

Московский государственный университет  
имени М.В. Ломоносова  
Биологический факультет  
Лаборатория орнитологии  
Зоологический научно-исследовательский музей  
Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского

## **Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы**

## **Ornithology: history, traditions, problems and prospects**

Материалы Всероссийской конференции, посвященной  
120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева

Звенигородская биологическая станция МГУ,  
27 сентября – 1 октября 2018 г.

**Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2018**

УДК 598.2(063)  
ББК 28.693.35я431  
О-68

**Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы.**

Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2018. 421 с., ил.

**Редакторы:** В.М. Гаврилов, И.Р. Бёме, Н.С. Чернецов, К.В. Авилова, В.В. Гаврилов, Т.Б. Голубева, М.Я. Горецкая, Н.В. Лебедева, Т.А. Ильина.

Георгий Петрович Дементьев (1898–1969), профессор, заведующий орнитологической лабораторией МГУ, действительный член нескольких европейских академий, многих орнитологических обществ, международного общества охраны природы и т.д. Г.П. Дементьев сыграл заметную роль в развитии отечественной и мировой орнитологии. Был основателем лаборатории орнитологии в Московском университете и одним из основателей ежегодника «Орнитология». На предстоящей конференции будут заслушаны доклады, посвященные современным исследованиям в таких областях как палеонтология, функциональная морфология, систематика, биоэнергетика, онтогенез, поведение, зоогеография, эволюционная экология птиц и ряд других.

**Ornithology: history, traditions, problems and prospects.**

Materials of the Conference and Workshop dedicated to the 120th anniversary of Professor G.P. Demytyev. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2018. 421 p., il.

**Editors:** V.M. Gavrilov, I.R. Beme, N.S. Chernetsov, K.V. Avilova, V.V. Gavrilov, T.B. Golubeva, M.Ya. Goretskaia, N.V. Lebedeva, T.A. Ilyina.

*Публикация осуществлена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований, грант № 18-04-20072*

*With financial support by Russian Foundation for Basic Research, grant No. 18-04-20072*

© Товарищество научных изданий  
КМК, издание, 2018

ISBN 978-5-907099-27-2

© Коллектив авторов, 2018

## Содержание

<i>И.В. Абрамова.</i> Экология крачек (Charadriiformes, Sternidae) в гнездовой период в экосистемах юго-западной Беларуси .....	8
<i>И.В. Абрамова, В.Е. Гайдук.</i> Современное состояние дневных хищных птиц Falconiformes в юго-западной Беларуси .....	15
<i>К.В. Авилова.</i> Городская популяция хохлатой чернети ( <i>Aythya fuligula</i> L.) в Москве .....	21
<i>А.В. Артемьев.</i> Современное состояние популяций крупных хищных птиц отряда Соколообразные в Карелии .....	28
<i>О.Н. Батова.</i> Влияние фрагментации лесного ландшафта на структуру населения птиц Дьяковского леса .....	36
<i>И.Р. Бёме.</i> Гнездовой паразитизм птиц .....	43
<i>М.С. Березанцева, А.В. Спиридонов.</i> Взаимосвязь лейкоцитарной формулы, массы тела, жировых резервов и состояния грудного мускула у большой синицы ( <i>Parus major</i> ) .....	46
<i>Л.Ф. Богатова, И.Р. Еналеев, Р.Р. Валиев.</i> Находка клобучка XV в. на территории Казанского кремля .....	49
<i>Ю.Н. Бубличенко.</i> Пути сохранения орнитофауны Кургальского заказника в связи со строительством газопровода «Северный поток – 2» .....	54
<i>В.Н. Булюк, Л.В. Соколов, М.Ю. Марковец, Р.С. Лубковская.</i> Исследование миграционных стратегий обыкновенных кукушек ( <i>Cuculus canorus</i> ) с помощью спутниковых передатчиков .....	61
<i>Т.М. Вайтина.</i> Изменчивость вокального репертуара у лугового чекана, <i>Saxicola rubetra</i> .....	68
<i>М.Г. Вахрамеева.</i> Воспоминания о моем отце, Георгии Петровиче Дементьеве .....	73
<i>А.А. Виноградов.</i> Попытка объяснения половых различий формы клюва некоторых мономорфных видов птиц с позиций функциональной морфологии .....	83
<i>Н.В. Волкова.</i> Элементы тропической биоты в фауне лесных птиц раннего миоцена Восточной Сибири .....	90
<i>В.В. Гаврилов.</i> Экологическая энергетика синиц, зимующих в Западном Подмоскowie .....	94
<i>В.В. Гаврилов, М.Я. Горецкая, Е.О. Веселовская.</i> Изменение численности мелких воробьиных птиц на территории заказника «Звенигородская биостанция МГУ и карьер Сима» за 20 лет .....	102
<i>В.М. Гаврилов.</i> Энергетика и экологический феномен воробьиных птиц .....	109

<i>В.В. Головнюк, М.Ю. Соловьёв.</i> История изучения и современные представления о фауне птиц низовой реки Хатанги .....	115
<i>Т.Б. Голубева, Е.В. Корнеева.</i> Головной мозг и сенсорные системы птиц: современное представление .....	119
<i>М.Я. Горецкая, А.А. Царелунга, Н.А. Сильверстов, И.Р. Бёме.</i> Влияние тестостерона и кортикостерона на выраженность иммунного ответа и активность пения у русской канарейки ( <i>Serinus canaria</i> var. <i>domestica</i> ) .....	129
<i>В.Г. Гриньков, Е.В. Иванкина, Т.А. Ильина, А.В. Бушуев, А.Б. Керимов.</i> Формирование и механизмы поддержания структурированной фенотипической изменчивости природных популяций на примере мухоловки-пеструшки ( <i>Ficedula hypoleuca</i> ) .....	132
<i>Е.В. Данилова.</i> Динамика миграций ржанкообразных птиц в долине р. Сысола (Республика Коми) .....	138
<i>Д.С. Дорофеев, Д.В. Добрынин, А.И. Мацына, А.П. Иванов, А.С. Шупикова.</i> Значение эстуария рек Хайрюзова-Белоголовая (Камчатка) для трёх видов куликов — дальних мигрантов: большого песочника, большого и малого веретенников .....	140
<i>С.А. Дорофеев, Е.В. Шаврова.</i> Структура населения и закономерности распределения гнездящихся дендрофильных птиц Белорусского Поозерья .....	143
<i>И.Р. Еналеев, А.Г. Сорокин, С.А. Сергеев.</i> Применение ловчих птиц в качестве биорепеллента на полигоне ТБО в г. Новочебоксарске ...	149
<i>Н.В. Зеленков.</i> Изменчивость посткраниального скелета у речных уток ( <i>Anatidae: Anas</i> s.l.) .....	155
<i>А.В. Зиновьев.</i> История орнитологических исследований в Тверской области: формирование списка птиц .....	157
<i>З.А. Зорина, А.А. Смирнова.</i> Современные представления о когнитивных способностях врановых птиц .....	163
<i>В.А. Зубакин.</i> Урбанизированная популяция озерных чаек ( <i>Larus ridibundus</i> ) города Москвы и ближнего Подмосковья: история и закономерности формирования .....	169
<i>Е.Н. Зубкова, Л.П. Корзун.</i> Сравнительный морфофункциональный анализ ротового аппарата фруктоядных представителей кричащих воробьиных ( <i>Calyptomeninae</i> и <i>Cotingidae</i> ) .....	176
<i>В.В. Иваницкий, И.М. Марова, И.Ю. Ильина, М.В. Михайлова, И.В. Кисляков, М.М. Белоконь.</i> Антропогенная трансформация ландшафтов как индуктор зон вторичных контактов, смешения диалектов и гибридизации у птиц .....	181
<i>В.В. Ивановский.</i> Анализ угроз для хищных птиц Белорусского Поозерья .....	187

