

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology  
*Издаётся с 1992 года*

Том XIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

# 2005 № 279

## СОДЕРЖАНИЕ

---

- 111-131 Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? Д. Н. КАШКАРОВ
- 132-136 Последнезимний период у кулика-воробья *Calidris minuta*. В. К. РЯБИЦЕВ
- 136-137 Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* на Амударье. Г. А. ЛУНИНА
- 137-138 К демографии нырковых уток Кандалакшского залива. В. В. БИАНКИ
- 138-139 О питании птиц волосатыми гусеницами. В. И. ЛИТУН
- 139-140 Малая гага *Polysticta stelleri* в Литве. А. ПЯТРАЙТИС
- 140-141 О необычном поведении самки хохлатой чернети *Aythya fuligula* при выводке. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 141-142 О гнездовании чижика *Carduelis spinus* на северо-востоке Ленинградской области. Е. Н. СМИРНОВ
- 143 О гнездовании глухаря *Tetrao urogallus* выше границы леса на Северном Урале. Н. Д. НЕЙФЕЛЬДТ, А. В. БОБРЕЦОВ
- 

Редактор и издаатель А. В. Бардин  
Кафедра зоологии позвоночных  
Санкт-Петербургский университет  
Россия 199034 Санкт-Петербург

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology  
*Published from 1992*

Volume XIV  
Express-issue

2005 № 279

## CONTENTS

---

- 111-131 Is evolution adaptational and what is specific signs?  
D.N.KASHKAROV
- 132-136 Post-nesting period in the little stint *Calidris minuta*.  
V.K.RYABITSEV
- 136-137 The Eurasian collared dove *Streptopelia decaocto*  
on Amu Darya. G.A.LUNINA
- 137-138 On demography of diving ducks of Kandalaksha Bay.  
V.V.BIANKI
- 138-139 On predation of birds on hairy caterpillars. V.I.LITUN
- 139-140 The Steller's eider *Polysticta stelleri* in Lithuania.  
A.PETRAITIS
- 140-141 Unusual behaviour of a female of the tufted duck *Aythya fuligula* defending chicks. N.N.BEREZOVIKOV
- 141-142 Breeding biology of the siskin *Spinus spinus* in north-east  
of Leningrad region. E.N.SMIRNOV
- 143 On breeding of the capercaillie *Tetrao urogallus*  
above the tree-line in North Ural.  
N.D.NEUFELDT, A.V.BOBRETSOV
- 

*A.V.Bardin, Editor and Publisher*  
Department of Vertebrate Zoology  
S.Petersburg University  
S.Petersburg 199034 Russia

## Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки?

Д.Н.Кашкаров

Второе издание. Первая публикация в 1939\*

Мы представляем себе эволюцию, как процесс адаптивной дивергенции. Филогенетическое развитие, эволюция — это процесс приспособления видов и более крупных групп к изменяющейся среде с вымиранием менее приспособленных. “Причём приспособлением мы обозначаем такие изменения структуры и функций органов, которые оказываются полезными для их обладателей при происходящих изменениях внешней среды” (Sewertzow 1931). С нашей точки зрения, адаптация универсальна. Организм, не приспособленный к среде обитания, не может существовать. Факт процветания вида в тех или иных условиях есть показатель его приспособленности к этим условиям. Создаётся приспособленность путём естественного отбора. Таковы представления у дарвинистов.

Однако имеется и иное мнение. В книге Шелла “Evolution” (Shull 1936) мы читаем: “Несомненно существовало и существует преувеличенное представление о приспособленности животных и растений; многие признаки, считавшиеся некоторыми натуралистами за адаптивные, вероятно, вовсе не имеют полезного значения; другие черты, являющиеся полезными, не имеют существенного значения для процветания их обладателей”. Шелл считает, что приспособительными являются признаки некоторых крупных групп — классов (рыб, птиц). Но уже другие классы позвоночных не обнаруживают столь явной приспособленности, а среди беспозвоночных приспособленности не обнаруживают даже типы. Среди отрядов млекопитающих (более изученной группы) рукокрылые, ластоногие, киты, сирены хорошо приспособлены к их среде обитания; имеются приспособительные черты и в других отрядах. Яркие примеры приспособленности можно найти среди семейств. Но для родов труднее доказать приспособительное значение отличительных признаков. Так, например, пантеры и ягуары образуют род *Felis*, а рыси род *Lynx*. Одно из различий между ними состоит в том, что первая группа имеет одним верхним ложнокоренным зубом больше, нежели последняя. “Почти непостижимо,— говорит Шелл,— чтобы это различие имело какое-либо функциональное значение в жизни этих животных”. Приспособительное значение других отличий между ними, например, в размерах, мало в сравнении со значением характерных черт семейства, к которому принадлежат оба рода.

“В различиях между двумя видами того же рода обычно невозможно видеть какой-либо адаптации”, — продолжает Шелл. Обычно эти различия касаются размеров и окраски. Различия обычно бывают небольшими. На-

\* Кашкаров Д.Н. 1939. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? //Зоол. журн. 18, 4: 612-630.

пример, различия в размерах между бурундуками (род *Eutamias*) не превышают 10% их величины, и полосы на теле у одного вида менее бросаются в глаза, чем у другого. Но все они легко заметны благодаря этим полосам (см. табл. XXIV — Anthony 1928). Различия между видами дикобразов заключаются в различиях цвета волос, ширины светлых и тёмных колец на них. Эти признаки не могут являться адаптивными. “Является исключением,— говорит Шелл,— если различие между двумя видами того же рода выгодно для того или иного вида”. В мнении некоторых, что отсутствие возможности признать такого рода отличия адаптивными объясняется лишь нашим незнанием, Шелл видит намерение “удалить камень преткновения с пути одной из теорий эволюции (*particular theory of evolution*)”.

Раз приспособленность падает от более крупных единиц к меньшим, то “если происхождение разных групп таково, как это рисует система, т.е. сперва возникает вид, который постепенно вырастает в высшие группы, то адаптация отстает от эволюции. Это имеет важное значение по крайней мере для двух теорий эволюции”.

Если бы это было так, то наше вышеуказанное представление об эволюции было бы неправильным, так как, согласно этому представлению, вид распадается на новые виды, более приспособленные к существующим условиям или соответствующие иным условиям, в которые вид попадает благодаря переселению или изменению среды на месте.

У Шелла, хотя он прямо этого не говорит, имеется определённая тенденция против указанного дарвинистического представления об эволюции. Он начинает свои сомнения с адаптивности, а затем переходит на естественный отбор как фактор эволюции. А без естественного отбора дарвинистическое представление об эволюции рушится.

“История эволюционной теории,— говорит Шелл,— находилась под господством желания объяснить адаптацию... Быстрое принятие дарвиновского учения об отборе явились отчасти следствием очевидного отношения её к проблеме полезности. Многие модификации учения об естественном отборе, как теория полового подбора, теория предостерегающей окраски, учение о мимикрии и т.д.,— всё это результаты господствовавшего убеждения, что всё в живой природе каким-то способом полезно для обладателя” (с. 233). Шелл приводит целый ряд примеров, с его точки зрения, совершенно бесполезных и даже вредных признаков: шипы, рога, другие выросты на теле мезозойских рептилий, вымерших млекопитающих, чудесные формы радиолярий, скульптура и окраска раковин моллюсков, лежащих в илу, обнаруживающиеся часто лишь после полировки, чёрный peritoneum многих позвоночных и т.д. Говоря о том, что Дарвин и Ромэнс много спорили о том, что уже малые отличия могут служить успехом и что некоторые черты, казавшиеся бесполезными, оказались потом полезными, Шелл продолжает: “Оптимист или тот, кто желал бы любой ценой считать естественный подбор руководящим эволюцией, может ожидать, что раз столь многие незначительные признаки оказались полезными, то и все будут со временем таковыми. В настоящее время, однако, эту позицию могут разделять лишь два разряда людей: оптимисты и те, кто закрывает свои глаза” (с. 235. Разрядка моя — Д.К.). Таким образом, возражения против адаптивности видовых признаков переходят в

критику естественного отбора и борьбы за существование, т.е. в критику дарвинизма. Шелл ссылается на работу Пирля (1930).

Нападки на естественный отбор как фактор эволюции встречаются, особенно в последнее время, у зарубежных биологов очень часто. Робсон и Ричардс (Robson, Richards 1936) прямо говорят: “Коротко говоря, мы не думаем, чтобы естественный отбор можно было оставить без рассмотрения как возможный фактор эволюции. Однако в пользу его столь мало положительных доказательств, так много говорит против него, и так много ещё недоказанного, что мы не имеем никакого права приписывать ему главную причинную роль в эволюции” (с. 316). Признаки, отличающие близкие виды, по мнению этих двух авторов, адаптивны лишь при усиленном воображении.

Таким образом, вопрос о видовых признаках, о том, адаптивны они или нет, приобретает самое актуальное значение. От того, как мы сумеем на него ответить, зависит, признаем ли мы эволюцию адаптивным процессом, осуществляемым на основе естественного отбора, или должны будем искать какое-либо другое объяснение.

Возьмём примеры, приводимые Шеллом. Было бы действительно странно, если бы мы диагностические признаки различных близких видов и подвидов бурундуков *Eutamias* сочли за адаптивные. Чем отличаются между собою виды и подвиды бурундуков? Немного меньшими, немного большими размерами. Окрашен посветлее или потемнее. Несколько иной цвет полосок на спине и боках, на лице. Иного оттенка уши. Хвост подлиннее или покороче; то же и стопа. Эти признаки нельзя считать такими, которые могут дать перевес в борьбе за существование, могут иметь значение на весах, когда идёт речь о жизни и смерти, о выживании приспособленного или гибели неприспособленного.

То же самое следует сказать и об американских дикобразах рода *Erethizon*. Вот, например, отличия *E. erixanthum* от *E. dorsatum*: “походит на *E. dorsatum*, но иначе окрашен; длинные волосы с зеленовато-жёлтыми кончиками. Вся длина 32 дюйма, хвост 6.5 дюймов; стопа 4.2 дюйма”.

Если мы возьмём наших полёвок *Microtinae*, то виды одного рода, помимо окраски меха (причём отличия эти не слишком резки), отличаются размерами, относительной длиной хвоста, числом “мозолей” на стопе, самыми тонкими отличиями в числе петель входящих и выходящих углов на коренных зубах. Более чем сомнительно адаптивное значение этих признаков. И даже отличия между родами в большинстве случаев не могут иметь веса при решении вопроса: жизнь или смерть. Например, у рода *Phaiomys*: “Третий верхний коренной зуб имеет с наружной и внутренней стороны лишь по 3 выдающихся угла. Первый нижний коренной зуб обыкновенно имеет 5 замкнутых эмалевых пространств”. У рода *Pitymys*: “Третий верхний коренной зуб имеет с внутренней стороны 4 выдающихся угла. Первый нижний коренной зуб имеет 6 замкнутых эмалевых пространств” (Виноградов — Млекопитающие СССР, 1933).

Такого же порядка и отличия между видами птиц. Взять, например, пеночек (род *Phylloscopus*). К чему сводятся у них так называемые видовые признаки? Наличие или отсутствие жёлтой полоски поперёк поясницы, окраска внутренних опахал некоторых рулевых перьев, окраска полоски,

идущей поперёк крыла, полоска на темени, есть окраска брови или нет, каёмки вершин на наружных опахалах третьестепенных маховых, относительная длина отдельных маховых перьев (обычно очень незначительные различия), цвет ног, различия в размерах тоже незначительные. Такого же порядка отличия будут и между жаворонками *Alaudidae*. Среди рептилий, например, видовые отличия видов рода *Ablepharus* сводятся к тому, один или два лоботеменных щитка, цельный или разбитый на группы ряд верхнепресничных щитков, число чешуй вокруг середины туловища, наличие или отсутствие продольных белых чёрточек на спине.

Как будто Шелл прав: видовые признаки не имеют адаптивного значения. На самом же деле здесь имеется глубокое недоразумение, заключающееся в том, что с м е ш и в а ю т с я подлинные видовые отличия, важные для вида, те, которые дали ему возможность определиться как виду, дали ему возможность распространиться в области, не занятой исходной родоначальной формой, дали возможность процветать, и те признаки, которые являются для нас отличительными признаками, но не имеют, может быть, особого значения для самого их обладателя.

