

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

Том XIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2005 № 289

СОДЕРЖАНИЕ

- 471-484 Причина и следствие в биологии. Э. МАЙР
- 485-489 Летне-осенное гнездование клестов *Loxia curvirostra* на Тянь-Шане как пример приспособления вида-стенофага к условиям существования. А. Ф. КОВШАРЬ
- 489-491 Зимовка дрофы *Otis tarda* в Алакольской котловине в 2004/2005 годах. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ, Ю. П. ЛЕВИНСКИЙ
- 491-493 Гнездование маскированной трясогузки *Motacilla personata* в субвысокогорье юго-восточного Алтая. А. С. РОДИМЦЕВ
- 494-500 Материалы по распределению, численности и гнездованию дрозда-рябинника *Turdus pilaris* на юге Ленинградской области. В. И. ГОЛОВАНЬ, В. Г. ПЧЕЛИНЦЕВ
- 500-501 Первое гнездование серебристой чайки *Larus argentatus* в Калининграде. Е. Л. ЛЫКОВ, И. Ч. НИГМАТУЛЛИН
- 501-502 Встречи трёхпалого дятла *Picoides tridactylus* в Баболовском парке города Пушкина. И. Н. ПОПОВ
- 502-503 Встречи воробышного сыча *Glaucidium passerinum* в окрестностях Калуги. И. В. ПАРАУШКИН
- 503 О гнездовании пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* на юге Свердловской области. Т. А. СУСЛОВА
-

Редактор и издатель 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 № 289

CONTENTS

- 471-484 Cause and effect in biology. E. MAYR
- 485-489 Summer-autumn breeding of crossbills *Loxia curvirostra* as an example of adaptation of stenophagous species to environmental conditions. A. F. KOVSHAR
- 489-491 Wintering of the great bustard *Otis tarda* in Alakol depression in 2004/2005.
N. N. BEREZOVIKOV, Yu. P. LEVINSKY
- 491-493 Breeding biology of *Motacilla personata* in subalpine belt of south-eastern Altai. A. S. RODIMTSOV
- 494-500 Data on distribution, number and breeding of the fieldfare *Turdus pilaris* in southern part of Leningrad Province.
V. I. GOLOVAN, V. G. PCHEINTSEV
- 500-501 The first record of the herring gull *Larus argentatus* nesting in Kaliningrad city.
E. L. LYKOV, I. CH. NIGMATULLIN
- 501-502 The three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* in Babolovsky Park of Pushkin, St.-Petersburg. I. N. POPOV
- 502-503 The records of the Eurasian pygmy-owl *Glaucidium passerinum* near Kaluga. I. V. PARAUSHKIN
- 503 On nesting of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* on the south of Sverdlovsk Province. T. A. SUSLOVA
-

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

Причина и следствие в биологии

Э.Майр

*Второе издание. Первая публикация в 1968**

Будучи по профессии биологом, я, разумеется, не могу предпринять такой анализ причины и следствия в биологических явлениях, какой провёл бы логик. Вместо этого мне хотелось бы сосредоточить внимание на особых трудностях, связанных с классической концепцией причинности в биологии. Эти трудности начинают терзать исследователей при первых же попытках создать единое понятие причины. Крайне механистическое представление Декарта о жизни и та логическая крайность, до которой его идеи были доведены Гольбахом и Де Ла Меттри, неизбежно вызывают обратную реакцию, приводящую к созданию виталистических теорий, время от времени входящих в моду вплоть до наших дней. Среди наиболее видных представителей этого направления достаточно назвать Дриша (энтелехия), Бергсона (жизненный порыв) и Леконта дю Нуи. Хотя точки зрения этих исследователей в каких-то деталях различны, все они сходятся в том, что живые существа и жизненные процессы не поддаются причинному объяснению в рамках физических и химических явлений. Наша задача заключается в том, чтобы задать вопрос, оправдано ли это мнение, и в случае отрицательного ответа установить источников заблуждений.

Принято считать, что причинность независимо от её определения в терминах логики содержит три элемента: 1) объяснение прошедших событий (причинность *a posteriori*); 2) предсказание грядущих событий; 3) истолкование телеологических, т.е. “целенаправленных”, явлений.

Три аспекта причинности (объяснение, предсказание и телеология) должны составлять основные вехи любого обсуждения причинности и совершенно справедливо были выделены в качестве таковых Нагелем (Nagel 1960-1961). Биология может внести существенный вклад в обсуждение всех трёх аспектов причинности. Но прежде чем перейти к детальному разбору этого вклада, я должен сказать несколько слов о биологии как науке.

Биология. Термин *биология* подразумевает некую однородную и единую науку. Однако события последних лет со всё большей ясностью показывают, что биология — наука в высшей степени сложная. В сущности “биологией” называют две в значительной мере самостоятельные области науки, различающиеся по методу, проблематике и основным концепциям. Едва зайдя за уровень чисто описательной биологии, мы находим две сильно различающиеся области, которые можно было бы назвать *функциональной* и *эволюционной* биологией. Разумеется, эти две области во многих точках соприкасаются и перекрываются. Любой биолог, работающий в одной из этих областей, должен иметь представление о другой области, если он хочет

* В переводе на русский: Майр Э. 1972. Причина и следствие в биологии // *На пути к теоретической биологии. I. Прологомены*. М.: 47-59. Пер. с англ.: С.Г.Васецкий.

избежать ярлыка ограниченного специалиста. Однако его собственные исследования обычно бывают посвящены проблемам в какой-либо одной из этих областей. Мы не можем обсуждать понятия причины и следствия в биологии, не охарактеризовав предварительно эти две области.

Функциональная биология. Специалист в этой области имеет дело прежде всего с действием и взаимодействием структурных элементов — от молекул до органов и целых особей. Он непрерывно задаётся вопросом: “Как?” — как действует тот или иной элемент, как он функционирует? Этот подход объединяет анатома, изучающего сочленения, с молекулярным биологом, исследующим роль молекулы ДНК в передаче генетической информации. Функциональный биолог стремится выделить тот частный элемент, который он изучает, и в каждом данном исследовании он обычно имеет дело с одной особью, одним органом, одной клеткой или одной частью клетки. Он пытается исключить все переменные или управлять ими и повторяет свои опыты при постоянных или варьирующих условиях до тех пор, пока не убедится, что он выяснил функцию изучаемого им элемента. Эксперимент служит ему основным методом исследования, и его подход к изучаемым явлениям по существу сходен с подходом физика или химика. И в самом деле, вычленив в достаточной мере изучаемое явление из всей совокупности процессов жизни, он может достигнуть идеала — свести своё исследование к чисто физическому или химическому эксперименту. Несмотря на некоторую ограниченность этого метода, нельзя не согласиться, что подобный упрощенный подход абсолютно необходим для достижения тех целей, которые ставит себе такой биолог. Бурное развитие биохимии и биофизики оправдывает этот прямой, хотя и явно упрощенный подход.

Эволюционная биология. Биолог-еволюционист пользуется другими методами, и его интересуют иные проблемы. Он главным образом задаёт вопрос: “Почему?” Спрашивая: “Почему?”, мы всегда должны сознавать двусмысленность этого вопроса. Он может означать: “Как же это происходит?”, но его можно понять и в телеологическом смысле: “Для чего?” Ясно, что эволюционист, задавая этот вопрос, имеет в виду первое из этих значений. Любой организм, особь или вид является продуктом длительной истории, истории, насчитывающей более двух миллиардов лет. Как сказал Макс Дельбрюк (Delbrück 1949), “зрелого физика, впервые сталкивающегося с проблемами биологии, ставит в тупик то обстоятельство, что в биологии нет «абсолютных явлений». Каждое явление представляется иным в разных местах и в разное время. Любое животное, растение или микроорганизм, которое изучает биолог,— лишь одно звено в эволюционной цепи изменяющихся форм, ни одна из которых не остаётся сколь-нибудь постоянной”. Едва ли можно до конца понять какую-нибудь структуру или функцию в организме, не изучив её становления в ходе эволюции. Основная задача биолога-еволюциониста заключается в том, чтобы найти причины имеющихся у данного организма признаков, и в частности приспособлений. Его поражает невероятное многообразие органического мира. Он хочет знать причины этого многообразия, а также путь, которым оно было достигнуто. Он изучает силы, вызывающие изменения в фауне и флоре (частично зафиксированные палеонтологией), и этапы развития удивительных приспособлений, столь характерных для органического мира.

Мы можем охарактеризовать эти две области биологии в несколько ином плане, воспользовавшись языком теории информации. Специалист в области функциональной биологии имеет дело со всеми аспектами реализации запрограммированной информации, содержащейся в ДНК-м коде оплодотворённой зиготы, тогда как биолога-эволюциониста интересует история этих кодов и законы, управляющие их изменениями от поколения к поколению. Иными словами, его интересуют причины этих изменений.

Многие давние спорные вопросы в области философии естествознания можно значительно точнее сформулировать на языке теории информации. Например, как показано И.И.Шмальгаузеном в СССР и независимо от него мною, невозможность наследования приобретённых признаков становится совершенно ясной, если построить модель передачи генетической информации с периферии (от фенотипа) к ДНК половых клеток.

Однако при всём том не следует переоценивать эти генетические коды. Их характерная черта состоит в том, что заключённая в них программа не предопределяет всё и вся в организме. Такие явления, как обучение, память, негенетическое структурное изменение и регенерация, показывают, в какой мере “открыты” эти программы. Но даже и эти явления весьма специфичны, если говорить о том, чему может “обучиться” организм, на какой стадии жизненного цикла происходит обучение и как долго сохраняется в памяти выученное. Таким образом, хотя программа может быть в некоторой своей части совершенно неспецифичной, однако диапазон возможных отклонений в ней зафиксирован. Поэтому коды в некоторых отношениях высокоспецифичны, в других же они лишь определяют “нормы реакции” или общие способности и потенции.

Я попытаюсь показать эту двойственность кодов на примере различий в способности к “распознаванию особей своего вида” у двух видов птиц. Птенца воловьей птицы выкармливают приёмные родители, например, какие-нибудь певчие птицы. Как только птенец перестаёт нуждаться в помощи приёмных родителей, он начинает искать других слётков своего вида, хотя никогда раньше их не видел. Напротив, молодой гусёнок, только что вылупившийся из яйца, принимает за родителей первый же попавшийся ему на глаза движущийся (и предпочтительно также издающий звуки) объект, за которым он может следовать и который он может запечатлеть в мозгу. В первом случае запрограммирован определённый “образ”, а во втором — просто способность к импринтингу. Подобные различия в специфичности наследуемой программы характерны для всего органического мира.

Вернёмся к основной теме нашего исследования и поставим вопрос о том, идентичны ли понятия *причины* в функциональной и эволюционной биологии.

И вновь Макс Дельбрюк (Delbrück 1949) напоминает нам, как ещё в 1970 году Гельмгольц постулировал, что “поведение живых клеток должно быть объяснимо в терминах движения молекул, подчиняющегося определённым законам взаимодействия сил”. В настоящее же время, как справедливо отмечает Дельбрюк, мы не можем даже объяснить поведение отдельного атома водорода. Он напоминает, что “любая живая клетка несёт в себе опыт экспериментирования её предков на протяжении миллиарда лет”.

Трудности, возникающие при рассмотрении понятия причинности в биологии, можно проиллюстрировать на следующем примере. Давайте зададим вопрос: в чём причина перелётов птиц? Или более конкретно: почему древесница, живущая в саду моего загородного дома в Нью-Гемпшире, начинает свой перелёт на юг вечером 25 августа?

Я могу перечислить четыре в равной степени законные причины этого перелёта:

1. *Экологическая причина*. Древесницы, будучи насекомоядными птицами, должны мигрировать на юг, так как, оставшись на зиму в Нью-Гемпшире, они погибнут от голода.