Т.А. Ильина, А.Б. Керимов, М.М. Белоконь, Ю.С. Белоконь, Е.В. Иванкина, А.В. Бушуев, К.А. Роговин, К.Т. Стоилова. Родительское поведение мухоловок-пеструшек ( <i>Ficedula hypoleuca</i> ) во время выкармливания птенцов в гнездах с наличием и с отсутствием в них внебрачных потомков .....	195
М.В. Калякин. Г.П. Дементьев и сегодняшняя российская орнитология (размышления) .....	200
П.В. Квартальнов, И.Ю. Ильина. Хорасанская теньковка ( <i>Phylloscopus collybita menzbieri</i> ) в Армении .....	206
Е.В. Корнеева, Л.И. Александров, Т.Б. Голубева. Паттерны формирования оборонительного поведения у птенцов мухоловки-пеструшки из ранних и поздних выводков .....	210
А.Е. Кухта. Зимняя миграционная активность птиц в свете авиационной безопасности .....	217
Н.В. Лебедева, Н.Х. Ломадзе. О зимовке гусеобразных (Anseriformes) на юге европейской России .....	222
Т.В. Макарова, И.М. Малых, И.С. Князева, Д.А. Шитиков. Влияние успеха размножения на дисперсию желтой трясогузки ( <i>Motacilla flava</i> ) .....	228
И.М. Марова, И.Ю. Ильина, П.В. Квартальнов, В.И. Грабовский, В.В. Иваницкий. От Босфора до Копетдага: биоакустическая дифференциация теньковок в Турции, на Кавказе и в Западном Туркменистане .....	232
А.А. Марченко, И.Р. Бёме, Е.И. Сарычев, А.А. Царелунга, Н.А. Сильверстов, М.Я. Горецкая. Динамика тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника ( <i>Accipiter gentilis</i> ) .....	237
Е.Ю. Мельников, Е.Ю. Мосолова, А.С. Милицын, В.О. Пластун. Ход осенней миграции птиц в долине р. Чардым (Саратовская область) .....	240
М.А. Минина, Я.Р. Телегина, А.В. Друзяка, А.Ю. Зотов. Влияние условий раннего развития на формирование индивидуальных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки ( <i>Larus ridibundus</i> ) .....	246
М.Д. Монахова, В.В. Иваницкий. Синтаксическая организация песни сибирского соловья-красношейки ( <i>Calliope calliope</i> ) .....	254
А.А. Морковин, Н.С. Ковылов, И.М. Марова, В.В. Иваницкий. Изменчивость и особенности синтаксиса песни западной зелёной пеночки ( <i>Phylloscopus trochiloides viridanus</i> ) .....	259
А.С. Онаев, Ю.А. Колесникова. Симбиотопия трех криптических видов очковых пеночек (комплекс <i>Seicercus burkii</i> ) в горах Центрального Китая: отсутствие экологической сегрегации и межвидовой территориальности .....	265

<i>М.Л. Опарин, О.С. Опарина, А.Б. Мамаев.</i> Связь жаворонков (Alaudidae) с местообитаниями в степи и полупустыне Заволжья ...	272
<i>О.С. Опарина, М.Л. Опарин.</i> Изменение местообитаний дрофиных под воздействием сельскохозяйственной деятельности в саратовском Заволжье .....	279
<i>В.А. Остапенко.</i> Разведение хищных птиц редких видов в зоопарках и питомниках .....	286
<i>В.А. Паевский.</i> Различается ли дальность миграции ястребов-перепелятников разного пола и возраста? Повторное рассмотрение вопроса .....	292
<i>Е.С. Паластрова, Н.В. Зеленков.</i> Разнообразие жаворонковых (Alaudidae) из позднеплиоценовых местонахождений Центральной Азии (Береговая и Шамар) .....	298
<i>Е.С. Преображенская, А.А. Морковин.</i> Тренды численности зимующих птиц в европейской части России: анализ в программе TRIM .....	300
<i>Д.Т. Размадзе, Н.В. Зеленков, А.А. Панютин.</i> Выявление специфики полета попугаев на основе соотношения масс мышц крыла .....	304
<i>Д.Н. Рожкова, Л.С. Зиневич, Д.М. Щепетов, Э.Г. Николенко, И.В. Карякин.</i> Генетическое и фенотипическое разнообразие сокола балобана <i>Falco cherrug</i> Gray, 1834 в Алтае-Саянском регионе в XIX–XX вв. ....	311
<i>Э.А. Рустамов.</i> О роли Г.П. Дементьева в развитии зоологической науки в Туркменистане .....	318
<i>Э.А. Рустамов, А.В. Белоусова.</i> Изменения зимовок гусей в Туркменистане за последние 100 лет .....	327
<i>В.В. Самоцкая, Ю.И. Михневич, В.И. Москаленко, Е.С. Правдолюбова, А.Д. Мироненко-Маренков, Л.Г. Хлудова.</i> Обучение идентификации птиц BirdID: результаты двух сезонов .....	332
<i>С.В. Самсонов, Д.А. Шитиков, Т.В. Макарова.</i> Необычный способ регуляции размера кладки у наземно-гнездящихся воробьиных .....	334
<i>Е.И. Сарычев, И.Р. Бёме, А.А. Марченко.</i> Современное состояние чукотской популяции кречета ( <i>Falco rusticolus</i> ) .....	338
<i>С.М. Смиренский, Е.М. Смиренская.</i> Муравьёвский парк птицам и людям .....	340
<i>С.М. Смиренский, Е.М. Смиренская.</i> 20 лет друзьям Муравьёвского парка .....	345
<i>А.Г. Сорокин.</i> Георгий Петрович Дементьев: хищные птицы, их охрана и соколиная охота .....	350
<i>А.Г. Сорокин, А.П. Шилина, А.И. Бородин.</i> Сапсан в Москве: прошлое, настоящее, будущее .....	356

Сухова М.А., Поповкина А.Б., Добрынин Д.В., Казанский Ф.В. Факторы, влияющие на выбор гнездовых местообитаний дальневосточным кроншнепом ( <i>Numenius madagascariensis</i> ) на Восточной Камчатке .....	364
Т.Б. Танирберген. Современные названия хищных птиц как свидетельства и результат межнациональных и междивизиационных контактов и влияний .....	370
А.В. Тевкина, А.С. Педенко, И.В. Озеров, В.В. Самоцкая. Интересные орнитологические находки во время студенческой практики BirdID .....	379
Я.Р. Телегина, М.А. Минина, А.В. Друзяка, А.Ю. Зотов. Социальные факторы, определяющие траектории развития персональных поведенческих характеристик у птенцов озёрной чайки ( <i>Larus ridibundus</i> ) .....	381
Д. Ю. Травин, И. И. Горелов, А. П. Гребенькова, А.В. Ратнопорт, М.Г. Басс. Встречи редких и малоизученных птиц в гнездовой период в окрестностях памятника природы «река Рагуша» (Ленинградская область, Бокситогорский район) в 2003–2017 годах .....	389
Т.Ю. Хохлова, М.В. Яковлева. Теория оптимальной величины кладки Д. Лэка (на примере дроздов р. <i>Turdus</i> в Карелии) .....	396
М.В. Черкасова. Последняя ученица .....	404
Н.С. Чернецов. Изучение миграций птиц на современном этапе: достижения и сложности .....	409
Д.А. Шитиков, Т.М. Вайтина, С.Е. Федотова, Т.В. Макарова, С.В. Самсонов, В.А. Грудинская. Особенности жизненных циклов воробьиных птиц на заброшенных сельскохозяйственных землях севера европейской России .....	413
Е.М. Шишкина, А.В. Шариков. Разнообразие питания ушастой совы ( <i>Asio otus</i> L.) в связи с особенностями её охотничьих участков .....	419

# ЭКОЛОГИЯ КРАЧЕК (CHARADRIFORMES, STERNIDAE) В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД В ЭКОСИСТЕМАХ ЮГО-ЗАПАДНОЙ БЕЛАРУСИ

**И.В. Абрамова**

*Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина*

## ECOLOGY OF TERNS (CHARADRIFORMES, STERNIDAE) DURING THE BREEDING SEASON IN ECOSYSTEMS IN SOUTH-WESTERN BELARUS

**I.V. Abramova**

*Brest State University named after A.S. Pushkin, Belarus*

*E-mail: iva.abramova@gmail.com*

### **Введение**

Стратегия вида (Хлебосолов, 2002; Lack, 1971 и др.) в его отношениях с близкородственными видами определяется главным образом особенностями его внутривидового поведения, врожденными и приобретенными нормами его реагирования. Уменьшению межвидовой конкуренции симпатрических близкородственных видов способствуют выбор биотопа, длительность пребывания в местах гнездования (зимовки), особенности использования субстрата, дальность перемещения за кормом, ритм использования пищевых ресурсов. В регионе гнездится 3 вида болотных крачек рода *Chlidonias* (черная крачка *Chl. niger*, белокрылая *Chl. leucopterus* и белошекая *Chl. hybrida*) и 2 вида настоящих крачек рода *Sterna* (речная *St. hirundo* и малая *St. albifrons*). Пестроногая крачка *Sterna sandvicensis* имеет статус «случайно залетный вид» (Никифоров, Самусенко, 2014). Сравнительный анализ основных экологических параметров симпатрических видов крачек позволяет разработать объективные подходы и методы выделения групп экологически близких видов.

Целью работы было установить особенности экологии и пространственные взаимоотношения пяти видов крачек в водно-болотных угодьях юго-западной Беларуси.

### **Материал и методы**

Биотопическое распределение, сроки миграции, гнездование, трофику и другие параметры экологии пяти видов крачек, гнездящихся в Брестской области, изучали в пределах Брестской области (в долинах рек (Западный Буг, Мухавец, Припять, Ясельда, Горынь, Лань, Гривда и др.), на озерах (Споровское, Выгонощанское, Ореховское) и водохранилищах

(Гранне, Локтыши, Луковское, Селец), рыбоводных прудах (рыбхозы «Страдочь», «Руда», «Локтыши» и др.) в 1992–2017 гг. При исследовании применяли общепринятые методы полевых и камеральных исследований. В работе использованы материалы профессора кафедры зоологии и генетики БрГУ имени А.С. Пушкина В.Е. Гайдука, опубликованные в монографии (Гайдук, Абрамова, 2009).

## **Результаты исследования и их обсуждение**

В обобщенном виде специфические особенности поведения и экологии каждого вида можно охарактеризовать следующим образом.

*Черная крачка* в юго-западной Беларуси и регионе заселяет заболоченные поймы рек (Припять, Гривда и др.), старицы, зарастающие участки озер (Споровское, Выгонощанское, Ореховское), водохранилища (Гранне, Локтыши, Селец), рыбоводные пруды (рыбхозы «Страдочь», «Руда» и др.). Предпочитает небольшие заросшие озера, староречья, заболоченные участки пойм (Абрамова, 2007; Гайдук, Абрамова, 2009; Никифоров, Яминский, Шкляр, 1989). Для черной крачки основным условием для гнездования является наличие труднодоступных спокойных плесов, защищенных от ветра и волн зарослями водных и околоводных растений.

Прилетает во 2-й декаде апреля – мае. Осенний отлет и пролет птиц происходит в июле – 2-й декаде сентября. На протяжении 15–20 дней после прилета черная крачка летает вдоль заросшего тростника, рогаза по берегам водоемов. Затем большинство птиц оседает в местах будущих гнездовий. К гнездованию приступает в 3-й декаде мая – 1-й декаде июня. В Белорусском Полесье в пойме р. Припять сроки начала размножения определяются гидрологическим режимом реки и ее притоков. Гнездование начинается после окончания половодья. Гнездится обычно колониями от нескольких особей до многих десятков пар, иногда отдельными парами, часто в непосредственной близости от колоний белокрылой и белошекой крачек.

В полной кладке ( $n=120$ ) 2–4 яйца, в среднем  $2,9 \pm 0,2$ . В году один выводок. Кладку насиживают оба партнера в течение 15–16 дней. Количество птенцов в выводке ( $n=80$ ) колеблется от 1 до 4, в среднем  $3,0 \pm 0,7$ . Птенцы начинают летать в возрасте 20–24 дней. Первые летные молодые появляются в третьей декаде июля.

Черная крачка, по нашим данным и литературным источникам (Федюшин, Долбик, 1967; Зубакин, 1988; Наумчик, 1999), кормится и выкармливает птенцов водными и наземными насекомыми: стрекозами, личинками плавунцов, кузнечиками, мухами, жуками, а также молодью рыб, головастиками, мелкими лягушками. В первые 8 дней родители при-

носят корм птенцам ( $n=10$  гнезд) 60–90 раз в день, затем количество приносов корма увеличивается до 100–120 раз, к концу гнездового периода происходит уменьшение. По достижении месячного возраста птенцы начинают добывать корм самостоятельно, затем они кочуют в поисках корма по различным открытым экосистемам.

*Белокрылая крачка* — обычный гнездящийся и транзитно-мигрирующий вид (Никифоров и др., 1997; Гайдук, Абрамова, 2009). В регионе населяет мелкие водоемы с хорошо развитой водной и околоводной растительностью, в основном те же, что и черная крачка: озера (Споровское, Ореховское и др.), водохранилища (Гранне, Локтыши, Луковское, Селец), рыбоводные пруды (рыбхозы «Страдочь», «Руда», «Локтыши» и др.), затопленные участки торфоразработок (Домачево, Кустовичи), а также поймы рек (Западный Буг, Припять, Ясельда, Гривда), которые населяют черная и белокрылая крачки. Встречается на кочковатых осоковых лугах с открытой водой. Предпочитает небольшие заросшие озера, старицы, заболоченные участки леса. Для белокрылой крачки характерно отсутствие привязанности к определенным местам гнездования.

Прилетает во 2–3-й декадах апреля – 1-й декаде мая. Отлет и пролет птиц происходит в 3-й декаде июля – 1-й декаде сентября. Птицы обычно приступают к размножению в различные годы во 2–3-й декадах мая. Гнездовой период сильно растянут из-за частой гибели первых кладок, повторные кладки регистрировались в июне. Сроки откладки яиц в отдельные годы зависят от погодных условий, гидрологического режима в водоемах, степени развития водной растительности. Гнезда птицы устраивают на небольших плавающих островках отмерших свежих растений, тростниково-осоковых кочках. Гнездится на мелких водоемах колониями от нескольких до 50 и более пар (водохранилище Гранне 50–120 пар; Луковское 10–20; Домачевские пруды 15–20). Отмечены моноколонии, в большинстве случаев гнездится совместно с черными крачками. Значительно реже гнездится отдельными парами.

Кладка ( $n=95$ ) состоит из 2–4 яиц, в среднем  $3,0 \pm 0,08$ . В году один выводок. Насиживают кладку оба родителя на протяжении 18–21 суток. В выводках ( $n=110$ ) 1–4 птенца, в среднем  $2,7 \pm 0,06$ . Выводки покидают гнезда на 2–4-й день после вылупления первого птенца, разбегаются и загатаиваются. На крыло птицы поднимаются в возрасте 18–22 дней во 2-й декаде июля – 2-й декаде августа. Через 3–7 дней после подъема на крыло покидают колонию. Птицы начинают кочевать по кормным местам, а затем отлетают на зимовку.

Белокрылые крачки, в основном, насекомоядные птицы. Кормятся водными и околоводными насекомыми: плавунцами, водолюбами, водяными клопами, стрекозами и их личинками. Поедают рачков, головастиков, маль-

ков рыб. Птицы активны днем, иногда добывают корм в сумерках.

*Белошекая крачка* — редкий гнездящийся перелетный и транзитно-мигрирующий вид (Никифоров М.Е. и др., 1997; Гайдук, Абрамова, 2009). Населяет мелководные озера, рыбоводные пруды (рыбхозы «Страдоць», «Локтыши», «Селец»), затопленные карьеры торфоразработок, водохранилища с густой водной и околородной растительностью (Селец, Локтыши, Гранне, Луковское), поймы рек (Западный Буг, Мухавец, Припять, Ясельда, Горынь, Лань).

В места гнездования прилетает в 3-й декаде апреля — 1–2-й декадах мая. Отлет происходит в конце июля — августе. В регионе гнездится небольшими колониями от 5 до 100 особей, часто совместно с речной, белокрылой и черной крачками на заросших водной растительностью водоемах. К гнездованию приступает во 2–3-й декадах мая. Гнездо располагается на сплавинах, плавучих растениях. Откладка яиц происходит в 3-й декаде мая — 1-й декаде июня, при повторных кладках — до конца июля. В кладке ( $n=45$ ) 2–4 яйца, в среднем  $3,1 \pm 0,15$ . Сроки откладки яиц и появление птенцов растянуто примерно на месяц. В июне птенцы покидают гнезда. Родители их подкармливают в течение 20–25 дней. В выводке ( $n=38$ ) насчитывается от 1 до 4 птенцов, а среднем  $2,9 \pm 0,1$ . Молодые становятся лётными в возрасте около 25 дней, затем начинают кочевать по кормным местам в поисках пищи.

Белошекие крачки питаются насекомыми и их личинками, головастиками и мелкой рыбой. Данный вид среди болотных крачек наиболее всеяден, соотношение кормов зависит от условий обитания (Федюшин, Долбик, 1967; Гайдук, Абрамова, 2009).

*Речная крачка* — в регионе обычный гнездящийся перелетный и транзитно-мигрирующий вид (Гайдук, Абрамова, 2009). Населяет озера, пруды рыбхозов, поймы крупных и средних рек (Припять, Мухавец, Ясельда и др.), водохранилища (Селец, Луково). Предпочитает острова, песчаные и галечные побережья водоемов. Речная крачка формирует колонии различной величины, иногда гнездится отдельными парами или в смешанных колониях с другими видами водно-болотных и околородных птиц (озерная и сизая чайки, малая и черная крачки, травник, малый зуек и др.).

Прилетает в регион во 2-й декаде апреля — 1-й декаде мая. Осенняя миграция начинается в конце июля и заканчивается в 1-й декаде сентября, иногда позже. К гнездованию птицы приступают во 2–3-й декадах мая. У крачек, населяющих песчаные острова и отмели рек, откладка яиц происходит в сроки, совпадающие с резким падением уровня воды в водоемах (Наумчик, 1986; Гайдук, Абрамова, 2009). Птицы строят гнездо на сухих, лишенных растительности или покрытых невысокой травой песчаных или галечных берегах рек, озер, водохранилищ, рыбоводных

прудов. Кладка ( $n=56$ ) состоит из 2–5 яиц, в среднем из  $3,2 \pm 0,18$ . Сроки вылупления птенцов растянуты примерно на месяц. Птенцы в массе появляются во 2–3-й декадах июля. Количество птенцов в выводках ( $n=38$ ) варьирует от 1 до 4, в среднем  $2,7 \pm 0,15$ . Насиживают кладку самец и самка в течение 23–25 суток. Выкармливают птенцов оба родителя. В возрасте 24 дней молодые птицы становятся летными, во 2–3-й декадах июля они оставляют гнездовые участки и начинают кочевать в поисках корма по долинам рек, озер, водохранилищ. Кочевки постепенно переходят в миграции.

Речные крачки питаются и выкармливают птенцов водными насекомыми, личинками плавунцов и водолюбов, жуками, стрекозами и мелкой рыбой (Федюшин, Долбик, 1967; Наумчик, 1999; Гайдук, Абрамова, 2009).

*Малая крачка* в регионе немногочисленный гнездящийся перелетный и транзитно-мигрирующий вид. Численность вида в Брестской области в настоящее время составляет 260–380 пар (Гайдук, Абрамова, 2009). Селится в поймах крупных рек, озер, водохранилищ, где имеются песчаные косы, галечные и песчаные острова с редкой растительностью.

В юго-западной Беларуси птицы появляются в местах гнездования в 3-й декаде апреля – 2-й декаде мая. Отлет происходит в 3-й декаде июня – августе. Малая крачка в регионе селится по 8–50 пар, либо отдельными парами совместно с речными крачками и малыми зуйками. Птицы откладывают яйца в 3-й декаде мая – 2-й декаде июня. В полной кладке ( $n=28$ ) 4–5 яиц, в среднем  $2,8 \pm 0,18$ . Гнездовой период растянут до середины июля в связи с наличием повторных кладок. Кладку насиживают самец и самка в течение 18–20 суток. Птенцы разных возрастов появляются во 2-й декаде июня – 2-й декаде июля. Количество птенцов в выводках ( $n=35$ ) варьирует от 1 до 4, в среднем  $2,4 \pm 0,22$ . На вторые сутки после вылупления птенцы покидают гнездо, родители докармливают их около месяца, летать начинают в возрасте 16–17 дней. Затем молодые кочуют по долинам водоемов в поисках корма.

Малые крачки в регионе активны преимущественно днем, питаются и выкармливают птенцов насекомыми и их личинками, ракообразными, мелкой рыбой. Склевывают насекомых со стеблей и листьев околводных растений.

## **Выводы**

В юго-западной Беларуси зарегистрировано гнездование 5 видов крачек. Обычными гнездящимися видами являются речная, белокрылая и черная крачки, малая крачка — немногочисленный вид, белокрылая крачка — редкий.

В регионе биотопическое распределение в сезон размножения у речных и болотных крачек выражено относительно отчетливо. Эти виды

предпочитают в сезон размножения различные биотопы. Речная и малая крачки населяют водоемы, где имеются песчаные косы, галечные и песчаные острова и участки с редкой растительностью. Белокрылая, белошекая и черная крачки населяет сходные биотопы: мелководные водоемы с хорошо развитой водной и околоводной растительностью, затопленные участки торфоразработок, кочковатые и осоковые луга с открытой водой.

Все виды крачек гнездятся колониями, величина которых варьирует в широких пределах. Болотные крачки часто образуют смешанные колонии, реже — колонии, состоящие из особей одного вида. Речная крачка формирует колонии различной величины, реже — смешанные колонии с другими видами водно-болотных птиц, в т.ч. малой крачкой.

Все виды исследуемых крачек в регионе являются перелетными птицами. Прилетают в апреле – 2-й декаде мая. Раньше всех (на 5–10 дней) прилетает речная крачка, позже всех — малая крачка. Отлет и пролет протекает в конце июля – 2-й декаде сентября. К гнездованию приступают во 2–3-й декадах мая – 1-й декаде июня. Сроки откладки яиц в отдельные годы зависят от погодных условий, гидрологического режима водоемов, степени развития водных и околоводных растений. В связи с этим сроки начала откладки яиц варьируют в пределах 10–20 дней. Непостоянство гидрологического режима водоемов и водотоков определяется флуктуационными изменениями климата в регионе и отражается на изменении численности гнездящихся птиц (вследствие изменения кормовой базы и количества мест, пригодных для гнездования).

Птенцы у крачек появляются в июне, большинство птенцов становятся летными в июле. Все виды крачек кормятся и выкармливают птенцов водными, околоводными и наземными насекомыми и их личинками, головастиками, молодью рыб. Болотные крачки являются энтомофагами, малая крачка — преимущественно ихтиофаг, речная крачка демонстрирует высокую экологическую пластичность, предпочтение отдает рыбе. Соотношение кормов зависит от условий местообитания.

Таким образом, экологические ниши крачек по хронологическому, хорологическому и трофическому параметрам в некоторой мере перекрываются. Однако, различные виды крачек предпочитают определенные пространственные и трофические ниши, что снижает конкуренцию за ресурсы между видами, обитающими в экосистемах региона.

## **Список литературы**

*Абрамова И.В.* 2007. Структура и динамика населения птиц экосистем юго-запада Беларуси. Брест: Изд-во БрГУ. 208 с.

- Гайдук В.Е., Абрамова И.В.* 2009. Экология птиц юго-запада Беларуси. Неворобинообразные. Брест: БрГУ. 300 с.
- Зубакин В.А.* 1988. Крачки // Птицы СССР. Чайковые. М.: Наука. С. 258–287.
- Наумчик А.В.* 1986. Фенология прилета и размножения чайковых птиц в Беларуси. Фенологические исследования природы Белоруссии. Минск: Наука и техника. С. 153–158.
- Наумчик А.В.* 1999. Трофические связи речной крачки на водоемах различного типа // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси: тез. докл. VIII зоол. науч. конф. Минск: Право и экономика. С. 133–134.
- Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К.* 1997. Птицы Беларуси на рубеже XXI века. Минск: Издатель Н.А. Королёв. 188 с.
- Никифоров М.Е., Самусенко И.Э.* 2014. Находки и встречи птиц, утвержденные Белорусской орнито-фаунистической комиссией 16.01.2013 г. / *Subbuteo*. Т. 11. С. 84–90.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П.* 1989. Птицы Беларуси: справочник-определитель гнёзд и яиц. Минск: Вышэйшая школа. 479 с.
- Федюшин А.В., Долбик М.С.* 1967. Птицы Белоруссии. Мн.: Наука и техника. 519 с.
- Хлебосолов Е.И.* 2002. Теория экологической ниши: история и современное состояние // Русск. орнитол. ж. Экспресс-Вып. 203. С. 1019–1037.
- Lack D.* 1971. *Ecological isolations in birds*. Cambridge (Mass.): Harvard University Press. 404 p.

# **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ДНЕВНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ FALCONIFORMES В ЮГО- ЗАПАДНОЙ БЕЛАРУСИ**

**И.В. Абрамова, В.Е. Гайдук**

*Брестский государственный университет имени А.С. Пушкина,  
Беларусь*

## **CURRENT STATUS OF FALCONIFORMES IN SOUTH- WESTERN BELARUS**

**I.V. Abramova, V.E. Gaiduk**

*A.S. Pushkin Brest State University, Belarus*

*E-mail: iva.abramova@gmail.com*

За последние 80 лет биология дневных хищных птиц рассматривалась в ряде работ орнитологов СССР (Дементьев, 1951; Галушин, 1980), Европы (Tucker, 1994) и Беларуси (Федюшин, Долбик, 1967; Абрамова, Гайдук, 2005; Гайдук, Абрамова, 2009; Ивановский, 2012; Никифоров, 2008). Отмечено непрерывное уменьшение численности многих дневных хищных птиц. Во многих странах, в том числе и Беларуси, популяции многих видов этой группы птиц в настоящее время находится в критическом состоянии и требует принятия срочных мер по их спасению. Некоторые меры охраны (например, принятие законов по охране птиц и их местообитаний) привели к определенному улучшению состояния хищных птиц, но тенденции сокращения ареала и уменьшения численности видов еще сохраняются.

В середине XX в. (Федюшин, Долбик, 1967) в Беларуси было зарегистрировано 284 вида птиц, в том числе 24 вида дневных хищных птиц. Список птиц на начало 2017 г. за всю историю орнитологических наблюдений включает 329 видов, в том числе 23 вида ястребинообразных и 6 видов соколообразных (Никифоров, Самусенко, 2017). Последние два отряда нами, как и многими другими орнитологами рассматриваются как один отряд — дневные хищные птицы. Сведения о дневных хищных птицах региона за последние десятилетия имеются в ряде работ (Никифоров, 2008; Красная книга Беларуси, 2004; 2015; Абрамова, 2007; Абрамова, Гайдук, 2005; Гайдук, Абрамова, 2009).

Юго-западная Беларусь в административном отношении представляет Брестскую область. Географические координаты крайних точек области: 51°30′–53°24′ с.ш. и 23°11′–27°37′ в.д. При изучении различных параметров экологии дневных хищных птиц применяли общепринятые методы полевых и камеральных исследований. В основу работы положе-

ны многолетние (2009–2017 гг.) исследования соколообразных птиц региона. Помощь в сборе материалов оказывали содействие студенты биологического и географического факультетов БрГУ, выполняющие под руководством авторов индивидуальные, курсовые и дипломные работы. Русские названия птиц приведены согласно изданию «Птушкі Еўропы. Палявы вызначальнік» (2000). При оценке статуса пребывания каждого вида птиц использовали следующие подходы и обозначения: N — гнездящийся вид (как минимум более 10 случаев с 2008 г.); n — редкий гнездящийся вид (1–10 случаев после 2008 г.); M — мигрирующий вид; T — залетный вид (более 10 регистраций после 2008 г.); t — редкий залетный вид (1–10 регистраций с 2008 г.); W — зимующий вид (более 10 регистраций); w — редкий зимующий вид (1–10 регистраций после 2008 г.) (Никифоров, Самусенко, 2017).

В юго-западной Беларуси (Абрамова, Гайдук, 2005; Гайдук, Абрамова, 2009) было зарегистрировано 24 вида дневных хищных птиц (табл. 1). В данном сообщении представлены материалы по состоянию популяций дневных хищных птиц за последнее десятилетие, удалось уточнить современный статус, динамику численности и угрозы для отдельных видов.

Видовой состав хищных птиц в регионе в последние десять лет не изменился по сравнению с предыдущими десятилетиями (Гайдук, Абрамова, 2009) существенно изменилась численность отдельных видов птиц. Выявлены следующие тенденции изменения численности хищных птиц региона: снижение характерно для 6 видов (25,0%), увеличение численности для 3 видов (12,5%), у 9 видов (37,5%) численность стабильна или с незначительной флуктуацией численности по годам. Для 6 видов (25,0%) тренды численности не определены из-за очень низкой численности и встречаемости видов. Самым многочисленным видом хищных птиц региона является обыкновенный канюк, количество гнездящихся пар которого оценивается в 1960–2560 пар. Затем идут по убыванию перепелятник, болотный лунь, тетеревиатник, малый подорлик (табл. 1). Гнездование в регионе достоверно не установлено для дербника, кобчика, сапсана, беркута.

В Красную книгу Республики Беларусь (2015) включено 15 видов хищных птиц региона, что составляет 62,5% от общего их количества. Виды Красной книги по категориям охраны распределились так: I категория — 5 видов, II — 3, III — 6, IV — 1 вид; 1 вид — степной лунь — включен в Приложение Красной книги как вид, по которому нет достаточных данных. Такая неблагоприятная ситуация с видами хищных птиц объясняется ухудшением экологической обстановки, вызванной изменением экосистем в регионе в результате широкомасштабной осушитель-

ной мелиорации земель, загрязнением среды обитания птиц химикатами и радионуклидами, возрастанием фактора беспокойства, состоянием общеевропейских популяций. Интегрированное воздействие этих и других факторов привело во многих случаях к сокращению мест обитания птиц и их численности. Наибольшую обеспокоенность у специалистов вызывают виды, отнесенные к первой категории Красной книги РБ: орел-карлик, беркут, большой подорлик, сапсан, кобчик. Эти виды находятся под глобальной угрозой исчезновения, имеют очень низкую и быстро сокращающуюся численность, спасение которых невозможно без осуществления комплекса мер. Затем идут виды второй категории охраны, находящиеся под критической угрозой исчезновения, они имеют низкую численность и тенденцию к неуклонному ее сокращению.

Современная стратегия охраны соколообразных птиц региона включает следующие основные мероприятия: охрана местообитаний соколообразных птиц путем создания заповедников, заказников и других охраняемых территорий; разработка эффективных методов предотвращения гибели птиц на линиях электропередач и других техногенных сооружениях; составление кадастра и разработка специальной индивидуальной программы исследований соколообразных птиц, включенных в Красную книгу РБ; усиление пропаганды знаний о хищных птицах. Необходима консолидация усилий всех заинтересованных специалистов в осуществлении общей программы сохранения соколообразных птиц.

Всего различных охраняемых территорий (заповедники, Национальные парки, заказники Республиканского и местного значения и др.), представляющих интерес для охраны птиц в Брестской области более 50, они имеются во всех районах области. Площадь этих охраняемых территорий составляет около 14% от всей площади Брестской области (32790 км<sup>2</sup>). В Беларуси создана общественная организация «Ахова птушак Беларусі» (АПБ), в Брестской области функционирует областное отделение АПБ. Эта организация является официальным представителем Всемирной ассоциации Birdlife International, которая объединяет природоохранные организации более чем 100 стран. Главная цель АПБ — сохранение биологического разнообразия в интересах современного и будущего поколений.

## **Список литературы**

- Абрамова И.В.* 2007. Структура и динамика населения птиц экосистем юго-запада Беларуси. Брест: БрГУ. 208 с.
- Абрамова И.В., Гайдук В.Е.* 2005. Соколообразные или дневные хищные птицы юго-западной части Беларуси. Брест: Академия. Ч.1-2. 106 с.
- Гайдук В.Е., Абрамова И.В.* 2009. Экология птиц юго-запада Беларуси. Неворобьинообразные. Брест: БрГУ. 300 с.

Вид	Статус в регионе <sup>1</sup>
Обыкновенный осоед <i>Pernis apivorus</i>	N M
Черный коршун <i>Milvus migrans</i>	N M
Красный коршун <i>Milvus milvus</i>	T M
Орлан-белохвост <i>Haliaeetus albicilla</i>	N M W
Змеяяд <i>Circaetus gallicus</i>	N M
Болотный лунь <i>Circus aeruginosus</i>	N M w
Полевой лунь <i>Circus cyaneus</i>	N M W
Степной лунь <i>Circus macrourus</i>	n T
Луговой лунь <i>Circus pygargus</i>	N M
Тетеревятник <i>Accipiter gentilis</i>	N M
Перепелятник <i>Accipiter nisus</i>	N M W
Обыкновенный канюк <i>Buteo buteo</i>	N M W
Курганник <i>Buteo rufinus</i>	t
Зимняк <i>Buteo lagopus</i>	M W
Малый подорлик <i>Aquila pomarina</i>	N M
Большой подорлик <i>Aquila clanga</i>	N M
Беркут <i>Aquila chrysaetos</i>	M W
Орел-карлик <i>Hieraetus pennatus</i>	T
Скопа <i>Pandion haliaetus</i>	N M
Обыкновенная пустельга <i>Falco tinnunculus</i>	N M W
Кобчик <i>Falco vespertinus</i>	M
Дербник <i>Falco columbarius</i>	M W
Чеглок <i>Falco subbuteo</i>	N M
Сапсан <i>Falco peregrinus</i>	M W

Таблица 1.

Дневные хищные птицы юго-западной Беларуси

Оценка численности	Тренд численности <sup>2</sup>	Охранный статус	
		Красной книги РБ	IUSN (ver 3.1)
150–270 пар	0, F		LC
36–45 пар	0, F	III	LC
2–4 особи	n	III	NT
20–30 пар	+1, F	II	LC
150–190 пар	-1, F	II	LC
600–690 пар	+1, F		LC
100–150 пар	-1, F	II	LC
3–5 особей	n		NT
170–210 пар	0, F		LC
570–670 пар	-1		LC
910–1280 пар	0, F		LC
1960–2560 пар	+1, F		LC
5–7 особей	n		LC
900–1150 особей	0, F		LC
480–580 пар	0	III	LC
30–45 пар	-1	I	VU
3–5 особей	n	I	LC
2–4 особи	n	I	LC
15–25 особей	0	II	LC
250–310 пар	0, F	III	LC
2–6 особей	-1	I	NT
30–50 особей	-1	III	LC
380–460 пар	0, F	IV	LC
3–6 особей	n	I	LC

**Примечание.** 1 — статус вида: N — гнездящийся; n — редкий гнездящийся; M — мигрирующий; W — зимующий; w — редкий зимующий, T — залетный, t — редкий залетный.

2 — тренд численности в 2009–2017 гг.: +1 — слабое увеличение; -1 — слабое уменьшение; 0 — стабильная; F — флуктуирует; n — о тенденциях судить невозможно в следствие крайне редкого нерегулярного гнездования или встреч с птицами.

- Галушин В.М.* 1980. Хищные птицы леса. М.: Лесная промышленность. 158 с.
- Дементьев Г.П.* 1951. Птицы Советского Союза. Т.1. Хищные птицы. М.: Советская наука. 652 с.
- Ивановский В.В.* 2012. Хищные птицы Белорусского Поозерья: монография. Витебск: УО «ВГУ имени П.М. Машерова». 209 с.
- Никифоров М.Е.* 2008. Формирование и структура орнитофауны Беларуси. Минск: Белорусская наука. 297 с.
- Никифоров М.Е., Самусенко И.Э.* 2017. Региональные списки видов птиц и иммиграционный орнитофауногенез // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси: Сборник статей XI Зоологической Межд. научно-практ. конф., приуроченной к десятилетию основания ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам» Беларусь. Минск: Издатель А.Н. Вараксин. С.275–293.
- Птушки Еўропы. Палявы вызначальнік. 2000. Варшава: ПВН Навуковае выдавецтва. 350 с + 96 табл.
- Красная книга Республики Беларусь. Животные. 2004. Минск: Беларуская энцыклапедыя. 320 с.
- Красная книга Республики Беларусь. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных. 2015. Минск: Беларус. Энцыкл. імя П. Броўкі. 320 с.
- Федюшин А.В., Долбик М.С.* 1967. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника. 520 с.
- Tucker G.M.* 1994. Birds in Europe: their conservation status. M.F. Heath. Cambridge: Bird Life international. 600 p.

# ГОРОДСКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ ХОХЛАТОЙ ЧЕРНЕТИ (*AYTHYA FULIGULA L.*) В МОСКВЕ

**К.В. Авилова**

*Московский государственный университет*

## THE TUFTED DUCK (*AYTHYA FULIGULA L.*) URBAN POPULATION IN MOSCOW

**K.V. Avilova**

*Moscow State University*

*E-mail: wildlife@inbox.ru*

Москва служит ареной освоения жизненного пространства для ряда видов водоплавающих птиц. Мониторинг населения водоплавающих птиц Москвы ведется в форме ежегодных общегородских зимних (3-е воскресенье января 1985–2018 гг.) и летних (июнь–июль 1998–2017 гг.) учетов их численности и размещения. Собранная информация позволила оценить результаты освоения городских водоемов несколькими видами, заселивших город разными путями, среди которых хохлатая чернеть (*Aythya fuligula L.*) занимает заметное место. С помощью анализа данных многолетних исследований мы попытались выявить особенности динамики численности и размещения чернети в Москве, сравнить их с таковыми у других видов и оценить факторы, способствующие и препятствующие освоению городской среды обитания.

Проведенная инвентаризация орнитофауны 16 крупных городов от Лиссабона до Санкт-Петербурга (Kelcey, Rheinwald, 2005) показала, что хохлатая чернеть гнездится в 11 из обследованных городов, в том числе в Москве. Однако в Московской области в начале и середине XX века она была редкой, спорадично гнездящейся и обычной пролетной птицей (Птушенко, Иноземцев, 1968). Во второй его половине она стала довольно обычной в средней полосе на гнездовании уткой благодаря развитию сети рыбообразных прудов (Мищенко, 1983), и других искусственных водоемов (карьеров, очистных сооружений) с крупными колониями озерных чаек, совместно с которыми она охотно гнездится (Формозов, 1981; Глушников, 1997; Еремкин, 1997, Liordos, Lauder, 2015).

Зимующие чернети единично и нерегулярно появлялись на городской акватории Москвы-реки с конца 1980-х гг. В 1990-х гг. зимовало уже 20–70 птиц, а с 2010 по 2018 г. численность зимующих чернетей составляла до 200–300 птиц. Хотя в Москве ежегодно образуется более 30 незамерзающих акваторий, пригодных для зимовки, несколько группировок зимующих чернетей формируются только на Москве-реке.