Настоящие видовые признаки — это те, которые дают виду преимущество в борьбе за существование, делают его победителем в жизненной борьбе, позволяют ему расселиться в новые зоны, отдают в его обладание территорию, которой не может завладеть другой вид, или позволяют двум видам, живущим рядом, не вступать друг с другом в борьбу, а каждому занимать свою “нишу” в природном комплексе.

Такие признаки сравнительно редко бывают морфологическими, чаще всего они физиологические или психологические, выражающиеся в поведении, в реакциях вида на те или иные условия, в отношении к физическим факторам среды, в выборе местообитания, мест для размножения, в питании и т.д.

Для классификации видов, для системы, эти признаки, точнее свойства вида, неудобны; основываясь на них, более чем трудно построить систему, и вовсе невозможно — определительные таблицы. А потому для классификации мы берём внешне заметные признаки: размеры, цвет, морфологические отличия.

Однако не следует думать, что создаваемая нами система является искусственной на том основании, что мы берём для её построения не те признаки, которые являлись ведущими в процессе видообразования или в эволюции других систематических групп: невозможная вещь, чтобы организм, изменяясь физиологически, не изменялся так или иначе внешне, так как физиологические отличия всегда коррелитивно связаны с морфологическими. Два вида, возникшие из одного корня, адаптировавшиеся к различным условиям, наверняка будут отличаться какими-либо и внешними признаками, иногда совсем мелкими, иногда более значительными. Эти признаки — сопутствующие, сопровождающие. Они могут быть полезными. Тогда отбор будет действовать вдвойне, закрепляя и физиологические отличия и морфологические. Сопутствующие признаки могут быть вредными, тогда вопрос будет идти о том, что перевесит: физиологический полезный признак или вредный морфологический, его сопровождающий, или же внешние сопровождающие признаки; признаки-попутчики могут быть ин-

дифферентными, не подлежащими действию отбора, например, слабые отличия в окраске, какие-либо изменения в рисунке на теле, волоски и т.п. Таковыми в подавляющем большинстве случаев являются так называемые видовые признаки, примеры которых мы приводили выше, лишь редко являющиеся адаптивными.

Различая виды или другие мелкие систематические единицы по признакам-попутчикам, мы в большинстве случаев независимо от нас самих выделяем формы, различные и экологически. Так как, однако, между степенью адаптивности физиологического признака и размерами морфологических отличий пропорциональной зависимости нет, то, строя систему по признакам-попутчикам, мы нередко можем и ошибиться, отнеся к одному виду формы экологически различные или расчленив единый вид на несколько подвидов. Этим и объясняются разногласия авторов относительно числа видов в роде, относительно монолитности вида или состава его из ряда подвидов. Чтобы этого избежать, при установлении видов или подвидов (рас) мы должны учитывать и экологию исследуемых форм, проверять систему экологией. Следует признать совершенно правильным мнение Кендлера (Kändler 1932) о том, что для определения расы рыб одних морфологических признаков недостаточно, что необходимо учитывать и такие биологические данные, как место и время нереста, распределение яиц и личинок и т.д. Лишь в этом случае мы сумеем выделить в нашей системе формы, вычленившиеся в природе, как особые подвиды или даже виды. Материал для эволюции давали неиндивидуальные признаки-попутчики.

Этот вопрос правильно освещает А.Н.Северцов. Говоря о возражениях, сделанных против дарвиновского учения на том основании, что будто бы и теория естественного отбора не в состоянии объяснить возникновение индифферентных признаков, Северцов пишет: “Мы могли бы поставить вопрос иначе и спросить, действительно ли направление дивергентной эволюции маленьких систематических групп было обусловлено теми биологическими “индивидуальными” признаками, которые мы используем для целей нашей классификации, действительно ли дивергентная эволюция происходила по нашим систематическим признакам, а не по другим, которых систематики не принимают во внимание? Мы должны были бы ответить на вопрос утвердительно, если бы животные, принадлежащие к малым систематическим группам, подвидам, видам и родам, различались лишь индивидуальными признаками, которые используются систематиками. Но мы знаем, что это не так: в организации животных, принадлежащих к различным видам любого рода, существуют совершенно константные различия, оставляемые систематиками в стороне, так как эти признаки не удобны для целей классификации. Систематика, само собою разумеется, выбирает такие признаки, которые подходят для целей диагностики, и рассматривает главным образом те внешние признаки и отличия, по которым виды легко могут быть определены без анатомического или экологического исследования” (Северцов 1931). И далее: “Виды животных отличаются друг от друга не только теми признаками, которые мы используем для целей наших классификаций, но также большим количеством других морфологических и физиологических признаков, которых наши классификационные и определительные таблицы не рассматривают в своих целях... Зоологи

знают, что виды отличаются друг от друга инстинктами, привычками, местом обитания". Приведя несколько примеров биологически (экологически — Д.К.) отличающихся видов и проводя параллель их с породами домашних животных, различаемых по экстерьеру, но отличающихся важными для человека и оправдывающими отбор внутренними морфологическими и физиологическими признаками, Северцов говорит: "Мы имеем право сделать отсюда вывод, что видообразование было обусловлено в большинстве случаев не индифферентными признаками, на которых мы основываем наши систематические категории, но теми биологически важными при данных условиях существования отличиями, о которых мы говорили".

Точку зрения Северцова на видовые отличия и систематические признаки надо признать совершенно правильной. Лишь такого взгляда может держаться биолог, стоящий на эволюционной точке зрения. Отличия, служившие материалом для отбора в борьбе за существование, и приведение к дивергенции некоей формы на два подвида или вида — это одно, а мелкие систематические признаки, дающие возможность различать последние,— другое.

Сходную мысль высказал и Люндегорд (1937): "Невероятно, чтобы отбор был направлен исключительно или даже главным образом на морфологические признаки, с которыми до сих пор работает генетик, и лишь отчасти — на физиологические, которые мы ещё не в состоянии ясно понять. Задача экспериментальной экологии — найти признаки, имеющие решающее значение при отборе, т.е. обуславливающие "приспособления", и исследовать их количественно. В предшествующих главах мы показали, какое значение имеют такие признаки, как специфическая интенсивность ассимиляции, положение оптимума ассимиляции, интенсивность дыхания, осмотическое давление клеточного сока, сопротивление увяданию, объём корневой системы и т.д. Можно, конечно, предположить существование корреляции между физиологическими и определёнными морфологическими признаками и в связи с этим сохранение последних, хотя первоначально в борьбе за существование они не подвергаются отбору. Такие признаки, как окраска цветов, форма лепестков венчика, детали формы листьев, волосяной покров и т.д., имеют большую частью небольшое экологическое значение, но могут оказаться ценную помочь при распознавании разных экологических форм". Иначе говоря, они могут служить систематическими признаками.

У растений, как организмов неподвижных, морфологические внешние признаки чаще будут отвечать экологическим особенностям. Растение может приспособляться, изменяясь физиологически, но не может изменять поведения, менять местообитание, как животное. А с физиологическими особенностями у растений чаще связаны структурные, т.е. морфологические. Но несомненно, что ведущими являются физиологические особенности. Это прекрасно можно иллюстрировать на сортах культурных растений, где распознавательными признаками могут служить мелкие и сами по себе, быть может, индифферентные в смысле отбора (остистость, форма колоса, окраска колосковой чешуи, форма килевого зубца и т.д.), а ведущим мотивом отбора является то или иное, вообще говоря, физиологическое свойство: продуктивность, засухо- или морозоустойчивость, скороспелость и т.д.

Примеров можно и не приводить: их слишком много, и они хорошо известны. А ведь “селекция представляет собой эволюцию, направляемую волей человека” (Вавилов 1934).

В растениеводстве и в ботанике меньше возможности, выделяя виды, просто отличные по внешним признакам, ошибиться и разделить экологически тождественные формы. Эта возможность больше в зоологии. Поэтому здесь ещё более необходимо, выделяя виды или подвиды, проверять результаты просмотром экологических или физиологических особенностей выделяемых форм. С уверенностью говорить о том, что перед нами две различные систематические формы, мы можем лишь в том случае, если между ними имеются какие-либо экологические отличия: различия в выборе местообитания, различия в питании, в сроках размножения, в постройках нор или гнёзд и т.д.

Современная систематика, часто пренебрегающая этим важнейшим контролем, ограничивающаяся чисто внешним рассмотрением музейных экземпляров, шкурок и спиртовых экземпляров, как бы тщательно она их ни изучала, хотя бы биометрически, идёт по неверному пути. Безусловно, минусом является то обстоятельство, что этикетки музейных экземпляров, как общее правило, имеют указание на географический пункт нахождения особи, но не имеют указания хотя бы на биотоп, в котором данный экземпляр найден.

На этот недостаток систематики указывал П. В. Серебровский на заседании Экологического комитета Ленинградского общества естествоиспытателей (8 марта 1934). Он подчёркивал, что “вид” представляет собой нечто большее, чем отличительные морфологические особенности самца и самки. Серебровский приводит в качестве примера характеристику семейства вороновых птиц из книги Гартерта (Hartert) “Die Vögel der palaarktischen Fauna”. Характеристика дана чисто внешне морфологическая. Серебровский считает, что вороновые характеризуются ещё целым рядом экологических признаков, которые заставляют отнести их к числу наиболее совершенных птиц (максимальная приспособляемость, развитая психика, малая специализация, к числу признаков которой относится всеядность). Это даёт заметно более богатую характеристику, чем щетинки над ноздрями, щитки на плоснах и чешуйки на маховых, как укороченных, так и не укороченных... В конце концов маховых могло бы быть, вероятно, и одиннадцать и девять.

Серебровский подчёркивает разницу между методом познания и методикой распознавания и характеристики группы с определительной таблицей. Это совершенно правильно. А ведь наша систематика в нашем современном понимании — это путь познания естественных отношений между группами животных, познание их филогенеза, а вовсе не каталог и не ключ для определения. Поэтому экологической характеристики вида никогда не следует забывать.

Обратимся к конкретным примерам. Рассматривая подвиды и виды с морфологической и экологической точек зрения, мы найдём среди них целую градацию случаев. В ряде случаев мы сможем констатировать наличие экологических отличий без каких бы то ни было морфологических, или эти последние будут настолько малы и заходить друг за друга, что их можно будет установить лишь биометрическим путём.

В других случаях при наличии явных экологических отличий, как обитание в разных зонах (а следовательно, иное отношение к климатическим факторам или к ландшафту), в разных биотопах, различное питание, иной суточный ритм и т.д., мы найдём и выраженные морфологические отличия. Но отличия эти такого рода, что ни в коем случае не могут служить сами по себе шансом в жизненной борьбе, являясь лишь сопутствующими отличительными признаками. В третьем ряде случаев отличия морфологические будут иметь приспособительное значение, но суть не в них, а в более важных экологических отличиях. Наконец, есть и такие видовые морфологические отличия, которые могут иметь существенное значение.

Как правило, начало дивергенции идёт с физиологии, с изменения психологии, отношения вида к среде. Потом появляются отличия морфологические. Но это, конечно, лишь правило, а не закон: могут и сразу появляться морфологические отличия, дающие преимущество в борьбе.

Мысль о первоначальном изменении поведения, о примате экологического обособления высказал А.Н.Промптов (1933). Но он почему-то считает эти изменения фенотипическими, называя подобные случаи экоизолятами, лишь впоследствии переходящими в экогенотипы. Сходную мысль о первоначальности изменения поведения высказывает и Шелфорд в работе о семействе *Cicindellidae* (он считает, что раньше всего появляются *mores*, т.е. группы, отличающиеся экологически) и В.В.Станчинский в статье об экологическом формировании фаун.

В качестве примера экологического изменения без морфологического можно привести зяблика *Fringilla coelebs* (Промптов), который в Московской области разился на две формы: одна гнездится в лесу таёжного типа, смешанном со значительной примесью ели, другая — в невысоких и редких, с полянками, еловых и сосново-еловых рощах (более новая стация). Эти две формы зяблика, “формы настоящего леса и светлой молодой рощи, по-иному строят гнёзда, что указывает на их расхождение как форм”. Промптов за неимением точных данных не утверждает, что здесь уже имеется генетическая изоляция, но во всяком случае здесь имеется начало дифференциации вида.