2. *Генетическая причина*. В процессе эволюции древесница приобрела генетическую конституцию, в которой заложена способность правильно реагировать на соответствующие воздействия внешней среды. Так, совка, гнездящаяся рядом с древесницей, не обладает такой конституцией и не реагирует на эти воздействия. В результате она ведёт оседлый образ жизни.

3. *Внутренняя физиологическая причина*. Древесница летит на юг, так как она привыкла к определённой длине дня. Как только число дневных часов уменьшится до определённого уровня, она готова мигрировать.

4. *Внешняя физиологическая причина*. Древесница отправилась в путь 25 августа, потому что в этот день над нашей местностью прошли холодные массы воздуха, принесённые северными ветрами. Резкое падение температуры и связанное с этим ухудшение погоды подействовали на птиц, уже находившихся в состоянии общей физиологической готовности к перелёту, и они начали миграцию именно в этот день.

Среди названных нами четырёх причин перелёта этой птицы можно выделить комплекс причин, прямо вызвавших перелёт: это физиологическое состояние птиц, связанное с фотопериодичностью, и падение температуры. Их можно назвать *непосредственными* причинами миграции. Две другие причины — недостаток пищи зимой и генетическая конституция вида — можно назвать *основными*, или *первичными*. Именно эти причины возникли и исторически вошли “в плоть и кровь” системы в результате естественного отбора на протяжении многих тысяч поколений. Очевидно, что задача функциональной биологии заключается в анализе непосредственных причин, тогда как эволюционная биология занята изучением первичных причин. Так обстоит дело с каждым биологическим явлением, которое мы захотели бы изучать. Всегда есть какие-то непосредственные и первичные причины, причём для того, чтобы до конца понять данное явление, необходимо выявить и объяснить как те, так и другие.

Различия между этими двумя категориями причин можно также выразить, сказав, что непосредственные причины определяют реакции особи (и её органов) на факторы внешней среды, тогда как первичные причины ответственны за эволюцию того частного ДНК-го кода, которым обладает каждая особь любого вида. Эти различия, по-видимому, не столь существенны с точки зрения логики. Однако биологи знают, что многих ожесточённых споров о “причине” какого-нибудь биологического явления можно было бы избежать, если бы противники поняли, что один из них имеет в виду непосредственные, а другой — первичные причины этого явления. Я могу иллюстрировать сказанное цитатой из Леба (Loeb 1916): “Ранние

исследователи объясняли рост ног у головастика лягушки или жабы приспособлением к жизни на земле. Но благодаря опытам Гудернча мы знаем, что рост ног можно вызвать в любое время, даже у только что вылупившегося головастика, который ещё не может жить на суше, если давать животному с кормом щитовидную железу”.

Вернёмся теперь к определению “причины” в формальной логике и посмотрим, насколько оно совпадает с понятием “причины” в функциональной и эволюционной биологии. Мы можем, например, определить причину как “условие (необходимое, но недостаточное), без которого явление не могло бы произойти”, или как “одно из множества в совокупности достаточных условий, без которого явление не могло бы произойти” (M.Scriven, неопубл.). Подобные определения вполне адекватно описывают причинные связи в некоторых областях биологии, в частности в тех, которые рассматривают химические и физические основы явлений. В строго формальном смысле такие определения приложимы и к более сложным явлениям. Однако в областях биологии, связанных с изучением сложных явлений, польза от таких определений невелика. Вряд ли кто-нибудь среди учёных сомневается в причинном характере всех биологических явлений, т.е. в том, что любое уже свершившееся явление можно в конечном счёте объяснить с точки зрения его причины. И тем не менее такое объяснение во многих случаях неизбежно будет столь неспецифичным и столь формальным, что его ценность, несомненно, окажется сомнительной. При изучении какой-либо сложной системы едва ли можно считать откровением следующее объяснение: “Явление *A* обусловлено сложным рядом взаимодействующих факторов, одним из которых служит *B*”. А часто ничего более сказать нельзя. Мы ещё вернёмся к этой трудности в связи с проблемой предсказания. Однако прежде следует рассмотреть проблему телеологии.

Телеология. Никакое обсуждение причинности не будет полным, если оно не затрагивает проблему телеологии. Эта проблема берёт своё начало от “конечных” причин, входивших ещё в аристотелеву классификацию причин. Эта категория причин создана в результате размышлений об упорядоченном и целенаправленном развитии особи от яйца до “конечной” стадии взрослого организма и о развитии вселенной от её начала (хаоса?) до современного упорядоченного состояния. Конечная причина была определена как “причина, ответственная за упорядоченное достижение заранее известной конечной цели”. Всякое целенаправленное поведение относили к категории “телеологических”, но к этой же категории относили и многие другие явления, которые по своей природе не были обязательно целенаправленными.

Исследователи научного наследия Аристотеля справедливо обращали внимание на то, что Аристотель — по своему образованию и по призванию — был прежде всего биологом и что именно его увлечённость биологическими явлениями оказала решающее влияние на его представления о причинах и привела к тому, что помимо материальной, формальной и эффективной причин он ввёл ещё и категорию конечной причины. Мыслители от Аристотеля до наших дней ломали голову над явным притворением между механистическим толкованием естественных процессов и кажущейся целенаправленной последовательностью процессов роста, размножения и

поведения животных. Такой разумный учёный, как Бернард (Bernard 1885), выразил этот парадокс в следующих словах:

“Существует, так сказать, заранее установленный план каждого существа и каждого органа, согласно которому любое явление само по себе зависит от общих сил природы, но если его рассматривать вместе с другими явлениями, то создаётся впечатление, что какая-то невидимая сила направляет это явление на тот путь, по которому оно следует, и приводит его на занимаемое им место.

Мы допускаем, что жизненные процессы связаны с физико-химическими явлениями, но нельзя не признать, что это не позволяет объяснить самую их суть, ибо случайное сочетание физико-химических явлений не может привести к образованию каждого организма по твёрдо установленному (заранее) плану и к возникновению удивительной соподчинённости и гармоничной согласованности жизненных процессов... Детерминизм может быть лишь физико-химическим детерминизмом. Жизненная сила и жизнь относятся к миру метафизики”.

Что же представляет собой этот x , этот очевидно целенаправленный агент, эта “жизненная сила” в органических явлениях? Лишь в наше время были предложены удовлетворительные объяснения этого парадокса.

Многие дуалистические, телеологические и виталистические теории прошлого попросту подменяли неизвестное x другим неизвестным, u или z , так как назвать неизвестный фактор “энтелехией” или “жизненным порывом” ещё не значит объяснить его. Я не буду тратить времени на демонстрацию того, сколь ошибочными были эти попытки в своём большинстве. Даже несмотря на то, что некоторые наблюдения, положенные в основу этих общих схем, вполне правильны, из них были сделаны совершенно неверные, противоестественные выводы.

Так в каких же случаях можно говорить о цели и целенаправленности в природе и в каких нельзя этого делать? На этот вопрос мы теперь можем дать чёткий и недвусмысленный ответ. Индивидуум, который, выражаясь языком теории информации, “запрограммирован”, может действовать целенаправленно. Однако исторические процессы *не могут* действовать целенаправленно. Птица, начинающая свой перелёт; насекомое, находящее своё кормовое растение; животное, спасающееся от хищника; самец, старающийся привлечь внимание самки,— все они действуют целенаправленно, поскольку они соответствующим образом запрограммированы. Когда я говорю о запрограммированном индивидууме, я употребляю это выражение в широком смысле. Запрограммированное счётно-решающее устройство также представляет собой “индивидуум” в этом смысле, равно как и пара птиц, чьи инстинктивные и приобретённые в результате обучения реакции подчиняются, так сказать, единой программе. Полностью индивидуальная, но при этом также видоспецифичная программа, закодированная в ДНК любой зиготы (оплодотворённой яйцеклетки), которая регулирует развитие центральной и периферической нервной системы, органов чувств, гормонов, физиологии и морфологии, представляет собой *программу* счётно-решающего устройства, определяющего поведение этой особи.

Естественный отбор всемерно благоприятствует выработке кодов, гарантирующих такое поведение, которое повышает приспособленность. Про-

грамма поведения, гарантирующая мгновенную правильную реакцию на потенциальный источник пищи, потенциального врага или потенциального партнёра для спаривания, безусловно, обеспечит большую приспособленность в дарвиновском смысле, чем программа, не предусматривающая таких реакций. Равным образом программа поведения, допускающая соответствующее обучение и совершенствование поведенческих реакций посредством различного рода обратных связей, обеспечивает большую вероятность выживания, чем программа, лишенная этих свойств.

Целенаправленное действие особи, поскольку оно обусловлено свойствами её генетического кода, целенаправленно не более и не менее, чем действия счётно-решающего устройства, которое реагирует на различные сигналы в соответствии с заложенной в него программой. Это, если можно так сказать, чисто механическая целенаправленность.

Мы, биологи, уже давно почувствовали, что называть такое запрограммированное целенаправленное поведение *телеологическим* несколько двусмысленно, потому, что это слово используется, кроме того, совсем в другом смысле для обозначения конечной стадии эволюционных приспособительных процессов. Когда Аристотель говорил о конечных причинах, он имел в виду, в частности, изумительную приспособленность, наблюдалась в растительном и животном царствах. Его интересовало то, что более поздние авторы называли “замыслом” или “планом” в природе. Он считал, что конечными причинами можно объяснить не только мимикрию или симбиоз, но и все другие приспособления животных и растений друг к другу и к физической внешней среде. Представители школы Аристотеля и их последователи спрашивали себя, какой целенаправленный процесс мог привести к возникновению столь упорядоченного плана в природе.

Теперь очевидно, что термины *телеология* и *телеологический* применялись для обозначения явлений двух различных типов: 1) выработки и усовершенствования на протяжении всей истории растительного и животного царств всё обновляющейся программы и всё совершенствующейся информации, закодированной в ДНК; 2) испытания этих программ и расшифровки этих кодов на протяжении жизни каждой особи. Имеются существенные различия, с одной стороны, между целенаправленными поведенческими реакциями или процессами развития особи или системы, которые управляются программой, и с другой — постоянным совершенствованием генетических кодов. Это совершенствование генома представляет собой эволюционное приспособление, регулируемое естественным отбором.

Чтобы избежать путаницы между этими двумя совершенно различными типами целенаправленности, Питтендрай (Pittendrigh 1958) ввёл термин *телеономический* для описания всех целенаправленных систем, “не связанных с аристотелевой телеологией”. Это негативное определение не только переносит центр тяжести на термин “система”, но и не даёт возможности чётко разграничить две различные аристотелевы телеологии. По-видимому, применение термина *телеономический* следует строго ограничить, используя его лишь для систем, действующих на основе какой-то программы или закодированной информации. Телеономия в биологии обозначает, по выражению Дж. Гексли (Huxley 1960), “кажущуюся целенаправленность организмов и их признаков”.

Столь чёткое определение телеономии, которая имеет поддающуюся анализу физико-химическую основу, от телеологии, имеющей дело со всеобщей гармонией органического мира в более широком плане, весьма полезно, потому что эти два совершенно различных явления часто смешивают друг с другом.

Развитие или поведение особи целенаправленно, а естественный отбор, разумеется, нет. Когда Маклеод (Macleod 1957) писал: “Наиболее вызывающим у Дарвина было то, что он вновь ввёл цель в природу”, он выбрал неподходящее слово. Слово *цель* совершенно не подходит для эволюционных изменений, которые в конечном счёте рассматривал Дарвин. Если организм высокоприспособлен к условиям своей среды, то это обусловлено не какой-то целью, которую ставили себе его предки или какой-либо внешний агент, например “Природа” или “Бог”, сотворившие некий верховный замысел или план. Как справедливо сказал Симпсон (Simpson 1960), Дарвин “вымел подобную финалистическую телеологию через парадную дверь”.

Подводя итоги нашему обсуждению, можно сказать, что между телеономией и причинностью нет противоречия, но что научная биология не нашла никаких доводов, которые бы служили подтверждением телеологии в духе, соответствующем разнообразным виталистическим или финалистическим теориям (Simpson 1950, 1960; Koch 1957). Все так называемые телеологические системы, которые обсуждает Нагель (Nagel 1961), на самом деле служат примерами телеономии.

Проблема предсказания. Третья важная проблема, связанная с причинностью в биологии,— это проблема предсказания. В классической теории причинности пробным камнем для любого причинного объяснения служит возможность использовать его для предсказания будущих событий. Эта точка зрения сохраняется и в современных теориях (Bunge 1959): “Теория может предсказывать в той же степени, в какой она может описывать или объяснять”. Это утверждение ясно свидетельствует о том, что его автор — физик, ибо ни один биолог не отважился бы на такое заявление. Теория естественного отбора позволяет довольно точно описывать и объяснять явления, но она не даёт возможности делать надёжные предсказания, если не считать таких тривиальных и бессмысленных заявлений, как, например, “более приспособленные особи оставят в среднем более многочисленное потомство”. Скрайвен (Scriven 1959) совершенно справедливо подчеркнул, что один из самых существенных вкладов эволюционной теории в философию состоял в том, что она продемонстрировала независимость объяснения от предсказания.

Хотя предсказание и не является неотъемлимой частью причинности, всё же каждый учёный стремится к тому, чтобы его причинные объяснения позволили в то же время предсказывать грядущие события с большой точностью. Мы различаем много видов предсказания в биологических объяснениях, так что определить понятие “предсказание” в биологии весьма затруднительно. Сведущий зоогеограф может довольно точно предсказать, какие животные будут найдены на ещё не исследованном горном хребте или острове. Точно так же палеонтолог с большой вероятностью предскажет, какие ископаемые можно будет обнаружить во вскрываемом геологическом

разрезе. Можно ли считать такое правильное угадывание результатов прошедших событий гениальным предвидением? Это сомнение распространяется и на таксономические предсказания, рассматриваемые ниже. Однако использовать термин *предсказание* для будущих событий представляется совершенно законным. Я приведу четыре примера, чтобы проиллюстрировать диапазон различных категорий предсказания:

1. *Предсказание в классификации.* Если я определил на основе расположения щетинок и относительных размеров головы и глаз, что данная плодовая мушка относится к виду *Drosophila melanogaster*, то я могу “предсказать” многие другие черты строения и поведения, которые я обнаружу при дальнейшем изучении этой мушки. Если я найду новый вид с диагностическими признаками, характерными для рода *Drosophila*, то я сразу же смогу “предсказать” целый ряд его биологических свойств.

2. *Предсказание большей части физико-химических процессов на молекулярном уровне.* Можно весьма точно предсказать большую часть основных биохимических процессов, протекающих в организмах, например пути обмена веществ, а также биофизические явления в простых системах, например физиологическое действие света, тепла и электричества.

Примеры 1 и 2 показывают, что причинные объяснения позволяют делать весьма точные предсказания. Однако в биологии существует множество других обобщений или причинных объяснений, на основании которых нельзя сделать точных прогнозов. Ниже приводятся соответствующие примеры.

3. *Предсказание исхода сложных экологических взаимодействий.* Если сказать, что “заброшенное пастбище на юге Новой Англии зарастёт тополелистной берёзой *Betula populifolia* и веймутовой сосной *Pinus strobus*”, то это нередко окажется правильным. Однако чаще пастбище зарастает почти одной только веймутовой сосной или же, напротив, сосна отсутствует, а пастбище зарастает вишней *Prunus*, виргинским можжевельником *Juniperus virginianum*, клёнами, сумахом и некоторыми другими видами.

Другой пример также иллюстрирует невозможность предсказания. Если два вида мучных хрущаков, *Tribolium confusum* и *T. castaneum*, поместить вместе в какую-либо однородную среду (на просеянную пшеничную муку), то один из этих видов всегда вытеснит другой. При высокой температуре и влажности побеждает *T. castaneum*, а при низкой температуре и влажности — *T. confusum*. При промежуточных условиях исход конкуренции неопределён и поэтому не может быть предсказан (см. таблицу).

Конкуренция двух видов *Tribolium* (по: Park 1954)

Условия		Число опытов	Число опытов, в которых победил	
Температура, °C	Влажность, %		<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
34	70	30	—	30
29	70	66	11	55
24	70	30	21	9
34, 29	30	60	53	7
24	30	20	20	—

4. Предсказание эволюционных событий. Возможно, что в биологии труднее всего предсказать дальнейший ход эволюции. Кто бы мог сказать, глядя на рептилий пермского периода, что большая часть наиболее процветающих групп вымрет (причём многие довольно быстро) и что от одной из наименее примечательных ветвей произойдут млекопитающие? Какой исследователь фауны кембрия предсказал бы революционные изменения в жизни морей последующих геологических эр? Нельзя предсказать и исход микроэволюции. Животноводы и эволюционисты вновь и вновь сталкиваются с тем, что независимые и параллельные линии, подвергнутые одному и тому же давлению отбора, реагируют на него с разной скоростью и в форме различных коррелированных реакций.

Как и во многих других областях науки (если не считать некоторые основные химические или физические процессы), предсказание биологических явлений почти всегда носит статистический характер. Мы можем с большой точностью сказать, что среди 1000 новорождённых будет не многим более 500 мальчиков. Но мы не можем предсказать пол данного, ещё не родившегося ребёнка.

Причины неопределённости в биологии. Не претендую на исчерпывающее изложение всех возможных причин неопределённости, я могу перечислить четыре класса таких причин. Хотя они до некоторой степени перекрывают-ся, каждый из них можно рассматривать в отдельности.

1. Случайность события, не связанная с его значением. Хорошей иллюстрацией этого класса причин неопределённости служит спонтанная мутация, вызванная “ошибкой” в репликации ДНК. Появление данной мутации никак не связано с эволюционными потребностями отдельного организма или той популяции, к которой он принадлежит. Точные результаты определённого давления отбора непредсказуемы, поскольку реакция на него зависит от мутаций, рекомбинаций и гомеостаза в ходе развития, причём относительная роль каждого из этих факторов варьирует. В определении генетического состава на всех ступенях участвует в качестве одного из основных компонентов этот вид случайности. Сказанное относительно мутационного процесса справедливо также для кроссинговера, распределения хромосом, отбора гамет, выбора партнёра и выживания зигот на ранних стадиях развития. Однако ни лежащие в основе этих явлений молекулярные процессы, ни механические перемещения, ответственные за эту случайность, не связаны с их биологическими проявлениями.

2. Уникальность всех существ на более высоких уровнях биологической интеграции. Уникальность биологических существ и явлений составляет одно из основных различий между биологией и физическими науками. Физикам и химикам зачастую бывает весьма трудно понять эту подчёркиваемую биологами уникальность, хотя последние достижения в современной физике облегчают понимание этой особенности. Если физик говорит: “Лёд плавает в воде”, то его утверждение справедливо для любого куска льда и для любого водоёма. В подобных случаях отдельные представители данного класса обычно лишены индивидуальности, столь характерной для органического мира, в котором уникальна каждая особь, каждая стадия жизненного цикла, каждая популяция, каждый вид и каждая более высокая таксономическая категория, любые взаимоотношения между особями, все естеств-

венные сообщества видов и все этапы эволюции. В приложении к человеку справедливость этих положений очевидна. Однако они в равной мере применимы ко всем животным и растениям, размножающимся половым путём. Уникальность, разумеется, не может полностью исключить предсказание. Мы можем весьма точно предсказать многие признаки и особенности поведения как человека, так и других организмов. Однако в большинстве случаев эти предсказания (не считая тех, которые относятся к систематике) носят чисто статистический характер. Уникальность особенно присуща эволюционной биологии. В мире уникальных явлений совершенно невозможно выявить общие законы, подобные существующим в классической механике.

3. *Исключительная сложность*. Физик Эльзассер сказал на одном из недавних симпозиумов: “Примечательной чертой всех организмов является их почти неограниченная структурная и динамическая сложность”. Это верно. Всякая органическая система обладает столь большим числом обратных связей, гомеостатических механизмов и потенциальных множественных путей обмена веществ, что описать её полностью невозможно. Более того, чтобы исследовать такую систему, необходимо разрушить её, так что анализ станет бесполезным.

4. *Появление новых свойств на высших уровнях интеграции*. Обсуждение щекотливой проблемы “появления” в связи с поднимаемыми вопросами завело бы нас слишком далеко. Мне придётся лишь догматически сформулировать общий принцип: “Если два существа объединяются на более высоком уровне интеграции, то не все свойства нового существа можно логически вывести или предсказать на основании свойств этих двух компонентов”. Эта трудность присуща не одной только биологии, но она, несомненно, является одним из главных источников неопределённости в биологии. Не следует забывать, что неопределенность означает не отсутствие причины, а лишь непредсказуемость.

Все четыре причины неопределенности, как по отдельности, так и в сочетании друг с другом, снижают точность предсказания.

В связи с этим можно задать вопрос, обусловлена ли предсказуемость в классической механике и непредсказуемость в биологии количественными или качественными различиями. Существует немало доводов за то, что эти различия в основном носят количественный характер. Классическая механика находится, так сказать, на одном конце непрерывного спектра, а биология — на другом. Возьмём классический пример газовых законов. Можно считать, что эти законы носят статистический характер, однако число молекул газа, подчиняющихся этим законам, столь велико, что действия отдельных молекул приводят к некоему предсказуемому — можно сказать “абсолютному” — результату. Если же взять 5 или 20 молекул, то они проявят определённую индивидуальность. Различия в размерах изучаемых “популяций” также, конечно, участвуют в создании различия между физическими науками и биологией.

Выводы. Вернёмся к нашему исходному вопросу и попытаемся суммировать некоторые из наших выводов о природе связей между причиной и следствием в биологии.

1. Причинность в биологии сильно отличается от причинности в классической механике.

2. Объяснение всех биологических явлений, кроме самых простых, обычно слагается из ряда причин. Так обстоит дело, в частности, с теми биологическими явлениями, которые можно понять лишь в свете их эволюционной истории. Каждый такой ряд причин напоминает скобки, в которых содержится много неизвестного и много такого, что, вероятно, никогда не удастся исследовать до конца.

3. Вследствие многочисленности альтернативных путей, возможных для большинства биологических процессов (за исключением чисто физико-химических процессов), и случайности многих биологических процессов, в частности на молекулярном уровне (а также в силу других причин), причинность в биологических системах не даёт возможности предсказывать или в лучшем случае позволяет делать предсказания лишь статистического характера.

4. Существование сложных информационных кодов в ДНК зародышевой плазмы допускает телеэкономическую целенаправленность. Вместе с тем эволюционные исследования не позволили обнаружить никаких доказательств "целенаправленности" эволюционных линий, как это постулируют те сторонники телеологии, которые видят "план и замысел" в природе. Гармония живой вселенной, поскольку она существует, представляет собой, так сказать, "апостериорный" продукт естественного отбора.

Наконец, причинность в биологии не противоречит на самом деле причинности в классической механике. Как показала современная физика, причинность в классической механике представляет собой лишь очень простой, частный случай причинности. Например, предсказуемость нельзя рассматривать как необходимый компонент причинности. Сложность биологической причинности не оправдывает использования ненаучных теорий, например виталистических или теологических; она лишь должна вдохновлять всех тех, кто пытается создать более широкую основу для понятия причинности.

Литература

- Bernard C. 1885. *Lecons sur les phénomènes de la vie*. 1.
- Bunge M. 1959. *Causality*. Cambridge (Mass.), Harvard Univ. Press.
- Delbrück M. 1949 // *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* 33, 173.
- Huxley J. 1960 // *Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Ontog. Tiere* 88, 9.
- Koch L.F. 1957 // *Sci. Monthly* 85, 245.
- Loeb J. 1916. *The Organism as a Whole*. New York.
- Macleod R.B. 1957 // *Science* 125, 477.
- Nagel E. 1960-1961. *Lecture presented at the Massachusetts Institute of Technology in the Hayden Lectures Series*.
- Nagel E. 1961. *The Structure of Science*. New York.
- Park T. 1954 // *Physiol. Zool.* 27, 177.
- Pittendrigh C.S. 1958 // *Behaviour and Evolution*. Yale Univ. Press.: 394.
- Scriven M. 1959 // *Science* 130, 477.
- Simpson G.G. 1950 // *Sci. Monthly* 71, 262.
- Simpson G.G. 1960 // *Science* 131, 966.

Комментарии К.Х.Уоддингтона

В связи с очень интересной статьёй Майра хочется сделать некоторые замечания. Майр проводит грань между неприемлемой и приемлемой формами телеологического объяснения; первая из них — собственно телеологическая или виталистическая, а вторая — “телеономическая” или, если использовать введённый мною термин, “квазителеологическая”. Но проведя это различие между типами гипотез, Майр затем приходит к утверждению о существовании соответствующих различий между типами явлений. “Развитие или поведение особи,— пишет он,— целенаправленно (в приемлемом смысле — К.У.), а естественный отбор, разумеется, нет”. И под этим “нет” он, по-видимому, имеет в виду “не может быть”, поскольку в другом месте он пишет: “Однако исторические процессы не *могут* действовать целенаправленно”. Уже в течение нескольких лет я настаиваю на том, что в теории эволюции, как и в теории развития (Waddington 1957, 1961), следует использовать объяснения квазителеологического типа.

Если запустить какой-либо процесс (например, смешать два реагирующих между собой химических вещества), то он в конечном счёте придёт к какому-то концу. О “телеологии” начинают говорить, когда при этом в конечном результате возникает что-либо интересное, например нечто сложное и в то же время определённое. При этом возможны три основных типа объяснения: 1) конечный результат сам действует как причина, направляя процесс таким образом, что он завершается этим предeterminированным состоянием,— это аристотелева телеология, которую мы отвергаем, потому что входящее в неё представление о причинности лежит вне круга принятых нами идей; 2) некий нематериальный агент направляет процесс к предeterminированному концу — это “витализм”, который мы тоже отвергаем; 3) конечный результат процесса определяется его исходными свойствами — это “механицизм”, а наш приобретённый за последние годы опыт работы с такими механическими системами, как счётно-решающие устройства, находит на мысль, что “механическое” объяснение более перспективно, чем это казалось сначала. Мы можем запустить какой-то процесс таким образом, чтобы он приводил к некоему установленному заранее конечному состоянию, вводя в исходное состояние ряд условий, которые действуют как “программа”, и возвращая этот процесс на правильный путь посредством отрицательных обратных связей в случае отклонения. И наоборот, если какой-либо процесс характеризуется программой и обратными связями, можно сделать вывод, что он придёт к какому-то конечному состоянию, которое в принципе можно установить по характеру программы и обратных связей (степень точности, с которой устанавливается конечное состояние, зависит, разумеется, от особенностей программы и обратных связей).

Майр принимает теорию (Waddington 1940), согласно которой онтогенетическое развитие зависит от какого-то квазителеологического механизма такого рода, причём и программа и обратные связи введены в генотип, созданный естественным отбором. Но в природе таких квазителеологических механизмов нет ничего, что исключало бы предположение о квазителеологической природе эволюционного процесса. Очевидно, что он характеризуется программой, содержащейся в теореме естественного отбора.

Этого уже достаточно, чтобы в какой-то степени определить природу конечного состояния, к которому будет идти эволюция; она должна привести к повышению эффективности биосистемы в целом, проявляющейся в нахождении путей к воспроизведению. Несомненно, существует множество типов обратных связей, которые позволили бы более точно определить конечный результат. На два типа таких обратных связей я уже обращал внимание: 1) связь, благодаря которой поведение организма влияет на характер давления отбора, действующих на сам организм (грубо говоря, животное выбирает среду прежде, чем среда оказывает на него селективное действие); 2) связь, обусловленная тем, что отбор предшествующих поколений на стабильность или лабильность развития влияет на характер фенотипического эффекта, который может возникнуть в результате новой мутации. Существуют и многие другие типы обратных связей. Например, возрастание фенотипического разнообразия популяции, связанное с необходимостью приспособления к различным местам обитания, в конечном счёте уравновесится возникновением преград, препятствующих скрещиванию между отдельными разновидностями.

Мне представляется в настоящее время неправомерным говорить, как это делает Майр, что естественный отбор не является целенаправленным процессом. Разумеется, сам по себе он не более целенаправлен, чем процесс образования межатомных химических связей. Но подобно тому, как этот последний процесс лежит в основе белковых синтезов, которые в свою очередь объединяются в квазителеологический механизм зародышевого развития, естественный отбор представляет собой основной механизм другого квазителеологического процесса — эволюции. Сейчас нам следует использовать наши новые представления о природе квазителеологических механизмов для того, чтобы углубить понимание эволюционных процессов.

Литература

- Mayr E. 1961 // *Science* 134, 1501.
Waddington C.H. 1940. *Organisers and Genes*. Cambridge, Cambridge Univ. Press. [Уоддингтон К. 1947. *Организаторы и гены*. М.].
Waddington C.H. 1957. *The Strategy of Genes*. London, Allen and Unwin.
Waddington C.H. 1961. *The Nature of Life*. London, Allen and Unwin.



Летне-осенное гнездование клестов *Loxia curvirostra* на Тянь-Шане как пример приспособления вида-стенофага к условиям существования

А.Ф.Ковшарь

Второе издание. Первая публикация в 1976*

Большинство птиц имеет ограниченный сезон размножения, приуроченный ко времени наибольшего обилия пригодной для птенцов пищи (Лэк 1957). Поэтому приспособление сроков размножения к местным условиям является общим правилом, хорошей иллюстрацией которого может служить гнездование клестов *Loxia curvirostra*, узко специализированных птиц в отношении пищи. От обилия и доступности семян хвойных деревьев все-цело зависят сроки и места гнездования этих птиц.

В Европе шишки ели и сосны теряют свои семена в апреле, поэтому клести вынуждены гнездиться зимой и ранней весной: кладки их чаще всего находят в марте, довольно часто — в январе, феврале и апреле; в остальные месяцы клести гнездятся значительно реже (McCabe, McCabe 1933; Reinikainen 1937; Suormala 1938; Воробьёв 1955; Коханов, Гаев 1970). Иное положение в горных еловых лесах Тянь-Шаня. Здесь тянь-шаньская ель *Picea schrenkiana* теряет семена зимой, а созревают они в июле-августе (Проскуряков 1965). Следовательно, наиболее обеспечены пищей клести на Тянь-Шане в конце лета и осенью. А.Н.Формозов (цит. по: Бёме 1954) первый предположил, что тянь-шаньские клести гнездятся в сентябре; впоследствии было высказано мнение, что гнездование их начинается в августе (Янушевич и др. 1960).

К сожалению, до недавнего времени не было материалов о размножении тянь-шаньского подвида клеста-еловика *L. c. tianschanica* Laubmann 1927. Первое его гнездо найдено в 1963 году И.А.Долгушиным в Большом Алматинском ущелье Заилийского Алатау, а в 1965-1967 гг. здесь обнаружено ещё 5 гнёзд. В этом же урочище мы нашли 49 жилых гнёзд клестов и собрали ряд сведений по их экологии в период с 5 мая по 10 сентября 1971 и с 20 апреля по 8 сентября 1972. Некоторые наблюдения проведены здесь также зимой 1972/1973 гг. во время эпизодических экскурсий с 26 октября по 23 марта в верхней части пояса елового леса на высоте 2300-2600 м над уровнем моря. В 1971 г. клести появились 23 июня и через неделю были уже многочисленны. Весной 1972 г. их отметили всего дважды — одиночку 29 мая и пару 30 мая. Но после 20 июня клести стали встречаться регулярно, хотя и не так часто, как в предыдущем году. Первая песня в 1971 г. отмечена 28 июня, а в 1972 г. — 20 июня. Во второй половине июля всё чаще попадались пары, а 31 июля 1971 и 3 августа 1972 впервые встречены самки с гнездовым материалом в клюве.

* Ковшарь А.Ф. 1976. Летне-осенное гнездование клестов на Тянь-Шане как пример приспособления вида-стенофага к условиям существования //Экология 3: 94-97.

При выборе гнездовых участков клесты предпочитают разреженный лес или даже отдельные группы елей на открытых склонах. В густых насаждениях поселяются у опушек. Очень редко они гнездятся на склонах южных экспозиций: из 53 гнёзд 26 найдены на северных, северо-восточных и северо-западных склонах, 24 — на склонах, ориентированных строго на восток (11 гнёзд) и на запад (13), и лишь одно — на юго-западном склоне. Подобная приуроченность — прямое следствие неравномерного распределения ельников, слабо развитых на склонах южной и близких к ней экспозиций.

Гнездятся клесты отдельными парами, в годы высокой численности — сравнительно близко одна от другой. В 1971–1972 гг. в одном случае расстояние между соседними гнёздами равнялось 90–100 м, в трёх — 70 м и ещё в трёх — 50 м. Территориальное поведение у них выражено довольно слабо: хозяин участка не трогает самцов, поющих в 40–50 м от его гнезда, а кормящихся клестов — даже на соседнем дереве. Драки самцов приходилось видеть всего дважды.

Гнёзда помещаются на елях. Предпочитаются средневозрастные и старые ели с не очень густой кроной, только две пары из 53 построили гнёзда на невысоких (6 и 3 м) ёлочках. Как правило, гнёзда располагаются высоко, от 2 до 20 м, в среднем (по 54 измерениям) 11 м, что почти вдвое выше, чем на севере европейской части СССР (Коханов, Гаев 1970). Большинство гнёзд (42 из 53, или 79.2%) помещалось в верхней трети дерева, гораздо меньше (17%) — в средней части и лишь два — явно ниже середины: одно в 7 м от земли на 18-метровой ёлке, другое — в 6 м от земли на 15-метровой ёлке.

Заметные отличия от европейского подвида *L. c. curvirostra* Linnaeus 1758 имеются в способах устройства гнёзд в пределах кроны. Если в Мурманской области клесты чаще устраивают гнёзда у стволов (Коханов, Гаев 1970), то на Тянь-Шане так было устроено только 11 из 54 гнёзд. Остальные помещались на боковых ветках: 14 гнёзд — на расстоянии не более 0.5 м от ствола, 10 — до 1 м, 16 — до 2 м и 3 — в 2.5 м (т.е. уже ближе к краю кроны). Около 68% гнёзд было устроено в южных, юго-восточных и юго-западных частях кроны. Способы крепления гнёзд также различны. У ствола они прочно зажаты между ним и отходящей веткой. Из 32 гнёзд, помещавшихся вдали от ствола, 19 лежали на одной горизонтальной или слабо наклонной ветке, часто по толщине почти равной диаметру гнезда. В развилике ветвей было укреплено 10 гнёзд, а 3 гнезда помещались не совсем обычно: одно сбоку ветки (держалось на тоненьких веточках с хвоинками), другое — на двух параллельных веточках и третье — на двух перекрещивающихся. Большинство гнёзд замаскировано снизу и с боков, лишь в 3 случаях с земли были хорошо видны гнёзда в просвечивающих развиликах.

