHORT COMMUNICATIONS

CHRONICLE

JUBILEE

ОРНИТОЛОГИЯ

выпуск 11

Тематический план 1974 г. № 203

Редактор *Г. М. Полехова* Технический редактор *З. С. Кондрашова*

Корректоры *И. А. Большакова, Н. П. Стерина, А. А. Алексеева*

Сдано в набор 16/VII 1973 г. Подписано к печати 27/XII 1973 г.
Л-58591 Формат $70\times108^{1}/_{16}$ Бумага тип. № 1 Физ. печ. л. 27,25
Усл. печ. л. 38,15 Уч.-изд. л. 38,73 Изд. № 1658 Зак. 200 Тираж 1440 экз. Цена 4 руб.

Издательство Московского университета. Москва, К-9. ул. Герцена, 5/7
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы