

ISSN 1026-5627

Русский  
орнитологический  
журнал



2024  
XXXIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
2394  
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XXXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2024 № 2394

## СОДЕРЖАНИЕ

---

- 781-807 Гнездящиеся птицы Приморского края: обыкновенный поползень *Sitta europaea*. В. П. ШОХРИН, Ю. Н. ГЛУЩЕНКО, Д. В. КОРОБОВ, В. Н. СОТНИКОВ, И. М. ТИУНОВ, А. П. ХОДАКОВ, Д. А. БЕЛЯЕВ
- 807-814 Промысел водоплавающих птиц на территории Колымской низменности: исторические данные и современные оценки. А. Г. ДЕГТЯРЁВ
- 814-818 Свиристели *Bombycilla garrulus* кормятся ягодами бирючины *Ligustrum vulgare*. А. Д. НЕСМЕЛОВ, А. В. БАРДИН
- 818-819 К распространению и срокам гнездования серой вороны *Corvus cornix* на Синайском полуострове. Ф. Ф. КАРПОВ
- 820-826 О роли прибрежных скоплений океанических веслоногих ракообразных отряда Calanoida в питании морских птиц Командорских островов. Е. В. СОЛОХИНА, Ю. Б. АРТЮХИН, Р. М. ВАЛИШИН
- 827-844 Модификационная изменчивость и эпигенетическая концепция эволюции. Н. Н. ИОРДАНСКИЙ
- 

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 XXXIII  
Express-issue

2024 № 2394

## CONTENTS

---

- 781-807 Breeding birds of Primorsky Krai: the Eurasian nuthatch  
*Sitta europaea*. V. P. SHOKHRIN, Yu. N. GLUSCHENKO,  
D. V. KOROBОВ, V. N. SOTNIKOV, I. M. TIUNOV,  
A. P. KHODAKOV, D. A. BELYAEV
- 807-814 Waterfowl fishing in the Kolyma Lowland: historical data and modern  
assessments. A. G. DEGTYAREV
- 814-818 Bohemian waxwings *Bombycilla garrulus* feed on privet *Ligustrum*  
*vulgare* berries. A. D. NESMELOV, A. V. BARDIN
- 818-819 On the distribution and nesting dates of the hooded crow *Corvus cornix*  
on the Sinai Peninsula. F. F. KARPOV
- 820-826 On the role of large oceanic copepods Calanoida accumulations  
at the coast of Commander Islands in feeding of seabirds.  
E. V. SOLOKHINA, YU. B. ARTUKHIN,  
R. M. VALISHIN
- 827-844 Modification variability and the epigenetic concept of evolution.  
N. N. IORDANSKY
- 

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

## Гнездящиеся птицы Приморского края: обыкновенный поползень *Sitta europaea*

В.П.Шохрин, Ю.Н.Глущенко, Д.В.Коробов,  
В.Н.Сотников, И.М.Тиунов, А.П.Ходаков,  
Д.А.Беляев

Валерий Павлович Шохрин. Объединённая дирекция Лазовского государственного природного заповедника им. Л.Г.Капланова и национального парка «Зов тигра», с. Лазо, Приморский край, Россия. E-mail: shokhrin@mail.ru

Юрий Николаевич Глущенко, Дмитрий Вячеславович Коробов. Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Россия. E-mail: yu.gluschenko@mail.ru; dv.korobov@mail.ru

Владимир Несторович Сотников. Кировский городской зоологический музей, Киров, Россия. E-mail: sotnikovkgzm@gmail.com

Иван Михайлович Тиунов. ФНИЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия. Государственный природный биосферный заповедник «Ханкайский», Спасск-Дальний, Приморский край, Россия. E-mail: ovsianka11@yandex.ru

Анатолий Петрович Ходаков. Владивосток, Россия. E-mail: anatolybpf@mail.ru

Дмитрий Анатольевич Беляев. Приморский государственный аграрно-технологический университет, Уссурийск, Россия. Объединённая дирекция государственного природного биосферного заповедника «Кедровая падь» и национального парка «Земля леопарда» им. Н.Н.Воронцова, Владивосток, Россия. E-mail: d\_belyaev@mail.ru

Поступила в редакцию 4 февраля 2024

**Статус.** Обыкновенный поползень *Sitta europaea* Linnaeus, 1758 – обычный, местами многочисленный гнездящийся, кочующий и зимующий вид, представленный в Приморском крае подвидом *S. e. amurensis* Swinhoe, 1871 (рис. 1).



Рис. 1. Амурский поползень *Sitta europaea amurensis*. 1 – Хасанский район, заповедник «Кедровая падь», 12 февраля 2011; 2 – там же, 7 марта 2010. Фото Д.В.Коробова

**Распространение и численность.** В подходящих местообитаниях птицы распространены по всей территории Приморья, от морского побережья до высокогорий, избегают открытых безлесных пространств.

В Дальневосточном морском заповеднике и заливе Петра Великого поползни гнездятся на островах Попова, Рикорда (до 20 пар), Большой Пелис, Стенина, Матвеева и везде в подходящих местах побережья (Лабзюк и др. 1971; Назаров и др. 2002). Многочисленный вид заповедника «Кедровая Падь» (Назаренко 1971а). Плотность населения птиц на этой территории в 1962-1963 годах в чернопихтарниках составляла 28.4, а в липняках – 25.4 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1971б). По другим данным этого же автора, численность населения поползней в чернопихтовых широколиственных лесах заповедника в 1962 году оценивалась в 27.9 пар/км<sup>2</sup>, в 1963 – 34.2, в 1969 – 62.1, в 1971 – 78.0 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1984). В 2008 году в окрестностях этой заповедной территории численность поползней составляла: в различных дубняках – 20.0-31.8 пар/км<sup>2</sup>, в липово-широколиственных лесах – 24.5-35.4, в хвойно-широколиственных лесах – 23.7-40.2, в различных долинных лесах – 9.3-40.6; в долине рек Нарва – 2.5-6.9 и Барабашевка – 3.0-19.0; в древесно-кустарниковых и открытых стациях – 2.3-24.0; в населённых пунктах 2.6 (посёлок Приморский) и 8.8 пар/км<sup>2</sup> (село Барабаш) (Курдюков 2014).

В национальном парке «Земля леопарда» в долине реки Грязная в 2019 году поползни являлись многочисленными гнездящимися, кочующими и зимующими птицами, составляя ядро населения лесных биотопов, со средней плотностью 47.4 ос./км<sup>2</sup> в марте, с максимумом в 51.1 в середине апреля и минимумом в 29.4 ос./км<sup>2</sup> во второй декаде мая (Беляев и др. 2019).

Во Владивостоке до середины 1960-х годов поползней отмечали лишь зимой, но, вероятно, в небольшом числе они здесь и гнездились, а в 1990-е годы неоднократно наблюдали поющих самцов, находили характерные дупла и встречали птиц со строительным материалом. При этом они более обычны в пригороде и на острове Русский (Назаров 2004).

В хвойно-широколиственных лесах Уссурийского заповедника плотность гнездящихся птиц составляла в 1962 году 28.4 пар/км<sup>2</sup>, в 1963 – 24.8, в 1967 – 57.0, в 1969 – 83.4 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1984). В чернопихтарниках этой территории в 1962-1963 годах численность поползней оценивалась в 9.8, а в кедровниках – 10.8 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1968). В 1964-1968 годах обилие поползней в чернопихтарниках достигало 38.0, а в липово-широколиственных лесах – 26.0 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1971б). В пойменных и долинных широколиственных лесах заповедной территории численность варьировала от 13.0 до 32.0 пар/км<sup>2</sup> (Нечаев и др. 2003).

На правобережье дельты реки Раздольная в 1973-1975 годах поползни были обычны (Назаров 2004). В окрестностях Уссурийска малочисленный, локально обычный гнездящийся, обычный кочующий и зи-

мующий вид. В летний период обилие птиц в горных дубняках колеблется от 33.3 до 68.3 ос./км<sup>2</sup>. В речных долинах и на окраинах дачных участков птицы летом малочисленны, а в зоне застройки гнездятся единично. В первую половину лета 2002-2004 годов в дачных районах поползни встречались с плотностью от 0.7 до 7.5, в среднем 1.2 ос./км<sup>2</sup>, в речных долинах в 2002 году – от 0.4 до 7.1, в среднем 5.5 ос./км<sup>2</sup>. В осенний и зимний периоды птицы регулярно посещают пригороды и центр города. Зимой 2002-2004 годов обилие поползней в центре города варьировало от 0.6 до 39.0, в среднем 22.4 ос./км<sup>2</sup>; на периферии – от 2.5 до 36.9, в среднем 22.0 ос./км<sup>2</sup>; в районах дачной застройки – от 13.2 до 41.0, в среднем 28.5 ос./км<sup>2</sup>; в горных дубняках – от 24.2 до 30.7, в среднем 27.7 ос./км<sup>2</sup>; в речных долинах – от 9 до 25.8, в среднем 17.6 ос./км<sup>2</sup> (Глущенко и др. 2006а).

В кедрово-широколиственных лесах окрестностей села Каменушка Уссурийского городского округа плотность населения поползней в 2019 году составляла 65.9 ос./км<sup>2</sup>, в 2020 – 31.8-36.6, в 2021 – 39.0-42.7 и в 2023 – 75.4 ос./км<sup>2</sup>, а в долинных широколиственных лесах обилие этих птиц в 2020 году было 6.6 ос./км<sup>2</sup>, в 2021 – 34.0, в 2023 – 52.1 ос./км<sup>2</sup>. В дубняках в окрестностях села Раковка плотность населения в 2020 году оценивалась в 1.2 ос./км<sup>2</sup>, в 2023 – 22.7 ос./км<sup>2</sup> (наши данные).

В целом, для юга Приморья поползни формируют основное население липняков, где обитают со средней плотностью 26.0 пар/км<sup>2</sup>, тогда как в чернопихтарниках эта цифра составляет 12.0 пар/км<sup>2</sup>, а в южных кедровниках – 10.8 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1968).

На Приханкайской низменности и в заповеднике «Ханкайский» в гнездовой период эти птицы редки или малочисленны, но обычны во время кочёвок и зимой. В 2002-2003 годах в порослевых дубняках Гайворонской и Лузановой сопок плотность их гнездования составила 4.9-7.3 пар/км<sup>2</sup>, а в пойменных лесах по реке Спасовка – 3.5 пар/км<sup>2</sup> (Глущенко и др. 2006б).

В летние периоды 1977-1979 годов в Спасском районе в окрестностях хребта Синий численность поползней в елово-кедрово-широколиственных лесах изменялась от 5.0 до 29.5 пар/км<sup>2</sup>, в кедрово-широколиственных – от 15.0 до 27.8, в широколиственных – от 9.9 до 16.6 пар/км<sup>2</sup> (Кушнарёв 1984).

На юго-востоке Приморского края, в окрестностях Лазовского заповедника, численность птиц в кедрово-широколиственном лесу оценена в 23.1 пар/км<sup>2</sup>, доля в населении птиц – 10.0%; в дубняках – 7.2 пар/км<sup>2</sup> (Лаптев 1984). Зимой 1972 года в бассейне реки Перекатная в долинном кедрово-широколиственном лесу их встречали с плотностью 4.5 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении – 7.5%, в дубняках – 12.0 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении – 22.9%, а в 1973-1974 годах в долинном кедрово-широколиственном лесу – 64 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении – 46.7%; в дубняках – 19.0 ос./км<sup>2</sup>, доля в

населении – 32.6%; среднее за 1972-1974 годы в долинном кедрово-широколиственном лесу – 45.6 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении – 39.7%; в дубняках – 14.6 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении птиц – 26.5% (Лаптев 1987). По материалам «Летописи природы Лазовского заповедника» в кедрово-широколиственных лесах долины реки Перекатная обилие поползней в гнездовой период 1988 года составило 32.5 пар/км<sup>2</sup>, в 1992 – 6.8 пар/км<sup>2</sup>, доля в населении – 2.4%; в долинном многопородном лесу в 1993 году – 34.4 пар/км<sup>2</sup>, доля в населении – 12.3%, в 1994 – 36.4 пар/км<sup>2</sup>, доля в населении – 9.0%. Дубняки заселялись поползнем в 1978 году с плотностью 4.2 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении была 17.6%, в 1988 – 8.8 пар/км<sup>2</sup>, в 1994 – 25.0 пар/км<sup>2</sup>, доля в населении – 16.7%. В долинном лесу реки Перекатная в гнездовой период 2001 года популяция поползня оценена в 279.8 ос./км<sup>2</sup>. Зимой 1977 года в долинном многопородном лесу численность птиц составляла 17.3 ос./км<sup>2</sup>, в 1978 – 8.5 ос./км<sup>2</sup>, доля в населении – 26.0%; в ноябре 1993 – 41.7 ос./км<sup>2</sup>, в феврале 1993 – 72.8 ос./км<sup>2</sup>, в 1995 – 12.0 ос./км<sup>2</sup>; в долинном кедрово-широколиственном лесу в 1992 году поползней встречали с частотой 63.2 ос./км<sup>2</sup>, а в дубняках в зимние периоды плотность птиц была 8.3 ос./км<sup>2</sup> (1977 год), 8.6 ос./км<sup>2</sup> (1978), 10.0 ос./км<sup>2</sup> (1995). В долинном лесу реки Просёлочная в 2002 году численность этих птиц составила 195.0 ос./км<sup>2</sup> (Шохрин 2017).

В верховьях реки Уссури в лесах, переходных от смешанных к темнохвойным, в урочище «Мута» (600 м н.у.м.) население поползней в 1970 году оценивали в 37.0 пар/км<sup>2</sup>, а в зеленомошных пихтово-еловых лесах горы Облачная этот показатель в 1965 году достигал 9.2 пар/км<sup>2</sup>, а в 1966 и 1967 – 15.0 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1984). В горных ельниках Южного Сихотэ-Алиня на горе Облачная поползни гнездятся до высоты 1300-1400 м н.у.м. (Назаренко 1971в). Мы наблюдали этих птиц и на большей высоте в зарослях берёзового криволесья и кедрового стланика, но согласны с предыдущим автором, что птицы здесь не размножаются, а появляются только для кормёжки.

В первой половине XX века поползни в большом числе населяли весь бассейн реки Большая Уссурка (Иман) (Спангенберг 1965). В долине этой реки в пихтово-еловых лесах плотность птиц в 1966 году оценивали в 16.0 пар/км<sup>2</sup>, в 1967 – 13.5, в 1968 – 22.7, в 1971 – 37.8 пар/км<sup>2</sup> (Назаренко 1984). В июле 2020 года в национальном парке «Удэгейская легенда» поползень диагностирован как многочисленный гнездящийся вид, его встречаемость составила 0.6 ос./км маршрута (Беляев 2022б). В 2021 году в долинном кедровнике на слиянии рек Арму и Большая Уссурка плотность населения поползней достигала 11.5 ос./км<sup>2</sup>, а в дубняках в районе КПП «Корейский прижим» – 16.1 ос./км<sup>2</sup> (наши данные).

В бассейне реки Бикин поползни – обычные, а в среднем течении многочисленные гнездящиеся, кочующие и зимующие птицы (Пукинский 2003; Глущенко и др. 2016).

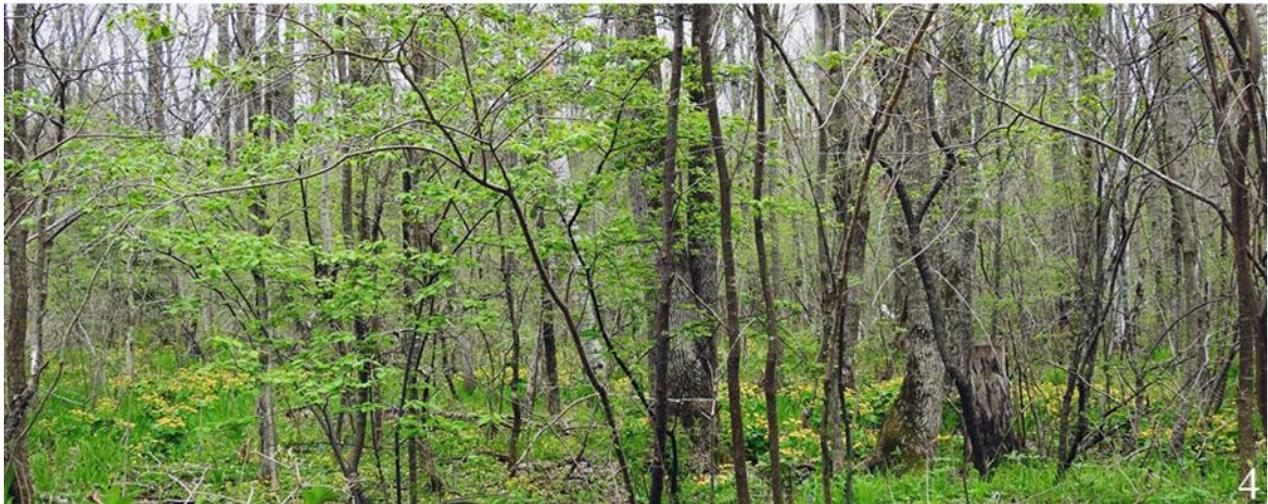


Рис. 2. Типичные гнездовые биотопы поползней *Sitta europaea* в Приморье. 1 – Хасанский район, бассейн реки Грязная, 9 марта 2019; 2 – там же, 18 мая 2019, фото Д.В.Коробова; 3 – Уссурийский городской округ, окрестности села Раковка, 9 мая 2022; 4 – там же, 9 мая 2020, фото Д.А.Беляева

На северо-востоке Приморья поползень является обычным гнездящимся и зимующим видом (Елсуков 1999). В 1970, 1974 и 1986 годах плотность этих птиц в разных типах дубняков изменялась от 2.0 до 40.0 пар на 1 км<sup>2</sup> (Елсуков 1990).

**Местообитания.** На юге края в сплошных лесных массивах поползни занимают все типы леса: урёму, дубняки и смешанные чернопихтовые и кедрово-широколиственные леса (рис. 2).

Участков, сильно изменённых и граничащих с открытыми пространствами, поползни избегают. Не гнездятся они и в нарушенной галерейной урёме широких долин среднего течения рек (Панов 1973).

На северо-востоке края, в окрестностях Лазовского заповедника, эти птицы встречаются во всех типах лесов: от дубняков и долинных древостоев на побережье до ельников и берёзового криволесья в высокогорье.

В бассейне Большой Уссурки поползни гнездятся в широколиственных и смешанных лесах (Спангенберг 1965). В долине Бикина они населяют смешанные лиственные и хвойные спелые леса, отдавая предпочтение кедрово-широколиственным, а в верховьях реки – кедрово- и елово-пихтовым массивам с полнотой первого яруса около 0.5. Для гнездования они выбирают разреженные участки лесов по берегам протоков, недалеко от полей, марей и лугов (Пукинский 2003). Птицы этого вида являются фоновыми в пойменных, долинных и растущих на сопках лесах нижнего и среднего течения реки, но в 1990-е годы они были редки в елово-пихтовой и лиственничной тайге у горных широтных водоразделов, в плакорной тайге верховий и на Зевском плато (Михайлов и др. 1998). Наибольшей плотности гнездования поползни достигают в ясенелиньмовых и долинных кедрово-широколиственных лесах, но заметно теряют в численности при переходе к горным елово-пихтовым лесам. Птицы редко поднимаются до полосы подгольцовых редколесий на высотах 900-1100 м н.у.м. (Михайлов, Коблик 2013).

**Весенний пролёт.** Поскольку значительная часть популяции поползней на юге Приморья держится оседло, весной трудно отметить прилёт кочующих особей (Поливанов 1981). На островах в заливе Петра Великого птицы появляются в начале марта (Лабзюк и др. 1971).

**Гнездование.** Гнездовой период растянут со второй декады апреля по конец июня (табл. 1).

Большинство поползней ещё зимой держатся парами, и неизвестно, постоянны они или нет, но, по-видимому, разбивка на пары у части популяции происходит ещё зимой (Поливанов 1981).

Заметное возбуждение птиц проявляется в последних числах февраля, хотя самцы изредка поют уже в январе (30 января 1960) (Панов 1973) или даже в конце декабря, но в норме это происходит только в феврале (Поливанов 1981). Готовую пару наблюдали 28 февраля. Активное пение отмечали с первых чисел марта, и продолжалось оно до

первых дней мая (Панов 1973). Во Владивостоке поющих самцов наблюдали 23 марта и в разные даты апреля и мая (Назаров 2004). В бассейне Бикина токование в основном заканчивается в первой десятидневке мая, хотя 3-5 числа этого месяца птицы ещё поют повсеместно. В верховьях реки пение самцов отмечали 17-20 мая 1976 (Пукинский 2003). На острове Рикорда 20-23 апреля 1966 поползни уже разбились на пары (Лабзюк и др. 1971).

В Лазовском заповеднике пение поползней отмечали с начала февраля по начало мая (рис. 3).

Таблица 1. Фенология размножения поползней *Sitta europaea* на разных участках Приморского края (наши данные за 1972-2023 годы / Спангенберг 1965; Панов 1973; Поливанов 1981; Пукинский 2003; Назаров 2004)

Период	Число наблюдений на разных стадиях размножения						Всего
	Строительство гнезда	Неполная кладка	Полная кладка, насиживание	Голые птенцы	Оперённые птенцы	Слётки, выводки	
1-15 апреля	2/1	–	–	–	–	–	2/1
16-30 апреля	2/1	–/2	3/–	–	–	–	5/3
1-15 мая	–/2	–	14/–	–	–	–	14/2
16-31 мая	–	–	2/3	3/5	1/–	–	6/8
1-15 июня	–	–	–	–/2	–/9	2/2	2/13
Итого	4/4	–/2	19/3	3/7	1/9	2/2	29/27



Рис. 3. Токующий поползень *Sitta europaea*. Лазовский заповедник, бухта Петрова. 9 апреля 2011. Фото В.П.Шохрина

По характеру гнездования поползни – облигатные дуплогнездники, занимающие промежуточное положение между активными и пассив-

ными представителями группы. Они не в состоянии сами выдалбливать дупла, но замазывая леток глиной и уменьшая его до минимального размера, они могут превращать в гнездовые дупла совершенно непригодные для этого ниши и щели в стволах деревьев. Используют они также ниши, подходящие по размеру, но с очень большими входными отверстиями. Поползни хорошо занимают дупла дятлов средних размеров (белоспинного *Dendrocopos leucotos*, седого *Picus canus*, большого пёстрого *Dendrocopos major*) и менее охотно мелких (малого пёстрого *Dendrocopos minor* и малого острокрылого *Yungipicus kizuki*). Гнездо-строение происходит в основном во второй половине апреля, когда сойдёт снег и оттаёт земля. Этот процесс можно разделить на два этапа: замазывание летка глиной и наполнение дупла гнездовым материалом, который состоит из тонких чешуек коры. Гнездо строит в основном самка, самец её сопровождает и защищает гнездовой участок, изгоняя синиц и малых дятлов. Иногда он тоже приносит кусочки глины или чешуйки коры и, как правило, передаёт их самке (Поливанов 1981).

По данным Ю.Б.Пукинского (2003), перед гнездованием птицы чистят дупло, вынося кусочки древесины или старый гнездовой материал. В этом процессе участвуют обе птицы. Диаметр ниши составляет 100-140 мм. Обмазка летка очень прочная и делается из глины, иногда с добавлением древесной трухи. Она отсутствовала у 2 дупел с естественными входными отверстиями диаметром 25-30 мм. В остальных гнёздах леток диаметром 26-27 мм имел форму воронки, за которой следовал ход длиной 60-70 мм. Размеры дупел ( $n = 5$ ), мм: глубина от верха 170-350, диаметр гнездовой камеры 100-175, толщина гнездовой подстилки 60-70. Дно дупла поползни выстилают чешуйками коры лиственниц, берёз, сирени, укладывая их поверх мелких кусочков трухлявой древесины (Пукинский 2003).



Рис. 4. Самка поползня *Sitta europaea*, замазывающая глиной большое отверстие в дуплянке. Лазовский заповедник, бухта Петрова. 27 апреля 2023. Фото В.П.Шохрина

Поползня, замазывающего слишком большое отверстие дупла, наблюдали 27 марта 1961, а 20 апреля 1962 встретили самку, носившую в дупло строительный материал (Панов 1973). Некоторые пары приступают к гнездованию позже. Так, 7 мая 1960 отметили самку, заделывающую глиной отверстие дуплянки, предназначенной для мандаринок. Самец не принимает участия в подготовке дупла и в постройке гнезда, но держится рядом и поёт. Готовое дупло с замазанным летком может использоваться птицами в течение нескольких лет, причём отдельные члены пары могут меняться, что доказано мечением птиц (Панов 1973; наши данные). Мы наблюдали заделывание поползнями больших летков в дуплах и дуплянках в конце апреля и в мае (рис. 4).



Рис. 5. Готовые дупла поползней *Sitta europaea* с обмазанным летком. 1 – Уссурийский городской округ, бассейн реки Барсуковка, 3 мая 2023, фото Ю.Н.Глущенко; 2 – Уссурийский городской округ, окрестности села Кроуновка, 2 июня 2019, фото Д.А.Беляева; 3 – залив Петра Великого, остров Русский, 13 мая 2023, фото А.П.Ходакова; 4 – Лазовский заповедник, низовье реки Просёлочная, 28 мая 2022; 5 – Лесозаводский городской округ, окрестности села Невское, 18 мая 2008; 6 – Спасский район, восточное побережье озера Ханка, 20 мая 2007, фото Д.В.Коробова

По материалам Ю.Б.Пукинского (2003), в долине реки Бикин для гнездования поползни использовали естественные ниши и дупла дятлов, а высота их расположения над землёй варьировала от 2 до 22 м, в

среднем составляя 11.5 м ( $n = 30$ ). Они располагались в основном стволе или в боковых ветвях деревьев ясеня *Fraxinus* sp. (13), вяза *Ulmus* sp. (5), лиственницы *Larix* sp. (2), ивы *Salix* sp. (2), ореха маньчжурского *Juglans mandshurica*, чозении *Chosenia arbutifolia*, ольхи *Alnus* sp., берёзы *Betula* sp. (по 1), а также в высоких сухих пнях (3).

В пригороде Владивостока готовые дупла встречали в ясене и орехе маньчжурском, а одно гнездо располагалось в 1 м от земли. На острове Русский два жилых дупла попопней находились в дубах. В дельте Раздольной гнездовые ниши размещались в липах на высоте 9-10 и 15 м от земли (Назаров 2004).

Найденные нами гнёзда попопней располагались на высоте 0.29-11, в среднем 3.92 м ( $n = 15$ ) в естественных дуплах и построенных дятлами (большим пёстрым, седым и желной *Dryocopus martius*), а также в дуплянках. Гнездовые ниши птицы занимали в самых разных лиственных деревьях, что, по-видимому, не играет для попопней особой роли, и в высоких обломках стволов (рис. 5).

Параметры осмотренных нами дупел, мм: леток 25-35, в среднем 28.33×28.1 ( $n = 12$ ); глубина ниши 100-300, в среднем 188.3 ( $n = 9$ ); размеры ниши 100-150×110-170, в среднем 122×130 ( $n=5$ ). Одновременно с замазыванием глиной или после этого происходит заполнение гнездовой ниши чешуйками коры (рис. 6).



Рис. 6. Самка попопня *Sitta europaea*, собирающая чешуйки коры берёзы ребристой *Betula costata* для гнезда. Уссурийский городской округ, окрестности села Каменушка. 13 апреля 2023. Фото Д.А.Беляева

На юге Приморья большая часть гнёзд уже готово к концу апреля. В это же время начинается кладка, которая у разных пар происходит до-

вольно дружно, начинаясь в конце апреля и первых числах мая: 24 апреля 1964 и 28 апреля 1971 (Поливанов 1981).

В долине реки Большая Уссурка в гнёздах, осмотренных 23 мая, находились сильно насиженные кладки из 7 (1 случай) и 8 (2) яиц (Спангенберг 1965). Найденные нами полные кладки, состояли из 7-10 яиц. Средняя величина кладки ( $n = 19$ ) составила 8.05 яйца (рис. 7, 8).

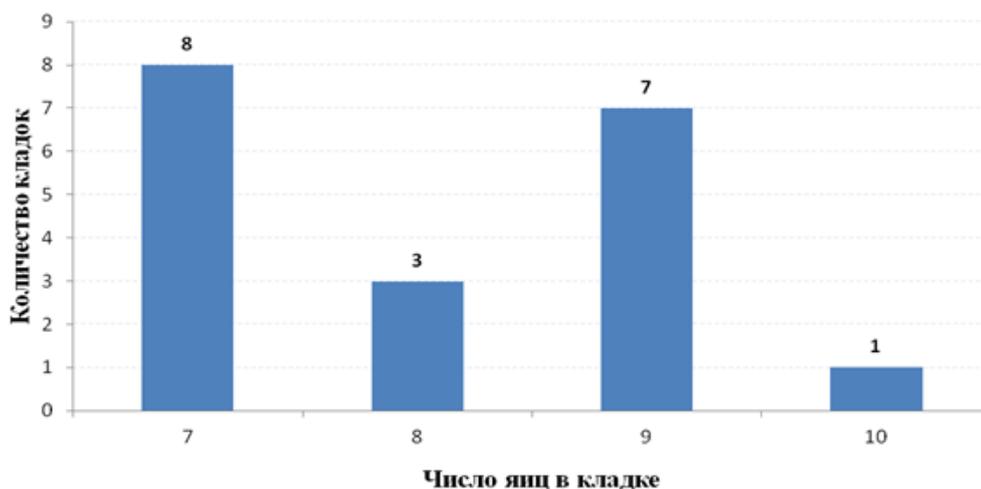


Рис. 7. Величина кладок поползней *Sitta europaea* и их количество, найденных нами в Приморском крае в 2016-2023 годах



Рис. 8. Полные кладки поползней *Sitta europaea*. 1 – залив Петра Великого, остров Русский, 23 мая 2020, фото А.П.Ходакова; 2 – Октябрьский район, окрестности села Чернятино, 28 апреля 2017, фото Д.В.Корова

Параметры яиц поползней из Приморского края приведены в таблицах 2 и 3.

Насиживает только самка, и это процесс начинается в первой половине мая. С начала мая и до середины июня поползни почти не по-

даются на глаза (Панов 1973; Поливанов 1981). Самец кормит самку, но периодически она слетает и кормится сама. Чаще всего это происходит в начале инкубации, а к её концу насиживание становится более плотным (Поливанов 1981). Во время откладки яиц и в период насиживания самка перед вылетом из дупла прикрывает кладку чешуйками коры. На малозаметность и молчаливость этих птиц во второй половине мая, когда самки насиживают кладки, указывал и Ю.Б.Пукинский (2003). Голосовая активность поползней возрастает только в середине июня, с появлением кочующих выводков. Особенно интенсивна она по утрам, но слышны в это время только беспокойные крики, очень характерные для этих птиц (Пукинский 2003).

Таблица 2. Линейные размеры и индекс удлинённости яиц поползней *Sitta europaea* в Приморском крае

n	Длина (L), мм		Максимальный диаметр (B), мм		Индекс удлинённости*		Источник информации
	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее	
144	17.1-20.5	18.56±0.05	13.4-15.3	14.34±0.03	70.1-87.4	77.36±0.25	Наши данные
7	17.3-18.9	17.93±0.20	14.0-14.4	14.29±0.05	74.1-83.2	79.76±1.14	Джусупов 2018
5	18.78-19.05	18.98±0.05	14.45-14.77	14.60±0.05	76.1-77.7	76.92±0.32	Зоомузей ДВФУ (сборы Г.А.Горчакова)
156	17.1-20.5	18.54±0.05	13.4-15.3	14.35±0.03	70.1-87.4	77.45±0.24	Всего

\* – рассчитан по формуле:  $(B/L) \times 100\%$  (Романов, Романова 1959)

Таблица 3. Вес и объём яиц поползней *Sitta europaea* в Приморском крае

Вес, г			Объём, см <sup>3</sup> *			Источник информации
n	Пределы	Среднее	n	Пределы	Среднее	
117	1.62-2.5	1.99±0.01	144	1.57-2.45	1.95±0.01	Наши данные
–	–	–	7	1.82-1.90	1.87±0.01	Джусупов 2018
–	–	–	5	2.02-2.12	2.06±0.01	Зоомузей ДВФУ (сборы Г.А. Горчакова)
117	1.62-2.5	1.99±0.01	156	1.57-2.45	1.95±0.01	Всего

\* – рассчитан по формуле:  $V = 0.51LB^2$ , где L – длина яйца, B – максимальный диаметр (Ноут 1979)

По данным В.М.Поливанова (1981), вылупление первых птенцов происходит в середине мая. Маленьких птенцов самка обогревает довольно плотно и почти не сходит с гнезда, а кормят родители их редко. Так, в одном из гнёзд 29 мая 1970 за светлое время суток взрослые поползней прилетали с кормом только 37 раз. По мере роста птенцов интенсивность их кормления возрастает. В этом же гнезде 5 июня 1970 родители прилетели с кормом 121 раз (Поливанов 1981). На правом берегу дельты Раздольной 27 мая 1975 в гнезде отметили 9 однодневных птенцов (Назаров 2004).

На острове Аскольд гнёзда с птенцами находили в первой половине июня, а летающие выводки регистрировали во второй половине этого

месяца (Воробьёв 1954). На юге края голоса молодых поползней впервые отметили 14 июня (Панов 1973). На острове Попова выводки наблюдали в конце июня (Лабзюк и др. 1971). В Лазовском заповеднике выводок из 4 молодых поползней встретили 21 июня 1945 (Белопольский 1950). В окрестностях вершины горы Высотная выводок отметили 2 июля 1965. Молодые поползни, достигшие размеров взрослых, преследовали родителей и выпрашивали у них корм. Примерно в это же время поползни всё чаще начинают встречаться в смешанных стаях с другими птицами (Панов 1973).



Рис. 9. Гнездовые птенцы поползней *Sitta europaea*. Залив Петра Великого, остров Русский.  
1 – 27 мая 2023; 2 – 1 июня 2023, фото А.П.Ходакова

В долине Большой Уссурки маленьких птенцов отмечали в гнёздах 2 июня, а крупных, покрытых перьями – 3 и 8 июня. Птенцов, покинувших дупло, наблюдали 12 июня (Спангенберг 1965). В бассейне Бикина гнёзда с маленькими птенцами находили 21-27 мая (3) и 5 июня (1). В то же время 24 мая 1978 в низовьях реки одна пара ещё чистила дупло, а самец токовал. В 6 гнёздах 3-13 июня находились птенцы перед вылетом, уже оперённые и высовывающиеся из летка. Распределение находок гнёзд с птенцами ( $n = 29$ ) в течение весенне-летнего сезона следующее: 1 декада мая – 1 гнездо, 2 декада – 16, 1 декада июня – 5, 2 декада июня – 6, 3 декада июня – 1 (Пукинский 2003). Мы отмечали птенцов в дуплах во второй половине мая (табл. 1; рис. 9). Помёт птенцов родители из гнезда выносят (рис. 10).

Первых слётков в среднем течении реки Бикин встретили 9 июня 1974. Во второй декаде июня выводки становятся многочисленными, а в конце этого месяца и в начале июля поползни в небольшом числе при-

соединяются к кочующим вдоль русла реки смешанным стаям воробьиных птиц, состоящих в основном из синиц (Пукинский 2003).

На фоне большого урожая желудей и кедровых орехов в 1943 году в следующем, 1944 году численность поползней была высокой, многие пары сделали по две кладки за сезон, а с июня по август часто отмечали выводки, состоящие из 6-8 молодых птиц (Белопольский 1950).



Рис. 10. Поползень *Sitta europaea*, выносящий из гнезда капсулу птенцового помёта.  
Лесозаводский городской округ, окрестности села Невское. 18 мая 2008. Фото Д.В.Коробова

**Послегнездовые кочёвки и осенние миграции, зимовки.** Степень осёдлости приморской популяции поползней ещё до конца не выяснена, но, вероятно, некоторая часть птиц держится оседло. Наблюдали, что некоторые пары в зимний период, а потом на гнездовании обитали на одном и том же участке. Однако для поползней характерно, что в миграционный период они встречаются в несвойственных им биотопах, а их появление осенью в открытых станциях явление обычное. Это свидетельствует о том, что осенние передвижения этих птиц происходят в том или ином масштабе ежегодно. Старые птицы в основном являются оседлыми, а молодые кочуют (Поливанов 1981). Во Владивостоке с середины августа кочующие птицы встречаются повсюду. В неблагоприятные неурожайные годы наблюдали массовые передвижения птиц на юг, а зимой их отмечали единицами. Такой пролёт здесь наблюдали в октябре 1975 года, когда поползней встречали почти на каждом дереве, и они постоянно перемещались в южном направлении. В 1992 году поползней были обычны в городе и пригороде, но их явной миграции не наблюдалось (Назаров 2004).

По другим данным (Панов 1973), на юге края часть популяции оседла, что подтверждают данные мечения. Так, поползень, окольцованный 16 ноября 1960, пойман в этом же месте 4 октября 1962; помеченный 12 октября 1961, отловлен 20 октября 1962, а 2 декабря 1960 – 9 ноября 1961. Птицы, окольцованные осенью, держатся до конца зимы (самца, помеченного в начале ноября 1961, встретили 28 февраля 1962). В двух случаях отмечали гнездование поползней, окольцованных осенью. Осенние перемещения птиц захватывают в основном октябрь и начало ноября, причём в разные годы картина миграций может сильно меняться в зависимости от условий. Осень 1961 года была урожайной, и птицы кочевали слабо, предпочитая оставаться в районах гнездования. В 1962 году осень была неурожайной, и поползни быстро переместились в другие районы (Панов 1973).

По данным Л.О.Белопольского (1950), в окрестностях Лазовского заповедника осенью 1944 года из-за неурожая желудей и кедровых орехов наблюдали массовые кочёвки поползней и синиц. На морском побережье перемещения птиц в северном направлении начались с 5 сентября, а интенсивные проходили с 26 сентября и по 7 октября. Птицы двигались непрерывным потоком, при этом в стаях поползни составляли 20-25%. В день пролетали десятки тысяч птиц. С 3 октября миграция заметно уменьшилась, численность кочующих поползней упала до тысяч, а затем и до сотен в день. Птицы летели в северном направлении до 7 октября. Массовая кочёвка в обратном направлении началась 8 октября, когда тысячи поползней устремились на юг, но миграция потеряла строгую направленность. Стаи летели 8 и 9 октября, а 10 октября пролёт начал ослабевать и совсем потерял определённую направленность. Ещё около недели большие разрозненные стаи птиц продолжали кочёвки, попадаясь в самых разных стациях. В конце октября отмечена гибель птиц, затем численность поползней начала резко сокращаться, и в ноябре она упала до нормальной, а потом падение снова усилилось. В гнездовой период 1945 года птиц почти не отмечали, а осенью численность поползней несколько восстановилась, но была значительно ниже, чем в аналогичный период 1943 года. Частота встреч птиц с осени 1943 года по весну 1944 из-за урожая кедровых орехов и желудей была повышенной: за дневную экскурсию по пересечённой лесной местности наблюдали от 4-6 до 10-12 птиц, в то время как зимой 1944/45 года поползни были очень редки (Белопольский 1950).

По данным Д.А.Банина с соавторами (1984), ещё раз массовые осенние перемещения поползней в Лазовском заповеднике наблюдались в 1980 году. Резкое возрастание количества птиц отмечено 2 октября. В лесных массивах поползни держались небольшими группами, которые довольно быстро продвигались по дну распадков и вдоль русел рек. В отличие от периода, предшествовавшего началу массовых перемещений,

поползни относительно меньше времени тратили на добывание корма и реже присоединялись к стаям москвонок *Periparus ater*, гаичек и восточных синиц *Parus minor*. Пролёт был предельно выражен на побережье Японского моря. Птицы с большой скоростью продвигались в юго-западном направлении вдоль береговой линии, пролетая на уровне вершин прибрежных сопок и выше. За 7 ч наблюдений (данные за 3 дня) общая численность зарегистрированных поползней составила 6855 особей. Наиболее интенсивно пролёт проходил 3-4 октября, а затем пошёл на спад. Если 4 октября за 1 ч зарегистрировали 1520 особей, то 6 октября за тот же промежуток времени отметили 642 птицы, то есть количество летящих птиц уменьшилось более чем в 2 раза. Учитывая, что миграция проходила в течение большей части светлого времени суток, можно предположить следующее: в период с 3 октября по 6 октября она охватила около 30-40 тыс. поползней. В день, когда пролёт достиг своего максимума, перемещения птиц носили достаточно выраженный волнообразный характер. Для всего периода наблюдений было характерно уменьшение интенсивности пролёта в течение суток. Суточному снижению интенсивности перемещений соответствовало увеличение количества кратковременных остановок части особей, спуск некоторых группировок на дно распадков, где темп их продвижения снижался за счёт того, что птицы занимались добыванием корма. Это приводило к некоторому расширению фронта перемещений, но общее направление движения птиц оставалось постоянным. Имели место резкие перепады в количестве пролетающих птиц, и одной из причин этого явилась тенденция птиц к формированию компактных стай, насчитывающих до 40-50 особей. Временные промежутки между прохождением отдельных стай составляли 0.5-1 мин. Погодные условия оставались постоянными и практически не влияли на частоту пролёта, не считая полчасовой остановки из-за тумана. Поползни мало контактировали с москвошками и гаичками, пролёт которых проходил в том же направлении. Кратковременные межвидовые объединения образовывались, когда темп пролёта снижался и птицы спускались к подножию сопки. Оценка количества депонированного жира по 4-х бальной шкале у 21 пойманной птицы показала следующее: «средне» и «много» – у 10 особей, «мало» – у 10 особей и у одной птицы совсем не было жира. По состоянию оперения было видно, что к моменту отлова птицы практически полностью перелиняли (Банин и др. 1984).

В Лазовском районе в период осенних кочёвок поползни были обычными во все годы наших исследований, но уменьшение численности мы отмечали в 2003, 2004, 2007, 2011, 2014 и 2020 годах, а относительно интенсивные перемещения регистрировали в 2005, 2012, 2013, 2015, 2018 и 2019 годах. Некоторые птицы во время кочёвок использовали одни и те же пути. Об этом говорят их повторные отловы в одних и тех

же местах на протяжении нескольких миграционных сезонов (Шохрин 2017; наши данные).

В окрестностях Уссурийска массовые осенние миграции поползней отмечали в 2019 и 2023 годах (Беляев и др. 2019; Беляев, Коробов 2023; Харченко 2023), что связано с неурожаем кедровых орехов в эти годы. В 2023 году пролёт птиц мы впервые зарегистрировали 24 сентября в долине реки Раздольная в окрестностях села Утёсное Уссурийского городского округа. Поползни летели стайками совместно с москвовками, болотными гайчками *Poecile palustris*, пухляками *Poecile montanus* и восточными синицами. Иногда они перемещались отдельно. Примерно за 2 ч экскурсии учли около 100 птиц. Поползни и синицы двигались на юго-запад по долине реки, придерживаясь узкой полосы древесно-кустарниковой растительности, пересекали обширные открытые пространства и присаживались на редкие низкорослые деревья ильмов низких *Ulmus pumila*, ив и клёнов приречных *Acer ginnala*, растущих на залежах. К середине октября миграция стала постепенно затухать, но пролетающих птиц фиксировали и позднее. В Михайловском районе 29 октября поползней регистрировали в совершенно несвойственных им местообитаниях – среди обширных полей, где они придерживались даже совсем небольших участков низкорослых дубняков и вылетали на грунтовые дороги в поисках корма.

Зимой поползни держатся стационарно на небольшом участке поодиночке или парами, реже небольшими группами, которые представляют собой временные объединения особей с соседних участков. Такие группы встречаются в наиболее кормных местах. Поведения, связанного с защитой территории от особей своего вида, в этот период не наблюдали, но в октябре, ноябре и начале декабря слышали кратковременное пение (Панов 1973).

В феврале 1969 года в долине реки Перекатная поползни составляли 30.9% от всех учтённых зимующих птиц (Пугачук 1980), а зимой 2003 года на всей территории Лазовского заповедника они были самыми обычными птицами и наблюдались очень часто (Шохрин 2017; наши данные).

**Питание.** В заповеднике «Кедровая Падь» 1 июня 1971 собрали 17 порций птенцового питания, анализ содержимого которых показал, что в пищевом рационе птенцов поползней преобладают насекомые и пауки (табл. 4).

Питание взрослых птиц более разнообразно и хорошо выражена сезонная смена кормов. Если в тёплое время года в спектре питания поползней преобладают беспозвоночные, то в зимний период эти птицы переходят на разнообразные растительные корма: ягоды бархата амурского *Phellodendron amurense* (рис. 11), липовые орешки, жёлуди, кедровые орехи (рис. 12) и прочее. Они кормятся остатками маньчжурских

орехов у «столовых» дятлов (Поливанов 1981; наши данные). Отмечали поедание поползнями семян пихты цельнолистной *Abies holophylla*, граба сердцелистного *Carpinus cordata* и зёрен овса *Avena sativa* (Панов 1973). Для амурских поползней очень характерна тесная трофическая связь с корейской кедровой сосной *Pinus koraiensis*, орехи которой осенью могут составлять до 100% их рациона. В Приморском крае этот вид вместе с кедровкой *Nucifraga caryocatactes* является одним из основных агентов расселения корейского кедра (Бромлей, Костенко 1974; Бромлей и др. 1974).

Таблица 4. Питание птенцов поползней *Sitta europaea* в Приморском крае (по: Поливанов 1981)

Объект питания	Кол-во экз.	Доля, %	Вес, мг	Доля по весу, %
Пауки Araneina	6	25.0	206	22.2
Насекомые Insecta	18	75.0	722	77.8
Таракановые Blattodea	2	8.3	52	5.6
Пенницы Aphrophorinae	4	16.7	48	5.2
Настоящие щитники Pentatomidae	1	4.2	35	3.8
Перепончатокрылые Hymenoptera	1	4.2	5	0.5
Мухи Muscidae	2	8.3	78	8.4
Комары-звонцы Tendipedidae	2	8.3	16	1.7
Нарывники Meloidae	1	4.2	40	4.3
Жесткокрылые Coleoptera	2	8.3	235	25.3
Пяденицы Geometridae	2	8.3	190	20.5
Совки Noctuidae	1	4.2	203	21.9
Всего	24	100.0	928	100.0



Рис. 11. Поползни *Sitta europaea*, кормящиеся растительной пищей: 1 – плодами амурского бархата, Шкотовский район, окрестности посёлка Шкотово, 7 января 2022, фото А.П.Ходакова; 2 – кедровыми орехами, заповедник «Кедровая падь», 4 марта 2009, фото Д.В.Коробова

Поползни активно делают запасы на зиму (Поливанов 1981), в частности, они запасают кедровые орехи, которые прячут в различные щели (рис. 12), где даже после выпадения глубокого снега птицы их уверенно находят (рис. 13).



Рис. 12. Поползень *Sitta europaea*, запасаящий кедровые орехи. Хасанский район, заповедник «Кедровая падь». 31 октября 2008. Фото Д.В.Коробова



Рис. 13. Поползень *Sitta europaea*, извлекающий корм из-под снега. Хасанский район, заповедник «Кедровая падь». 19 марта 2010. Фото Д.В.Коробова

В зимний период поползни добывали личинок ручейников (Панов 1973; наши данные), «домики» которых доставали из воды (рис. 14), а также кормились на падали (рис. 15) или выбирали подходящие для питания фрагменты из помёта млекопитающих (рис. 16).



Рис. 14. Поползень *Sitta europaea*, доставший из воды «домик» с личинкой ручейника Trichoptera. Хасанский район, заповедник «Кедровая падь». 23 февраля 2008. Фото Д.В.Коробова



Рис. 15. Поползень *Sitta europaea*, клюющий мясо на останках оленя. Хасанский район, заповедник «Кедровая падь». 1 марта 2006. Фото Д.В.Коробова

Кроме этого, в холодное время года поползни кормятся на помойках и свалках в населённых пунктах, используют различные органические отходы (рис. 17), активно посещают развешенные для птиц кормушки (рис. 18). Некоторые особи в местах подкормки настолько привыкают к человеку, что начинают брать корм с руки (рис. 19).



Рис. 16. Поползень *Sitta europaea*, клюющий помёт домашней собаки в поисках съедобных остатков. Окрестности села Лазо. 12 февраля 2009. Фото В.П.Шохрина



Рис. 17. Поползень *Sitta europaea*, собирающий выброшенные объедки. Владивосток. 24 декабря 2023. Фото А.П.Ходакова



Рис. 18. Поползни *Sitta europaea* на кормушках. 1 – окрестности Уссурийска, 3 февраля 2009, фото Д.В.Коробова; 2 – Владивосток, 17 января 2024; 3 – там же, 9 января 2024; 4 – там же, 12 января 2024; 5 – там же, 7 января 2024; 6 – там же, 17 января 2024, фото А.П.Ходакова



Рис. 19. Поползни *Sitta europaea*, берущие корм с руки. Заповедник «Кедровая падь». 10 марта 2011. Фото Д.В.Коробова

**Неблагоприятные факторы, враги, гибель.** Отмечали разорение гнезда поползней в дуплянке амурскими полозами *Elaphe schrenckii*, когда змеи съели наполовину оперённых птенцов (рис. 20).

Одного поползня обнаружили в поедях сапсана *Falco peregrinus* на острове Стенина в заливе Петра Великого (Назаров, Трухин 1985). В окрестностях Лазовского заповедника поползней неоднократно отмечали

в добыче перепелятников *Accipiter nisus*, малых перепелятников *A. gularis* и длиннохвостых неясытей *Strix uralensis*, реже встречали в питании обыкновенных пустельг *Falco tinnunculus*, ушастых сов *Asio otus* и ошейниковых сов *Otus bakkamoena* (Шохрин 2017; наши данные).



Рис. 20. Два амурских полоза *Elaphe schrenckii*, съевшие птенцов поползней *Sitta europaea* в дуплянке. Лазовский заповедник, бухта Петрова. Май 2023. Фото А.В.Василенко



Рис. 21. Птицы, погибшие от столкновений со стёклами в городе Уссурийске осенью 2019 года (по: Беляев и др. 2020)

Значительное количество поползней гибнет от столкновения со стёклами зданий, что происходит главным образом во время осенних кочёвок. Периодически такая гибель носит массовый характер. Так, в Уссу-

рийске с 25 сентября по 21 октября 2019 возле остеклённых зданий собрали 151 экземпляр поползней, погибших от столкновения со стёклами (Беляев и др. 2020; рис. 21).



Рис. 22. Поползни *Sitta europaea*, погибшие от столкновений с оконными стёклами в Уссурийске. 1 – 26 сентября 2023; 2 – 27 сентября 2023; 3 – 29 сентября 2023. Фото Д.В.Коробова



Рис. 23. Поползень *Sitta europaea*, сбитый автомобилем. Уссурийский городской округ, окрестности села Пуциловка, 30 января 2024. Фото Д.В.Коробова

Аналогичную картину наблюдали в Уссурийске осенью 2023 года, когда только 26 сентября в течение нескольких минут от столкновения с остеклённым фасадом шестиэтажного здания торгового центра погибли более 60 поползней (Харченко 2023), а всего за 40 дней наблюдений найдены погибшими 479 птиц, 91% которых составляли поползни (Беляев, Коробов 2023; рис. 22). Вероятно, такое обилие птиц этого вида

среди жертв можно объяснить и тем, что большинство мигрантов, как правило, избегают городскую застройку, пролетая высоко над городами и ночью, тогда как поползни охотно посещают населённые пункты во время миграций. Кроме того, из-за своих коротких рулевых перьев поползни, по-видимому, обладают недостаточной манёвренностью в воздухе и не успевают избежать столкновения со стёклами во время полёта.

На трассе между сёлами Лазо и Сергеевка (Лазовский район) трёх сбитых автомобилями поползней нашли 13 августа 2022, четырёх – 24 июня 2023 и двух – 12 сентября 2023. Ещё одну погибшую птицу обнаружили в окрестностях села Пуциловка (Уссурийский городской округ) 30 января 2024 (рис. 23).

За помощь в работе авторы выражают искреннюю благодарность С.Ф.Акулинкину (Киров), Г.Н.Бачурину (Ирбит), А.В.Василенко (село Киевка), А.В.Вялкову (Владивосток), И.Н.Короповой (Уссурийск) и В.М.Малышку (Украина).

### Л и т е р а т у р а

- Банин Д.А., Бёме И.Р., Керимов А.Б., Поддубная Н.Я. 1984. Материалы по осенним перемещениям амурского поползня – *Sitta europaea amurensis* (Swin.) и некоторых видов синиц в Южном Приморье // *Орнитология* **19**: 191-193.
- Белопольский Л.О. 1950. Птицы Судзухинского заповедника (воробьиные и ракшеобразные) // *Памяти академика П.П.Сушкина*. М.; Л.: 360-406.
- Беляев Д.А. 2022. Предварительные данные о населении птиц бассейна реки Большая Уссурка (Национальный парк «Удэгейская легенда», Приморский край) // *Вестн. ИрГСХА* **3** (110): 45-63.
- Беляев Д.А., Глущенко Ю.Н., Горбуля А.А. 2020. Гибель птиц в Уссурийске (Приморский край) от столкновения с оконными стёклами // *Амур. зоол. журн.* **12**, 1: 71-79.
- Беляев Д.А., Глущенко Ю.Н., Коробов Д.В., Тиунов И.М. 2019. Птицы бассейна верхнего течения р. Грязная (национальный парк «Земля леопарда») // *Биота и среда заповедных территорий* **4**: 65-85.
- Беляев Д.А., Коробов Д.В. 2023. Массовая гибель птиц от столкновения с оконными стёклами зданий в г. Уссурийске в 2023 году // *Амур. зоол. журн.* **15**, 4: 923-938.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А. 1974. Биоценотические связи птиц, млекопитающих и кедра корейского в Приморском крае // *Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР*. Владивосток: 5-41.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А., Охотина М.В. (1974) 2010. Роль амурского поползня *Sitta europaea amurensis* в возобновлении корейского кедра *Pinus koraiensis* // *Рус. орнитол. журн.* **19** (558): 523-527. EDN: KZLGJN
- Воробьёв К.А. 1954. *Птицы Уссурийского края*. М.: 1-360.
- Глущенко Ю.Н., Липатова Н.Н., Мартыненко А.Б. 2006а. *Птицы города Уссурийска: фауна и динамика населения*. Владивосток: 1-264.
- Глущенко Ю.Н., Шибнев Ю.Б., Волковская-Курдюкова Е.А. 2006б. Птицы // *Позвоночные животные заповедника «Ханкайский» и Приханкайской низменности*. Владивосток: 77-233.
- Глущенко Ю.Н., Шибнев Ю.Б., Михайлов К.Е., Коблик Е.А., Бочарников В.Н. (2016) 2022. Краткий обзор фауны птиц национального парка «Бикин» // *Рус. орнитол. журн.* **31** (2155): 383-458. EDN: VJGGJM
- Джусупов Т.К. 2019. Оологические сборы Е.П. Спангенберга на юге Приморья, в центральной части, на севере и северо-востоке России // *Selevinia* **26**: 107-140.
- Елсуков С.В. 1990. Летнее население птиц дубняков восточных склонов Среднего Сихотэ-Алиня // *Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике (Особенности экосистем пояса дубовых лесов)*. М.: 95-103.

- Елсуков С.В. 1999. Птицы // *Кадастр позвоночных животных Сихотэ-Алинского заповедника и Северного Приморья. Аннотированные списки видов*. Владивосток: 29-74.
- Курдюков А.Б. 2014. Гнездовые орнитокомплексы основных местообитаний заповедника «Кедровая Падь» и его окрестностей: характер размещения и состояние популяций, дополнения к фауне птиц (материалы исследований 2008 года) // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1060): 3203-3270. EDN: SWMORL
- Кушнарёв Е.Л. 1984. Антропогенные сукцессии орнитосообществ и территориальные связи местообитаний западного Сихотэ-Алиня // *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 71-78.
- Лабзюк В.И., Назаров Ю.Н., Нечаев В.А. (1971) 2020. Птицы островов северо-западной части залива Петра Великого // *Рус. орнитол. журн.* **29** (1981): 4626-4660. EDN: VXJMUUK
- Лаптев А.А. 1984. Численность гнездящихся птиц в дубовых и долинных кедрово-широколиственных лесах Лазовского государственного заповедника // *Исследования природного комплекса Лазовского заповедника*. М.: 41-43.
- Лаптев А.А. 1987. Зимние учёты птиц в Лазовском заповеднике // *Организация и методы учёта промысловых и редких видов млекопитающих и птиц Дальнего Востока*. Владивосток: 55-60.
- Михайлов К.Е., Коблик Е.А. 2013. Характер распространения птиц в таёжно-лесной области севера Уссурийского края (бассейны рек Бикин и Хор) на рубеже XX и XXI столетий (1990-2001 годы) // *Рус. орнитол. журн.* **22** (885): 1477-1487. EDN: QBDPIL
- Михайлов К.Е., Шибнев Ю.Б., Коблик Е.А. 1998. Гнездящиеся птицы бассейна Бикина (аннотированный список видов) // *Рус. орнитол. журн.* **7** (46): 3-19. EDN: KTNORV
- Назаренко А.А. 1968. Птицы чернопихтово-широколиственных лесов и южных кедровников // *Биогеоэкологические исследования в лесах Приморья*. Л.: 134-149.
- Назаренко А.А. (1971а) 2023. Краткий обзор птиц заповедника «Кедровая Падь» // *Рус. орнитол. журн.* **32** (2333): 3579-3631. EDN: QVHDFN
- Назаренко А.А. (1971б) 2023. Птицы вторичных широколиственных лесов южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ // *Рус. орнитол. журн.* **32** (2346): 4218-4240. EDN: DISZIG
- Назаренко А.А. 1971в. Летняя орнитофауна высокогорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // *Экология и фауна птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 99-126.
- Назаренко А.А. 1984. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962-1971 гг. // *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 60-70.
- Назаров Ю.Н. 2004. *Птицы города Владивостока и его окрестностей*. Владивосток: 1-276.
- Назаров Ю.Н., Трухин А.М. (1985) 2020. К биологии сапсана *Falco peregrinus* и филина *Bubo bubo* на островах залива Петра Великого (Южное Приморье) // *Рус. орнитол. журн.* **29** (1987): 4884-4893. EDN: OWCSJG
- Назаров Ю.Н., Шибяев Ю.В., Литвиненко Н.М. 2002. Птицы Дальневосточного государственного морского заповедника (Южное Приморье) // *Экологическое состояние и биота юго-западной части залива Петра Великого и устья реки Туманной*. Владивосток, **3**: 167-203.
- Нечаев В.А., Курдюков А.Б., Харченко В.А. 2003. Птицы // *Позвоночные животные Уссурийского государственного заповедника. Аннотированный список видов*. Владивосток: 31-71.
- Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение)*. Новосибирск: 1-376.
- Поливанов В.М. 1981. *Экология птиц-дуплогнездников Приморья*. М.: 1-171.
- Пугачук Н.Н. Зимняя орнитофауна бассейна р. Перекатной (Южное Приморье) // *Орнитология* **15**: 202-203.
- Пукинский Ю.Б. 2003. Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин // *Тр. С.-Петерб. общ-ва естествоиспыт.* Сер. 4. **86**: 1-267.
- Романов А.Л., Романова А.И. 1959. *Птичье яйцо*. М.: 1-620.
- Спангенберг Е.П. (1965) 2014. Птицы бассейна реки Имана // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1065): 3383-3473. EDN: SYCTWJ

- Харченко В.А. 2023. Массовая гибель поползней *Sitta europaea* в Уссурийске в период осенних перемещений в 2023 году // *Рус. орнитол. журн.* **32** (2359): 4898-4901. EDN: ELSOVG
- Шохрин В.П. 2017. *Птицы Лазовского заповедника и сопредельных территорий*. Лазо: 1-648.
- Hoyt D.F. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // *Auk* **96**: 73-77.



ISSN 1026-5627

*Русский орнитологический журнал* 2024, Том 33, Экспресс-выпуск **2394**: 807-814

## **Промысел водоплавающих птиц на территории Колымской низменности: исторические данные и современные оценки**

**А.Г.Дегтярёв**

*Андрей Григорьевич Дегтярёв*. Институт биологических проблем криолитозоны РАН, Якутск, Россия. E-mail: alazeya@inbox.ru

*Поступила в редакцию 10 февраля 2024*

Колымская низменность является одним из важнейших районов обитания водоплавающих птиц на северо-востоке России. Низменный рельеф, высокая заболоченность, наличие разнообразных водоёмов, занимающих до 50% площади суши, обуславливает самые высокие в Якутии показатели плотности населения птиц. Однако в последние десятилетия прослеживается заметное сокращение численности пластинчатоклювых (Андреев 1997; Дегтярёв 2004). Одна из причин этого явления – пресс охоты, изучению которого не уделялось должного внимания, что затрудняет разработку мер рационального использования ресурсов дичи.

Площадь рассматриваемой территории составляет 175 тыс. км<sup>2</sup>, в её границах располагаются три муниципальных района, 22 населённых пункта с численностью населения 15291 человек. Хозяйственная деятельность включает промысловую охоту и рыболовство, оленеводство, табунное коневодство, локальные горнодобывающие предприятия.

Материал для данного исследования получен в период с 1979 по 2005 год с помощью анкетирования охотников. Анонимная анкета включала вопросы на русском и якутском языках о количестве и видовом составе добытых птиц весной и осенью, а также изображения птиц. За 7 лет от охотников 15 населённых пунктов трёх районов получено 1910 пригодных для обработки анкет. Для проверки достоверности данных анкетирования применялся параллельный выборочный опрос охотников.

**Места, сроки охоты, количество и состав добычи.** Первые сведения о добыче птиц приводятся С.А.Бутурлиным, который в 1905 году проводил исследования в дельте Колымы и на сопредельных участках

тайги и лесотундры. Судя по специальной публикации (Бутурлин 1906) и его полевым дневникам, хранящимся в архиве Якутского научного центра СО РАН, в начале XX века промысел птиц играл заметную роль в обеспечении продовольствием, тем более что местное население нередко страдало от голода и болезней, с ним связанных. В тундре основную часть добычи составляли линяющие гуси и лебеди, благо что численность их была высокой. В дельте Колымы С.А.Бутурлин наблюдал «массу гусей», много выводков гуменников. Традиционные места отлова располагались в районе урочища «Походская Едома» и в приморских тундрах между реками Колыма и Большая Чукочьа. О количестве добываемой дичи свидетельствуют следующие записи: «вчера Н.Шкулев приехал с объезда пастей, взял около 400 линных гусей и 60 линных лебедей» (дневник № 14, с. 47), «в дельте в 10 вёрстах от Походска гоняют по 200-300 лебедей и 1000 гусей» (дневник № 4, с. 65). В добыче преобладал белолобый гусь, гуменник, реже упоминались «белые гуси смиренные, их чукчи добывали» (дневник № 16).

Сведений об общем числе добываемых за сезон птиц в начале XX века нет, но в сопредельном районе – низовьях рек Индигирка и Хрома летом 1912 года четыре бригады «гусников» (7-17 человек каждая) добыли 12-15 тыс. белолобых гусей, что считалось «средним» промыслом (Зензинов 1913, 2001). В этом районе добыча линяющих гусей сохранялась до 1960 года, когда отлавливали до 10 тыс. особей ежегодно (Успенский и др. 1962; Бёме и др. 1965).

В тундре уток отлавливали в меньшем числе. В низовьях Индигирки в 1912 году «на оз. Моготоево пять охотников упромышлили 2500 морянок» (Зензинов 1913). При высоком уровне воды успешность промысла линяющих птиц снижалась. В таёжной и лесотундровой части низовьев Колымы (район реки Пантелеиха) в добыче преобладали утки. Имеются заметки С.А.Бутурлина о том, что «сей год В.И.Соловьёв добыл 700 уток линных (в основном шилохвость, свиязь, меньше чирков, мородушек, широконосок). Уток загоняют в невод с портом, бьют сатинами» (дневник № 14, с. 25).

В Среднеколымском районе промысел линяющих уток был традиционен и практиковался до 1965 года. По наблюдениям Г.Л.Майделя (цит. по: Насимович 1934), на озере Сен-Кель в 1870 году за один загон 20 местных жителей отловили 2300 уток, что считалось неудачей; при большем количестве охотников удавалось добывать 30 тыс. птиц. В 1926 году по данным приполярной переписи в Колымском округе было заготовлено 80 тыс. водоплавающих (Насимович 1934), а в 1965 году за один загон на озере Сен-Кель добыто 40 тыс. уток (Перфильев 1972).

Первые исследования результативности ружейной охоты проведены В.Г.Кривошеевым (1963), который в 1960 и 1961 годах определил среднюю добычу одного охотника весной в Среднеколымском и Верхнеко-

лымском районах в 300-400 гусей и уток. В 1967 году в Среднеколымском районе средняя добыча уток весной составила 150 особей, осенью 56, в 1968 году соответственно 119 и 37, причём весной отстреливались преимущественно нырковые утки, осенью – речные (Шугаев 1976).

В 1979 году средняя добыча охотников составила: в Верхнеколымском районе 186 уток и 3 гуся, в Среднеколымском – 144 уток и 2 гуся, в Нижнеколымском – 53 утки и 4 гуся, 67.9% которых добыто весной (Третьяков, Дегтярёв 1982). По данным этих же исследователей, а также специалистов инспекции охраны природы, в Среднеколымском районе весной средняя добыча уток на одного охотника в 1980 году составила 110, в 1981 – 69, в 1991 – 55, в 2003 – 60, в 2004 – 59, в 2005 – 46 особей (рис. 1).

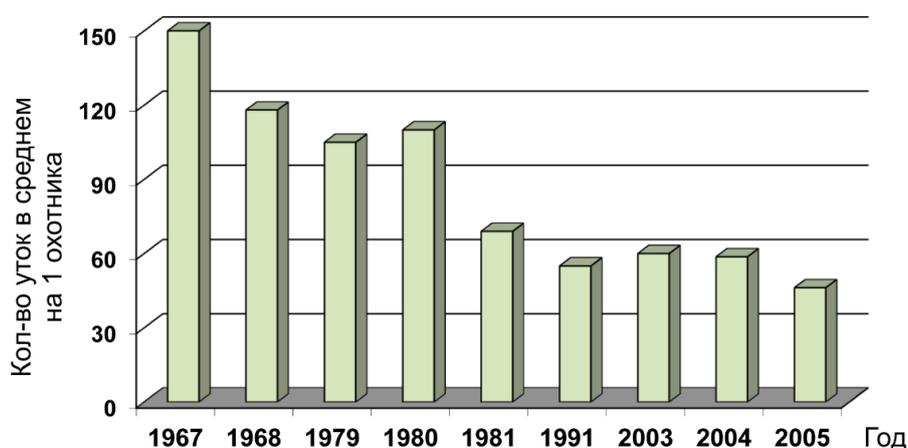


Рис.1. Динамика весенней добычи уток в Среднеколымском районе

В 2005 году средняя добыча охотников составила: в Верхнеколымском районе 79 уток и 2 гуся, в Среднеколымском – 66 уток и 2 гуся, в Нижнеколымском – 41 утка и 4 гуся. Экстраполяция данных анкетирования показала, что в этом году на исследованной территории добыто 193 тыс. водоплавающих птиц.

По усреднённым данным, в трёх колымских районах весной наиболее часто отстреливаются нырковые утки (72.9% гусеобразных), реже – речные (23.9%) и гуси (3.2%). В добыче преобладают хохлатая и морская чернети, горбоносый турпан, морянка и шилохвость. Осенью в трофеях охотников чаще всего встречаются шилохвость и свиязь.

В наиболее густонаселённом Среднеколымском районе, где учёты добычи проводились регулярно, результативность наиболее популярной весенней утиной охоты в 1990-х годах заметно сократилась, после чего процесс стабилизировался. Причины явления связаны, с одной стороны, с общей тенденцией сокращения ресурсов водоплавающих на северо-востоке России (Лабутин, Дегтярёв 1983; Андреев 1997; Дегтярёв 2004), с другой – с последствиями экономического кризиса, проявившимися в снижении материально-технических возможностей охотников.

**Орудия и способы добычи.** В начале XX века птиц в основном добывали с помощью силков-самоловов и загонных охот в период линьки. В силу дефицита боеприпасов и ограниченного распространения огнестрельного оружия оно редко применялось для отстрела птиц. В Колымском округе в 1926-1927 годах ежегодно выставлялось 25 тыс. петель на птиц (Насимович 1934). Наиболее широко был распространён лов силками из толстых ниток, конского волоса, рыболовной лески, закрепляемыми на каркасе из ивовых веток (рис. 2). На уток петли ставились на утиных ходах в зарослях водных растений, в качестве направляющих устанавливали горизонтально закреплённые жерди. Петля крепилась на согнутом тальниковом пруте, который при попадании утки выпрямлялся, вследствие чего дичь быстро погибала, становилась недоступной для мелких хищников. Петельными промыслами в основном занимались женщины и дети, как правило, вблизи жилья (Воробьёв 1963; Чикачев 1990).

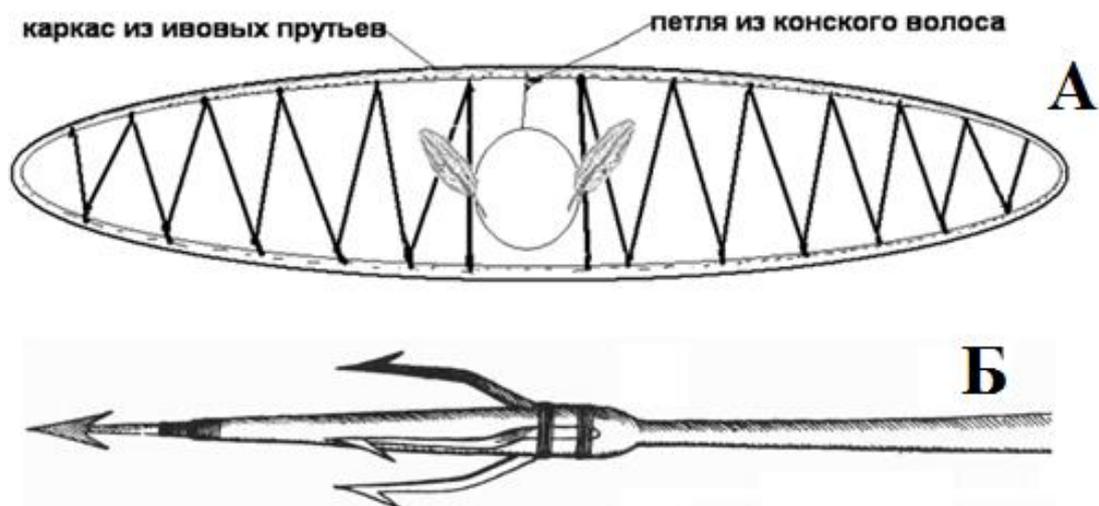


Рис. 2. Старинные орудия добычи линяющих птиц. А – петля для ловли уток на водоёмах. Б – «сатина» – копьё для добычи линяющих птиц (по: Воробьёв 1963)

На нижней Колыме при добыче линяющих птиц охотники нередко использовали «сатину» – лёгкое копьё длиной 230 см, метаемое вручную или с помощью деревянной пращи (Воробьёв 1963) (рис. 2).

По С.А.Бутурлину (дневник № 10, с. 46), в низовьях Колымы для ловли летящих низко гаг чукчи использовали эпликатет – длинный кожаный ремень с грузилами на конце. Конструкция приспособления и методы охоты были сходны с таковыми на Чукотке (Портенко 1972), но в качестве грузил на Колыме использовали не кости, а камни.

Технология загонных охот имела свои особенности. На тундровых озёрах в безветренный день нелетающих гусей и лебедей в течение 4-5 ч окружали охотники на лёгких одноместных лодках (ветках), после чего подгоняли к берегу, где заранее сооружался загон (15×20 м) высотой 1.5 м из невода, закреплённого на кольях. Низ невода закреплялся спи-

цами, крылья выводились на воду. При входе птиц в загон его плотно закрывали, птицам сворачивали головы; луки, палки, ружья применять запрещалось, так как испуганные птицы могли снести заграждения. Промысел вёлся артелями из 10-15 человек. Гусей ловили между Прокопьевым и Ильиным днём (20 июля – 2 августа), лебедей «гоняли» до Спаса (15 августа) (Зензинов 1913, 2001; Чикачев 1990; Ягловский 2003).

На таёжных озёрах Сен-Кель, Павылон, Чонкуя и др. (площадью 30-120 км<sup>2</sup>) по свидетельству старожилов И.Н.Кондакова, И.И.Корякина для массового отлова линяющих уток в конце июля – начале августа в тихую погоду 15-20 загонщиков на одноместных лодках окружали скопления птиц. Затем постепенно, в течение 2-2.5 сут, загоняли их в конец озера, который заканчивался узким заливом либо соседствовал с другим водоёмом, куда уток вынуждали идти по суше. В этом месте устраивали конусовидные направляющие – замаскированные деревянные загородки из веток или неводов, заканчивающиеся деревянным мостиком и ямой-ловушкой (рис. 3). При заполнении ямы дичью загон временно приостанавливали, птицам сворачивали головы, вывозили на лошадях или лодках в ледники. Утки в это время отличались высокой упитанностью, что придавало им хорошие вкусовые качества.

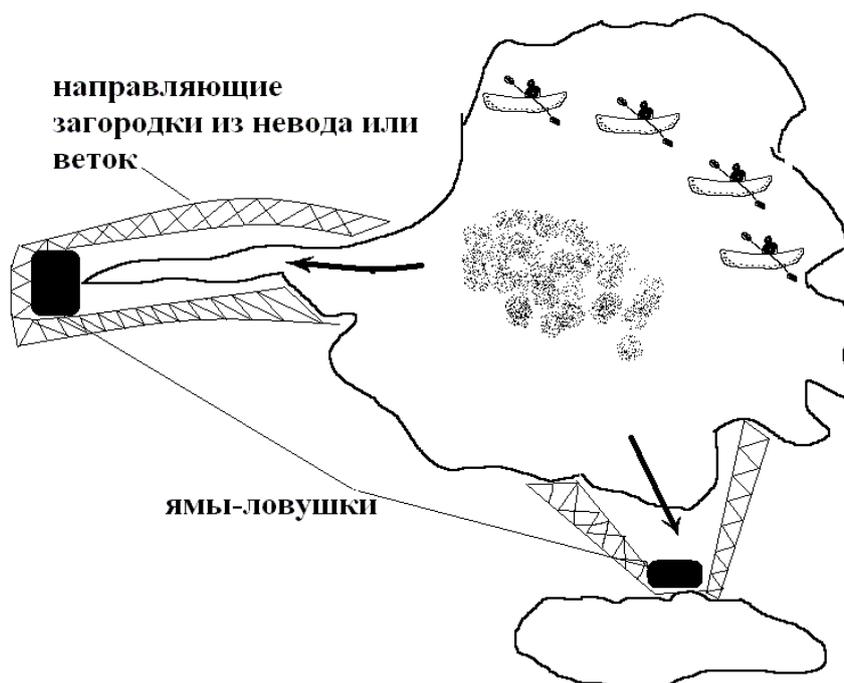


Рис. 3. Варианты загонных охот на линяющих уток

Результативность охоты на птиц напрямую связана с транспортными возможностями населения. На протяжении многих лет основным средством передвижения колымских охотников была лёгкая весельная одноместная лодка грузоподъёмностью 100-150 кг, имеющая местное название «ветка». В начале прошлого века и ранее такие лодки изготавливались выдалбливанием ствола крупного дерева, чаще тополя, которое

разыскивали на реке в период половодья либо привозили с верховьев Колымы. Позже лодки стали делать из тонких прочных досок, а в последние десятилетия борта стали обшивать жостью. Ввиду быстроты на таких лодках совершались поездки по рекам и озёрам на расстояние до 70 км в день, преодолевались морские заливы шириной 20 км (Чикачев 1990). Небольшая масса судна позволяла перемещать его волоком по суше на расстояние нескольких километров.

**Использование охотничьей продукции.** Добытая водоплавающая дичь использовалась для личного потребления местным населением. В тундре добытые гуси и лебеди по возможности ошипывались, складировались на месте отлова в ледовые ямы, которые укрывались мхом и замазывались грязью. При таком хранении тушки, особенно неошипанные, нередко портились, вследствие чего использовались на корм собакам, животным на зверофермах и приманку для ловли белых песцов. С собой промысловики брали по 20-40 гусей, которых можно было увезти на ветке. Внутренности убирали, на их место помещали мясо двух других птиц (Зензинов 1913, 2001; Беме и др. 1965; Чикачев 1990). В таёжных районах добытую дичь сохраняли в глубоких ямах вечно-мёрзлого грунта, укрытых мхом.

У добытых птиц использовалось не только мясо, но перо, пух, а у гагар и лебедей – вся шкурка, из которой шили жилетки и шапки. Широко применялся сбор яиц и пуха из гнёзд чёрных казарок и гаг (Зензинов 1913). Профессиональные охотники в 1960-х годах получали задания на сбор 15-50 яиц (чаек, гаг, гусей, белых сов), использовавшихся для кормления песцов на зверофермах (Беме и др. 1965).

В последние десятилетия у местных охотников появилась возможность реализации добытой дичи через частных предпринимателей, которые по зимним автодорогам перевозят замороженные тушки в город Якутск, где продают их на рынках и в специализированных магазинах.

**Ресурсосберегающие традиции.** По А.Н.Ягловскому (2003), жители тундр бассейна реки Алазеи охоту на линяющих гусей организовывали так, чтобы не перебить слишком много, чтобы всё добытое хранилось в ледниках; часть птиц в конце охоты отпускали, обычно количество их соответствовало числу охотников. Старожилы посёлка Русское Устье старались сохранять популяции гусей вблизи посёлка, для чего уезжали на охоту на расстояние 40-50 км, преодолевая на одноместных лодках широкий морской залив (Чикачев 1990). Ресурсосберегающие обычаи северных народов вкратце можно изложить в следующих наставлениях: «Не добывай лишнего», «Поделись добычей с соседями», «Если добыл – надо сохранить или съесть, если не сможешь этого сделать, зачем тогда убивать» (Чикачев 2006).

Сохранению некоторых видов птиц способствовал их тотемный (священный) статус в верованиях северных народов. К числу таких видов

относится стерх. По свидетельству Г.И.Вельвина, в низовьях Колымы к священным птицам относили беркута и сапсана, последнего благодаря его роли в охране гнездовой гусей от хищников.

Проведённые исследования позволили установить, что до середины XX века промысел линяющих водоплавающих птиц покрывал значительную часть потребностей в мясе жителей Колымской низменности. В последние десятилетия охота на птиц остаётся дополнительным источником пищи, излюбленным видом отдыха мужской части населения. Традиционно популярна весенняя охота, в которой участвует большинство охотников. Осенняя охота не столь распространена.

Основными объектами являются водоплавающие, главным образом утки, на долю которых приходится более двух третей добытых птиц. Вторым по значимости объектом охоты являются гуси. Более двух третей водоплавающих добывается весной.

В весенней добыче преобладают нырковые утки, в основном морская и хохлатая чернети, горбоносый турпан, морянка. Осенью в трофеях охотников чаще встречаются речные утки, главным образом шилохвость и свиязь.

В 1990-х годах результативность охоты заметно снизилась, после чего стабилизировалась. Для предупреждения негативных явлений в популяциях водоплавающих необходимы мониторинговые исследования, контроль и регулирование охотничьей нагрузки.

*Автор выражает искреннюю благодарность за помощь в сборе материала сотрудникам районных инспекции Министерства охраны природы Республики Саха (Якутия) И.С.Белоногову, Г.И.Вельвину, И.С.Винокурову, А.И.Гуляеву, М.А.Сивцеву, В.З.Чукрову.*

## Л и т е р а т у р а

- Андреев А.В. 1997. Мониторинг гусей северной Азии // *Видовое разнообразие и состояние популяций околоводных птиц северо-востока Азии*. Магадан: 5-36.
- Бёме Р.Л., Приклонский С.Г., Успенский С.М. 1965. Водоплавающие дельты Индигирки и рационализация их использования // *Орнитология* 7: 20-29.
- Бутурлин С.А. 1906. Охотничьи птицы низовья Колымы // *Псовая и ружейная охота* 2: 16-25.
- Воробьёв К.А. 1963. *Птицы Якутии*. М.: 1-336.
- Дегтярёв А.Г. 2004. *Охотничье-промысловые птицы Республики Саха (Якутия)*. Якутск: 1-112.
- Зензинов В.М. 1913. В Русском Устье // *Землеведение* 4: 7-49.
- Зензинов В.М. 2001. *Старинные люди у холодного океана*. 3-е изд. Якутск: 1-133.
- Кривошеев В.Г. 1963. Миграции птиц и охота на них во время пролёта в долине Колымы // *Проблемы охраны природы Якутии*. Якутск: 113-129.
- Лабутин Ю.В., Дегтярёв А.Г. 1983. Изменение миграционной численности пластинчатоклювых в бассейне среднего течения р. Колымы // *Тез. 10-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера»*. Магадан: 28-29.
- Майдель Г.Л. 1894. Путешествие по северо-восточной части Якутской области в 1868-1870 годах // *Зап. Акад. наук*. 74, прил. 1 (3): 1-599.
- Насимович А.А. 1934. *Заготовка дичи на Крайнем Севере*. М.; Л.: 1-99.
- Перфильев В.И. 1972. Запасы промысловых водоплавающих птиц Северо-Востока и их рациональное использование // *Природа Якутии и её охрана*. Якутск: 94-97.

- Портенко Л.А. 1972. *Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля*. Л., 1: 1-424.
- Третьяков С.Н., Дегтярёв А.Г. 1982. Статистика добычи водоплавающих на северо-востоке Якутии // Тез. докл. 4-й Республ. конф. молодых учёных и специалистов. Якутск, 3: 92-93.
- Успенский С.М., Бёме Р.Л., Приклонский С.Г., Вехов В.Н. 1962. Птицы северо-востока Якутии // *Орнитология* 5: 49-68.
- Чикачев А.Г. 1990. *Русские на Индигирке*. Новосибирск: 1-189.
- Шугаев В.В. 1976. К вопросу о сокращении численности промысловых водоплавающих птиц в бассейне среднего течения Колымы // *Эколого-биологические исследования организмов высоких широт*. Якутск: 98-102.
- Ягловский А.Н. 2003. *Арктическая Олера*. Якутск: 1-104.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2024, Том 33, Экспресс-выпуск 2394: 814-818

## Свиристели *Bombycilla garrulus* кормятся ягодами бирючины *Ligustrum vulgare*

А.Д. Несмелов, А.В. Бардин

Алексей Дмитриевич Несмелов. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: nesm@yandex.ru  
Александр Васильевич Бардин. Санкт-Петербургский государственный университет.  
Санкт-Петербург, Россия. E-mail: ornis@mail.ru

Поступила в редакцию 7 января 2024

Бирючина обыкновенная *Ligustrum vulgare* распространена на юге Западной и Центральной Европы, в горном Крыму и на Кавказе, в Средиземноморье, в том числе в Северной Африке, на северо-западе Ирана и Малой Азии. В качестве декоративного кустарника широко используется во многих странах мира, в том числе и на северо-западе России. Хотя бирючину относят к орнитохорным растениям и поедание её плодов птицами известно во многих странах, где она культивируется (см.: Заметня, Бардин 2020), у нас птицы её плоды практически не едят. Так, В.В.Мазинг (2018, с. 6172) пишет: «Употребления плодов бирючины *Ligustrum vulgare* и снежной ягоды *Symphoricarpos racemosus* и их естественного расселения птицами мы не наблюдали, хотя эти кустарники часто выращиваются в садах, скверах и парках».

В Санкт-Петербурге бирючина в посадках встречается редко. В частности, хорошо плодоносящий куст бирючины растёт в парке Василеостровец. При регулярном обследовании с конца 1990-х годов ни разу не отмечалось поедание её ягод птицами. Плоды висели на ветвях всю зиму, пока не опадали. Впервые их съели свиристели *Bombycilla garrulus* 19 января 2022, когда сотенные стаи этих птиц кормились обильным урожаем рябины в городе (Бардин 2022). Интересно отметить, что в эту же зиму впервые было отмечено и поедание свиристеями плодов снежноягодника *Symphoricarpos albus* (Тарасенко, Бардин 2022)



Рис. 1. Свиристель *Bombycilla garrulus* кормится ягодами бирючины обыкновенной *Ligustrum vulgare*. Пушкин. Санкт-Петербург. 3 января 2024. Фото А.Д.Несмелова



Рис. 2. Свиристель *Bombycilla garrulus* заглатывает ягоду бирючины обыкновенной *Ligustrum vulgare*. Пушкин. Санкт-Петербург. 3 января 2024. Фото А.Д.Несмелова



Рис. 3. Свиристель *Bombycilla garrulus* заглывает ягоду бирючины обыкновенной *Ligustrum vulgare*. Пушкин. Санкт-Петербург. 6 января 2024. Фото А.Д.Несмелова



Рис. 4. Свиристель *Bombycilla garrulus* заглывает ягоду бирючины обыкновенной *Ligustrum vulgare*. Пушкин. Санкт-Петербург. 30 декабря 2023. Фото А.Д.Несмелова



Рис. 5. Свиристель *Bombycilla garrulus* с ягодой бирючины обыкновенной *Ligustrum vulgare*. Пушкин. Санкт-Петербург. 31 декабря 2023. Фото А.Д.Несмелова

Снова поедание свиристями ягод бирючины удалось наблюдать зимой 2023/24 года в городе Пушкине. На Петербургском шоссе у дома № 8 бирючина высажена в качестве живой изгороди. Наблюдения проводили 30 декабря 2023 (температура воздуха  $-13^{\circ}\text{C}$ ), 31 декабря ( $-13^{\circ}\text{C}$ ), 3 января 2024 ( $-25^{\circ}\text{C}$ ) и 6 января ( $-17^{\circ}\text{C}$ ). Свиристели прилетали ближе к полудню стайкой до 15 птиц, 6 января из было только 5. Кормились примерно до 14 ч, срывая и заглатывая мёрзлые ягоды (рис. 1-5).

Судя по фотографиям, появляющимся в Интернете, свиристели используют в пищу плоды бирючины и в других городах европейской части России. Таким образом, эти птицы постепенно осваивают новый вид корма. Интересно также отметить, что в Воронежской области наблюдали поедание плодов бирючины седым дятлом *Picus canus* (Соколов, Киселёв 2020).

#### Литература

- Бардин А.В. 2022. Ягоды бирючины *Ligustrum vulgare* в питании свиристора *Bombycilla garrulus* // *Рус. орнитол. журн.* **31** (2169): 1122-1123. EDN: YIPDHL
- Заметня В.В., Бардин А.В. 2020. Зарянка *Erithacus rubecula* ест плоды свидины белой *Swida alba* // *Рус. орнитол. журн.* **29** (2002): 5547-5552. EDN: WVXZTP
- Мазинг В.В. 2018. Роль птиц в распространении семян лесных и болотных растений // *Рус. орнитол. журн.* **27** (1711): 6165-6175 [1957]. EDN: VOSSTE
- Соколов А.Ю., Киселёв О.Г. 2020. О кормёжке дятлов Picidae на зимних подкормочных площадках для птиц в Воронежской области // *Рус. орнитол. журн.* **29** (1938): 2792-2807. EDN: GOZWVE



ISSN 1026-5627

*Русский орнитологический журнал* 2024, Том 33, Экспресс-выпуск **2394**: 818-819

## К распространению и срокам гнездования серой вороны *Corvus cornix* на Синайском полуострове

Ф.Ф.Карпов

Фёдор Фёдорович Карпов. Казахстанское агентство прикладной экологии (КАПЭ), Алматы, Казахстан. E-mail: karpovfedorf@rambler.ru

Поступила в редакцию 11 февраля 2024

Большая часть Синайского полуострова занята тропической пустыней с крайне скудной растительностью, на юге расположены относительно невысокие Синайские горы. Условий для обитания в этих местах такого достаточно дендрофильного вида, как серая ворона *Corvus cornix*, в естественной среде здесь практически нет. В имеющихся орнитологических справочниках ареал серой вороны в Египте ограничен только низовьями Нила к югу до Асуана и берегами Средиземного моря и Суэцкого канала (Jonsson 1992; Veaman, Madge 1998).



Рис. 1. Серая ворона *Corvus cornix*. Шарм-эш-Шейх. 31 января 2024. Фото автора



Рис. 2. Серая ворона *Corvus cornix* кормит птенцов в гнезде на пальме.  
Шарм-эш-Шейх. 2 февраля 2024. Фото автора

Однако с образованием во второй половине XX века на Синае крупных поселений, таких, например, как город Шарм-эш-Шейх, здесь в заметном количестве появилась и крупная древесная растительность: несколько видов пальм, эвкалипты, оливы, кипарисы и т.д. Помимо пригодных для гнездования ворон деревьев, в городских условиях для этих птиц есть много источников пищи, что позволило им освоить эту территорию, значительно удалённую от основного ареала.

В конце января – начале февраля 2024 года в относительно небольшом (3-4 км<sup>2</sup>) районе Шарм-эш-Шейха (Хадаба) было отмечено 5-6 пар серых ворон (рис. 1). У одной пары обнаружено гнездо с небольшими птенцами (в пеньках), которых кормили оба родителя (рис. 2). Серые вороны здесь вполне уживаются с гораздо более многочисленными домовыми воронами, или блестящими воронами *Corvus splendens*, которые в это время года ещё не приступали к размножению.

#### Литература

- Beaman M., Madge S. 1998. *The Handbook of Bird Identification for Europe and the Western Palearctic*. London.  
Jonsson L. 1992. *Birds of Europe with North Africa and the Middle East*. London.



# О роли прибрежных скоплений океанических веслоногих ракообразных отряда Calanoida в питании морских птиц Командорских островов

Е.В.Солохина, Ю.Б.Артюхин, Р.М.Валишин

Екатерина Владимировна Солохина. Государственный биологический музей им. К.А.Тимирязева, Москва, Россия. E-mail: oldpurple@mail.ru

Юрий Борисович Артюхин. Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Камчатский филиал, Петропавловск-Камчатский, Россия

Роберт Михайлович Валишин. Дальневосточный государственный университет, Владивосток, Россия

Второе издание. Первая публикация в 2010\*

Береговая полоса моря является областью, где пересекаются трофические цепи суши и моря. Большую роль в трофических взаимоотношениях организмов на побережье играют выбросы гидробионтов на берег. Значительное количество пелагических веслоногих ракообразных: *Neocalanus cristatus*, *Neocalanus plumchrus* и *Eucalanus bungii*, – появление которых у уреза воды и в выбросах неоднократно регистрировалось нами на побережье острова Медный (Солохина и др. 1999), может представлять собой легкодоступный калорийный корм для морских птиц. Целью данной работы была количественная оценка потребления морскими птицами океанических копепод на литорали, выяснение причин перехода птиц на несвойственные им объекты питания и определение экологической роли этого явления.

Работа выполнена в июне-июле 1990 года в бухте Гладковская берингоморского побережья острова Медный (Командорские острова). Для оценки численности зоопланктона на берегу визуально оценивали наличие и расположение полосы выбросов пелагических беспозвоночных. В пределах этой полосы собирали грунт с находящимися на нём животными с 3 случайно выбранных участков длиной по 10 см. Беспозвоночных осторожно вымывали из грунта. Для оценки плотности зоопланктона у уреза воды пробы отбирали 3-литровыми ёмкостями в центральной части бухты сетью Джели с диаметром входного отверстия 37 см и газом № 38. После фиксации 4-процентным формальдегидом в пробах определяли видовую принадлежность беспозвоночных, подсчитывали и измеряли длину тела копепод.

Проводили визуальные учёты численности птиц в Гладковской бухте, оценивая соотношение кормящихся и отдыхающих особей. Наблюдала за кормовым поведением птиц; подсчитывали частоту хватательных движений (клеваний) и глотательных движений, последовательно наблюдая за 10-30 питающимися птицами. Провели учёт 1 августа 1990 кормовых скоплений птиц на всём побережье Медного при юго-западном ветре, который был сгонным для берингоморского побережья и нагонным для тихоокеанского. Ежедневно регистрировали направление и силу ветра.

\* Солохина Е.В., Артюхин Ю.Б., Валишин Р.М. 2010. О роли прибрежных скоплений океанических веслоногих ракообразных (Copepoda, Calanoida) в питании морских птиц Командорских островов // *Изв. ТИНРО* 162: 207-213.

Массовые скопления крупных океанических копепод *Neocalanus cristatus*, *Neocalanus plumchrus* и *Eucalanus bungii* формировались у уреза воды и в выбросах при сильном и среднем ветре с берега. Численность копепод в прибрежье значительно варьировала в зависимости от длительности ветрового воздействия (рис. 1). В период действия сгонного ветра плотность крупных копепод у берега была на 4-5 порядков выше, чем в центральной части бухты. В выбросах она достигала 60 тыс. экз. на погонный метр береговой линии, ниже уреза воды – 5 млн экз./м<sup>3</sup> (11 июня 1990). Концентрации мелких копепод у берега не наблюдалось (рис. 2).

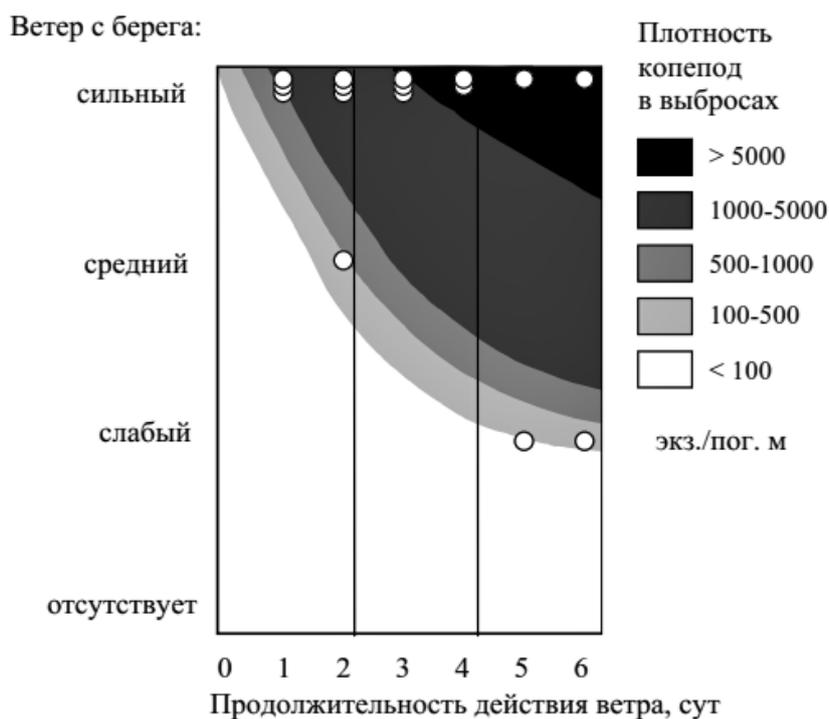


Рис. 1. Численность веслоногих ракообразных в выбросах (экз./погонный метр побережья) в бухте Гладковская в зависимости от силы и длительности действия направленного с берега ветра в июне- июле 1990 года

Основная причина возникновения скоплений крупных океанических копепод в прибрежье – сгонные явления, вызванные интенсивным ветровым воздействием с берега. Придонное компенсаторное течение выносит воду из глубоких слоёв с находящимися в ней организмами, качественный и количественный состав которых обычно не характерен для прибрежного местообитания.

Вынос большого количества крупных океанических копепод к берегу как следствие сгонных явлений возможен при следующих условиях. Во-первых, сравнительно небольшая ширина шельфа Командорских островов способствует проникновению океанических копепод в прибрежную зону, где они могут быть захвачены компенсаторным придонным течением. Во-вторых, для развития сгонных явлений большое значение

имеют продолжительность и сила ветрового воздействия. Для района Командорских островов характерны сильные затяжные ветры. Определённую роль играет и локальная топография района исследований, которая способствует формированию ветровой «трубы», обеспечивающей переориентировку ветров всех направлений в районе Гладковской бухты по нормали к береговой линии. В связи с этим повторяемость и интенсивность ветровых течений, направленных перпендикулярно изобатам, возрастают. В-третьих, описываемое явление носит сезонный характер, поскольку в верхних слоях водной толщи копеподы *N. cristatus*, *N. plumchrus* и *E. bungii* становятся массовыми в определённый период года в связи с нерестовыми и трофическими миграциями (Богоров, Виноградов 1960; Miller *et al.* 1984). Так, в первой половине июня в выбросах преобладали половозрелые самки *E. bungii*, во второй половине июня – июле – старшие копеподитные стадии копепод рода *Neocalanus*.

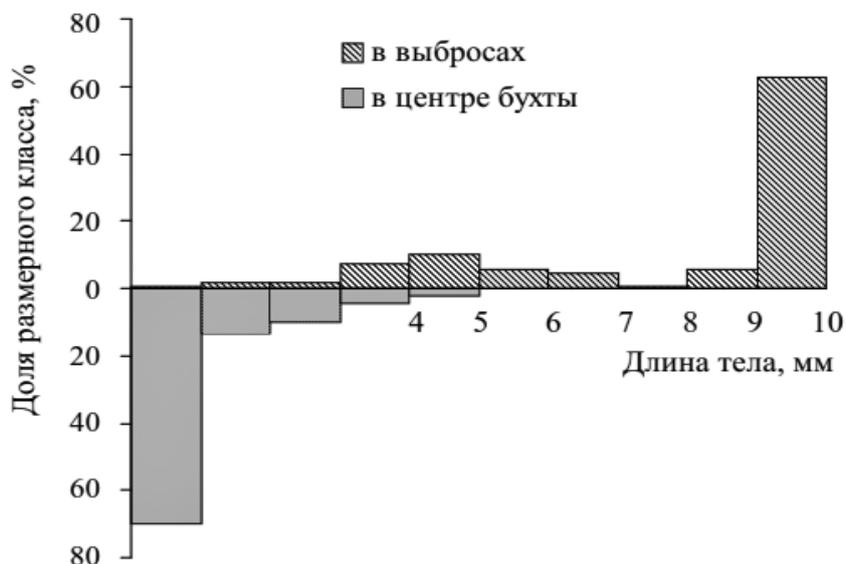


Рис. 2. Размерный состав копепод в выбросах и в центральной части Гладковской бухты в июне 1990 года

В качестве основного механизма концентрации веслоногих ракообразных у берега выступают поведенческие реакции (отрицательный фототаксис и высокая мощность локомоции) крупных океанических копепод, которые препятствуют их оттоку от берега со сгонным поверхностным течением, что в условиях мелководья приводит к их накапливанию у уреза воды и появлению в выбросах. Вероятно, могут существовать также и механизмы гидродинамической природы: копеподы, являясь организмами с отрицательной плавучестью, могут аккумулироваться в зонах подъёма вод (Stommel 1949).

При появлении океанических копепод в прибрежье острова Медный в светлое время суток формировались массовые кормовые скопления морских птиц: моевок *Rissa tridactyla* и серокрылых чаек *Larus glaucescens*. Как показало обследование береговой линии всего острова во время

действия юго-западного ветра, кормящиеся копеподами чайки были многочисленны на берингоморском побережье, в то время как на тихоокеанском – отсутствовали (рис. 3). Общая численность кормящихся моевок в бухтах берингоморского побережья составила 2570 особей. Величина скоплений моевок в разных бухтах – от 40 до 700 особей. Наибольшее число этих чаек отмечено в бухтах Песчаная, Корабельная и Гладковская. Всего на острове Медный в конце 1980-х – начале 1990-х годов гнезилось от 6.6 до 9.5-10.0 тыс. пар моевок (Артюхин 1999). Таким образом, по приблизительной оценке, в светлое время суток на образовавшихся скоплениях крупных океанических копепод кормилось одновременно не менее одной десятой части моевок острова Медный. Можно предположить, что в течение суток птицы сменяли друг друга. Следовательно, значительная часть моевок, населяющих этот остров, питалась веслоногими ракообразными, вынесенными к берегу во время развития сгонных явлений.



Рис. 3. Распределение кормовых скоплений моевок на побережье острова Медный 1 августа 1990. Цифрами обозначено число птиц в кормовых скоплениях

При появлении массового количества веслоногих ракообразных у берега кормовые скопления птиц формировались с 9 до 22 ч (рис. 4). В Гладковской бухте численность моевок в дневное время обычно составляла 250-450 особей, иногда (4 июля 1990) возрастая до 1600.

После исчезновения прибрежных скоплений ракообразных крупные стаи моевок продолжали держаться в бухте в светлое время суток ещё 1-2 дня. Численность серокрылых чаек практически не изменялась, составляя обычно 60-80 особей.

Моевки кормились только на плаву у уреза воды, вылавливая клювом зоопланктеров в верхнем слое воды. Частота хватательных движений (клеваний) составляла в среднем  $28.0 \pm 11.7$  раз/мин, достигая у отдельных особей в периоды формирования наибольшей плотности ко-

пепод 101 раз/мин. Частота глотательных движений была ниже – в среднем  $12.9 \pm 4.8$  раз/мин, так как пищевой комок, очевидно, мог содержать несколько ракообразных, накопленных в ротовой полости. Вероятно также, что не каждое хватательное движение было успешным. Доля кормящихся птиц составляла в среднем  $83,2 \pm 3,3$  % общего числа моевок на побережье бухты.

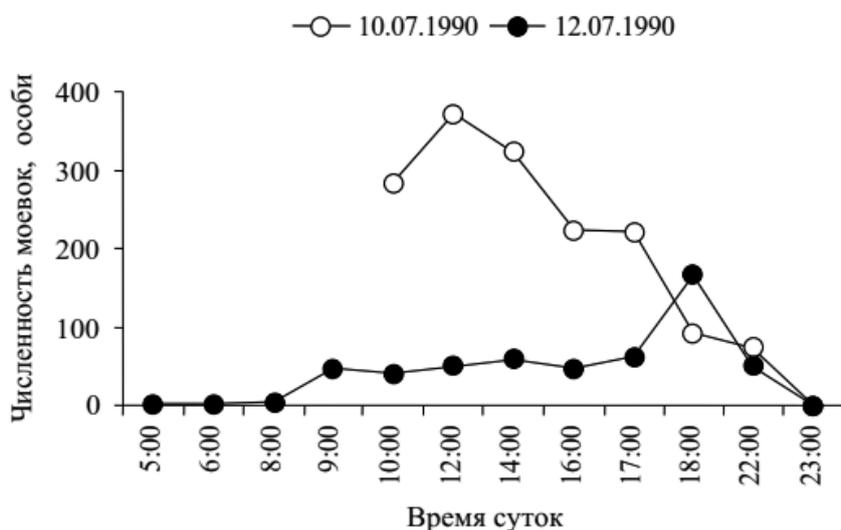


Рис. 4. Суточная динамика численности моевок в кормовых скоплениях в бухте Гладковская

Потребление моевками веслоногих ракообразных (массой 0.021 г с интенсивностью  $12.9 \times 60 = 774$  экз./ч) в прибрежье бухты Гладковская, 1990 год

Дата	Численность моевок в бухте, особи		Потребление копепод, г/ч
	Общая	Кормящиеся особи (83.2% общего числа)	
04.07.1990	1600	1331	21843
11.07.1990	250	208	3413
13.07.1990	450	374	6143

Серокрылые чайки собирали копепод преимущественно на берегу в выбросах. Каждое хватательное движение при этом сопровождалось глотательным с интенсивностью в среднем  $27.0 \pm 6.3$  раз/мин. Изредка чайки кормились на воде; в этом случае частота хватательных и глотательных движений составляла в среднем  $21.0 \pm 4.1$  и  $9.0 \pm 2.2$  раз/мин соответственно. Кормящихся птиц было в среднем  $61.4 \pm 4.4$  % общего числа серокрылых чаек в бухте.

Очевидно, что при высокой численности чаек биомасса копепод, добытых птицами, могла быть весьма значительной (см. таблицу). Если допустить, что каждое глотательное движение у моевок соответствовало потреблению одного ракообразного (хотя в действительности, вероятно, нескольких), масса которого при средней длине 9.2 мм составляла 21.2 мг, то только в одной Гладковской бухте при появлении массовых

прибрежных скоплений веслоногих ракообразных моевки изымали не менее 3-6 кг копепод в час. При максимальной численности птиц потребление копепод составляло более 20 кг/ч.

Согласно имеющимся немногочисленным данным (Зеленская 1994; Юдин, Фирсова 2002), основу рациона моевки на Командорских островах в гнездовой период составляет преимущественно мелкая рыба. Однако, возможно, роль беспозвоночных, в частности зоопланктона, в питании моевок существенно занижена, так как мягкие ткани этих животных быстро перевариваются в желудках птиц (Hobson *et al.* 1994). Во всяком случае, на острове Булдырь (западная часть Алеутской гряды), где условия обитания моевок весьма схожи с таковыми на Командорских островах, различные беспозвоночные, включая копепод, составляют очень высокую долю в рационе чаек этого вида (Springer *et al.* 1996; Payne 2008).

В предыдущие годы нашей работы на Командорских островах (1986, 1988 и 1989) кормовые скопления чаек на выбросах океанических копепод также неоднократно наблюдались, но не так часто, и их величина не превышала нескольких сотен особей. Вместе с тем сезон 1990 года по сравнению с другими годами оказался самым неблагоприятным для размножения некоторых морских колониальных птиц (Артюхин 1992). В 1990 году в колониях моевки и близкородственной красноногой говорушки *Rissa brevirostris* часто встречались пары, имевшие гнёзда, но не отложившие в них яйца. На их долю приходилось в разных поселениях моевки от 22.6% (Арий Камень) до 95.5% птиц (мыс Северо-Западный, остров Беринга), красноногой говорушки – от 28.9 до 91.5% (соответственно, в тех же пунктах). При этом средняя величина кладки у моевки была меньше обычного для Командорских островов. Кроме того, в колониях беринговых *Phalacrocorax pelagicus* и краснолицых *Ph. urile* бакланов часто наблюдалась гибель подрастающих птенцов, попадались брошенные пустые гнёзда.

### Заключение

Вероятно, основная причина «усиленного» питания птиц копеподами заключается в ухудшении пищевых условий, а именно, в нехватке рыбных кормов. Так, по наблюдениям на Баренцевом море (Белопольский 1957; Краснов 1989) известно, что моевка в относительно голодные годы с меньшими подходами рыбы вынуждена переходить на менее выгодные заменяющие корма (чаще на ракообразных). При этом у неё происходит уменьшение числа яиц в кладке и снижается успех размножения. Похоже, что в 1990 году аналогичная ситуация сложилась на Командорских островах. Недостаток рыбных кормов негативно отразился на гнездовании таких специализированных ихтиофагов, как моевка, красноногая говорушка и бакланы (возможно, и некоторых других). У серокрылой чайки не было заметного снижения репродуктивных показате-

лей, так как спектр её питания на Командорских островах очень широк, и она в силу высокой пластичности легко переходит с одного вида корма на другой (Зеленская 2003, 2008). При этом у моевки усилились трофические связи с ракообразными, в частности, с океаническими копеподами. Потребление таких мелких объектов питания, периодически в массе появляющихся в прибрежной зоне и легкодоступных, вероятно, энергетически более выгодно, чем поиск основных рыбных кормов при их недостатке. Следовательно, литоральные скопления океанических копепод, формирующиеся во время действия сгонных ветровых течений, могут служить для моевок существенным источником питания, помогающим выжить в голодные годы.

### Л и т е р а т у р а

- Артюхин Ю.Б. 1992. О гнездовании обыкновенной и красноногой моевки на Командорских островах в 1990 году // *Изучение морских колониальных птиц в СССР*. Магадан: 13-15.
- Артюхин Ю.Б. 1999. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // *Биология и охрана птиц Камчатки* 1: 25-35.
- Белополюцкий Л.О. 1957. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря*. М.; Л.: 1-460.
- Богоров В.Г., Виноградов М.Е. 1960. Распределение зоопланктона в Курило-Камчатском районе Тихого океана // *Тр. ИОАН СССР* 34: 60-84.
- Зеленская Л.А. 1994. Успех размножения моевки на острове Топорков (Командоры) в 1993 г. // *Морские птицы Берингии*. Магадан; Анкоридж, 2: 58-59.
- Зеленская Л.А. 2003. Стратегии питания командорской популяции серокрылых чаек (*Larus glaucescens* Naumann) // *Зоол. журн.* 82, 6: 694-707.
- Зеленская Л.А. 2008. Изменение питания гнездящихся серокрылых чаек *Larus glaucescens* на Командорских островах // *Биология и охрана птиц Камчатки* 8: 26-37.
- Краснов Ю.В. 1989. Состав пищи и особенности поведения чайковых птиц в условиях многолетнего дефицита рыбного корма // *Экология птиц морских островов и побережий Кольского Севера*. Мурманск: 11-26.
- Солохина Е.В., Буяновский А.И., Шадрин Н.В. 1999. Крупные океанические копеподы в прибрежной зоне острова Медный (Командорские острова): новая трофическая цепь // *Прибрежные гидробиологические исследования*. М.: 217-222.
- Юдин К.А., Фирсова Л.В. 2002. *Ржанкообразные Charadriiformes. Ч. 1. Поморники семейства Stercorariidae и чайки подсемейства Larinae*. СПб.: 1-667 (Фауна России и сопредельных стран. Нов. сер. № 146; Птицы. Т. 2. Вып. 2).
- Hobson K.A., Piatt J.F., Pitocchelli J. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships // *J. Anim. Ecol.* 63: 786-798.
- Miller C.D., Frost B.W., Batchelder H.P. et al. 1984. Life histories of large grazing copepods in a Subarctic Ocean Gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus* and *Eucalanus bungii* in the Northeast Pacific // *Prog. Oceanogr.* 13: 201-243.
- Payne K.J. 2008. *Biological monitoring at Buldir Island, Alaska in 2008: summary appendices*. U.S. Fish and Wild. Serv.: 1-160.
- Springer A.M., Piatt J.F., van Vliet G. 1996. Sea birds as proxies of marine habitats and food webs in the western Aleutian Arc // *Fish. Oceanogr.* 5: 45-55.
- Stommel H. 1949. Trajectories of small bodies sinking slowly through convection cells // *J. Mar. Res.* 8: 24-29.



## Модификационная изменчивость и эпигенетическая концепция эволюции

Н.Н.Иорданский

*Николай Николаевич Иорданский.* Институт проблем экологии  
и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва, Россия

*Второе издание. Первая публикация в 2021\**

Различные авторы неоднократно отмечали существование определённых сходств между процессами исторического развития (эволюции) организмов и социальных систем (последнее обозначается разными терминами: социальная, техническая, социокультурная эволюция) (Завадский 1970; Mesoudi *et al.* 2004; Гринин, Коротаев 2007; Гринин и др. 2008 и др.). Биологическая и социальная эволюция «изоморфны» (по терминологии К.М.Завадского (1970) в отношении ряда характерных предпосылок (изменчивость, конкуренция, избирательное сохранение и накопление новых вариантов) и некоторых общих результатов (формирование адаптаций, конвергенция, дивергенция, развитие частных приспособлений и общий прогресс организации). Социокультурный прогресс определяется такими же основными критериями (дифференциация, интеграция, интенсификация функций, рационализация устройств, возрастание объёма и совершенствование обработки информации, повышение уровня гомеостаза) и может быть общим и частным, как и морфофизиологический прогресс живых систем (Иорданский 2009а).

Вместе с тем биологическая и социальная эволюции имеют и глубокие различия, проявляющиеся прежде всего в их механизмах. В процессе эволюции изменения разнообразных компонентов социокультурного фонда (орудий труда, трудовых навыков, технологий и технических устройств, научных знаний и концепций, форм организации производства и др.) определяются сознательной человеческой активностью. В результате целенаправленной творческой деятельности людей и осознанного выбора любой новый удачный вариант имеет потенциальную возможность получить распространение и быть сохранённым («унаследованным») в дальнейшем.

Совершенно иначе обстоит дело в эволюции организмов, изменчивость которых имеет первоначально случайный характер по отношению к изменениям внешней среды и приобретает приспособительный характер вторично, в результате естественного отбора. При этом не все изменения организмов как таковые наследственны. Изменчивость живых

---

\* Иорданский Н.Н. 2021. Модификационная изменчивость и эпигенетическая концепция эволюции // *Эволюция: о трендах универсальной эволюции*. Волгоград: 44-62.

существ имеет две основные формы: мутационную генотипическую (определяемую наследственными изменениями генетического аппарата клеток при их делении) и модификационную фенотипическую (возникающую в результате реакций организма на различные внешние условия в ходе онтогенеза). Некоторые аспекты соотношений мутационных и модификационных изменений до сих пор остаются дискуссионными.

И.И.Шмальгаузен (1938, 1946) и К.Уоддингтон (Waddington 1942a,b, 1966) показали важнейшую эволюционную роль взаимоотношений в онтогенезе между генами, морфогенетическими системами и внешними факторами. Область этих взаимодействий в развивающемся организме Уоддингтон (1942a) обозначил термином «эпигенотип». Было показано, что вызванные внешними воздействиями изменения фенотипа (модификации) имеют не только адаптивное, но и важное эволюционное значение (в частности, благодаря возможности наследственного закрепления фенотипических признаков в качестве генокопий под воздействием стабилизирующего отбора). Эволюционное значение пластичности онтогенеза, формообразовательной роли внешних факторов в морфогенетических процессах и явлений генетической ассимиляции под воздействием естественного отбора широко обсуждаются в современной эволюционной биологии развития (Matsuda 1982; Via *et al.* 1995; Jablonka, Lamb 1998; Jablonka *et al.* 1998; Hall 2001; Newman 2005; West-Eberhard 2005; Haig 2007). При этом М.А.Шишкин (1984, 2006), А.С.Раутиан (1993), А.П.Расницын (2002) и некоторые другие авторы полагают, что эволюционный процесс вообще начинается с возникновения (под воздействием внешних факторов) фенотипических модификаций (морфозов), которые далее могут быть закреплены наследственно (эпигенетическая теория эволюции)\*.

При любом понимании путей и механизмов эволюционных преобразований онтогенеза очевидно, что эта проблема является ключевой для современной теории эволюции.

В предлагаемой статье сделана попытка сопоставления указанных эволюционных концепций и эволюционной роли фенотипической модификационной изменчивости.

### Модификационная изменчивость

В широком смысле фенотипические модификации представляют собой различные вариации процессов онтогенеза, строения и функций организмов, возникающие в ответ на воздействие внешних условий без изменений генотипа и плазмотипа (то есть варианты нормы реакции уже существующей наследственной основы). Изменения аппарата наследственности (мутации) изменяют соответствующую норму реакции, в кото-

---

\* Некоторые положения эпигенетической теории эволюции, выходящие за рамки данной статьи, были рассмотрены А.А.Поздняковым (2009).

рой появляются новые варианты возможных траекторий онтогенетических процессов, ведущие к новым модификациям – морфозам. Морфозы первоначально имеют случайный характер по отношению к условиям среды обитания и не обладают приспособительным значением для организма. Такое значение может сформироваться в ходе дальнейшей эволюции под воздействием естественного отбора, преобразующего некоторые морфозы в адаптивные модификации.

Модификации чрезвычайно разнообразны, они могут возникнуть в любых структурных элементах и затронуть любые аспекты жизнедеятельности организмов.

Примерами онтогенетических морфозов могут служить альтернативные вариации симметрии, формирующиеся при метаморфозе личинок у ряда видов камбал (например, у левостороннего в норме вида *Paralichthys lethostigma* до 16% особей после метаморфоза становятся правосторонними, а 4% сохраняют билатеральную симметрию, см.: Schreiber 2006), или разнообразные аномалии формы позвонков, возникающие в онтогенезе у бесхвостых земноводных (Коваленко, Данилевская 1991). Классическим примером адаптивной сложной онтогенетической модификации является неотения – факультативная задержка индивидуального развития у некоторых видов организмов с приобретением способности к половому размножению на стадии, предшествующей взрослому состоянию (см.: Иорданский 2005). У ряда видов хвостатых земноводных *Ambystoma* неотения является приспособлением, способствующим выживанию популяций в условиях более высотных местообитаний с относительно сухим и прохладным климатом (см.: Matsuda 1982). Адаптивной онтогенетической модификацией является и реверсия пола, происходящая под воздействием температурных и химических факторов, а также социальных взаимодействий в популяциях ряда видов костистых рыб, земноводных и пресмыкающихся (см.: Юровицкий 1966; Shapiro 1987; Pieau *et al.* 1989).

Среди вариаций взрослого фенотипа по характеру непосредственных причин, стимулирующих их развитие, можно выделить функциональные и компенсаторные модификации. Первые определяются особенностями функционирования данного органа при нормальной жизнедеятельности (например, рабочая гипертрофия мышц при избыточной функциональной нагрузке; морфофизиологические преобразования органов пищеварения в ответ на изменения питания; изменения поведения на основе обучения и др.), вторые – необходимостью компенсировать последствия каких-либо повреждений организма. Компенсаторные модификации включают процессы регенерации, но к ним не сводятся: при невозможности восстановить нормальное функционирование повреждённых структур их функция может быть разными способами компенсирована модификационными перестройками других органов и поведения

животного (см.: Иорданский 2009б).

Модификационная изменчивость данного признака может быть непрерывной (с градиентом вариаций между крайними состояниями признака) или дискретной, с чётко различающимися вариантами. Б.М.Медников (1987) отметил, что на основе одного и того же генотипа в разных условиях могут формироваться фенотипы, различающиеся по целому комплексу морфофизиологических признаков. Он назвал такие комплексы дискретными адаптивными нормами видовой изменчивости, а способность к образованию многих адаптивных норм – поливалентностью вида. Сопряжённый характер вариаций фенотипических признаков при развитии дискретных адаптивных норм обеспечивается их корреляционными связями, которые формируются в результате воздействия естественного отбора. При устойчивых тенденциях изменений среды обитания может происходить смена преобладающих адаптивных фенотипических норм данного вида, которая может привести к быстро происходящим преобразованиям общего фенотипического облика популяций данного вида, но остаётся в пределах его прежней общей нормы реакции.

Модификационная изменчивость, позволяющая организмам в определённой степени оптимизировать свои взаимодействия с изменяющимися внешними условиями без затратных и рискованных перестроек генотипов и видового генофонда, возникла уже на ранних этапах филогенеза. Пример адаптивной модификации у прокариотов был продемонстрирован Ф.Жакобом и Д.Моно (Jacob, Monod 1961) в их классическом исследовании механизма регуляции экспрессии генов метаболизма лактозы у бактерии кишечной палочки *Escherichia coli*. Обычно бактериальные клетки возмещают свои энергетические затраты, используя глюкозу из окружающей среды. Но при её дефиците и присутствии в окружающей среде лактозы бактерии могут синтезировать ферменты, участвующие в метаболизме лактозы. В этих условиях проникновение в бактериальную клетку лактозы снимает воздействие белка-репрессора, подавляющего активность генов лактозного оперона в бактериальной хромосоме, и начинается синтез соответствующих ферментов. Этот модификационный механизм, регулирующий транскрипцию генов лактозного оперона, позволяет бактериям оптимизировать свои энергетические затраты (синтезируя ферменты метаболизма лактозы лишь тогда, когда это необходимо).

Процессы регуляции экспрессии генов метаболизма лактозы у *E. coli*, описанные Ф.Жакобом и Д.Моно (Jacob, Monod 1961), представляют собой удачную модель, демонстрирующую механизм развития элементарного модификационного изменения на молекулярном уровне.

Разнообразные проявления модификационной изменчивости известны у одноклеточных эукариот – простейших: изменения теплоустой-

чивости, связанные с изменениями характера метаболизма; морфологические вариации клеточного тела (при изменениях питания); сезонная модификационная изменчивость – гетероморфное чередование поколений (циклomorфоз) у фораминифер; длительные модификации (изменения устойчивости к различным факторам, передающиеся наследственно даже при отсутствии этих факторов, постепенно затухая в следующих поколениях) и др. (см.: Jollos 1934; Криппа-Франчески 1970; Жермон 1970; Полянский 1977, 1978).

После возникновения многоклеточности в эволюции организмов происходит значительное усложнение фенотипа и процессов онтогенеза. В онтогенезе многоклеточных формируются различные морфогенетические системы, взаимодействия между которыми позволяют значительно усовершенствовать регуляторные механизмы индивидуального развития и комплекс модификационных вариаций фенотипа, обеспечивающих гибкое реагирование организма на изменения внешних условий. В сущности, именно этими причинами в значительной степени определяются адаптивные преимущества многоклеточного уровня организации, способствующие усилению гомеостаза организмов и повышению степени их независимости от внешних условий.

В ходе дальнейшего прогрессивного усложнения организации развивается всё более сложный фенотип, который и формирует большинство адаптаций, причём приспособляемость организмов ко многим изменениям внешних условий может быть достигнута путём фенотипических модификаций (включая изменения поведения) в пределах существующей нормы реакции генотипа без его преобразований. Воздействие отбора на целостные организмы осуществляется через их фенотипы, а на изменения аппарата наследственности – через модификационные фенотипические проявления последних.

Механизмы формирования модификаций в онтогенезе весьма разнообразны, соответствуя, в сущности, всем известным вариантам механизмов морфогенетических процессов. Разные их варианты значительно отличаются друг от друга по степени сложности: от сравнительно простых молекулярно-биохимических процессов (подобных модификациям у прокариотических организмов, как в рассмотренной выше в качестве модели модификации метаболизма у *Escherichia coli*) до сложных каскадов взаимодействий в морфогенетических системах у высших организмов.

Для механизмов развития большинства модификационных вариаций существенной общей чертой является воздействие вызывающих их появление факторов на разные уровни регуляции процессов белкового синтеза (см.: Медников 1969, 1987; Инге-Вечтомов 2010а,б). Это относится даже к таким специфическим формам фенотипической изменчивости, как модификации поведения (например, показано изменение активности определённых генов в клетках «певческих ядер» каудальной обла-

сти переднего мозга в процессе запоминания песни у молодых птиц; см.: Mello *et al.* 1992; Mello, Cleyton 1994). В связи с этим можно определить модификации как фенотипические вариации, возникающие в результате экспрессии определённых генов под воздействием различных факторов, внешних для данной клетки (сигналов от других клеток или из внешней среды), без изменений нормы реакции генотипа.

В процесс нормального морфогенеза может быть включено формообразующее воздействие каких-либо эпигенетических факторов – например, определённых механических напряжений, определяемых сокращением собственных мускулов или внешними силами, как в рассмотренных Н.Даносом и К.Стаубом (Danos, Staub 2010) примерах формирования некоторых костей у карповых рыб. Однако такой эпигенетический контроль морфогенеза также опирается на существующую норму реакции генотипа, и соответствующий морфогенез осуществляется посредством включения определённых систем белкового синтеза.

Оговоримся: известны также такие модификации, развитие которых обычно не связано непосредственно с процессами экспрессии генов: это вариации пространственной структуры (конформации) белковых молекул, которые могут возникать под воздействием внешних факторов уже после завершения процессов транскрипции и трансляции при синтезе соответствующих белков.

Среди таких белковых конформаций особенно интересны прионы – особые конформации молекул специфических инфекционных белков (открытых в конце XX века), которые могут возникнуть в клетках организмов под воздействием внешних условий и передаваться другим клеткам и организмам, вызывая при этом преобразование молекул гомологичных белков в такую же прионовую конформацию (см.: Prusiner 1998; Prusiner *et al.* 1998; Инге-Вечтомов 2000; Чернов 2010). Проникая в новые клетки, прионы передают информацию о специфической третичной структуре своих молекул нормальным белковым молекулам, катализируя их превращение в новые прионовые частицы. В сущности, прионы, вызывающие возникновение ряда опасных нейродегенеративных заболеваний человека и животных, становятся своего рода паразитами организмов.

С.Г.Инге-Вечтомов (2010б) указывает, что в процессе передачи своей конформационной структуры прионы выступают как матрицы, и называет их «матрицами второго рода», в отличие от матриц первого рода (представленных молекулами нуклеиновых кислот). Однако при этом нужно подчеркнуть, что все белковые молекулы синтезируются именно по матрицам первого рода и могут лишь приобрести прионовую конформационную структуру по матрице второго рода. Таким образом, все конформации белковых молекул, по сути дела, входят в уже существующую норму реакции генома данного вида организмов, изменить которую мо-

гут лишь изменения матриц первого рода, то есть генетические мутации. Возможность эволюционной роли таких модификаций будет рассмотрена ниже.

### Модификации и мутации

Исторически понятие модификаций было введено как альтернатива понятию мутаций: термином «мутации» были обозначены генетически обусловленные изменения фенотипа (а также собственно изменения генетического аппарата), тогда как термином «модификации» – вариации фенотипа, возникающие под воздействием внешних условий без изменения генетической основы. Традиционно подчёркивалось, что мутационные изменения наследственны, тогда как модификационные не наследственны. Однако и модификационные вариации фенотипа развиваются на определённой генетической основе, что было удачно отмечено в формулировке М.М.Камшилова (1972): фенотипические модификации как таковые не наследственны, но наследственно обусловлены.

Как известно, характер генетического контроля над развитием фенотипических признаков варьирует от жёсткого (обозначаемого как высокая экспрессивность признаков, соответствующая узкой норме реакции) до весьма лабильного (низкая экспрессивность и широкая норма реакции). При жёстком контроле обычно говорят о фенотипических признаках как о «проявлениях мутаций», при лабильном – о модификациях, хотя по сути дела та и другая категории фенотипических признаков принципиально не отличаются друг от друга и образуют общий континуум вариаций фенотипа. Р.Голдшмидт (Goldschmidt 1929, 1935, 1940) показал, что практически любой жёстко контролируемой генетически (мутационной) вариации фенотипа соответствует её фенкопия, то есть точно такая же фенотипическая морфа, развитие которой, однако, является одним из возможных вариантов онтогенеза, выбор которых зависит от внешних воздействий.

Ещё раньше Д.Болдуин (Baldwin 1896), К.Морган (Morgan 1896) и Г.Осборн (Osborn 1896) почти одновременно, но независимо друг от друга указали на возможность эволюционного замещения фенотипических модификаций наследственными изменениями (генокопиями) со сходным фенотипическим проявлением. Этот эффект, создающий иллюзию «превращения» ненаследственной вариации в наследственную (хотя в действительности происходит замещение одного наследственного состояния другим), позднее получил название «эффект Болдуина».

Идею наследственного закрепления адаптивных фенотипических модификаций под влиянием естественного отбора развивали В.С.Кирпичников (1935, 1940), Е.И.Лукин (1936, 1942), Р.Матсуда (Matsuda 1982), М.Вест-Эбергард (West-Eberhard 2005) и др. (см.: Hall 2001). К.Уоддингтон (Waddington 1942b, 1953) показал экспериментально, что

в лабораторной популяции плодовых мушек *Drosophila* фенотипическая вариация (морфоз жилкования крыльев), полученная при изменении температурных условий выращивания мух, может быть под воздействием отбора замещена соответствующим устойчивым состоянием данного признака, проявляющегося в фенотипе независимо от внешних условий. Уоддингтон назвал это явление «генетической ассимиляцией».

Параллелизм фенотипических модификационных и мутационных вариаций и возможность эволюционного замещения одних другими, по сути, вполне закономерны. Развитие любых вариаций фенотипа представляет собой цепь или каскад последовательных онтогенетических процессов, механизмы которых включают экспрессию тех или иных генов и синтез определённых белков в определённой последовательности, «задаваемой» взаимодействиями биологических макромолекул, клеток и их комплексов (например, явлениями эмбриональной индукции). Та или иная вариация фенотипа развивается на основе соответствующей морфогенетической траектории, входящей в норму реакции данного онтогенеза, и запуск процессов индивидуального развития по этой траектории может стимулироваться как воздействием определённых внешних условий (при широкой норме реагирования, включающей разные модификации), так и влиянием генетических факторов, сужающих норму реакции и ограничивающих морфогенез данного признака только одной траекторией (в результате возникновения аллеля-генокопии с высокой экспрессивностью и пенетрантностью, или соответствующего гена-модификатора). Фенотипические проявления как мутаций, так и модификаций связаны с изменениями синтеза определённых белков, которые обусловлены изменениями экспрессии соответствующих генов. И сходные изменения экспрессии генов могут быть вызваны как мутационными преобразованиями генетической среды, так и воздействиями внешних факторов.

Сведения о параллелизме фенотипических проявлений мутаций и модификаций и о возможности эволюционных преобразований нормы реакции онтогенеза с автономизацией развития признаков, первоначально подверженного контролю внешних условий, были использованы И.И.Шмальгаузенем (1938, 1946, 1964) при разработке теории стабилизирующего отбора. Согласно этой концепции, новые признаки фенотипа, возникающие в результате каких-либо мутаций, проходят первоначальную апробацию естественным отбором в виде первичных фенотипических модификаций (морфозов), входящих в изменённую (появлением этих мутаций) норму реакции онтогенеза. Если эти новые фенотипические варианты оказываются адаптивными, стабилизирующий отбор в дальнейшем благоприятствует их закреплению в онтогенезе посредством формирования более устойчивых морфогенетических траекторий, менее подверженных отклоняющим воздействиям внешних условий, с

возникновением соответствующих генокопий и систем генов-модификаторов. Стабилизирующий отбор приводит к сужению нормы реакции. Механизмы и результаты воздействия отбора на популяционную норму реакции были проанализированы А.С.Северцовым (1990), показавшим, в каких ситуациях может происходить расширение нормы реакции.

### Эпигенотип и его роль в эволюции

В ходе эволюции многоклеточных организмов под воздействием естественного отбора, благоприятствовавшего повышению устойчивости онтогенеза к различным нарушениям, формируется своего рода «онтогенетическая буферная зона», или эпигенетическая область онтогенеза. Она образована системами цепей и каскадов морфогенетических процессов, связанных разного рода корреляциями (генетическими, морфогенетическими и эргоническими, по И.И.Шмальгаузену (1938, 1946)). При возникновении каких-либо нарушений процессов нормального развития, обусловленных как внешними, так и внутренними причинами (последние связаны с появлением генетических изменений), буферные механизмы (в частности, экспрессия определённых генов-модификаторов и контролируемых ими генетических комплексов) могут направить морфогенез по «обходным путям», приводящим к формированию нормального (неизменённого) фенотипа, то есть обеспечивается эквивалентность соответствующих процессов морфогенеза. Действие этих эпигенетических механизмов способствует сохранению общей стабильности взрослого фенотипа при существовании определённого уровня генетической изменчивости (как комбинативной, так и мутационной).

Если воздействие мутационных изменений превышает этот уровень (специфический для разных морфогенетических систем и разных видов), в ходе онтогенеза на том или ином его этапе экспрессируются новые гены (или новые аллели) и синтезируются новые белки, что приводит к соответствующим изменениям взаимодействий в морфогенетических системах и в конечном итоге к появлению новых вариаций фенотипических признаков – морфозов. При этом изменяются возможности реагирования (норма реакции) данного эпигенотипа на вариации внешних условий, и в разных условиях развиваются различные новые морфозы, на основе которых естественный отбор может в дальнейшем формировать адаптивные модификации фенотипа.

Идеи И.И.Шмальгаузена и К.Уоддингтона об устойчивости эпигенетической области онтогенеза, коррелятивных связях её систем и канализованности процессов морфогенеза, апробации новых фенотипических признаков в виде модификаций и возможности генетического закрепления адаптивных состояний (автономизации их развития, или «генетической ассимиляции») под воздействием стабилизирующего отбора существенно углубили представления классической синтетической тео-

рии эволюции. Эти идеи были использованы М.А.Шишкиным (1984, 1988а,б, 2006) при разработке концепции эволюции онтогенеза, получившей название эпигенетической теории. В её основе лежит представление о наследственности организмов как общем системном свойстве их организации, представляющем собой выражение стабильности целостного индивидуального развития, создаваемой отбором (Шишкин 1984). Разделяя эти представления, А.С.Раутиан (1993) полагает, что генотип как материальный носитель всей наследственной информации организма тождественно совпадает с фенотипом и является его аспектом. Естественный отбор непосредственно воздействует на возникающие под влиянием внешних условий фенотипические вариации (морфозы) и способствует автономизации онтогенетического развития (то есть стабилизации соответствующих морфогенетических траекторий, или креодов) тех из них, которые оказываются адаптивными при данных изменениях среды. В результате этого соответствующие фенотипические вариации становятся стабильными признаками. Исходя из этого полагают, что эволюционные изменения начинаются с фенотипа и распространяются по мере их стабилизации в направлении генома, а не наоборот. К сожалению, при этом не указывается, что же, собственно, происходит при изменении креодов развития внешними воздействиями (то есть каков механизм изменения креода).

При этом полагают, что исходным «сырым» материалом эволюции являются индивидуальные вариации фенотипа организмов, возникающие в ответ на воздействия изменений внешних условий и соответствующие дарвиновскому понятию неопределённой изменчивости. Эти неустойчиво наследуемые изменения (лабильные неадаптивные морфозы) могут быть стабилизированы под влиянием стабилизирующего отбора. Но для того, чтобы отбор был эффективен и преобладал над случайными факторами, необходимо, чтобы вариации были достаточно многочисленны и повторно возникали в популяции. Это возможно только при наследственной обусловленности соответствующих вариаций, то есть последние должны быть проявлениями нормы реакции уже существующей наследственной основы.

Обосновывая представление о наследственности как общем свойстве целостного организма, сторонники эпигенетической концепции ссылаются на широко известные эмбриологические данные об отсутствии процессов белкового синтеза на ранних этапах эмбриогенеза (до стадии ранней гаструлы) и роли цитоплазмы в первичной дифференцировке клеток зародыша. На основании этих данных делают вывод, что программа нормального формообразования заключена в общей организации зародыша, а не в единицах хромосомного аппарата (Шишкин 2006).

Однако известно (см., например: Рэфф, Кофмен 1986), что дифференцировка зародышевых клеток на ранних этапах эмбриогенеза опре-

деляется некоторыми цитоплазматическими макромолекулами («детерминантами»), модифицирующими экспрессию генов специфичным для разных участков организма образом. В качестве этих веществ рассматривают м-РНК и белки, синтезируемые и накапливающиеся в ооцитах за время оогенеза. Локализация детерминантов в цитоплазме ооцита определяется структурами его цитоскелета, которые, как и детерминанты, формируются на основе обычных процессов белкового синтеза по матрицам соответствующих генов.

Вероятно, рассматривать наследственность как общее свойство целостного организма можно в том же смысле, как и практически любую общую его функцию – например, локомоторную: последняя также является «общим свойством» организма (поскольку передвигается весь организм, а не только его локомоторная система; передвижение животного координируется и направляется нервной системой и органами чувств, деятельность мышц обслуживается кровеносной системой, необходимый газообмен обеспечивается органами дыхания и т.д.), однако всё это не препятствует рассмотрению соответствующих скелетно-мышечных комплексов как специальных локомоторных органов. Точно так же наследственность можно при желании рассматривать как свойство всего организма, но при этом необходимо выделять роль генотипа (и плазмотипа) клеток в сохранении и передаче информации о синтезе специфических белков и (косвенно) общей программы этого синтеза в онтогенезе и в клетках взрослого фенотипа.

Аргументированный И.И.Шмальгаузен (1938, 1946), К.Уоддингтоном (Waddington 1942b, 1966) и некоторыми их предшественниками (см. выше) механизм автономизации онтогенеза (или «генетической ассимиляции») фенотипических модификаций под воздействием стабилизирующего отбора вполне реален (это экспериментально доказано ещё Уоддингтоном, см.: Waddington 1942b) и, вероятно, широко распространён. Однако это не означает, что возможна «эволюция от фенотипа», то есть предполагаемая сторонниками современной эпигенетической концепции эволюции первичность возникновения новых фенотипических модификаций путём вызванных внешними воздействиями изменений траекторий морфогенеза (креодов) без начальных генетических изменений. Креоды представляют собой цепи или каскады последовательных морфогенетических процессов, в которых предшествующий процесс стимулирует запуск следующего. При этом, как уже было отмечено, на каждом этапе обязательно происходит синтез определённых белковых продуктов. Изменение креода в результате внешних воздействий означает изменение этого синтеза. Механизм синтеза белков по матрицам нуклеиновых кислот достаточно хорошо известен. Возникновению нового фенотипического признака в результате вызванного внешними воздействиями изменения морфогенетического креода должно предшествовать

соответствующее изменение генов – структурных и/или регуляторных. При этом сам И.И.Шмальгаузен (1938, 1946, 1969) вполне определённо указывал на мутации как источник изменений онтогенетической нормы реакции, создающий мобилизационный резерв изменчивости вида (включая запас возможных фенотипических модификаций).

Сторонники эпигенетической концепции справедливо отмечают существенные различия степени стабильности генома и фенотипа у всех видов организмов, причём стабильность фенотипа в целом значительно выше, чем таковая у генома. М.А.Шишкин (2006) подчёркивает нередкую неоднозначность соотношений между матрицей ДНК и функциональной белковой молекулой, структура которой может быть модифицирована внешними условиями, под воздействием которых возникают разные варианты третичной структуры (конформации) молекулы белка; с другой стороны, кодирующая матрица может использоваться для считывания разных транскриптов и, соответственно, синтеза разных белков (см. также: Инге-Вечтомов 2010б).

Однако изменения положения рамки считывания и начала транскрипции с данной матрицы ДНК опять-таки контролируются обычными механизмами белкового синтеза (воздействием на белки-репрессоры и промоторы молекул белков-ферментов и РНК-полимеразы, синтезированных на соответствующих участках матрицы), изменения которых возможны только путём соответствующих мутаций.

Также справедливо замечание М.А.Шишкина (2006), что многие изменения генома не проявляются фенотипически (из-за вырожденности генетического кода, наличия в генотипе значительных количеств «молчащей» ДНК, подавления активности ряда генов белками-репрессорами и др.). Однако если далеко не все генетические изменения экспрессируются в фенотипе, то все преобразования нормы реакции, обуславливающие возможность появления большинства новых фенотипических модификаций, возникают всё же на основе соответствующих генетических мутаций.

Воспользуемся рассмотренной выше элементарной моделью модификации – механизмом включения лактозного оперона у кишечной палочки *Escherichia coli* в условиях дефицита глюкозы и наличия лактозы в окружающей среде, описанным Ф.Жакобом и Д.Моно (Jacob, Monod 1961). Проникновение лактозы в бактериальную клетку приводит к изменению конформации белка-репрессора, блокирующего транскрипцию генов лактозного оперона, и к снятию репрессорного эффекта. Этот белок и является в данном случае фенотипическим признаком, изменяемым внешним воздействием (лактоза). Белок-репрессор синтезируется соответствующим опероном бактериальной ДНК. Как же можно представить процесс эволюционного возникновения этой модификации? Вероятно, лактозный оперон уже существовал до возникновения меха-

низма его модификационного выключения (репрессии) – включения. Этот механизм, адаптивное значение которого заключается в уменьшении энергетических затрат на синтез соответствующих ферментов при разном содержании глюкозы и лактозы в окружающей среде, возник позднее. Для его формирования необходим белок-репрессор, способный менять свою конформацию и репрессорные свойства в ответ на содержание в окружающей среде лактозы. Вполне представимо его возникновение в результате мутации, обусловившей изменение соответствующего участка молекулы ДНК; внешние факторы (наличие лактозы) в дальнейшем лишь выявляют его свойства, определяемые его структурой. Вызванные внешними условиями изменения конформации белковых молекул не отражаются на матрицах нуклеиновых кислот и сами по себе не передаются наследственно. В этом элементарном примере очевидна первичность возникновения структуры, определяемой генетически, по отношению к её вариациям (модификациям под влиянием внешних факторов).

Ныне достоверно известен лишь один тип модификаций, которые могут возникать под воздействием внешних условий и передаваться наследственно без обязательного участия соответствующих изменений генома. Речь идёт об упоминавшихся выше прионах – особых конформациях молекул некоторых белков, которые могут возникнуть в клетках организмов под воздействием внешних условий и передаваться другим клеткам и другим организмам, вызывая преобразование молекул гомологичных белков в такую же прионовую конформацию (Prusiner 1998; Prusiner *et al.* 1998; Инге-Вечтомов 2000; Чернов 2010).

Прионы способны передавать информацию о своей молекулярной структуре, минуя нормальные молекулярно-клеточные механизмы синтеза белков по матрицам нуклеиновых кислот. С позиции эпигенетической теории было бы соблазнительно обнаружить у прионов механизм передачи информации, возникшей при изменении белковых молекул фенотипа благодаря воздействию внешних факторов, на структуры генома. Однако как раз такой передачи информации и не происходит – геном остаётся в стороне от этих процессов белковых трансформаций. И более того – прионы могут лишь навязать свою третичную структуру нормальным белковым молекулам, но они не могут сами редуцироваться, и для распространения прионовой инфекции необходим соответствующий субстрат – нормальные молекулы белков, образовавшиеся путём обычного матричного синтеза на нуклеиновых кислотах. Очевидно, и прионовый путь передачи информации отнюдь не ведёт от структур фенотипа к геному (хотя и обуславливает эпигенетическую наследственную передачу соответствующего фенотипического признака, называемую иногда структурной наследственностью, см.: Jablonka *et al.* 1998; Чернов 2010).

В большинстве же случаев изменения белковых молекул, вызванные внешними воздействиями, не передаются другим молекулам, поскольку белковые молекулы сами не воспроизводятся, и информация с них не передаётся на нуклеиновые кислоты. А без этого не может произойти их генетическая ассимиляция. Лишь модификации, базирующиеся на генетических вариациях процессов белкового синтеза и входящие в уже существующую норму реакции генотипа, могут при воздействии стабилизирующего отбора приобрести автономизированное развитие и преобразоваться в устойчивый фенотипический признак.

Вообще можно полагать, что отсутствие у живых существ механизма передачи информации с белков на структуры генома само по себе имеет существенное биологическое значение. Если бы такой механизм существовал, многочисленные случайные вариации, возникающие благодаря внешним воздействиям, могли бы вызывать столь же многочисленные генетические нарушения, неблагоприятные для корреляционных систем организма и нарушающие генетическую общность разных особей одного вида. Определённое обособление генотипа от фенотипа позволяет обеспечить лучшую защиту и более высокую устойчивость аппарата наследственности, чем у подвергающихся непрерывным внешним воздействиям фенотипических структур. В сущности, удивительно, что сторонники эпигенетической концепции, постоянно (и справедливо) подчёркивающие важность стабильности онтогенеза, обращают внимание в основном на его стабильность по отношению к генетическим вариациям, но не к внешним факторам.

Таким образом, предположение о возможности эволюции организмов, начинающейся изменениями креодов морфогенеза и соответствующих структур фенотипа, которые вызваны внешними причинами без предварительного генетического изменения нормы реакции генотипа, представляется лишённым достаточных оснований.

С этим связано важное различие в механизмах биологической и социокультурной эволюции (в ходе развития человеческого общества). Для социокультурной эволюции характерны «ламарковские» механизмы, основанные на целесообразных (разумных) реакциях на изменения внешних условий и закреплении возникающих при этом полезных нововведений, условно именуемых «наследованием приобретённых признаков» (см.: Иорданский 2009а, с. 171). Можно предположить, что отмечавшееся рядом авторов (Гринин, Коротаев 2007; Гринин и др. 2008) существование определённых сходств биологической и социокультурной форм эволюции психологически способствовало переносу характерного для социокультурных преобразований «ламарковского» механизма на понимание эволюции организмов в духе эпигенетической концепции.

## Заключение

Эпигенетическая концепция обогатила теорию эволюции более глубоким пониманием процессов эволюционных преобразований онтогенеза, буферных свойств его эпигенетической области, роли фенотипических модификаций и автономизации их морфогенеза при развитии эволюционных изменений. Существенное несовпадение генетической и эпигенетической информации, обусловленное морфогенетической ролью внешних условий, пространственными взаимодействиями морфогенетических систем в ходе онтогенеза, развитием канализованности морфогенетических процессов, приводит к неоднозначности соотношений между генами и фенотипическими признаками. В результате онтогенез приобретает некоторую автономность по отношению к генотипу. Как было отмечено А.С.Северцовым с соавторами (1993), это ограничивает сферу применения генетического подхода (характерного для синтетической теории эволюции) для описания эволюционного процесса.

Изменения процессов онтогенеза в ходе эволюции начинаются с изменений онтогенетической нормы реакции, определяемых возникновением новых генетических мутаций, которые обуславливают соответствующие изменения белкового синтеза (количественные или качественные). Последние приводят к преобразованиям морфогенетических систем и их взаимодействий. Некоторые из этих изменений нейтрализуются в эпигенотипе благодаря буферным свойствам морфогенетических систем и их комплексов (или, иными словами, благодаря канализованности онтогенеза) и не отражаются на состоянии фенотипических признаков. Вызвавшие их генетические вариации в скрытой форме сохраняются в генофонде вида как мобилизационный резерв его изменчивости. Другие мутации проявляются в перестройках фенотипических структур с возникновением новых признаков, создающих основу для эволюционного формирования различных филэмбриогенезов и ценогенезов, по А.Н.Северцову (1939). При высокой пенетрантности и экспрессивности мутировавшего гена новый фенотипический признак может сразу обладать относительно автономным развитием, слабо зависящим от воздействия генетической среды и внешних факторов развития. Однако чаще новые признаки выявляются в форме модификаций-морфозов, разные варианты которых формируются под влиянием внешних условий. Более соответствующие внешним условиям морфозы преобразуются движущим естественным отбором в адаптивные модификации, становящиеся элементами существующей фенотипической нормы данного вида. При относительной стабильности внешних условий по отношению к новым фенотипическим признакам стабилизирующий естественный отбор благоприятствует автономизации морфогенеза последних (или их «генетической ассимиляции»).

Генетически обусловленные изменения онтогенеза могут проявиться на любой его стадии в соответствии со сроками экспрессии соответствующих генов. При этом их фенотипические проявления и на ранних онтогенетических стадиях могут иметь характер модификаций-морфозов, особенности которых варьируются в зависимости от внешних условий развития. Эти онтогенетические вариации подвергаются воздействию движущего и стабилизирующего отбора (точно так же, как и морфозы взрослого фенотипа) и являются базой для формирования ценогенетических приспособлений ранних стадий развития (ово- и эмбриоадаптаций, по Б.С.Матвееву (1940) и филэмбриогенезов – архаллакиссов и девиаций).

Любые стимулируемые внешними воздействиями изменения эпигенотипа (включая возникновение различных конформаций белковых молекул) входят в уже существующую норму его реакции и сами по себе не являются эволюционными новшествами.

#### Л и т е р а т у р а

- Гринин Л.Е., Коротаев А.В. 2007. Социальная макроэволюция и исторический процесс // *Философия и общество* 2: 19-66, 3: 5-76.
- Гринин Л.Е., Марков А.В., Коротаев А.В. 2008. *Макроэволюция в живой природе и обществе*. М.: 1-247.
- Женермон Ж. 1970. Проблема длительных модификаций у простейших // *Журн. общ. биол.* 31, 6: 661-671.
- Завадский К.М. 1970. К проблеме прогресса живых и технических систем // *Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники*. Л.: 3-28.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2000. Прионы дрожжей и центральная догма молекулярной биологии // *Вестн. РАН* 70, 4: 299-306.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2010а. Что мы знаем об изменчивости? // *Экол. генетика* 8, 4: 4-9.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2010б. Изменчивость, матричный принцип и теория эволюции // *Чарльз Дарвин и современная биология*. СПб.: 49-60.
- Иорданский Н.Н. 2005. Педоморфоз, неотения и эволюция // *Зоол. журн.* 84, 10: 1176-1187.
- Иорданский Н.Н. 2009а. Факторы эволюционного прогресса // *Эволюция: космическая, биологическая, социальная*. М.: 153-175.
- Иорданский Н.Н. (2009б) 2024. Фенотипическая пластичность организмов и эволюция // *Рус. орнитол. журн.* 33 (2385): 294-303. EDN: НТММОХ
- Камшилов М.М. (1972) 2008. Фенотип и генотип в эволюции // *Рус. орнитол. журн.* 17 (416): 675-694. EDN: JJWYIH
- Кирпичников В.С. 1935. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора // *Биол. журн.* 4, 5: 775-801.
- Кирпичников В.С. 1940. Значение приспособительных модификаций в эволюции // *Журн. общ. биол.* 1, 1: 121-152.
- Коваленко Е.Е., Данилевская С.Э. 1991. Экспериментальное получение аномалий позвоночника у бесхвостых амфибий // *Вестн. Ленингр. ун-та* 3: 11-23.
- Криппа-Франчески Т. 1970. Длительные модификации // *Журн. общ. биол.* 31, 5: 572-577.
- Лукин Е.И. 1936. О параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости // *Учён. зап. Харьков. ун-та* 6/7: 199-209.
- Лукин Е.И. 1942. Адаптивные ненаследственные изменения организмов и их судьба в эволюции // *Журн. общ. биол.* 3, 4: 235-261.
- Матвеев Б.С. 1940. Эмбриологические основы изучения эволюционного процесса // *Зоол. журн.* 19, 4: 530-546.

- Медников Б.М. 1969. Ненаследственная изменчивость и её молекулярные механизмы // *Успехи соврем. биол.* **68**, 3: 399-411.
- Медников Б.М. 1987. Проблема видообразования и адаптивные нормы // *Журн. общ. биол.* **48**, 1: 15-26.
- Поздняков А.А. 2009. Критика эпигенетической теории эволюции // *Журн. общ. биол.* **70**, 5: 383-395.
- Полянский Ю.И. 1977. Формы изменчивости, популяции и адаптации у инфузорий // *Проблемы экспериментальной биологии*. М.: 132-142.
- Полянский Ю.И. 1978. Формы фенотипической изменчивости простейших, их адаптивное значение и биологические механизмы // *Протозоология* 3: 5-25.
- Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Рус. энтомол. общ-ва* 73: 1-108.
- Раутиан А.С. 1993. О природе генотипа и наследственности // *Журн. общ. биол.* **54**, 2: 131-148.
- Рэфф Р., Кофмен Т. 1986. *Эмбрионы, гены и эволюция*. М.: 1-402.
- Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.
- Северцов А.С. 1990. *Направленность эволюции*. М.: 1-270.
- Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г. 1993. Три механизма эволюции // *Современные проблемы теории эволюции*. М.: 17-42.
- Чернов Ю.О. 2010. Белковая наследственность и эволюция // *Чарльз Дарвин и современная биология*. СПб.: 76-94.
- Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // *Онтогенез* **15**, 2: 115-136.
- Шишкин М.А. 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М., **2**: 142-169.
- Шишкин М.А. 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза // *Современная палеонтология*. М., **2**: 169-209.
- Шишкин М.А. (2006) 2019. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // *Рус. орнитол. журн.* **28** (1763): 1919-1953. EDN: VKWIDQ
- Шмальгаузен И.И. 1938. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.; Л.: 1-144.
- Шмальгаузен И.И. 1946. *Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора)*. М.; Л.: 1-396.
- Шмальгаузен И.И. 1964. *Регуляция формообразования в индивидуальном развитии*. М.: 1-136.
- Шмальгаузен И.И. 1969. *Проблемы дарвинизма*. 2-е изд. М.: 1-492.
- Юровицкий Ю.Г. 1966. Об определении пола у рыб // *Успехи соврем. биол.* **62**, 1: 148-160.
- Baldwin J.M. 1896. A new factor in evolution // *Amer. Naturalist* **30**: 441-451, 536-553.
- Danos N., Staab K.L. 2010. Can mechanical forces be responsible for novel bone development and evolution in fishes? // *J. Appl. Ichthyol.* **26**: 156-161.
- Goldschmidt R. 1929. Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannte Paralleleinduktion: Versuche an *Drosophila* // *Biol. Zentralblatt* **49**, 7: 437-448.
- Goldschmidt R. 1935. Gen- und Ausseneigenschaft (Untersuchungen an *Drosophila*. I-II // *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre* **69**: 38-69, 70-131.
- Goldschmidt R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. Yale Univ. Press.
- Haig D. 2007. Weismann rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation // *Biology and Philosophy* **22**: 415-428.
- Hall B.K. 2001. Organic selection: proximate environmental effects on the evolution of morphology and behaviour // *Biology and Philosophy* **16**: 215-237.
- Jablonka E., Lamb M.J. 1998. Bridges between development and evolution // *Biology and Philosophy* **13**: 119-124.
- Jablonka E., Lamb M.J., Avital E. 1998. "Lamarckian" mechanisms in Darwinian evolution // *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 5: 206-210.
- Jacob F., Monod J. 1961. Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins // *J. Mol. Biol.* **3**: 318-356.

- Jollos V. 1934. Dauermodifikationen und Mutationen bei Protozoen // *Archiv für Protistenkunde* **83**: 197-219.
- Matsuda R. 1982. The evolutionary process in talitrid amphipods and salamanders in changing environments, with a discussion of “genetic assimilation” and some other evolutionary concepts // *Canad. J. Zool.* **60**, 5: 733-749.
- Mello C.V., Clayton D.F. 1994. Song-induced ZENK gene expression in auditory pathways of songbird brain and its relation to the song control system // *J. Neurosci.* **14**, 11: 6652-6666.
- Mello C.V., Vicario D.S., Clayton D.F. 1992. Song presentation induces gene expression in the songbird brain // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **89**: 6818-6822.
- Mesoudi A., Whiten A., Laland K.N. 2004. Is human evolution Darwinian? Evidence reviewed from the perspective of the origin of species // *Evolution* **58**, 1: 1-11.
- Morgan C. 1896. On modification and variation // *Science* **4**: 733-740.
- Newman S.A. 2005. The pre-Mendelian, pre-Darwinian world: shifting relations between genetic and epigenetic mechanisms in early multicellular evolution // *J. Biosci.* **30**, 1: 75-85.
- Osborn H.F. 1896. A mode of evolution requiring neither natural selection nor the inheritance of acquired characters // *Transact. N. Y. Acad. Sci.* **15**: 141-142, 148.
- Pieau C., Dorizzi M., Dournon C. 1989. Influence of environmental factors on sexual differentiation in vertebrates: evolutionary aspects // *Geobios* **22**. Mem. Spec. 12: 303-311.
- Prusiner S.B. 1998. Prions // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **95**, 23: 13363-13383.
- Prusiner S.B., Scott M.R., DeArmond S.J., Cohen F.E. 1998. Prion protein biology // *Cell* **93**, 3: 337-348.
- Schreiber A.M. 2006. Asymmetric Craniofacial remodelling and lateralized behavior in larval Flatfish // *J. Exp. Biol.* **209**: 610-621.
- Shapiro D.V. 1987. Differentiation and evolution of sex change in fishes // *BioSci.* **37**, 7: 490-497.
- Via S., Gomulkiewicz R., De Jong G., Scheiner S.M., Schlichting C.D., Van Tienderen P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy // *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 5: 212-217.
- Waddington C.H. 1942a. The epigenotype // *Endeavour* **1**: 18-20.
- Waddington C.H. 1942b. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // *Nature* **150** (3811): 563-565.
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired characters // *Evolution* **7**, 2: 118-126.
- Waddington C.H. 1966. *Principles of Development and Differentiation*. New York.
- West-Eberhard M.J. 2005. Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity // *J. Exp. Zool. B.* **304**, 6: 610-618.