Другой пример, в котором при явном экологическом отличии между двумя формами морфологические отличия могут быть уловлены лишь биометрически, представляют формы *Chermes*, описанные Н.С.Холодковским, а затем Ю.А.Филипченко (1916). Два вида хермесов (*Chermes abietis* L. и *Ch. strobilobius* Kalt.), согласно Холодковскому, “представляют собою каждый не один вид или ряд форм, а два совершенно раздельных и нигде не соприкасающихся вида или ряда форм, два совершенно независимых цикла развития, один с миграцией, а другой без неё”. Холодковский разделил ввиду этого *Chermes abietis* L. на два вида: *Ch. viridis* Ratz. (с миграцией) и *Ch. abietis* Kalt. (без миграции), точно так же и прежний *Ch. strobilobius* Kalt. на вид того же имени (с миграцией) и *Ch. lapponicus* Cholodk. (без миграции). Каждая пара видов мало отличается морфологическими признаками, так что на основании только последних подобные виды друг от друга почти неразличимы; они резко отличаются по циклу развития: *Ch. viridis* Ratz. и *Ch. strobilobius* Kalt. имеют двухлетний цикл развития, у них имеется ми-

грация с ели на лиственницу, и партеногенез чередуется с существованием самцов и самок; у *Ch. abietis* Kalt. и у *Ch. lapponicus* Cholodk. наблюдается исключительный партеногенез, цикл развития однолетний и миграций нет.

Холодковский называет указанные виды “биологическими видами” или видами-братьями. Филипченко склонен считать их подвидами. Некоторые авторы рассматривают их, как параллельные ряды одного и того же вида. Но дело не в том, “формы” ли это, “подвиды”, или “виды”. А суть в том, что между ними есть совершенно определённые различия, что различия эти экологического порядка таковы, что могут давать известный “шанс” в борьбе за существование, служить той добавкой, которая увеличивает стойкость формы в данных условиях и ведёт к её выживанию, и что морфологические отличия между ними настолько малы, что с помощью обычных систематических приёмов различия между этими формами установить нельзя.

Другой пример резких экологических различий при ничтожных, находящихся, лишь биометрически устанавливаемых отличиях морфологических мы видим в сельдях северной части Атлантики.

Вдоль берегов Северного моря, в Скагерраке, Каттегате, живёт так называемая северная сельдь *Clupea harengus* L. Рыболовы-практики давно различали сельдей с Доггер Банка и от берегов Шотландии, из Скагеррака и от берегов Норвегии. Среди последних различали несколько различных форм: весеннюю, крупную, жирную и т.д. Но с точки зрения обычной систематической все эти формы представляют один единственный вид. При помощи биометрического метода Гейнке (Haincke), как известно, удалось установить, что здесь мы имеем дело с вполне различными местными расами, с точно определённой областью обитания, в пределах которой данная раса ежегодно совершает правильные миграции (переселения). Морфологические отличия между этими расами, например, в величине, числе позвонков настолько незначительны, что установить эти расы на основе обычных отличительных признаков систематики было нельзя. Это можно было сделать только путём изучения варьирования более чем 60 отдельных признаков, характеризуя каждую расу комбинацией всех средних величин различных признаков.

Мельчайшие отличия в этих признаках сами по себе не имеют, конечно, адаптивного значения и не могли служить базой для дивергенции форм. Дивергенция эта могла иметь место только на основе общих биологических условий существования и размножения этой рыбы. В самом деле, гидрологические условия оказываются чрезвычайно существенными для рас сельдей. Каждая из них имеет иное отношение к температуре и солёности морской воды. Одна раса живёт в Немецком море, к востоку от берегов Англии, заходя в южную часть Скагеррака и в Каттегат. Нерестится эта раса осенью при температуре в 10-13° и при солёности в 3.4-3.5%. Другая раса держится в северной части Северного моря, у берегов Шотландии и Шотландских островов, размножается в июле и августе в атлантической воде 3.5% солёности. Третья раса (норвежская сельдь) живёт восточнее шотландской, у берегов юго-западной Норвегии, нерестится вдоль последних весною, в феврале-марте, при температуре 4-6° и в воде солёности 3.4-3.3%.

Каждая из этих рас имеет точно определённые места нереста с определёнными свойствами воды и дна. Косяки их могут быть с полной точно-

стью найдены в определённое время года в определённых местах, так как они совершают свои миграции не беспорядочно, а в соответствии с перемещениями водных масс, имеющих подходящие гидрологические условия (Книпович 1938). Каждая раса держится, следовательно, в воде с определёнными свойствами.

Чем определяется эта приуроченность? Ответ на этот вопрос дают, мне кажется, исследования ряда американских авторов, показавших, что концентрация водородных ионов в воде является фактором, в своём распределении совпадающим с распределением животных.

Шелфорд и Пауэрс (Shelford, Powers 1915) показали, что изучавшиеся ими рыбы являются крайне чувствительными к малейшим уклонениям в сторону щёлочности или кислотности, к различиям в температуре воды до  $0.2^{\circ}\text{C}$ , к ничтожным примесям сероводорода. Эти авторы считают, что этой чувствительностью рыб в значительной мере объясняются миграции рыб, а также и то обстоятельство, что многие расы являются локальными. Шелфорд (1923), основываясь и на своих работах, на работах Уэллса (Wells 1915) и данных работы с Олли (Shelford, Allee 1919), показал, что у 10 видов Септранхиды и Сириниды оптимум содержания водородных ионов лежит между 7.1-8.4, т.е. наилучшая для них вода — щелочная и что такая именно вода — в наиболее излюбленных этими видами местах.

Пауэрс (1921) показал, что некоторые виды морских рыб как в природе, так и в лабораторных условиях обнаруживали явное предпочтение воде с низким содержанием водородных ионов, тогда как другие вели себя индифферентно к колебаниям этого фактора в широких пределах.

Пауэрс (1922а,б) в более поздних работах показал, что чувствительность морских рыб к содержанию водородных ионов в большей или меньшей степени обусловливается тем, что от содержания последних зависит способность поглощать кислород из воды, при малом его содержании; те рыбы, которые наиболее устойчивы к колебаниям концентрации водородных ионов, являются наиболее космополитичными. А способность рыбы поглощать при малом содержании кислород при данном pH зависит от резервной щёлочности крови. Крог и Литч (Krogh, Leitch 1919) ещё раньше установили значительные отличия в способности изменять напряжение кислорода в крови у карпа, угря и щуки, с одной стороны, и у некоторых морских рыб, с другой — и показали, что у рыб наблюдается различная степень приспособленности для жизни в условиях низкого давления кислорода. Те же авторы нашли, что низкая температура снижает способность чистого гемоглобина (вероятно, и крови) переносить кислород. Этим объясняется то, что форель при низкой температуре поглощает во вполне насыщенной воде меньше кислорода. С атлантической сельдью таких исследований не сделано, но можно быть совершенно уверенным в том, что на примере трёх названных рас этой сельди мы имеем пример распадения вида на мелкие систематические единицы, основой которого являются не морфологические различия, а физиологические особенности крови, на которых базируются уже различия в процессе дыхания и отличия экологические, т.е. отношения форм к среде, их миграции и т.д.

Я остановился на этом примере подробно потому, что здесь можно было конкретизировать мысль, что истинными признаками вида, определяющими

его успех в борьбе за жизнь, являются не морфологические отличия, а другие, которых систематик не может учесть в своих определительных таблицах.

Мне думается, что такого же рода отличия физиологического прежде всего и на базе их создающегося экологического порядка существуют и между гокчинскими форелями, возведыми в ранг подвидов, хотя географически они не дифференцированы. Будучи трудно различимы морфологически, будучи связаны переходами, формы эти хорошо обособлены экологически. Среди них имеются две озёрные формы, занимающие разные зоны в озере — *Salmo ischchan ischchan* и *Salmo ischchan danilewskii*; одна — полу-проходная (*S. i. aestialis*) и две проходных, из которых одна мечет икру в среднем течении рек (*S. i. gegarkuni*), другая — в верховьях (*S. i. jalam*). У них разное время нереста, разная пища. Здесь, мне кажется, не может быть сомнения в том, что такое разделение площади и производительных сил озера, его кормовых ресурсов и нерестилищ между различными формами (подвидами) одного вида ведёт к тому, что каждая из них находится в более благоприятных условиях, нежели в том случае, если бы вид был вполне однороден. Занимая различные ниши в ценозе озера, эти формы полнее используют производительные (кормовые, нерестилища и т.д.) силы водоёма.

Такое же адаптивное значение имеют и расы рыб, названные Л.С.Бергом (1934) озимыми и яровыми. У целого ряда видов рыб имеются эти расы, обособившиеся экологически и отчасти морфологически, но не разошедшиеся географически, занимающие один географический ареал. Одни из них размножаются весной, проводя в водоёме, где мечут икру, зиму; другие размножаются летом, не проводя здесь зимы. Л.С.Берг указывает на физиологическую подкладку этого явления: “Озимые расы рыб требуют для созревания икры и молок пребывания в более или менее холодной речной воде в течение нескольких месяцев. Яровые расы нуждаются в пребывании не в такой холодной речной воде”. Конечно, и смысл этого явления тот же самый — занятие видом большей площади (в итоге), лучшее использование производительных сил водоёма; и причина развития рас — в появлении физиологических различий, связанных, возможно, также с дыханием, температурой, питанием и т.д.

В других случаях, в которых дивергенция может быть и более древней и не быть таковой, видовые отличия явственны и без биометрии, виды легко различимы; но отличия эти такого рода, что они не могут “дать шанса”. Следовательно, не по этим признакам шла дивергенция. А виды эти занимают разные зоны, т.е. являются адаптированными к разным климатическим условиям, занимают иные биотопы (адаптация к иным эдафическим условиям, к иной растительности), обладают различной физиологией, поведением. В качестве первого примера, правда, с изложенной выше точки зрения не исследованного, можно привести различные виды ящериц.

Быстрая ящурка *Eremias velox* Pall. — обитатель среднеазиатских пустынь — широко в них распространена. В горах северо-западной Ферганы и юго-западного Семиречья её заменяет очень к ней близкая форма, которая одними считается за подвид, большинством же специалистов — за особый вид — *Eremias nikolskii* Bedriaga. Морфологические отличия, заставляющие выделить эту форму, заключаются в различии числа бедренных пор и в том, что нижний носовой щиток у *E. velox* обычно касается межчелюстного,

а у *E. nikolskii* не касается. Сюда ещё надо присоединить признак, ставящий, по Шнитникову, вне сомнения видовую самостоятельность *E. nikolskii*. Признак этот — окраска молодых, которые у *E. nikolskii* очень резко отличаются как от молодых *E. velox*, так и от молодых *E. multiocellata*. А именно, у *E. velox* молодые экземпляры имеют отчётливо выраженную продольную полостчатость, у *E. multiocellata* обнаруживают в окраске ясную пятнистость, у *E. nikolskii* имеют рисунок переходного характера.

Если бы мы сочли за видовые признаки указанные отличительные признаки близких видов *E. velox* и *E. nikolskii*, то не могли бы признать их адаптивными, не могли понять их значения как “шанса”; но, с другой стороны, *E. velox* — обитатель пустынных равнин, *E. nikolskii* живёт в горах на высоте 1600-1800 м н.у.м. в лесной зоне и в каменистых биотопах. Не отличия в окраске молодых особей, не число бедренных пор и не отношение носового щитка к межчелюстному дали возможность *E. nikolskii* выйти из условий пустынного комплекса и войти в другую зону, а какие-то физиологические отличия (*E. nikolskii* имеет одно происхождение с *E. velox*). Их никто не исследовал, но в существовании их можно не сомневаться.

То же самое, конечно, имеет место и в случае с *Ablepharus pannonicus* Licht. (ранее *A. deserti* Str.) и *Ablepharus alaicus* Elpatiewsky, из которых один является видом пустынным, другой — горным.

*Citellus suslicus* Güld. и *C. rufescens* Keys. et Blas. представляют два прекрасно обособленных вида, отличающихся, например, тем, что у рыжеватого суслика задняя ступня голая, с волосами лишь по бокам её и у самой пятки, а у крапчатого она покрыта волосами почти до основания пальцев; далее, эти виды значительно разнятся по величине, по окраске. Различия очень явственные. Но и они такого рода, что вряд ли могли служить признаками, по которым отбор создавал эти виды. Эти различия тоже являются лишь отличительными признаками, настоящими же видовыми (в эволюционном, дарвиновском смысле понимания вида) признаками являются экологические отличия между этими двумя видами, базирующиеся, конечно, на физиологических отличиях.

Приводим выдержку из находящейся в печати работы В.И.Тихвинского и Е.Ф.Сосниной “Опыт исследования экологии *Citellus suslicus* методом экологических индикаторов” (1939). Сравнивая экологию двух видов суслика — *C. suslicus* и *C. rufescens*, авторы отмечают, что “фенологические явления у *C. rufescens* идут интенсивнее и дружнее, отдельные индивиды жиреют быстрее, биотический потенциал воспроизведения больше, но и сопротивления среды в период утробного развития больше, в связи с чем коэффициент интенсивности размножения равен и даже несколько меньше, чем у *C. suslicus*. Для изменения суточной активности *C. suslicus* характерна одновершинная кривая, для *C. rufescens* — двухвершинная. Эти различия отражают различия климатических условий ареалов обоих видов. *C. rufescens* обитает восточнее, в подверженных засухам заволжских степях, *C. suslicus* населяет лесостепную зону средней полосы европейской части СССР с более мягким и влажным климатом. Особенности экологии *C. rufescens* — приспособление к засушливому климату. Сжатый период размножения и большая быстрота накопления жира связаны с краткостью времени, благо-

приятного для жизни суслика; большое сопротивление среды в период утробного развития вполне понятно, если мы учтём, что рыжеватый суслик начинает и заканчивает спаривание уже в течение двух-трёх недель по пробуждении и многие суслики недостаточно упитаны для того, чтобы довести до конца развитие всех закладывающихся эмбрионов. Двухвершинная кривая суточной деятельности — также приспособление к климату. Рыжеватый суслик избегает жаркого и сухого полудня засушливого климата".

Из приводимой выдержки следует, что между указанными двумя видами сусликов существуют экологические различия явно адаптивного характера.

К сожалению, у нас мало работ, которые трактовали бы поставленный нами вопрос. В тех же случаях, когда были поставлены соответствующие исследования, мы видим, что суть заключается в дивергенции видов или подвидов не только в морфологических отличиях, но и в физиологии и базирующейся на ней экологии.

Здесь вполне уместно сослаться на прекрасные экспериментальные исследования Н.И.Калабухова (1938) над экологическими различиями у близких видов. Автор исследовал несколько сотен особей четырёх видов: *Citellus suslicus* Guld., *C. rugtaeus* Pall., *Apodemus flavicollis* Melch. и *A. sylvaticus* (L.).

Между близкими видами первой и второй пары, отличающимися незначительными морфологическими особенностями, оказались значительные экологические различия, имеющие адаптивный характер. Например, *Apodemus sylvaticus* оказалась значительно более чувствительной к воздействию света и температуры, чем *A. flavicollis*, температурный оптимум у неё выше, нежели у последней. Эти особенности понятны, если принять во внимание, что лесная мышь ведёт ночной образ жизни, что само собой является адаптацией к жизни в открытых биотопах, где постоянно угрожает опасность от хищников, а *A. flavicollis* живёт в лесу. Почему лесная мышь живёт и на открытых местах? Возможно, благодаря своему ночному образу жизни. Оба вида сусликов также оказались отличными в отношении реакций их на температуру. Эти различия помогают *C. rugtaeus* распространяться в жаркие засушливые районы юга и юго-востока.

Если мы обратимся к тому примеру, который взят в начале настоящей статьи,— к видам рода *Eutamias*, бурундуков, то морфологические различия между ними вряд ли могут иметь какое-либо адаптивное значение. Но это значение опять-таки могут иметь другие признаки характера экологического и физиологического, дающие им возможность жить в разных зонах, в разных климатах. В Йоземитском национальном парке (Grinell 1924) живёт семь видов рода *Eutamias*. Каждый из них, кроме *E. frater*, занимающего две зоны, приурочен к одной из вертикальных зон, начиная от Верхней Соноры и до нижних частей альпийской зоны. Уже это предполагает между ними значительные различия в физиологии, в отношении к температуре, так как температурные различия Верхне-Сонорской зоны, где живёт *E. merriami tariposae*, имеет климат, существенно отличный от климата гудзоновой зоны с *E. alpinus*.

Отличия между видами имеются и в выборе биотопа. *E. frater*, например, живёт в лесу (канадская и гудзонова зона), устраивая склады в деревьях, отыскивая убежище на деревьях же, на которые лазает до 12.5 м вверх.

*E. alpinus* (гудзонова зона) держится в скалах, редко лазая на деревья очень невысоко. *E. senex* (канадская зона западного склона) обитает в густом кустарнике, около пней и упавших деревьев. *E. pictus* (переходная зона на восточном склоне) держится только в зарослях полыни *Artemisia tridentata*, бегая по земле. *E. merriami mariposae* (верхне-сонорская и нижняя часть переходной зоны) живёт среди кустарников и на деревьях, особенно на дубах, на которые лазает редко выше 8 м. Между прочим морфологических приспособлений для лазания ни у *E. frater*, ни у *E. merriami* нет. Могут лазать и другие виды. Здесь отличия в психологии. Лазает же *E. frater* изумительно, и по деревьям с гладкой корой, вниз головой, и быстро, и медленно. Разнится у перечисленных видов и пища, что вполне естественно, так как пищевые ресурсы в каждой зоне иные. Здесь имеется определённая адаптация. У *E. alpinus* адаптация к условиям кормления видна ещё в том, что хотя запас семян в гудзоновой зоне и велик (семена осины, ковыля, осоки и т.д.), но запасов надо сделать много, а сезон, когда можно собирать запасы, очень короток. Поэтому у этого бурундучка, как отмечают наблюдатели, особенно велика активность в сбиении семян, имеется особенно эффективная нервная и мускульная организация. Иной у перечисленных видов и цикл жизни: у одних есть спячка, у других её нет, различны и периоды размножения в соответствии с фенологией данной зоны. Различно и поведение. Например, оба вида открытых мест, *E. merriami mariposae* из Соноры и *E. alpinus* из Альпии, молчаливы, тогда как другие виды очень много издают звуков (звуки различны у разных видов).

Мне кажется, можно не сомневаться в том, что эволюция бурундучков шла не по признаку окраски и т.д., а по экологическим особенностям, которые одни только и могли давать преимущество в борьбе за существование. Морфологические отличия здесь не адаптивны. Упомянутые бурундучки представляют большой интерес с точки зрения вопроса об адаптивности эволюции. Было бы исключительно интересно посмотреть их с физиологической стороны, посмотреть кровь, дыхание, определить температурный оптимум и т.д.

Есть, конечно, и такие виды, морфологические отличия которых являются адаптивными. В качестве примера можно привести сетчатую ящурку *Eremias grammica* Lichtenst., одним из видовых признаков которой служит наличие по бокам пальцев длинных треугольной формы пластинок ("песчаные лыжи"). У других видов рода *Eremias* этих пластинок нет. У вида *E. scripta* Strauch., раньше объединявшегося с предыдущим видом в род *Scapteira*, имеется лишь очень слабое развитие пластинки. Обычно считается, что эти пластинки являются на самом деле "песчаными лыжами". Но тогда становится непонятным, почему *E. scripta*, местообитанием которой являются более открытые, а следовательно, более сыпучие пески, этих "лыж" не имеют. По наблюдениям и экспериментам Чернова, "лыжи" являются приспособлением не для бегания по песку, а для рытья, вид этот — роющий. Признак во всяком случае адаптивный. Возможно, что эти два вида, живущие бок о бок в одной зоне, дивергировали и по этому признаку.

Прекрасный пример адаптивности внешних видовых отличий представляют явления покровительственной окраски в тех случаях, когда это явление

было изучено экологически. Я имею в виду работы ряда американских авторов над окраской грызунов в бассейне Тулароза.

Хорошо известно, что животные пустыни бывают бледнее окрашены, нежели их родичи из более влажных областей пустыни. Большинство биологов считает эту бледную окраску за покровительственную. Некоторые (Buxton 1923) в этом сомневаются, считая её результатом действия какого-то общего физического фактора, действующего в пустыне.

В последнее время окраска пустынных грызунов была предметом ряда исследований. Объектами исследования являлись грызуны юго-запада США. Оказалось, что не все млекопитающие пустыни окрашены бледно. Рядом авторов (Merriam 1890; Sumner, Swarth 1924; Dice 1929-1930; Bradt 1932; Benson 1933; и др.) описаны из пустынь юго-запада много рас грызунов, тёмноокрашенных. Эти тёмные расы оказались живущими на тёмноокрашенных лавах. Тёмные расы были обнаружены на тёмных скалах и из других, более влажных частей США. Принадлежат они к различным родам (*Citellus*, *Neotoma*, *Perognathus*, *Peromyscus*, *Onychomys*, *Dipodomys*, *Ochotona*). Наоборот, на светлых почвах и во влажных частях США были обнаружены бледные формы видов *Microtus*, *Peromyscus*, *Onychomys*.

Рассмотрением этих тёмных и светлых рас с лавы и песка с экологической точки зрения занялся Бенсон (Benson 1933) в бассейне Тулароза в Новой Мексике. Им изучен был ряд грызунов. Среди них оказались и подвиды или не разделённые географические расы, причём одна раса, живущая на тёмной лаве, была тёмной, другая с песчаной почвы — светлая.

Приведу несколько примеров. *Geomys arenarius brevirostris*, локальная раса, живущая на белых песках по холму (Hall 1932), темнее, чем типичная форма этого же вида (*G. arenarius arenarius* из Эль-Пасо). Это тем более удивительно, что живущая рядом с нею раса *Perognathus* является белой, а гоферы (*Geomys*) к тому же вообще сильно варьируют в окраске, и можно было бы ожидать, что здесь *Geomys* будет ещё лучше подходить к цвету песка, нежели *Peromyscus*. Однако исключения лишь подтверждают правило. Причина более тёмной окраски заключается в следующем. *G. arenarius brevirostris* наиболее обилен у краёв водоёма. Ходы их располагаются близко от уровня грунтовых вод. Выбрасываемый из ходов песок насыщен водой, и в таком виде он не белый, а жёлтый. С цветом мокрого песка находится в полном соответствии цвет *G. arenarius brevirostris*. Выбрасывая наружу кучку влажного песка и показываясь в это время наружу, названный гофер оказывается покровительно окрашенным. А это для него может быть важным, так как, несмотря на свой подземный образ жизни, гофер нередко становится добычей хищных птиц. Уподобление почве отличает один подвид от другого и могло быть предметом отбора при наличии отбирающего фактора. По Энтони (Anthony 1928), таковыми являются дневные хищники, совы, хорьки, койоты, лисы, барсуки и кошки. Наиболее деятельными гоферы являются в послеобеденные часы и в начале вечера.

Следующим примером являются расы и виды *Perognathus*.

Подвид *Perognathus apache gypsi* держится только на песках; представлен большим количеством особей, следовательно, процветает. Встречается и среди травянистой растительности, и на открытых дюнах. Поведение его

тут и там весьма различно. Среди растительности грызун движется очень медленно, на открытых местах, как показывает изучение следов, движется быстро и по прямой линии и редко останавливается, как будто кусты, в которые следы уводят, являлись его прямой целью с начала путешествия. Окраска зверьков не однотипна, но варьирует от чисто белой до жёлтой, normally свойственной *Perognathus apache apache*. Большинство почти белы и хорошо соответствуют окраске фона. Бенсон добавляет: “Тот факт, что окраска скрывает животных, трудно было бы отрицать тому, кто побывал в Белых Песках в яркую лунную ночь”.

*P. apache apache* из восточной Аризоны, к западу от Новой Мексики и в южной Юта, очень близок к указанному выше подвиду, но темнее: самые тёмные представители *P. apache gypsi* лишь немного бледнее *P. apache apache*; известен ещё третий подвид — *P. apache cleomophila*, найденный на лавовых полях к востоку от горы Сан-Франциско в Аризоне. Этот подвид значительно темнее и цветистее, нежели предыдущий: цвет его — от охристо-бурого до темно-бурового с чёрными волосами.

Бенсон считает, что разнообразие окраски *P. apache gypsi* зависит от того, что форма, живущая на белом песке и соответствующая грунту, не изолирована вполне и скрещивается с особями из соседних популяций.

Сходную картину представляют расы *Peromyscus* и *Neotoma*.

Тёмная окраска рас, живущих на лавах, не могла быть создана климатом, так как и тёмные расы на лавах и светлые на песке живут в одном климате. Не может играть роли и экоклимат, так как на лавах суще, но цвет темнее, что противоречит общеизвестным фактам потемнения окраски в более влажных условиях. Сомнительно и влияние света, так как зверьки эти большей частью животные ночные. Пища тоже исключается, так как при содержании зверьков в неволе, при кормлении иной пищей, цвет сохранился в ряде поколений в течение трёх лет.

Только цвет почвы находится в корреляции с цветом грызунов. Окраска эта является наследственной, как показали Семнер и Дайс. Причину корреляции мы можем видеть только в естественном отборе.

Дайс и Блоссом (Dice, Blossom 1937) собрали материал об окраске большого числа животных пустынь юго-западной части Северной Америки и исследовали окраску меха и окраску фона, на котором живут многие виды, при помощи фотометра. Названные авторы в результате своего тщательного исследования пришли к выводу, что в окраске меха верхней стороны тела у наземных млекопитающих имеется тенденция походить на цвет почвы их местообитаний. Многие локальные расы отличаются между собою по цвету меха, и окраска каждой обнаруживает тенденцию походить на цвет фона, на котором она живёт. Это наблюдается параллельно у многих различных видов, родов и семейств. “Весьма возможно, что тенденция меха млекопитающих походить по цвету на цвет окружающей почвы является адаптацией, делающей млекопитающее незаметным. Такое приспособление могло возникнуть благодаря действию естественного отбора, действующего через хищников, как это было указано Бенсоном (1933)”. Материала для действия естественного отбора в популяциях млекопитающих достаточно в виде широкой изменчивости (Benson 1933; Dice 1933). Взятая в целом работа Дайс и Блоссом говорит за то, что эволюция адаптивна.

Вопросу о соответствии процесса видообразования (speciation) и окружающей среды, т.е. вопросу адаптивности процесса эволюции, посвящает свою работу о роде *Dipodomys* в Калифорнии Гринелл (Grinell 1922). Род этот представлен в Калифорнии 33 формами, объединяемыми в 6 групп, представляющих, видимо, естественные филогенетические группы. Живут эти формы в Нижне-Сонорской, Верхне-Сонорской и Переходной зонах, т.е. в различных экологических условиях. Эволюция рода происходила внутри Калифорнии.

Родовые признаки *Dipodomys*, скачущего грызуна пустынь и сухих степей, адаптивны. А видовые и подвидовые отличия? Здесь интересно то, что в разных группах появляются одни и те же изменения в сходных условиях. Некоторые изменения имеют понятное для нас адаптивное значение, другие его, по мнению Гринелла, не имеют.

Так, например, совершенно закономерно изменяется “шелковистость” меха, более шелковистого, тонкого в сухих частях страны и более грубого в более влажных прибрежных районах. Это наблюдается параллельно в разных группах рода *Dipodomys*. Наблюдаются ещё посветление в каждой секции, в направлении к континенту от берега, притом не только шубки, но и окраски хвоста. Гринелл считает этот признак адаптивным в смысле покровительственной окраски. Величина и экологическое распространение не находятся между собой в корреляции. Но обычно два вида, живущие на одной территории, бывают различной величины (*Dipodomys deserti*, *D. mohavensis* и *D. merriami* весят 103, 76 и 40 г) и между собой не конкурируют. Это можно считать адаптацией вида, так как “различие в величине становится фактором для отбора в эволюции группы, которая как целое находит благоприятную экологическую нишу достаточной «амплитуды», которая может быть занята более, чем одним видом группы”.

Длина задних ног хорошо отличает виды. Этот признак находится в явной корреляции с характером среды: они длиннее и стройнее у форм из открытых мест, короче и толще у представителей рода из кустарниковых зарослей. То же самое и редукция первого пальца на задних конечностях. Среди шести групп *Dipodomys* в двух группах (*merriami* и *deserti*) процесс редукции ушёл так далеко, что толькоrudимент первой метатарзальной кости имеется налицо. В двух других группах (*hermanni* и *agilis*) этот процесс редукции продолжается; в некоторых расах появляются особи, у которых когти или фаланги отсутствуют на одном или обоих больших пальцах задней ноги, а у двух рас коготь и несущая его фаланга отсутствуют нормально, лишь иногда встречаясь. У двух рас (*ordii* и *microps*) ни у одной особи фаланга и её коготь не исчезают хотя бы на одной ноге. Эту редукцию пальца Гринелл считает адаптивным процессом, возникающим хотя бы отчасти благодаря естественному отбору: “Редукция пальца, как бы она не возникла, улучшает способность *Dipodomys* к бегу, в результате чего область фуражировки особи расширяется, а в то же время относительная безопасность от быстроногих врагов сохраняется или даже повышается”. У видов и подвидов *Dipodomys* имеются отличия в распространении в той или иной зоне. Ограничивающим фактором Гринелл считает температуру, влажность, включая сюда и относительную влажность воздуха, осадки, облачность, влажность почвы.

Мне кажется, что хотя мы и не видим в приведённом примере столько отличий в адаптивности, как у *Clupea harengus*, приводимые Гринеллом факты всё же ясно говорят за адаптивность в расхождении признаков у *Dipodomys*. Это также ясно и у рода *Passerella*, обнаруживающего географическую изменчивость во всём ряде признаков. Ряд *Passerella* представлен одним видом и 16 подвидами. Изучение И.Линсдалем (Lindsdale 1928) 465 скелетов показало, что развитие грудины, плеча, предплечья, коракоида, лопатки и ключицы тем сильнее, чем более северный подвид, чем длиннее пути его миграций к югу. Признак явно адаптивный.

Вопрос о speciation и subspeciation представляет исключительно большой интерес. Ему уделяется, однако, далеко не достаточное внимание. Между тем многие случаи распадения рода на виды или вида на подвиды напрашиваются на такое изучение при помощи экологических и физиологических методов. Хотя бы упомянутые представители *Eutamias* в Йоземите или описанные Т.Эмме и Е.Хупером (Emme, Hooper 1938) подвиды *Scapanus latimanus*. Одиннадцать подвидов *Neotoma fuscipes* распадаются по морфологическим признакам на три группы. Каждая из этих групп “обнаруживает бросающееся в глаза соответствие с областью распространения одного из трёх основных флористических элементов или ассоциаций области”. Это не может быть случайным. Или между подвидами *Neotoma* и типами растительности существует прямая зависимость, или, что более вероятно, те и другие зависят от какого-то общего фактора. Поразительно интересным является то обстоятельство, что области распространения нескольких подвидов *N. fuscipes* удивительно сходны с областями распространения подвидов *Sylvilagus bachmani*. Граница ареалов подвидов *N. fuscipes* является границей и рас *S. bachmani*. Должен быть какой-то общий фактор, вызывающий образование подвидов *Neotoma* и *Sylvilagus*, т.е. должен происходить отсев каким-то фактором адаптированных к нему форм. Интересно далее, что “как общее правило, *Neotoma* встречается в районах, где имеются дубы, и распространение каждого подвида вполне совпадает с распространением одного или более видов дуба”. Автор совершенно справедливо замечает, что “возможность существования здесь причинной связи не может быть игнорирована, хотя кажется более вероятным, что виновен в совпадении распространения дуба и *Neotoma* какой-то третий фактор, а не дубы определяют распространение *Neotoma*”. Автор считает, что температура лишь в крайних своих выражениях является барьером, ограничивающим распространение, так как *N. fuscipes* встречается во всех зонах одновременно, кроме холодной альпийской и жаркой сухой пустыни. Судя по распространению подвидов, в subspeciation может играть роль и влажность воздуха и осадки.

Пальмер (l.c.) прямо ставит вопрос о том, какая связь существует между образованием подвидов калифорнийского крота *Scapanus latimanus* и факторами среды: общим климатом (зоны жизни), высотою, влажностью, температурой, эдафическими факторами, водными барьерами. Почва, её влажность и структура, являются, видимо, прямыми факторами, а температура становится фактором через её влияние на относительную влажность и осадки.

Представляло бы огромный интерес подвергнуть указанные подвиды экспериментальному исследованию для определения их экологических и физиологических особенностей. Можно не сомневаться, что именно последними определяется разница ареалов и те внешние отличия, по которым мы определяем эти подвиды. Шанс же в жизни дают именно экологические и физиологические отличия. Они-то и являются настоящими видовыми признаками, а не диагностические отличия. На такого рода исследования, как работы Калабухова с близкими видами грызунов и работы Пауэрс, Олли и др. с рыбами, должно быть направлено внимание экологов-дарвинистов.

Вышеприведённых примеров достаточно, чтобы показать, что настоящие видовые и подвидовые признаки всегда адаптивны; что принимаемые нами для описания вида для диагноза и определительных таблиц морфологические внешние отличия часто вовсе не являются теми особенностями, которые направляли эволюцию. Они являются или признаками-попутчиками, коррелятивно связанными с физиологическими свойствами, или они появляются, быть может, независимо от физиологических признаков, но являются в большинстве случаев индифферентными, безразличными. Если же они имеют адаптивное значение, то это бывает сравнительно редко, в тех случаях, если данный признак связан с такими условиями среды, как субстрат, расстояние перелётов, или служит механическим орудием для защиты или нападения. Если признак вреден с самого начала или гипертрофируется, то он элиминируется отбором.

Шелл и одинаково с ним мыслящие проглядели разницу между настоящими видовыми признаками и теми, по которым мы удобства ради отличаем подвиды и виды. Адаптация не отстает от эволюции. Эволюция с самого начала адаптивна. Но начинается дивергенция, как правило, не только и не столько с морфологических признаков, являющихся нашими диагностическими признаками, а с изменения физиологических особенностей организмов, с их психологии, с поведения, которые приводят новую форму в новое положение. Морфологические отличия первоначально отсутствуют, потом они незначительны, затем становятся всё более крупными и, подвергаясь отбору, также становятся адаптивными. И родовые морфологические отличия часто могут быть не адаптивными. Роды *Felis* и *Lynx* отличаются очень сильно между собой рядом глубоко адаптивных признаков поведения, выбором местообитания и т.д., а не только тем, что у одного из них одним ложнокоренным зубом в верхней челюсти больше, как это думает Шелл. Вполне понятно, что чем с более высокими систематическими категориями имеем мы дело, тем всё более адаптивными становятся и их отличительные признаки.

Позволю себе привести ещё один пример из растительного мира. В неопубликованной работе о “Дифференцирующей роли среды” Е.П.Коровин разобрал с этой точки зрения род *Ferula*, род многообразный, включающий 134 вида, занимающий всю область Средиземья, с видами, заходящими в тропики Восточной Африки и в лугостепную Азию, с видами, обитающими в условиях пёстрой арены жизни. Коровин разобрал генетические отношения в пределах рода в связи с экологической средой, параллельно изучал ряды развития и экологические изменения видов, прослеживая изменения по местообитаниям видов и их адаптации.

В результате работы указанный автор приходит к следующим выводам. “Дивергенция, расчленение сходных типов, осуществляется на почве адаптаций организмов к новым условиям в процессе развития последних.

Экологические факторы способны к переделке самых “конструктивных типов” растений: от деревянистой к травянистой форме, от поликарпиков к монокарпикам<sup>\*</sup>, от мезофитов к ксерофитам. В основе морфо-биологических изменений лежат функциональные изменения организма под влиянием воздействий внешних факторов в их непривычных для организма интенсивностях. Эти изменения вызывают известные сдвиги “норм реакции” организма, а коррелятивно с этим и отклонения морфобиологического характера” (разрядка моя.— Д.К.).

Современное представление о виде, как о “комплексе биотипов, объединённых общими видовыми признаками и историей возникновения”, и об экотипе, как о “группе биотипов одного вида, объединяемой некоторыми общими приспособлениями к условиям определённого местообитания” (Синская), учение об экадах, экоэлементах и изореагентах говорит с совершенной определённостью о том, что эволюция, процесс видообразования, идёт именно так, как это рисовал Дарвин. Эволюция адаптивна, вид распадается на мелкие систематические единицы благодаря действию естественного отбора, создающего в пределах вида группы биотипов, отвечающих тем или иным климатическим, эдафическим или биотическим условиям местообитания. Стоит только вспомнить климатипы и эдафотипы костра безостого, биотипы мяты лугового и синэкотипы рыжика рода *Camelina* (Жеребина), экологическую классификацию пшениц (Пальмова 1935; Вавилов 1935), чтобы вполне согласиться со словами Синской: “Односторонняя морфологическая систематика, помимо того, что идёт вразрез с современным пониманием формообразовательного процесса, является всегда недостаточно практической”.

Например, прежние попытки классификации костра безостого *Bromus inermis* основывались на признаках, сильно изменчивых, не характерных для экотипов и лишённых практического значения. В результате классификации костра, разработанной ныне на основе эколого-географического принципа, получалась возможность оперировать с формами, характеризующимися не только морфологическими, но и биологическими, экологическими и также хозяйственными особенностями растения, указывающими на стойкость типа в тех или иных условиях, кормовое его качество и т.д. (Жеребина 1930).

Однако в отношении усовершенствования, уточнения и детализации методов экологической систематики ещё предстоит большая работа” (Синская 1932). Ещё большая работа предстоит систематикам-зоологам. Синтетические систематические единицы, основанные не только на морфологических данных, но и на экологических и на генетических, особенно необходимы в тех группах, которые являются практически используемыми (в рыбоводстве, в рыбном промысле, в пушном деле и т.д.). Это очень трудная задача, требующая коренной ломки наших представлений и навыков, но зато она единственно приведёт нас к правильным результатам, ибо навсегда верно изречение Гёте: “Was fruchtbar ist, allein ist wahr”.

\* Monos — один, polus — много, karpos — плод.

Эволюция адаптивна, и естественный отбор является её основным двигателем.

## Литература

- Берг Л.С. 1934. //Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук.
- Вавилов Н.И. 1934. Селекция как наука.
- Вавилов Н.И. 1935. Научные основы селекции пшеницы.
- Жеребина З. 1930. //Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. **25**, 1.
- Калабухов Н.И. 1938. //Природа 10.
- Коровин Е.П. 1939. Дифференцирующая роль среды в процессе видообразования. (Рукопись).
- Люндегорд Г. 1937. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М.
- Пальмова Е.Ф. 1935. Введение в экологию пшеницы.
- Промптов А.Н. 1933. //Зоол. журн. **13**, 3.
- Серебровский П.В. 1934. //Стеногр. отчёт 1-го заседания экол. ком. 8/III.
- Тихвинский, Соснина. Опыт исследования *Citellus suslicus* методом экологических индикаторов. (Рукопись).
- Anthony H.E. 1928. *Field Book of North American Mammals*.
- Benson S.B. 1933. //Univ. Calif. Publ. Zool. **40**.
- Bradt G.W. 1932. //J. Mammal. **13**.
- Buxton P.A. 1923. *Animal Life in Deserts*.
- Coker R.E. 1925. //Ecology **6**, 1.
- Dice L.R. 1929. //Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. **202**.
- Dice L.R. 1930. //Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. **213**.
- Dice L.R., Blossom Ph.M. 1937. *Studies of Mammalian Ecology in Southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals*. Washington.
- Goldman E.A. 1918. //Proc. Biol. Soc. Wash. **31**.
- Goldman E.A. 1932. //J. Mammal. **13**.
- Grinnell J. 1922. //Univ. Calif. Publ. Zool. **24**, 1.
- Grinnell J., Storer T.I. 1924. //Contr. Mus. Vert. Zool. Univ. Calif.
- Hall E.R. 1932. //Proc. Biol. Soc. Wash. **45**.
- Heince Fr. 1898. //Abh. Deutsch. Seefisch. Verein. Berlin.
- Hooper E.T. 1938. //Univ. Calif. Press.
- Kändler R. 1935. //Berichte der Deutschen Kommission für Meeresforsch. **7**, 4.
- Krogh A., Leitch I. 1919. //J. Physiol. **52**.
- Merriam C.H. 1890. //North Amer. Fauna **3**.
- Palmer F.G. 1937. //J. Mammal. **18**, 3.
- Powers E.B. 1921. //Publ. Puget Sound Biol. Station **3**, 57.
- Powers E.B. 1922a. //J. Gener. Physiol. **4**.
- Powers E.B. 1922b. //J. Physiol. **61**.
- Robson G.C., Richards O.W. 1936. *The Variation of Animals in Nature*.
- Sewertzow A.N. 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Jena.
- Shelford V.E. 1923. //Nat. Hist. Survey of Illinois, Bull. **14**, 9.
- Shelford V.E., Allee W.C. 1913. //J. Exp. Zool. **14**.
- Shelford V.E., Power. 1915. //Biol. Bull. **28**.
- Shull A.F. 1936. *Evolution*. New York.
- Sumner F.B., Swarth H.S. 1924. //J. Mammal. **5**.
- Wells M.M. 1915. //Biol. Bull. **29**.



# Послегнездовой период у кулика-воробья *Calidris minuta*

В.К.Рябицев

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, ул. 8 марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия. E-mail: riabits@etel.ru

Поступила в редакцию 13 января 2005

В предлагаемом сообщении приводятся материалы к биологии кулика-воробья *Calidris minuta* (*Charadriiformes*) — одного из наиболее многочисленных видов птиц во многих районах российских тундр. Основой для статьи послужили данные, полученные на полуострове Ямал при исследовании вида с помощью цветного кольцевания.

## Материал и методы

Работы проводили главным образом в 1989–1993 годах на многолетнем стационаре Яйбари на Северном Ямале, на крайнем юге подзоны арктических тундр ( $71^{\circ}04'$  с.ш.,  $72^{\circ}20'$  в.д., в 19 км к югу от пос. Сабетта). В этом районе наша контрольная площадка для кулика-воробья была  $1 \text{ км}^2$ , ежегодно кулик-воробей был в категории многочисленных гнездящихся видов. Кроме того, значительно менее представительный материал получен в 1983–1985 гг. на стационаре Хановэй на Среднем Ямале ( $68^{\circ}40'$  с.ш.,  $72^{\circ}50'$  в.д., север подзоны кустарниковых тундр, 30 км к северо-западу от пос. Мыс Каменный). Здесь кулики-воробы гнездились не ежегодно, но в указанные сезоны были в категории многочисленных (Рябицев 1993а), контрольная площадка для этого вида составляла  $1.6 \text{ км}^2$ .

Отлов птиц на гнезде проводили неавтоматическим лучком или ловчим цилиндром с опадающей дверцей (Рябицев 1993б). Пойманых птиц метили набором из одного-двух цветных пластиковых и одного стандартного металлического кольца. Суммарное число окольцованных взрослых куликов-воробьев на стационаре Хановэй (отловлены лучком) — 33, на Яйбари (цилиндром) — 135. Взрослые птицы легко переносят отлов на гнезде, из всех перечисленных случаев отлова было только 4–5, когда кулики-воробы не вернулись на гнёзда, возможно, из-за отлова и кольцевания. В абсолютном же большинстве случаев окольцованные кулики-воробы оставались очень доверчивыми, что вообще характерно для этого вида.

Птенцов метили в первые часы жизни одним металлическим кольцом. Для дистанционного опознавания птенцов эти кольца окрашивали в разные цвета быстросохнущей ацетоновой краской и надевали их на разные участки ног, так что каждый выводок был помечен однотипно (групповое мечение). Всего было помечено 138 пуховичков, почти все — на Яйбари.

Кулики-воробы — чрезвычайно доверчивые птицы, и потому они очень удобны для наблюдений. Это особенно важно, когда важнейшим условием работы было совершенно безошибочное индивидуальное опознавание особей. Привожу также некоторые наблюдения за другие годы работы на Ямале (1970–1995), большей частью опубликованные (Данилов и др. 1984).

## Результаты

### *Передвижение выводков*

Надо сразу отметить, что большинство меченых куликов-воробьёв позднее встретить не удалось. Это происходило отчасти из-за того, что гнёзда меченых взрослых были разорены. Кулик-воробей относится к видам, у которых взрослые птицы после разорения гнезда (возможно, за редкими исключениями) не предпринимают попыток повторного гнездования, а переходят к предотлётным кочёвкам и непосредственно к отлёту. Возможно также, что после вылупления птенцов некоторые выводки быстро уходили за пределы контрольного участка.

Зарегистрированная нами самая высокая скорость передвижения выводков в первый день жизни (примерно за сутки) — 350, 300 и 200 м. Это расстояние по прямой от гнезда, где вылупились птенцы, до места их регистрации на следующий день. Таким образом, выводок должен был проходить 10-15 м в час, в действительности же — гораздо больше, т.к. движение птенцов скорее не направленное, а хаотичное, к тому же взрослая птица много времени тратит на обогревание птенцов. Рекордная скорость передвижения выводка — 700 м за первые 2 дня жизни.

В подавляющем большинстве случаев выводки держались в гнездовом биотопе и не имели сколько-нибудь выраженного вектора передвижения, так что зачастую, пройдя за несколько дней довольно большое расстояние, они снова оказывались у гнезда (но никогда выводок не находили снова в гнезде). Только в 1990 г., при тёплой и довольно сухой погоде, было заметно общее для многих выводков передвижение из гнездовых биотопов в сторону более влажных, в основном — в заболоченную пойму ручья.

Самые большие зарегистрированные расстояния, пройденные птенцами, это, помимо указанных выше, 1200 м за 10 дней, 1600 м за 11-12 дней. Оба этих выводка двигались не по прямой и оказались в 300–400 м от гнёзд, где они вывелись. Самая большая дистанция почти прямолинейного передвижения — 850 м за 5 первых дней жизни птенцов.

Однако, как уже было сказано, наиболее подвижные выводки уходили за пределы контролируемого нами участка, так что истинные рекорды оказались не зарегистрированными. Так или иначе, очевидно, что у выводков, как правило, нет ни определенного стремления куда-то передвигаться, ни привязанности к какой-то территории, а у своих гнёзд они оказывались случайно.

### *Поведение взрослых птиц при выводках*

Как известно, у кулика-воробья кладку насиживает, за редкими исключениями, одна и та же птица — самец или самка (Кишинский, Флинт 1973; Рыжановский, Рябицев 1976; Данилов и др. 1984). Такой порядок распределения гнездовых забот, изученный первоначально у белохвостого песочника *Calidris temminckii* (Hilden 1965), получил название “сдвоенного гнездования”. Суть его заключается в том, что первую отложенную кладку самка оставляет насиживать самцу, после чего спаривается с другим самцом и откладывает вторую кладку, которую насиживает сама (Томкович и др. 1993). Почти во всех прослеженных нами случаях на кладке заставали одну

и ту же меченую птицу, птенцов тоже водила одна и та же птица. За всю нашу практику в единственном гнезде (стационар Яйбари, 1993) кладку поочередно насиживали два взрослых кулика-воробья, но с выводком остался только один из них.

При депрессии леммингов, когда численность песцов и других хищников была высока ("годы хищника"), успешность гнездования практически всех птиц в тундре была низкой. Тогда многие кулики-воробы оставались без гнёзд уже в начале сезона и вскоре улетали из мест гнездования, и стайки этих "разоренцев" можно было видеть в тундре в разгар гнездового сезона. У этих птиц, очевидно, оставались нереализованными их родительские мотивации. Этим можно объяснить случаи, когда возле взрослых куликов-воробьёв, отводящих или тревожащихся возле гнёзд или выводков, вдруг появлялось ещё несколько птиц, которые тоже выражали тревогу, отводили или летали вокруг. В самых ярких случаях подлетала стайка из 10-15 птиц, которые после нескольких минут совместных отвлекающих демонстраций снова объединялись в стайку и улетали.

Выводки держались, как правило, обособленно один от другого, хотя никакой агрессии между взрослыми мы не отмечали. Иногда приходилось видеть два-три выводка рядом, при этом взрослые могли отводить и беспокоиться вместе. Но никакого объединения, как это бывает, к примеру, у гаг *Somateria mollissima* или морянок *Clangula hyemalis*, не регистрировали.

У маленьких птенцов кулики-воробы вели себя в общем так же, как у гнезда. Чаще всего куличок взлетал на расстоянии около метра или нескольких метров (редко более 15-20) и отлетал недалеко, либо сразу начинал отводить. Способы отведения бывали разные: "бег мыши", имитация раненой птицы, стелющийся полёт. А чаще кулик-воробей, слетевший с гнезда или с птенцов, подлетал снова и старался привлечь к себе внимание, забавно подпрыгивая на месте с негромким попискиванием всего в нескольких метрах от человека, а то и буквально под ногами. Если наблюдатель вставал или садился неподвижно, куличок, как правило, уже через несколько минут успокаивался и садился на кладку или птенцов рядом с человеком, но при малейшем его движении возобновлял отвлекающие демонстрации. Нередко насиживающая или греющая птенцов птица вылетала навстречу идущему человеку и начинала отводить. Весьма редкой крайностью была имитация нападения на человека. Были и довольно осторожные птицы, не подпускавшие наблюдателя близко и взлетавшие на расстоянии 30-70 м, улетавшие далеко и не отводившие от гнезда.

Некоторые особи вообще не проявляли беспокойства и не отводили. Из этих птиц одни молча улетали и долго не возвращались, другие, напротив, спокойно стояли в нескольких метрах от человека, осматривающего гнездо или выводок. Возможно, что такое спокойствие — результат привыкания птиц к людям, которые часто подходили к гнезду или просто ходили мимо. Неоднократно приходилось отмечать и различия в поведении одной и той же птицы при разных посещениях гнезда, что, видимо, зависело от того, насколько давно птица уходила с гнезда и, соответственно, насколько высока была мотивация к насиживанию.

Когда птенцы подрастали (1-1.5 недели), в поведении взрослых все чаще имели место круговые полёты вокруг источника опасности. При этом не-

сколько птиц, которые водили птенцов недалеко друг от друга, нередко летали вместе. Такое поведение можно объяснить постепенным снижением привязанности взрослых к птенцам. Чем старше становились птенцы, тем больше были круги, которые описывали, летая вокруг человека, беспокоившиеся птицы. Как нестандартный зарегистрирован случай, когда куличок отводил от 13-дневных (меченых) птенцов, как от совсем маленьких.

### *Переход птенцов из одного выводка в другой*

Когда мы ещё не метили птенцов, несколько раз наблюдали, как кулик-воробей грел разновозрастных пуховичков. Один раз взрослая птица грела сразу пятерых маленьких птенцов. Это, конечно, могли быть птенцы из одного гнезда, но кладок из пяти яиц ни разу не находили.

Меченый взрослый кулик-воробей, у которого мы окольцевали четырёх едва обсохших птенцов, на следующий день встречен с одним не окольцованым птенцом, а куда делись его собственные птенцы, неизвестно. Этого птенца окольцевали и нашли с тем же взрослым ещё через 5 дней.

В одном гнезде птенцов не успели окольцевать, и они либо ушли, либо гнездо было разорено в день вылупления. А окольцованный самец от этого гнезда встречен спустя день с двумя окольцованными птенцами, которые вылупились в гнезде другого меченого кулика-воробья.

Возможно, хотя бы в части из перечисленных случаев взрослая птица заботилась о своих же птенцах, которые вывелись в гнезде другого члена пары в нераспознанных нами случаях “сдвоенного гнездования”.

### *Длительность сохранения выводков и возраст подъёма на крыло*

Видимо, лишь очень немногие родители остаются с птенцами до их подъёма на крыло. Так, 23 июля 1989 встретили меченого кулика-воробья с его 16-дневным, уже хорошо летающим, птенцом. Есть несколько встреч меченых нелётных птенцов в возрасте 10–13 дней, рядом с которыми не было взрослых. По всей видимости, это и есть наиболее обычный возраст, когда выводки распадаются и взрослые птицы окончательно их покидают.

Как правило, оставившие своих птенцов кулики-воробьи собираются в стайки, откочёывают к побережьям и, очевидно, вскоре отлетают в направлении мест зимовки. Меченные взрослые без птенцов на наших контрольных участках не оставались. Только раз встретили кулика-воробья без птенцов, которым в тот день должно было исполниться 14 дней. В годы дружного и успешного гнездования было заметно, что в течение нескольких дней в последней декаде июля или в начале августа в тундре резко уменьшалось число куликов-воробьёв, беспокоившихся у выводков. В эти же дни начинали встречаться первые летающие молодые. В дни массового подъёма на крыло молодых куликов-воробьёв взрослых птиц на местах гнездования почти не оставалось.

Подрастающих птенцов всегда встречали поодиночке. Видимо, в норме распадение выводков начинается ещё до того, как их покидают взрослые. Начавшие летать молодые держались также в основном по одному, но несколько раз встречали группы из 2–3 молодых. Видимо, это были не сохранившиеся выводки, а уже начало формирования стаек.

К подъёму на крыло большинство молодых оказывались довольно далеко от мест, где они вывелись, так что встречи помеченных нашими кольцами летающих молодых единичны. Так, 14-дневный птенец с трудом улетел на несколько десятков метров. Другой птенец, которому было 15 дней, смог пролететь только 3 м. Встреченные молодые, которым было 16, 18 и 19 дней, хорошо летали и держались поодиночке. Очевидно, поднявшиеся на крыло молодые очень скоро переходят к кочёвкам и отлёту. Самое длительное зарегистрированное пребывание молодого на нашем контрольном участке и в его ближних окрестностях — 23 суток со дня вылупления.

*В кольцевании птиц и последующем слежении активно участвовали А.В.Шварев, К.В.Рябицев, А.В.Кучерявый. Попутными наблюдениями за меченными птицами делились В.В.Тарасов, M.Gromadzki, H.Behmann, Н.С.Алексеева, Ю.А.Тюлькин и другие коллеги. Всем перечисленным выражая искреннюю благодарность. Работа выполнена на средства Российской академии наук, преимущественно программы "Арктические экосистемы", и частично — Международного научного фонда.*

### Литература

- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. *Птицы Ямала*. М.: 1-332.  
Кишинский А.А., Флинт В.Е. 1973. Случай сдвоенного гнездования у кулика-воробья // *Фауна и экология куликов*. Вып. 1. М.: 56-57.  
Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1976. О сдвоенном гнездовании у белохвостого песочника и кулика-воробья // *Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных*. Свердловск: 65-66.  
Рябицев В.К. 1993а. *ТERRITORIALНЫЕ ОТНОШЕНИЯ И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ПТИЦ В СУБАРКТИКЕ*. Екатеринбург: 1-296.  
Рябицев В.К. 1993б. Чуткая насторожка для ловчего цилиндра // *Информация Рабочей группы по куликам*. Екатеринбург: 17.  
Томкович П.С., Соловьев М.Ю., Сыроечковский-младший Е.Е. 1994. Птицы арктических тундр Северного Таймыра (район бухты Книповича) // *Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря*. М.: 44-110.  
Hildén O. 1965. Zur Brutbiologie des Temminckstrandläufers *Calidris temminckii* (Leisl.) // *Ornis fenn.* 42: 1-5.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 279: 136-137

## Кольчатая горлица *Streptopelia decaocto* на Амударье

Г.А.Лунина

*Второе издание. Первая публикация в 1996\**

Предыдущие исследователи кольчатую горлицу *Streptopelia decaocto* для среднего течения Амударьи не отмечали. По наблюдениям В.В.Марочкиной, эта птица была отмечена в пос. Фераб в 1987 г. Согласно нашим данным, в

\* Лунина Г.А. 1996. Кольчатая горлица на Амударье // *Орнитология* 27: 277.

1989 г. кольчатая горлица уже гнездилась в селе Кабаклы, в 1990 г. была обычной в посёлке Осты (40 км к северу от Фараба), в расположеннном недалеко реликтовом тугае и в с. Кабаклы. В 1991 г. две пары кольчатьих горлиц гнездились в тугае Кабаклы, дополнив тем самым гнездовую орнитофауну Амударьинского заповедника. По нашим данным, эта горлица прилетает на гнездование в северную часть региона в первой половине апреля, а в июле уже не отмечалась.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 279: 137-138

## К демографии нырковых уток Кандалакшского залива

В.В.Бианки

Второе издание. Первая публикация в 1983\*

На заповедных островах вершины Кандалакшского залива Белого моря с 1968 года проводится массовое кольцевание птенцов и отлов насиживающих самок нырковых уток. Собранный за 15 лет на площади 100 км<sup>2</sup> материал о продолжительности жизни 6 видов представлен в таблице.

Некоторые эколого-демографические показатели  
нырковых уток Кандалакшского залива

Вид	Число повторных поимок	Макс. число лет после мечения	Средний ежегодный отход, %	Смена 90% самок, годы	Средняя величина кладки
<i>Aythya marila</i>	27	6	30	6	9.0
<i>Bucephala clangula</i>	276	13	25	8	8.3
<i>Mergus serrator</i>	222	12	20-25	8-10	8.9
<i>Melanitta nigra</i>	12	8	20	10	8.2
<i>Melanitta fusca</i>	45	11	15	14	8.1
<i>Somateria mollissima</i>	342	11	13	15	5.0

Наиболее быстро происходит смена поколений у самок морской чернети *Aythya marila*, а наиболее долго живут турпаны *Melanitta fusca* и обыкновенные гаги *Somateria mollissima*. Соответственно различиям в скорости смены поколений, не одинакова и величина кладок у исследованных уток. К сожалению, использовать для такого сравнения материалы о смертности потомства этих видов мы не можем, так как экологические условия в Кандалакших шхерах для некоторых из них не характерны, и смертность, вероятно, повышенная.

\* Бианки В.В. 1983. К демографии нырковых уток Кандалакшского залива // Тез. докл. 11-й Прибалт. орнитол. конф. Таллин: 55-57.

Молодые самки морской чернети становятся половозрелыми на первом году жизни, обыкновенной гаги, гоголя *Bisophala clangula* и длинноносого крохаля *Mergus serrator* — на втором, а часть из них, вероятно, гнездится только на третий год после рождения. Единственная самка турпана, окольцованная птенцом и пойманная при насиживании, была трёхгодовалой.

Известна значительная привязанность уток у местам успешного гнездования предыдущих лет. Наши материалы подтверждают это для характерных мест их размножения и говорят о более редком возвращении самок в случайные места гнездования. Из 292 поимок гоголей в 92.8% случаев они гнездились на том же острове, где и раньше, в 4.4% — переселились не далее 2.5 км, в 2.1% — на расстояние 4 км и в 0.7% — 6 км. Из 222 поимок на гнёздах окольцованных самок длинноносого крохаля 78.4% птиц находились на том же острове, где были пойманы в предыдущий раз, 19.4% переселились не далее 2.5 км и 2.2% — на расстояние 3-4 км. Материалы о консерватизме гнездования здесь обыкновенных гаг были доложены на Третьей Всесоюзной конференции по гаге (август 1983, заповедник Матсалу).

Самки синьги *Melanitta nigra*, гнездование которых не характерно для Кандалакшского залива, гнездились на том же острове в 50% случаев из 12, на расстоянии 3-4 км от места предыдущего гнездования в 42% случаев и в 12 км — в 8%.

В отношении дисперсии молодых птиц отметим, что до сих пор нами получены сведения о дальних переселениях только морских чернетей неизвестного пола, которые (видимо, подобно хохлатым чернетям *Aythya fuligula* по материалам латышских орнитологов) нередко мигрируют весной в бассейны Печоры и Оби. Среди гоголей, гнездящихся в Кандалакшском заповеднике, местные молодые самки (окольцованные) составляют 24%. Причём они являлись птенцами 11 из 100 гнездившихся здесь за 15 лет самок.

В практическом отношении знание скорости смены поколений, величины кладки и дисперсии молодых особей позволяют определить наиболее перспективные виды для охотничьего хозяйства и меры по сохранению запасов отдельных видов.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 279: 138-139

## О питании птиц волосатыми гусеницами

В.И.Литун

Второе издание. Первая публикация в 1986\*

Поедание сорокой *Pica pica* гусениц медведицы бурой *Arctia caja* мы наблюдали в 1977 г. в Кировской обл. Поймав гусеницу, сорока некоторое время мнёт её в клюве, а затем водит ею по снегу из стороны в сторону.

\* Литун В.И. 1986. О питании птиц волосатыми гусеницами // Орнитология 21: 165.

Таким образом птица очищает гусениц от части волосков. Иногда сорока так интенсивно “чистит” гусеницу, что на насте остаётся небольшое углубление, покрытое волосками гусеницы. За 20 мин кормления сорока прошла расстояние 122 м и съела 25 гусениц. Питание сорок гусеницами медведиц в эти дни носило массовый характер, т.к. в помёте птиц в большом количестве встречались волоски гусениц.

В июне 1981 г. при изучении птиц в южных районах Читинской обл. нами отмечено поедание встречавшихся здесь в изобилии гусениц непарного шелкопряда *Limantria dispar* пёстрым каменным дроздом *Monticola saxatilis* и голубой сорокой *Cyanopica cyanus*. Лишь за 4 мин кормления дрозд поймал и съел 5 гусениц непарного шелкопряда. Поймав гусеницу, он каждый раз взлетал с ней на камень, несколько раз проводил по камню клювом с зажатой в нём гусеницей, как бы очищая её, а затем проглатывал. Манипуляции голубой сороки с волосатыми гусеницами сходны с таковыми у обыкновенной сороки. Поймав гусеницу, голубая сорока мнёт её в клюве, после чего несколькими энергичными взмахами головы из стороны в сторону бьёт гусеницей по ветке, после чего заглатывает. Поедание волосатых гусениц пёстрым каменным дроздом и голубой сорокой отмечено впервые.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 279: 139-140

## Малая гага *Polysticta stelleri* в Литве

А. Пятрайтис

Второе издание. Первая публикация в 1983\*

Малая, или сибирская гага *Polysticta stelleri* в Балтийском море регулярно зимует у берегов Финляндии, на Финском и, реже, Ботническом заливах (Siivonen 1941; Donahue *et al.* 1966; Jenning 1966). Четыре особи отмечены и на острове Готланд зимой 1972/1973 (Högström 1977). В Балтийское море малые гаги осенью проникают, видимо, юго-западным путём с побережий Баренцева и Белого морей, где установлено спорадическое гнездование этого вида (Bolam 1926; Коханов 1979). Тишлер (Tischler 1941) для Восточной Пруссии описывает малую гагу как редкую пролётную птицу.

Впервые малые гаги на Балтийском побережье, у Паланги, отмечены в конце марта 1969 г. и с 11 марта по 7 апреля 1970 (Мажейкайте 1970). С 1971 г. этот вид изучался автором настоящего сообщения.

Сроки появления первых стаек малых гаг меняются год от года. Наиболее ранние даты прилёта: 2 октября 1975, 11 октября 1976, 31 октября 1979. Весенний отлёт и пролёт заканчиваются в первой декаде мая. Общая про-

\* Пятрайтис А. 1983. Малая гага в Литве // Тез. докл. 11-й Прибалт. орнитол. конф. Таллин: 177-178.

должительность периода пребывания гаг в описываемом районе составляет до 7 месяцев.

За 12 лет наблюдений установлено постепенное увеличение общей численности этих уток. Так, с 11 и 13 особей зимой 1969/70 их число достигло 100 в 1973/74, в 1976/77 и 1977/78 — 180-200, в 1979/80 и 1980/81 — 400-426 особей. Другими словами, относительная численность зимующих малых гаг в течение 12 лет возросла на 387%. Отметим, что приведённые годовые цифры — это максимальное число особей, отмеченных в данную зиму в отдельный день в поле зрения наблюдателя (на площади побережья около 4 км<sup>2</sup>). Что касается сезонной динамики численности гаг, то суммарно за все годы в октябре наблюдалось 3.6%. В ноябре их не отмечено, а в декабре они обычны у побережья (15.2%). В январе относительное число гаг несколько уменьшалось (5.3%), а с февраля (10.2%) явно увеличивалось, составляя в марте 27.2, а в апреле 37.9% от числа всех отмеченных уток. В марте и апреле число гаг увеличивается скорее всего за счёт появления весенних мигрантов и скучивания птиц в стаи перед отлётом на места гнездовий.

Представляет интерес годовая динамика полового состава гаг. Так, если в первые годы явно доминировали самки — в 1971/72 и 1972/73 самцы составляли 11.2 и 12.3%, то в последующие годы соотношение полов начало выравниваться: в 1975/76 самцы составляли 44.6%, в 1977/78 — 51.4%, а в 1978/79 — 49.1%. В среднем за все годы самцы составляли 40.3% от числа отмеченных особей.

Характерной особенностью малых гаг является скучивание в компактные стаи как во время кормёжки, так и отдыха на воде. С середины марта у части уток начинаются брачные игры и образование пар.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 279: 140-141

## О необычном поведении самки хохлатой чернети *Aythya fuligula* при выводке

Н.Н.Березовиков

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан

Поступила в редакцию 16 декабря 2004

В заболоченном березняке на северо-восточном побережье озера Маркаколь (Южный Алтай) 30 июня 1980 в устье ручья я встретил выводок хохлатах чернетей *Aythya fuligula* из 5 маленьких пуховичков, к которому мне удалось приблизиться вплотную — на расстояние 1-1.5 м. При моём неожиданном появлении из высоких зарослей вейника испуганная самка, хлопая крыльями, со скрипучим криком побежала по воде, взлетела и сделав полукруг, пролетая мимо упала в осоковые кочки в 2-3 м от меня. Обычно

в подобных ситуациях самки чернетей имитируют раненую птицу, отвлекая человека или собаку от выводка. Однако в этом случае чернеть, вытянув голову, лежала совершенно неподвижно с открытыми глазами. Я протянул к ней руку и дотронулся до оперения, но она не двигалась. Присев около утки, я взял её в руки и свободно держа её в ладонях ожидал, что у неё пройдёт чувство страха и она улетит, но самка так и не предприняла ни одной попытки улететь. Создавалось впечатление, что утка "притворялась мёртвой", демонстрируя "акт самопожертвования". Подойдя к берегу, я опустил её на воду. Чернеть вначале проплыла вниз по течению 8-10 м, затем побежала по воде и скрылась за излучиной. В последующие годы мне больше ни разу не приходилось сталкиваться с подобным поведением ни у нырковых, ни у речных уток.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 279: 141-142

## О гнездовании чижка *Carduelis spinus* на северо-востоке Ленинградской области

Е.Н. Смирнов

Второе издание. Первая публикация в 1983\*

Известно, что сроки гнездования чижка *Carduelis spinus* существенно зависят от степени разобщённости мест зимовки и будущих гнездовых участков, наличия в предшествующую зиму птиц в местах размножения, кормовой базы и погодных условий (Haartman 1949; Svärdson 1957; Eriksson 1970; Newton 1973; Носков и др. 1981).

Наблюдения, проведённые в 1976-1982 годах на северо-востоке Ленинградской области показали, что определяющее значение в выборе мест зимовки имеет урожай семян ольхи *Alnus incana* et *A. glutinosa* — основного зимнего корма чижка. Так, в годы урожая семян этой древесной породы (1976, 1978, 1979) чизги оставались зимовать в обследуемом районе. В случае же неурожая птицы откочёвывали в другие районы и появлялись вновь лишь в начале весны (1982, 1983). В эти годы чизги приступали к размножению только во второй половине мая и выкармливали птенцов насекомыми и семенами различных растений. Очень раннее гнездование чижей отмечено в год урожая семян ели *Picea abies* (1979). Строительство гнёзд и откладка яиц происходили уже во второй декаде апреля. В этом случае чизги выкармливали птенцов почти исключительно семенами ели, которых легко добывали из полураскрывшихся шишек. В районе наблюдений чизги предпочитали строить гнёзда на елях, стоящих на опушке леса или возвышаю-

\* Смирнов Е.Н. 1983. О гнездовании чижка на северо-востоке Ленинградской области // Тез. докл. 11-й Прибалт. орнитол. конф. Таллин: 194-196.

шихся над участком смешанного леса. Пять найденных гнёзд располагались на высоте 8-17 м, на боковых ветвях, в 1.4-2.5 м от ствола. Самка строит гнездо за 5-7 дней, самец участия в строительстве гнезда не принимает.

Откладка яиц в двух гнёздах началась через 1-2 дня после окончания строительства. Полная кладка во всех гнёздах состояла из 4-5 яиц. Размеры 20 яиц, мм: 14.8-16.5×11.6-12.7, в среднем 15.7×12.2. Масса яиц 1.15-1.35 г, в среднем 1.26 г. Плотное насиживание двух кладок началось после откладки предпоследнего яйца и продолжалось в апреле 13, а в мае 12 сут. Масса новорождённых птенцов составила 0.9-1.15 г.

Наблюдения показали, что в первые дни жизни птенцов кормит только самка, которая получает корм от самца и 5-15 мин спустя скармливает его птенцам. Сама самка в первые 5 дней оставляет гнездо на 2-4 мин по 5-7 раз в сутки. На 7-8 день жизни птенцов их начинает кормить самец. Подлетая с кормом к гнезду, он даёт его птенцам и самке. С этого времени самка оставляет птенцов на всё более длительные промежутки времени — до 40-60 мин. Десятидневные птенцы почти всё время находятся в гнезде одни, самка обогревает их всего по 5-10 мин несколько раз в день и с этого времени ночует вне гнезда, обычно на том же дереве. Такое поведение самки связано с процессом становления терморегуляции у птенцов, что, в свою очередь, обеспечивается развитием их оперения. Так, в возрасте 3 сут у птенцов появляются подкожные пеньки на основных птерилиях тела. В возрасте 7 сут птенцы уже сплошь покрыты трубочками растущего пера. На 9-й день жизни почти всё оперение птенцов разворачивается в маленькие кисточки, кроме рулевых, трубочки которых раскрываются на день позже.

За 1-2 дня до вылета птенцы первых выводков почти полностью остаются на попечении самца, а самка появляется у гнезда лишь 2-3 раза в день. Вероятно, она в это время приступает к следующему циклу размножения. Птенцы покидают гнездо на 15-16-й день жизни. Их оперение к моменту вылета ещё находится в стадии дорастания; полностью оно формируется к возрасту 30-сут, лишь аптерии остаются голыми, без пуховидных перьев, довольно долго. В первые два дня после оставления гнезда птенцы почти не передвигаются, лишь на 3-й день они начинают перелетать на расстояние 5-10 м. К концу 5-го дня они уже с криком гоняются за взрослыми птицами, выпрашивая корм. В районе гнезда выводки с родителями наблюдались до 7 дней, после чего исчезали с гнездового участка. Как показал опыт, посаженных в клетку и оставленных около гнёзд слётков самец продолжал кормить до 40-дневного возраста. Самка прилетала к клетке не каждый день, а при посещении кормила птенцов очень редко. После этого срока кормление прекращалось.

Выводки молодых чижей в Ленинградской области можно встретить с мая по август включительно. Самый ранний выводок чижей, наблюдавшийся на Карельском перешейке, был встречен 12 мая 1979 в год урожая семян ели, а самый поздний, отмеченный в том же районе, обнаружен 28 августа 1982 в сезон обильного плодоношения берёзы *Betula pendula*.



## О гнездование глухаря *Tetrao urogallus* выше границы леса на Северном Урале

Н.Д.Нейфельдт, А.В.Бобрецов

Второе издание. Первая публикация в 2001\*

Сведений о гнездовых находках глухаря *Tetrao urogallus* в горных биотопах Северного Урала нет. По Л.А.Портенко (1937) и Е.Н.Тепловой (1957), он обитает здесь лишь в пределах лесного пояса.

В 1980-1990-е гг., обследуя западную часть Северного Урала в границах Печоро-Илычского заповедника, мы обнаружили гнёзда и выводки глухаря в подгольцовом и горнотундровом поясах. Так, 26 июня 1992 мы нашли гнездо глухаря в каменисто-моховой тундре в юго-западной части хребта Кожимъиз (верховья р. Илыч). Гнездо было устроено на небольшой дерновинке зелёного мха среди некрупных камней на слабо пологом склоне в истоке горного ручья на расстоянии около 150 м от верхней границы редкостойного лиственничника. Самка плотно насиживала кладку из 3 яиц, в 2 из которых был слышен писк птенцов. В 80 м ниже по склону вспугнули вторую глухарку, которая обогревала 3 пуховичков в возрасте 1-2 сут.

Гнездо на юго-западном отроге хребта Яны-Пупуньёр (верховья Печоры) нашли 20 июня 1993 в нижней трети довольно крутого каменистого склона, поросшего травянисто-кустарниковой растительностью. Гнездо располагалось в центре группы живописных скальных останцов в небольшой, поросшей мхом и лишайником каменистой нише. Самка очень плотно насиживала и подпускала человека на расстояние вытянутой руки. Гнездо — ямка во мху размером 28×25 и глубиной 6 см, с небольшим количеством выстилки из сухих стебельков злаков, растущих здесь же. В кладке 7 яиц. Из них 6 имели типичный палево- песочный фон и мелкие тёмные крапины, а одно было светло-серое без крапа. В этом же районе мы неоднократно встречали глухаринные выводки: 15 августа 1988 — самка и 7 молодых глухарят величиной с тетерева; 18 июня 1991 — самка с пуховыми птенцами; 20 августа 1991 — выводок из 3 глухарят; 31 июля 1992 — два молодых величиной с тетерева; 27 июля 1995 — выводок из 8 птенцов величиной с рябчика.

### Литература

- Портенко Л.А. 1937. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.: 1-240.  
Теплова Е.Н. 1957. Птицы района Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповедника 5: 5-115.



\* Нейфельдт Н.Д., Бобрецов А.В. 2001. О гнездовании глухаря выше границы леса на северном Урале // Орнитология 29: 334.