Гнездо состоит из трёх слоёв. Наружный делается из сухих еловых веточек без хвои длиной до 150 и толщиной до 5 мм, гораздо реже в небольшом количестве встречаются кора и луб. Средний слой сплетается из сухих стеблей злаков и довольно большого количества зелёного мха (в 2 случаях был заменён лишайником). Внутренний слой представляет собой обильную выстилку из утепляющих материалов — шерсти, пуха и перьев (дерябы *Turdus viscivorus*, тетёрки *Lyrurus tetrix* и чёрной вороны *Corvus corone*). Обращает внимание, что клесты предпочитают злаки, практически не используют

разнотравье и редко употребляют корешки, которые часто встречаются в гнёздах других воробьиных птиц. Хотя и в небольшом количестве, но довольно часто попадаются нитки и кусочки бумаги (в 14 и 11 гнёздах из 22 разобранных); в лотках двух гнёзд найдена вата, а в одном — стекловолокно. Однажды самка носила в недостроенное гнездо кусочки гнилой древесины из разрушенного пня. Размеры 25 гнёзд, мм: наружный диаметр 110-140 × 180, в среднем 129; диаметр лотка от 57×53 до 75×70, в среднем 64 (9 гнёзд были сжаты с боков); высота гнезда 50-110, в среднем 83; глубина лотка 28-45, в среднем 39. Таким образом, внутренние размеры гнёзд такие же, как у европейского подвида (Коханов, Гаев 1970), но стенки более массивны.

Строит гнездо самка. Самец участвует только в выборе места (замечено у двух пар) и уже в процессе строительства начинает кормить самку. Еловые веточки, мох и траву самка берёт всего в 5-20 м от гнезда и только за шерстью и пухом летает иногда за несколько десятков метров. Занятых постройкой гнезда самок приходилось встречать с 6 до 20 ч, чаще всего с 9 до 15 ч, очень редко — до 7 ч и между 15 и 16 ч. Во время сильного дождя работа прекращается, но дважды наблюдалась при слабом моросящем дожде. Частота прилётов с материалом, по наблюдениям у 27 гнёзд в течение 20 ч, колебалась от 4 до 17, в среднем около 12 раз в час. На постройку гнезда уходит всего 3-5 дней, причём разницы в скорости строительства при раннем и позднем гнездовании не замечено.

Спаривание происходит, как правило, не далее 1 м от гнезда или даже в нём. В 2 гнёздах его наблюдали в первый же день витья гнезда, в остальных — на разных его этапах. Время дня — самое различное, от 7 до 17 ч. У одного строящегося гнезда за 8 ч наблюдений спаривание отмечено трижды, в другом оно происходило за сутки до снесения первого яйца. В 3 случаях самки начали нестись на следующий день после окончания постройки гнезда, а в четвёртом самка в 12 ч носила злаки, в 13 ч 45 мин её кормил на гнезде самец, а через 10 мин в гнезде оказалось яйцо. Ещё в 27 кладках также, видимо, не было паузы между окончанием строительства и началом кладки.

Яйца откладываются ежедневно. Из 32 полных кладок в 20 было по 4, в 9 — по 5 и в 3 — по 3 яйца, в среднем 4.2 яйца на гнездо. В отдельные годы величина кладки заметно отличается. Так, в 1971 г. 7 кладок содержали по 4 яйца и 7 — по 5 (в среднем 4.5 яйца), а в 1972 г. 13 кладок содержали по 4 яйца и по одной кладке — 3 и 5 яиц (в среднем 4.0 яйца). В среднем кладка тянь-шаньского клеста несколько крупнее, чем у европейского подвида, у которого она равна 4.0 яйца (Коханов, Гаев 1970).

Насиживает кладку самка, начиная с первого яйца. Дважды отмечено даже, что самки подолгу сидели в пустых гнёздах за день до откладки первого яйца. О плотности насиживания дают представление длительные наблюдения у гнёзд с 1, 2 и 3 яйцами. В первом случае самка за 10 ч покидала гнездо 6 раз на 7-67, в среднем на 39 мин и отсутствовала 38.6% времени; самец кормил её в гнезде всего 2 раза. В гнезде с 2 яйцами другая самка отсутствовала 2 ч 17 мин за 3 ч наблюдений (75.5%), однако на следующий день, когда было снесено третье яйцо, она пробыла вне гнезда всего 8.5% времени, оставляя его 5 раз на 4-9 мин и только однажды на 46 мин; самец за это время покормил её 13 раз, через 45-77 мин. Таким образом, плотность

насиживания резко повышается только после откладки третьего яйца, но всё же она гораздо ниже, чем у европейских клестов, самки которых покидают гнездо с кладкой менее чем на 1 мин за весь день (Коханов, Гаев 1970). Такая разница обусловлена гнездованием тянь-шаньских клестов в тёплое время года.

Особый интерес представляют сроки пребывания птенцов в гнезде. По мнению большинства исследователей (Терновский 1954; Воробьёв 1955; Коханов, Гаев 1970), птенцы европейского клеста-еловика покидают гнездо на 22-23-й день и только обеспокоенные человеком могут вылететь на 19-й день. Для тянь-шаньского клеста имеется всего один факт, полностью исключающий влияние фактора беспокойства (наблюдения велись со склона на расстоянии 20 м). В этом гнезде в полдень 16 августа 1972 самка насиживала 5 яиц, 20 августа обогревала 5 птенцов, младший из которых вылупился накануне; вечером 4 сентября оперённые птенцы ещё сидели на бортиках гнезда, а в полдень 5 сентября — на ветках соседней ёлки в 2-3 м над гнездом. Учитывая, что вылупление в этом гнезде могло начаться 17 или 18 августа, можно считать, что в день оставления гнезда старшему птенцу исполнилось 19, а младшему — всего 16-17 дней.

Вылет птенцов приходится на сентябрь и, по-видимому, сильно растянут, поскольку гибель гнёзд у этого вида огромна: птенцы благополучно вылетели только из 4 гнёзд из 33, бывших под наблюдением (12%), 6 гнёзд брошены до начала кладки, 2 — с кладкой и 21 (64%) разорено. В 18 гнёздах было снесено 74 яйца, вылупились 35, покинули гнёзда — 18 птенцов. Эмбриональная смертность составила 52.7%, постэмбриональная — 48.6%, общая успешность гнездования — 24.3%. Столь же высока смертность у европейских клестов (Коханов, Гаев 1970). Основная причина гибели гнёзд — разорение хищниками. По всей вероятности, больше всего страдают клести от белок *Sciurus vulgaris*: чаще всего гибнут гнёзда, расположенные у ствола, в том числе и те, которые хорошо укрыты от пернатых хищников. И, наоборот, сохраняются гнёзда на концах веток, даже открытые сверху. Косвенным свидетельством вредной деятельности белки служит поведение клестов, поднимающих крик тревоги всякий раз при её появлении на гнездовом дереве.

Таким образом, период размножения клестов в Заилийском Алатау чётко ограничен осенним сезоном. Период массовой откладки яиц занимает около 40 дней, примерно столько же, как у большинства гнездящихся здесь певчих птиц. В 1971 г. клести начали гнездиться несколько раньше — до 20 августа кладка началась в 81% гнёзд, тогда как в 1972 г. 61% пар приступили к откладке яиц после 20 августа. В другие годы сроки эти могут быть несколько сдвинуты: в 1965 г. в двух гнёздах кладка началась 15-20 и 21-23 июля, а в 1967 г. клести строили гнездо 19 июля. По-видимому, раннее начало гнездования в 1965 и 1967 годах связано с более ранним созреванием еловых семян.

Литература

- Бёме Л.Б. 1954. Род клести // *Птицы Советского Союза*. М., 5.
Воробьёв К.А. 1955. Зимнее гнездование клестов // *Природа* 6: 107-108.

- Коханов В.Д., Гаев Ю.Г. 1970. Материалы по экологии клестов в Мурманской области // *Tr. Кандалакшского заповедника* 8: 182-189.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе. М.: 1-403.
- Проскуряков М.А. 1965. Биология цветения и плодоношения ели тянь-шаньской (в связи с вопросами семеноводства и селекции). Алма-Ата.
- Терновский Д.В. 1954. Зимнее гнездование клестов // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 59, 1: 37-40.
- Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А., Семёнова Н.И. 1960. *Птицы Киргизии*. Фрунзе, 2: 1-273.
- McCabe T.T., McCabe E.B. 1933. Notes on the anatomy and breeding habits of Crossbills // *Condor* 34.
- Reinikainen A. 1937. The irregular migrations of the crossbill, *Loxia c. curvirostra*, and their relation to the cone-crop of the conifers // *Ornis fenn.* 14.
- Suormala K. 1938. Pikku-Käpylinum, *Loxia c. curvirostra* L., pesimisbiologiasta // *Ornis fenn.* 15.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 289: 489-491

Зимовка дрофы *Otis tarda* в Алакольской котловине в 2004/2005 годах

Н.Н.Березовиков¹⁾, Ю.П.Левинский²⁾

¹⁾ Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Центра биологических исследований Министерства образования и науки Республики Казахстан, проспект Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алматы, 480060, Казахстан. E-mail: InstZoo@nursat.kz

²⁾ Алакольский государственный природный заповедник,
г. Ушарал, Алакольский район, Алматинская область, 489430, Казахстан

Поступила в редакцию 4 апреля 2005

В последнее десятилетие на юго-востоке Казахстана заметно увеличилось количество мигрирующих осенью дроф *Otis tarda*. При этом миграция проходит через Тарбагатай и Алакольскую котловину, Прибалхашье и северные предгорья Джунгарского Алатау в Илийскую долину, Чу-Илийские горы и далее на запад в направлении Узбекистана вдоль подножия Северного и Западного Тянь-Шаня. Миграция проходит в сентябре, октябре и особенно выражена в ноябре. Часть дроф остается на зиму по малоснежным западным предгорьям Джунгарского Алатау (Мукры—Желдикара—Малайсары—Архарлы), на пустынном плато Карай в низовьях реки Или, в пустыне Жусандала, в Чу-Илийских горах, в Чуйской долине и на юге Казахстана в предгорьях Карагату.

В этих местах дрофы чаще встречаются группами от 10 до 20 особей, однако в некоторых местах известны их скопления до 30-60 особей. В Алаколь-Сасыккольской системе озёр (Юго-Восточный Казахстан) зимовки дроф до последнего времени были нерегулярными (Березовиков, Анисимов, Левинский 2002; Березовиков, Левинский 2003; Березовиков и др. 2004). Осеню 2004 года в западной части Алакольской котловины с сентября по

ноябрь наблюдались значительные миграционные скопления дроф, часть которых осталась здесь на зимовку. Эта осень была затяжной и сравнительно тёплой. В течение октября и ноября, несмотря на кратковременные похолодания, снежный покров так не установился. Преобладала погода с сильными ветрами и дождями. В декабре-феврале установилась морозная погода с температурами до минус 20-30°C, однако снега было сравнительно мало, так как он постоянно выдувался ветрами. Периодические оттепели способствовали появлению обширных оголённых участков земли. Следует отметить, что Алакольскую котловину этой зимой миновали аномальные февральские снегопады, захватившие большую часть территории Казахстана, когда даже в южных районах между Таразом и Чимкентом выпадал снежный покров высотой до 1.5-2 м.

В южной части озера Сасыкколь, в урочище Тогызтубек, 20 августа отметили двух, 7 сентября — группу из 14 особей, в том числе 6 молодых. Между Тогызтубеком и Башиком, на полупустынных участках с чиевниками вдоль юго-восточной окраины дельты Тентека, 10 октября 2004 охотники видели около 20 дроф. На подгорной равнине ниже выхода Тентека из ущелья 29 сентября 2004 отмечено скопление около 40 дроф. Между посёлками Бесколь и Инталы на убранных полях сои, подсолнечника и пшеницы 13 ноября кормилось около 20 дроф, однако специально посетив это место на следующий день, мы не застали их здесь. По всей видимости, они были распуганы охотниками. В дельте Тентека 18 ноября 2004 в западном направлении, в сторону оз. Балхаш, пролетело 57 особей. В песках Таскаракумы в низовьях р. Шиликты 9 декабря 2004 держалась стая из 12 дроф. На соевых полях вдоль северного подножия горы Ульген Сайкан 16 января 2005 кормилась группа из 12 особей. Здесь же, в урочище Сарыбель, 3 февраля 2005 встречено 12 штук, а 15 февраля на выдувах соевых полей паслось 16 птиц. На юго-западном побережье Алаколя, на подсолнечниковом поле в 2 км южнее пос. Акши, 28 февраля 2005 кормилось 18 дроф.

В целом зимовка дроф, несмотря на морозную погоду, прошла вполне благополучно. Этому во многом способствовало малоснежье на подгорной равнине. Птицы придерживались преимущественно земледельческих участков — пашен и убранных полей, а также чиевой степи, где выпасается скот. Несмотря на многолетний запрет охоты на дрофу, осенью местные охотники, привлечённые появлением крупных стай, устраивали на них охоты с автомобилей. В окрестностях Ушарала за прошедшую осень было известно по крайней мере два случая добычи трёх дроф. Подобное в последнее десятилетие стало возможным после ликвидации районных охотинспекций и егерской службы охотничьих обществ, что сделало охоту местного населения по сути бесконтрольной.

Следует отметить, что в последние пять лет среди богатых алматинских охотников, включая бизнесменов и чиновников, стала входить в моду зимняя охота за дрофами в Илийской долине и прилежащих предгорьях Малайсары и Чу-Илийских гор. Устраиваются настоящие сафари в местах зимних скоплений дроф. Охотники используют джипы высокой проходимости и современное стрелковое оружие с оптическими прицелами. Сотрудники алматинской охотничьей инспекции вынуждены совершать специальные рейды с целью предотвращения подобных охот.

Литература

- Березовиков Н.Н., Анисимов Е.И., Левинский Ю.П. 2002. Дрофа в Алакольской котловине // *Каз. орнитол. бюл.* 2002. Алматы: 74-76.
- Березовиков Н.Н., Левинский Ю.П. 2003. Орнитологические наблюдения в Балхаш-Алакольской котловине в 2003 г. // *Каз. орнитол. бюл.* 2003. Алматы: 69-74.
- Березовиков Н.Н., Грачёв В.А., Анисимов Е.И., Левинский Ю.П. 2004. Зимняя фауна птиц Алакольской котловины // *Тр. Ин-та зоол. Орнитология.* Алматы, 48: 126-150.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 289: 491-493

Гнездование маскированной трясогузки *Motacilla personata* в субвысокогорье юго-восточного Алтая

А.С. Родимцев

Международный независимый эколого-политологический университет,
ул. Красноказарменная, д. 14, Москва, 111250, Россия

Поступила в редакцию 5 мая 2005

Наблюдения за гнездованием маскированной трясогузки *Motacilla personata* проводили в юго-восточном Алтае: в долинах рек Чаган-Узун и Кызылчин, а также на южном склоне массива горы Сукор с 5 июля по 15 сентября 1978. В районе исследования маскированная трясогузка является одним из фоновых видов воробьиных. Гнездится обычно по берегам рек и ручьёв, но иногда гнёзда располагались около снежников на высоте до 2700 м н.у.м. Высокую плотность населения маскированной трясогузки отмечали в предгорных и горных долинах малых и средних рек Киргизского Алатау (Кузнецов 1962) и юго-восточного Алтая (Сушкин 1938; Цыбулин 2004). Хорошо известна тяга трясогузок в период гнездования к антропогенным биотопам и населённым пунктам (Ковшарь 1966), однако наши наблюдения проводились в 6-20 км от ближайшего посёлка Чаганузун.

На момент начала наблюдений в обнаруженных гнёздах были полные кладки и птенцы, в некоторых шла откладка яиц. Точно установлено, что в горах Заилийского Алатау маскированная трясогузка имеет два репродуктивных цикла в сезон. Первые кладки отмечались в первой половине мая, вторые — в конце июня-начале июля (Ковшарь 1979, 1981). В Таджикистане, по мнению И.А. Абдусалымова (1973), она имеет один гнездовой цикл, а сроки размножения сильно варьируют в зависимости от высоты местности и экологических условий. В юго-восточном Алтае число репродуктивных циклов в сезон у этого вида точно не установлено. По-видимому, наши наблюдения относились ко второму гнездовому циклу. Об этом косвенно свидетельствуют одновременные находки гнёзд с кладками у подножья горного массива и с птенцами в его предвершинной части (6-8 июля). Перепад высот между этими местообитаниями достигал 750-800 м.

Гнёзда располагались у основания кустов, под камнями, в нишах обрывов, в пустующих кошарах, под старыми овечьими шкурами. Одно гнездо с 4 птенцами было обнаружено 8 июля в штолне бывшей горной выработки на склоне горы Сукор (2650 м н.у.м.). Гнездо находилось на высоте 1.8 м на поперечной перекладине в 4 м от входа. Дно и стены штолни были покрыты слоем многолетнего льда. Три птенца были примерно одинаковы по размерам и степени развития (6-7 сут, масса тела 15.1-15.8 г, длина пеньков первостепенных маховых 9-13 мм), четвёртый птенец был заметно меньше (масса тела 10.7 г, длина пеньков ПМ 7 мм, глаза закрыты). Несмотря на слабую освещённость, постоянные холод и сырость все птенцы благополучно покинули гнездо 18 июля.

Гнёзда маскированной трясогузки массивные, обычно построены из сухих веточек, корешков, щепок, кусочков коры, сухой травы, перьев, зелёных травинок. Лоток выстилается овечьей и верблюжьей шерстью, волосом. Некоторые гнёзда почти полностью состояли из шерсти. Размеры гнёзд сильно изменчивы, наибольшие достигали в диаметре 30 см. Диаметр лотка 6.0-7.8, в среднем 6.74 см, глубина лотка 3.5-5.5, в среднем 4.47 см ($n = 13$). Масса гнёзд после вылета птенцов варьировала от 59 до 134 г и в среднем составила 80.2 г ($n = 6$).

Полные кладки состояли из 4-6, в среднем 5.11 ± 0.13 яйца ($CV = 8.81\%$, $n = 13$). Яйца откладываются ежедневно. Размеры яиц, мм: $19.2-21.8 \times 14.7-15.8$, в среднем 20.4×15.1 ($n = 62$). Скорлупа зеленовато-голубая с серым мелким крапом. Крап распределён неравномерно, он гуще на тупом конце яйца. В кладках яйца не различались по окраске. При подходе наблюдателя к гнезду в период насиживания самки обычно отбегали от него на 10-15 м, не взлетая.

Насиживает самка в течение 12.5-13.5 сут ($n = 4$). Вылупление в двух гнёздах продолжалось 28 и 34 ч. В обоих случаях кладки состояли из 5 яиц. Птенцы находятся в гнёздах 15-17 сут. Беспокойство со стороны наблюдателей приводит к более раннему оставлению гнёзд птенцами. Масса птенцов перед вылетом составляла в среднем 21.2 ± 0.8 г ($lim 19.7-22.9$ г, $CV = 13.6\%$, $n = 14$). После вылета птенцов мы находили в гнёздах много сухих прямокрылых без крыльев и ног. Слётков родители продолжают кормить ещё 7-10 дней на земле неподалёку от гнезда.

Известно, что маскированные трясогузки в предгорных и горных районах Средней Азии и Казахстана обычно гнездятся обособленными парами (Гаврилов 1970). Наши наблюдения подтверждают это. Учёт трясогузок в долине реки Кызылчин 16 июля показал, что на 3-км участке гнездилось 24 пары, расстояние между соседними парами составляло 80-150 м.

Однако 6 июля 1978 мы обнаружили групповое поселение маскированных трясогузок. На дне абсолютно сухой щебнистой котловины размерами 50×35 м со скучной травянистой растительностью были разбросаны 14 старых овечьих шкур. Видимо, несколько лет назад здесь по какой-то причине происходил забой овец. Шкуры были почти лишены шерсти и растищены, возможно, хищниками по всей котловине. Многолетнее нахождение шкур на открытом воздухе превратило их в задубевшие, фанерообразные покоробленные листы. Под шкурами гнездилось 6 пар трясогузок. Гнёзда рас-

полагались на поверхности земли под приподнятыми краями шкур. В гнёздах было по 5 (5 гнёзд) и 6 (1) яиц. Минимальное расстояние между соседними гнёздами составило 8 м. Следует отметить, что русло Кызылчина находилось в 180 м от котловины за значительным возвышением (10-15 м). Так как маскированные трясогузки предпочитают гнездиться вблизи воды, это необычное поселение, по всей видимости, вызвано дефицитом пригодных для гнездования мест. Неоднократное приподнимание шкур для осмотра гнёзд не привело к снижению успешности размножения. Лишь одна кладка из 5 яиц была кем-то раздавлена.

Успешность размножения маскированных трясогузок была довольно высокой. Из найденных 18 гнёзд два были разорены на стадии кладки. Одно гнездо с птенцами разорено, вероятно, горностаем *Mustela erminea*, который неоднократно отмечался на данном участке. Два птенца в возрасте 8-10 сут по неизвестной причине исчезли из гнёзд. Среднее число птенцов в гнезде перед вылетом составило 4.2. Общая успешность размножения, вычисленная из общего числа отложенных яиц и числа птенцов из выводков с 4-6 птенцами, составила 81.8%.

Последний раз в районе исследования маскированные трясогузки были отмечены 25 августа.

Литература

- Абдусалямов И.А. 1973. Семейство трясогузковые — Motacillidae // *Фауна Таджикской ССР. Птицы*. Душанбе, 19, 2: 332-360.
- Гаврилов Э.И. 1970. Семейство Трясогузковые // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 286-363.
- Ковшарь А.Ф. 1966. Птицы Таласского Алатау // *Тр. заповедника Аксу-Джабаглы* 3: 1-436.
- Ковшарь А.Ф. 1979. *Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня*. Алма-Ата: 1-312.
- Ковшарь А.Ф. 1981. Особенности размножения птиц в субвысокогорье: на материале *Passeriformes* в Тянь-Шане. Алма-Ата: 1-260.
- Кузнецов А.А. 1962. К биологии птиц высокогорья Киргизского хребта // *Орнитология* 5: 215-242.
- Сушкин П.П. 1938. *Птицы Советского Алтая и прилегающих частей северо-западной Монголии*. М.; Л., 2: 1-435.
- Цыбулин С.М. 2004. Картографические аспекты исследования территориальной изменчивости населения птиц Алтая // *Сиб. экол. журн.* 11, 4: 521-526.



Материалы по распределению, численности и гнездованию дрозда-рябинника *Turdus pilaris* на юге Ленинградской области

В.И.Головань, В.Г.Пчелинцев

Лаборатория зоологии позвоночных, Биологический институт, Санкт-Петербургский университет, Старый Петергоф, Санкт-Петербург, 198904, Россия

Поступила в редакцию 26 апреля 2005

Начиная с 2000 года в Ленинградской области ведутся наблюдения за 4 видами дроздов: чёрным *Turdus merula*, рябинником *T. pilaris*, белобровиком *T. iliacus* и певчим *T. philomelos* с целью изучения многолетней динамики численности и факторов, влияющих на неё. В данном сообщении приведены сведения о рябиннике, собранные на двух модельных площадках, расположенных по речке Рыденке на востоке Лужского района.

Район исследования

Сбор сведений о гнездовании рябинника ведётся на 8 постоянных площадках, расположенных в юго-западной части Ленинградской области ($59^{\circ}02'$ с.ш., $30^{\circ}52'$ в.д.). Каждая площадка — квадрат со стороной в 2 км. На них выявляются все поселения рябинников, определяется численность населения и проводятся детальные наблюдения за гнездованием птиц. Площадки граничат друг с другом. С северо-востока на юго-запад через них протекает речка Рыденка (бассейн Луги). Пойма реки занята преимущественно древесной растительностью, представленной на 1-й площадке в основном ольхово-берёзовым лесом с густыми зарослями ив и черёмухи, а на 2-й, помимо того, есть елово-лиственные насаждения. По обоим берегам речки расположены узкие поля и пастбища. По границам площадок, с севера и юга, располагаются преимущественно сырье таволговые и травяно-болотные ельники с берёзой и осиной. В центре 1-й площадки расположены две небольшие деревни, на 2-й площадке деревня находится у западной границы. Сельскохозяйственные работы здесь ведутся лишь на приусадебных участках. Поля и пастбища в последние годы используются для сенокошения. Лишь на небольших участках, непосредственно примыкающие к деревням, выпасаются немногочисленные коровы, лошади и овцы.

Ближайшие другие поселения рябинника расположены на окраине садоводства, находящегося в 3 км к северу от первой площадки, и в деревне Огорелье, в 5 км к востоку. Ещё одно небольшое поселение существовало до 2001 года в деревне Вдицко, в 7 км к востоку от огорельского. К западу от площадок колоний рябинников значительно больше, т.к. там больше населённых пунктов и площадь сельскохозяйственных угодий.

Материал и методика

Со второй половине апреля и до окончания периода гнездования проводится обследование модельных площадок с целью выявления поселений рябинника. За всеми обнаруженными гнёздами ведутся систематические наблюдения. По достижении птенцами 6-дневного возраста их метили стандартными кольцами. При

определении средней величины кладки использованы данные только о гнёздах, обнаруженных в период откладки яиц и насиживания. Расчёт успешности размножения проведён по методике Мэйфилда (Mayfield 1975). Продолжительность периода откладки яиц и их насиживания принята равной 16 сут, а длительность пребывания птенцов в гнезде — 12 сут.

Результаты

Территориальное распределение

На 1-й площадке в 2000 г. единственное колониальное поселение рябинников находилось в пойме реки между деревнями Поддубье и Куболово. Ещё 3 или 4 пары гнездились вне колонии. В 2001 г. колония располагалась в том же месте. Ещё 2 пары поселились изолированно. В 2002-2004 гг. на этой площадке было по 2 колониальных поселения. Кроме того, 2-3 пары гнездились вне колоний. Первая колония в течение этих лет постепенно смешалась в юго-западном направлении. Вторая колония располагалась в деревне Поддубье и в пойме Рыденки к востоку от деревни.

На 2-й площадке в 2000 г. единственная колония располагалась в пойме реки на окраине деревни, в ольхово-ивовых зарослях. В 2001 г. поселение располагалось компактнее. На востоке площадки гнездилась одна 1 пара. В 2002 г. было две колонии: одна размещалась на прежнем месте, а вторая — в районе обитания отдельной пары в предыдущем году. В 2003 г. здесь обнаружено 4 колонии, а ещё 3 пары гнездились изолированно по опушке леса на юго-востоке площадки. Третья колония расположилась в ольховой роще к востоку от дер. Жилое Рыдно, а четвертая — на левом берегу Рыденки. В 2004 г. распределение рябинника было таким же, как в 2002 г., т.е. птицы поселились в местах расположения первой и второй колоний.

Численность птиц в колониях и на площадках

Вначале охарактеризуем поселения рябинника в окрестностях модельных площадок. В деревне Вдицко в 2000 и 2001 гг. насчитывалось не менее 14 пар. В Огорелье в 2000 и 2001 гг. гнездилось 25-30 пар. Здесь птицы образовывали две колонии и ещё несколько пар селились разрозненно по опушкам леса. В 2002 г. в Огорелье поселилось не более 20 пар рябинников, причём на юго-западе деревни вместо плотного колониального поселения рассредоточено гнездилось меньшее число пар. На юго-западной окраине садоводства и примыкающем к нему лесу в течение всего периода наших исследований существовала колония из 9-12 пар.

На площадке № 1 в первой колонии численность рябинников составляла в разные годы 14-17 пар, тогда как вторая колония из 4 пар появилась в 2002 г. В последующие годы она увеличилась до 9 пар (табл. 1). Точно подсчитать общую численность птиц на площадке не представляется возможным, т.к. изолированно гнездившиеся пары могли первоначально поселяться в колониях, а после гибели гнёзд переселяться. Правда, 1-2 пары, селившиеся на юго-востоке площадки, могли быть не связаны происхождением с колониальными поселениями.

На площадке № 2 в единственной колонии в 2000 г. насчитывалось 24 пары. На следующий год здесь гнездилось 12 пар в колонии и 1 пара изо-

лированно. В 2002 году численность населения на этой площадке осталась на том же уровне — в первой колонии было 8, во второй — 6 пар. На следующий год здесь образовались 4 колонии, в которых насчитывалось 11, 7, 3 и 5 пар. Ещё 3 пары поселились вне колоний, но так как они размножались несколько позднее, то возможно, что сначала они пытались гнездиться в колониях. В 2004 г. рябинники поселились в местах расположения 1-й и 2-й колоний в числе 15 и 17 пар. В конце мая по соседству с первой колонией загнездились ещё 2 пары. Скорее всего, это были особи из ближайшего поселения, чьи гнёзда погибли во время насиживания.

Таблица 1. Численность *Turdus pilaris* в колониях на модельных площадках

Модельная площадка № 1			Модельная площадка № 2		
Годы	№№ колоний	Число гнездящихся пар	Годы	№№ колоний	Число гнездящихся пар
2000	TP00-01-01	14	2000	TP00-02-01	24
2001	TP01-01-01	17	2001	TP01-02-01	12
2002	TP02-01-01	15	2002	TP02-02-01	8
2002	TP02-01-02	4	2002	TP02-02-02	6
2003	TP03-01-01	16	2003	TP03-02-01	11
2003	TP03-01-02	7	2003	TP03-02-02	7
2004	Tp04-01-01	17	2003	TP03-02-03	3
2004	Tp04-01-02	9	2003	TP03-02-04	5
			2004	TP04-02-01	15
			2004	Tp04-02-02	17

Таблица 2. Распределение гнёзд *Turdus pilaris* по породам деревьев на модельных площадках ($n = 214$)

Виды деревьев	Число гнёзд (в %) в разные годы				
	2000	2001	2002	2003	2004
<i>Alnus glutinosa</i>	4.5	8.8	6.1	1.6	8.7
<i>Alnus incana</i>	9.1	23.5	30.6	22.2	28.3
<i>Betula spp.</i>	9.1	2.9	2.0	9.5	4.3
<i>Malus sp.</i>	—	—	—	—	2.2
<i>Padus avium</i>	—	—	6.1	4.8	4.3
<i>Picea abies</i>	—	—	6.1	—	2.2
<i>Populus tremula</i>	—	2.9	—	1.6	4.3
<i>Salix spp.</i>	77.3	58.8	44.9	57.1	43.5
<i>Tilia cordata</i>	—	—	—	1.6	2.2
<i>Sambucus racemosa</i>	—	—	—	1.6	—
<i>Prunus domestica</i>	—	2.9	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i>	—	—	2.0	—	—
<i>Ulmus laevis</i>	—	—	2.0	—	—

Распределение гнёзд

На обеих площадках рябинники строили гнёзда преимущественно на серой ольхе *Alnus incana* и различных видах ив *Salix* spp. На других породах деревьев и кустарников они размещали гнёзда реже (табл. 2). Высота расположения гнёзд варьировала от 1 до 12 м.

Сроки гнездования

Сроки начала кладок в годы наших исследований оказались наиболее ранними из зарегистрированных для Ленинградской области. До этого самая ранняя кладка рябинника была начата 25 апреля 1962 (Мальчевский, Пушкинский 1983). В 2000-2004 гг. появление первых яиц отмечалось с 18 по 25 апреля. Во второй половине апреля 2000 установилась необычно тёплая погода, и все кладки рябинников в колониях появились в последней декаде этого месяца. Во время короткого похолодания, начавшегося 30 апреля, не было начато ни одной кладки. Кладки, появившиеся позднее, были, видимо, повторными. В 2001 г. благоприятные погодные условия во второй половине апреля позволили рябинникам начать гнездование раньше, чем в 2000 г., и появление кладок происходило дружно (табл. 3). Резкое потепление в конце апреля 2002 г. привело к самому дружному началу гнездования: 14 из 20 кладок были начаты в последней пятидневке апреля. Самая поздняя весна за время наших исследований была в 2003 г. В течение всего апреля стояла холодная погода и лишь в последней декаде апреля выдались 3 тёплых дня. 24 и 25 апреля были начаты всего 2 кладки, ещё одна начата 30 апреля. Резкое повышение температуры воздуха, произошедшее накануне, сменилось кратковременным, но резким похолоданием. В связи с такой погодой всего за четыре дня, со 2 по 5 мая, к откладке яиц приступили 27 из 49 пар рябинников. В 2004 г. тёплая погода установилась во второй половине апреля — и уже 20 апреля рябинники приступили к откладке яиц. 33 из 39 первых кладок были начаты в апреле.

Таблица 3. Сроки появления кладок *Turdus pilaris* на модельных площадках

Пятидневки	Число начатых кладок в разные годы				
	2000	2001	2002	2003	2004
16-20.04	0	7	0	0	5
21-25.04	8	12	2	2	15
26-30.04	8	4	14	1	13
1-5.05	0	5	4	27	3
6-10.05	2	7	1	13	3
11-15.05	0	3	3	5	3
16-20.05	0	1	3	1	0
21-25.05	2	3	0	2	2
26-30.05	2	6	2	0	0
31.05-4.06	0	0	1	1	2
5-9.06	0	1	0	0	1
Всего:	22	49	30	52	47

Таким образом, сроки начала размножения и продолжительность периода появления первых кладок обусловлены погодными условиями. В дальнейшем ход гнездования зависит от уровня гибели гнёзд с яйцами и птенцами. На модельных площадках повторные кладки появлялись до середины июня; вторых кладок, насколько можно судить, не было. Для рябинников, гнездящихся в этой местности, свойственно быстрое покидание окрестностей колоний. Спустя 5-7 дней после вылета птенцов они исчезают из района исследований. На наш взгляд, это обусловлено тем, что на лугах и пастбищах к этому времени вырастает густая и высокая трава. Рябинники собирают корм на огородах, по опушкам леса и на некоторых участках поймы речки, где сохраняются относительно открытые участки почвы.

Величина кладки

Полные кладки рябинника обычно состоят из 4-6 яиц. Лишь в некоторые годы удаётся найти небольшое число гнёзд с 7 яйцами (Мальчевский 1959; Edula, Onno 1972; Захарова, Яковлева 1999; Головань 2004). Во второй половине сезона размножения возможно появление кладок из 3 яиц. Вероятнее всего, это результат неоднократного возобновления кладок птицами, потерявшими гнёзда с яйцами или птенцами. Средняя величина кладки у рябинника может заметно варьировать год от года. Так, на наших модельных площадках она изменялась в разные годы от 5.14 до 5.62 яйца (табл. 4).

Таблица. 4. Величина кладок *Turdus pilaris*
в окрестностях деревень Поддубье и Жилое Рыдно

Годы	lim	$\bar{X} \pm SE$	<i>n</i>
2000	4-6	5.14±0.10	21
2001	3-6	4.97±0.15	33
2001*	4-6	5.17±0.11	30
2002	3-6	5.55±0.10	38
2002*	4-6	5.62±0.08	37
2003	4-7	5.62±0.10	34
2004	5-6	5.34±0.09	29

* — средние величины рассчитаны без учёта поздних кладок, содержавших менее 4 яиц.

Успешность размножения

Гибель кладок и выводков была обусловлена преимущественно хищничеством врановых и мелких куньих. Разорение гнёзд чаще происходило во время массовой откладки яиц и в период насиживания. В 2003 г. на площадке № 2 в первой и четвертой колониях нападению подверглись насиживающие самки. В гнёздах остались раздавленные или неповреждённые яйца. Сами гнёзда оказались смятыми и в них было много контурных перьев рябинника, за исключением маховых и рулевых. На территории колоний останков птиц обнаружить не удалось. Возможно, что самки были схвачены крупной совой. Известно, что в окрестностях обитают длиннохвостая *Strix uralensis* и бородатая *S. nebulosa* неясыти.

Таблица 5. Успешность размножения *Turdus pilaris*

Годы	Успешность размножения за периоды:		
	Насиживания	Выкармливания	Весь период гнездования
Модельная площадка № 1			
2000	0.818±0.031	0.888±0.031	0.727±0.031
2001	0.818±0.022	0.721±0.033	0.590±0.031
2002	0.524±0.028	0.909±0.026	0.476±0.027
2003	0.572±0.024	0.788±0.029	0.451±0.025
2004	0.739±0.017	0.947±0.015	0.670±0.020
Модельная площадка № 2			
2000	0.727±0.036	0.875±0.033	0.636±0.035
2001	0.858±0.024	0.833±0.032	0.714±0.034
2002	0.506±0.032	0.799±0.039	0.404±0.032
2003	0.452±0.025	0.732±0.035	0.331±0.024
2004	0.654±0.026	0.941±0.017	0.616±0.017

Успешность размножения рябинника претерпевала значительные колебания от года к году. Так, на первой площадке самым успешным оказался гнездовой сезон 2000 года, а менее успешными — 2002 и 2003 гг. (табл. 5). На второй площадке в эти годы этот показатель оказался столь же низким. Особенно много гнёзд погибло в 2003 г. В колонии № 4 во время насиживания были разорены все 5 гнёзд. Гибель всех гнезд в небольших колониях отмечалась и в других районах Ленинградской области (данные А.В.Кондратьева). В 2004 г. на обеих площадках успешность размножения была довольно высокой и различалась всего на 5.4%. Гибель слётков из-за прохладной и дождливой погоды наблюдалась лишь в 2001 г.

Различия в успешности гнездования рябинника на модельных площадках достигали 12%. По годам на одной и той же площадке значения этого показателя испытывали значительные колебания: на первой — от 45.1% в 2003 г. до 72.7% в 2000 г., на второй — от 33.1% в 2003 г. до 71.4% в 2001 г. (табл. 5). Из приведённых данных следует, что изменения величины кладки не может существенно сказываться на результатах размножения рябинника, т.к. успешность и продуктивность его гнездования в большей степени определяется деятельностью его врагов, разоряющих гнёзда.

Литература

- Головань В.И. 2004. Сроки гнездования и величина кладок воробышных птиц на юго-западе Псковской области // *Птицы и млекопитающие Северо-Запада России*. СПб.: 49-58.
- Захарова Л.С., Яковлева М.В. 1999. Сезонная изменчивость величины кладки и успешности размножения рябинника *Turdus pilaris* в заповеднике “Кивач”, Карелия // *Рус. орнитол. журн.* 8 (71): 3-8.
- Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц: Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробышных птиц Европейской части СССР*. Л.: 1-282.
- Edula E., Onno S. 1972. Hallrasta, vainurasta ja laulurasta pesa asupaiga, pesitsemise edukuse ja kurna suuruse muutused pesitsusperioodil // *ENSV Tead. Akad. Loodusuurijate Seltsi aastaraamat* 61: 173-188.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 289: 500-501

Первое гнездование серебристой чайки *Larus argentatus* в Калининграде

Е.Л.Лыков, И.Ч.Нигматуллин

Кафедра экологии и зоологии, факультет биоэкологии, Калининградский государственный университет, ул. Университетская, д. 2, Калининград, 236040, Россия

Поступила в редакцию 28 марта 2005

В Калининградской области серебристая чайка *Larus argentatus* имеет в настоящее время статус гнездящегося вида. Единичные пары очень редко гнездятся в дельте реки Неман на границе с Литвой (Гришанов, Беляков 2000). В частности, 9 июня 1987 гнездо с 1 яйцом нашли на острове в устье реки Скирвит. Позже из-за частых визитов рыбаков чайки бросили эту кладку, состоявшую уже из 2 яиц (Jusys, Jezeroskas 1994). На территории Калининграда, по данным как дооценного, так и послевоенного периодов, этот вид на гнездовании не отмечен (Tischler 1941; Гришанов 1994).

Первое гнездование серебристой чайки в Калининграде зарегистрировано в 2001 году. Гнездо было найдено на острове пруда на территории Калининградского зоопарка, в центральной части города. Трава на острове практически не растёт, его бетонированные берега имеют высоту 1-1.5 м. Остров сильно затенён густо растущими на нём деревьями и имеет площадь 130 м². Птенцы вылупились 21 мая. Они успешно выросли и покинули остров. В 2002 г. на этом острове загнездились уже две пары серебристых чаек. Гнёзда располагались на подстилке из сена, оставшейся с зимы. Одна пара вывела 3 птенца, другая — 2.

В 2003 г. загнездилась одна пара, приступив к постройке гнезда 24 апреля. Гнездо располагалось на земле, вплотную к деревянному забору высотой 1 м, на уплотнённой куче сена. 27 апреля гнездо представляло небольшое углубление в земле, выстланное сеном, яйца отсутствовали. В этот же день после полудня птицы начали плотно сидеть на гнезде, поочерёдно меняясь. 28 апреля в гнезде была отмечена кладка. Во время наблюдений на гнезде чаще находилась самка. Члены пары проявляли агрессивность по отношению к другим птицам; в одном случае птица прогнала с пруда молодую серебристую чайку. Вылупление птенцов произошло 21 мая. Через несколько дней (25 мая) птенцы погибли: их забила канадская казарка *Branta canadensis*, гнездившаяся на том же острове.

Четвертое гнездование серебристых чаек отмечено в 2004 г. На этот раз птицы загнездились не на острове, а на огороженном берегу пруда в 5 м от кромки воды. Гнездо располагалось на куче сухих листьев под кронами

старых деревьев, недалеко от места прошлого гнездования. Позже на пруду вместе с взрослыми птицами наблюдался один пуховой птенец. Его дальнейшая судьба неизвестна.

Гнездование серебристой чайки на территории зоопарка, по-видимому, обусловлено регулярной подкормкой и недоступностью для людей места гнездования. Важным обстоятельством могло служить длительное содержание в вольере на пруду зоопарка шести взрослых серебристых чаек, которые были выпущены на волю и позже могли загнездиться на острове.

Авторы выражают благодарность заведующей секцией хищных и водоплавающих птиц Дине Юрьевне Сушкевич за наблюдения за гнездованием чайки, которые были использованы в данном сообщении.

Литература

- Гришанов Г.В. 1994. Гнездящиеся птицы Калининградской области: территориальное размещение и динамика численности в XIX-XX вв. I. Non-Passeriformes // *Рус. орнитол. журн.* 3 (1): 83-116.
- Гришанов Г.В., Беляков В.В. 2000. *Наземные позвоночные Калининградской области: Справочное пособие*. Калининград: 1-69.
- Jusys V., Jezerskas L. 1994. Herring Gull (*Larus argentatus*): Red data book of Lithuania // *Ventes Ragas* 1: 57.
- Tischler F. 1941. *Die Vogel Ostpreussens und seiner Nachbargebiete*. Konigsberg; Berlin, 1/2: 1-1304.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 289: 501-502

Встречи трёхпалого дятла *Picoides tridactylus* в Баболовском парке города Пушкина

И.Н.Попов

Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 19 апреля 2005

Баболовский пейзажный парк — один из крупнейших пригородных парков Санкт-Петербурга. Его площадь составляет 268 га. Он расположен на окраине города и граничит с Павловским и Екатерининским парками. Лесной массив местами переувлажнён. Разнообразие древесной и кустарниковой растительности, а также запущенность парка создают благоприятные условия для обитания большого количества птиц. Реконструкция парка началась лишь в конце 2004 года. В последние годы заметно возросла и рекреационная нагрузка.

Наблюдения в Баболовском парке ведутся мною круглогодично. Помимо регулярных экскурсий, раз в неделю проводится регистрация птиц на постоянном маршруте, проходящем по всем типам насаждений парка.

За время наблюдений отмечено более 70 видов птиц. Среди них есть и редкие виды, в том числе трёхпалый дятел *Picoides tridactylus*. За 68 учётов на маршруте он был отмечен 8 раз, ещё дважды его встретили во время 37 экскурсий. В 6 случаях наблюдали самок и в 4 — самцов. Все встречи пришлись на осенне-зимний период и начало весны: 12 декабря 2002; 4 и 24 октября 2003; 6 и 27 марта, 28 и 31 октября, 3, 10 и 17 декабря 2004. Один из трёхпальых дятлов неоднократно кормился на деревьях, растущих всего в 13-20 м от жилых зданий и оживлённых пешеходных дорожек. Корм птицы добывали на деревьях. Они долбили стволы чёрных ольх *Alnus glutinosa*, вязов *Ulmus laevis* и клёнов *Acer platanoides*. Дважды кормившихся дятлов видели на елях *Picea abies*.

В Ленинградской области трёхпалый дятел обычно встречается в старых ельниках и на гарях, где имеется большое количество деревьев, заселённых насекомыми-ксилофагами (Мальчевский, Пукинский 1983; Носков и др. 1981; Бардин 2002). В Баболовском парке эти дятлы держались в смешанных насаждениях с большим участием широколистенных пород, где много старых деревьев, заражённых вредителями. В связи с этим интересно отметить, что в Калужских засеках, например, этот таёжный вид встречается исключительно в широколистенных лесах (Галчёнков, Середенко 2002).

Литература

- Бардин А.В. 2002. Трёхпалый дятел *Picoides tridactylus* (L.) // Красная книга природы Ленинградской области. СПб., 3: 415-416.
- Галчёнков Ю.Д., Середенко В.М. 2002. Птицы северного участка заповедника “Калужские засеки”. Сообщение первое // Калужский орнитол. вестн. 3, 2: 31-49.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Л., 1: 1-480.
- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И. 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л.: 3-86.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 289: 502-503

Встречи воробыиного сыча *Glaucidium passerinum* в окрестностях Калуги

И.В.Параушкин

Второе издание. Первая публикация в 2002*

Во время ловли птиц тайником было сделано несколько наблюдений за охотой воробыиного сыча *Glaucidium passerinum*.

* Параушкин И.В. 2002. Встречи воробыиного сыча в окрестностях Калуги // Калужский орнитол. вестн. 3, 2: 55.

18 февраля 2001 около 13 ч на реке Желовь около моста на шоссе Калуга—Перемышль при отлове воробиных птиц наблюдали успешное нападение воробиного сыча на подлетевших к тайнику щеглов *Carduelis carduelis*. Сыч поймал одного щегла и унёс в сторону леса.

21 ноября 2001 в 9-м кв. Калужского городского бора в 10 ч воробиный сыч напал на манную московку *Parus ater*. Он был пойман, окольцован и отпущен. Интересно, что обитание в Калужском городском бору воробинного сыча отметил ещё В.А.Филатов (1915): “У меня имеется в коллекции экз., пойманный сетью в то время, когда он бросился на манную птицу птицелова (28.1.1911 г., самец)”.

В зимнее время воробиный сыч активен в светлое время суток, когда отмечены случаи его охоты на мелких воробиных птиц.

Литература

Филатов В.А. 1915. Птицы Калужской губернии // *Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи*. Отд. зоол. 14: 1-188.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск 289: 503

О гнездовании пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* на юге Свердловской области

Т.А.Суслова

*Второе издание. Первая публикация в 1995**

В последнее время сообщения о встречах поющих самцов пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* на юге Свердловской области сравнительно нередки. Однако данных, подтверждающих гнездование этого вида, по-прежнему недостаточно.

8 июня 1991 в районе ст. Северка, в 20 км к западу от Екатеринбурга, в берёзово-еловом лесу встретили поющего самца. Удалось найти гнездо с 5 птенцами приблизительно недельного возраста.



* Суслова Т.А. 1995. О гнездовании чёрного аиста и пеночки-трещотки на юге Свердловской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: 73.