За период наблюдений с 1985 по 2018 г. климат в Москве менялся. Продолжительность морозного периода в его первой половине в среднем составляла 132 дня, а во второй — 104,5 дня ( $Z = 3,8, p = 0,0001, n = 32$ ). В то же время росла средняя температура ноября ( $rs = 0,59, p < 0,05, n = 32$ ) и декабря ( $rs = 0,36, p < 0,05, n = 32$ ). Это потепление способствовало расширению незамерзающих водных поверхностей и более раннему вскрытию остальных водоемов весной. Рост численности чернети, так же как у кряквы и гоголя, коррелирует с локальными климатическими показателями: отрицательно — с длиной морозного периода ( $rs = -0,52, p = 0,002, n = 32$ ), и положительно — со средней суточной температурой ноября ( $rs = 0,38, p = 0,03, n = 32$ ). Связи с температурами декабря и января, а также с Индексом Североатлантического колебания (САК) в ноябре, декабре и январе, не выявлено

Несколько чернетей не ежегодно зимует также на реке за пределами города, концентрируясь на теплых сбросах и в петлях меандров реки, остающейся незамерзшей на всем ее протяжении до впадения в Оку (Зубакин, 2014 и др.). Но эти скопления в сумме сильно уступают по численности городским. Более того, размер городских скоплений растет ( $rs = 0,84, p = 0,0001, n = 15$ ), а областных — незначимо снижается ( $rs = 0,39, p = 0,14, n = 15$ ). Это говорит о явном предпочтении зимующими чернетями, как и другими водоплавающими птицами, городских незамерзающих акваторий с богатой кормовой базой (Авилова и др., 2018). Увеличению размера московской группировки способствует рост объемов поступления органики на очистные сооружения, а оттуда — в Москву-реку. Скопления птиц формируются в ноябре и достигают максимальной численности в январе. С февраля начинается сокращение численности, которое продолжается в марте, а затем птицы покидают места зимовки.

Гнездовая популяция чернети в Москве сформировалась в границах поселения озерных чаек на юго-востоке Москвы. Численность этой колонии в середине 1980-х гг. достигала 6,4 тыс. пар (Попова-Бондаренко, 1986), а впоследствии выросла до 10 тысяч (Еремкин, 1997). На иловых площадках очистных сооружений Люблинской станции аэрации вместе с озерными чайками гнездились от 20 до 50 пар чернетей, численность которых возрастала в годы с затяжной и холодной весной (Еремкин, 1997). Эта группировка начала расселяться по городу в конце 1990-х гг. после начала реализации принятого в 1994 г. решения о ликвидации очистной станции и строительстве на ее месте жилого района Марьино. Одним из следствий уничтожения прежних гнездовых биотопов и крупных колоний было появление новых, более мелких группировок чаек, рядом со многими из которых были обнаружены выводки чернетей.

Летние учеты, ведущиеся с 1998 г., показали, что городская популяция чернети сформировалась в основном в местах гнездования озерных и реке сизых чаек в Мневниковской и Братеевской пойме, на Большом Крылатском карьере, на р. Пустой Наверашке. Колонии образовались после застройки Люблинских очистных сооружений. Впоследствии выводки чернетей стали встречаться и на тех водоемах, где колоний не было: на Строгинском затоне, в Серебряном Бору, в Покровском-Стрешневе, на Большом Садовом пруду МСХА и других (Авилова, Самойлов, 2011). На Большом Голицынском пруду ЦПКиО неоднократно встречались смешанные выводки чернети и кряквы. Несколько пар чернетей гнездились также на прудах Московского зоопарка (Авилова и др., 2007). В настоящее время размножению чернети и других уток в зоопарке препятствует хищничество серебристых чаек (*Larus argentatus*).

Число выводков статистически значимо росло ( $rs = 0,45$ ,  $p = 0,04$ ,  $n=20$ ). За 20 сезонов с 1998 по 2017 г. было подсчитано 562 выводка общей численностью 2893 птенца. В выводках встречалось от 3,3 до 7 утят, средний размер составлял  $5,1 \pm 0,23$ . Размер выводка в отличие от кряквы (Авилова, 2016) не уменьшился за 20 лет и не был статистически связан с численностью взрослых птиц ( $rs = 0,17$ ,  $p=0,45$ ,  $n=20$ ), так как популяция чернети невелика, и переуплотнения, отмеченного для кряквы, не происходило.

В Москве летом постоянно встречались самки чернетей без выводков, а в последние годы — и самцы. Степень толерантности к людям у городских чернетей мало отличалась от таковой у крякв. В Москве они часто брали подкормку у горожан вместе с кряквами и гоголями. Между самками чернетей и между чернетями и кряквами регулярно возникали потасовки из-за подкормки, в которых обычно выигрывали кряквы.

Достигнув максимума в 2009 г. (45 выводков, 274 утенка), число выводков стало медленно снижаться ( $rs = -0,67$ ,  $p < 0,05$ ,  $n=9$ ). Главными причинами постепенного снижения численности гнездящихся чернетей стало, по нашему мнению, сокращение числа колоний озерных чаек в Москве и ближнем Подмоскowie (Зубакин, 2010, настоящий сборник), а также — повсеместная экспансия кряквы (Авилова, 2016), с которой чернети трудно конкурировать. Возросшее хищничество серебристых чаек, увеличение антропогенной нагрузки в связи с масштабным благоустройством природных территорий также снижает устойчивость городской популяции хохлатой чернети.

Время начала первых кладок — традиционная точка отсчета наступления благоприятной для гнездования ситуации (Соколов, 2010). Самая ранняя дата откладки 1-го яйца чернетью в Москве 10–18.04.2014 г., а самая поздняя — 24–30.05.2007 г. Все весны с 1998 по 2017 г. можно

разделить на ранние и поздние. В ранние переход через 0°C состоялся между 3-й декадой января и 2-й декадой марта (10 лет), в поздние — между 3-й декадой марта и 1-й декадой апреля (10 лет). Средние суточные температуры в день начала кладки в годы с ранней и поздней весной значимо не различались. Число гнездящихся самок почти значимо возросло в годы с ранней весной на 2–3% ( $Z = 1,7, p=0,08, n=20$ ). В то же время у кряквы этот рост достигал 40% (Авилова, 2016). Несмотря на сокращение морозного периода, городские чернети в отличие от кряквы не начинали размножаться значимо раньше. Они ни разу не приступали к кладке до перехода температуры через 0 °С. В то же время гоголи и кряквы в некоторые годы начинали кладку еще до перехода среднесуточных температур через 0 °С или одновременно, что связано, по-видимому, с гнездованием в дуплах, искусственных гнездовых и других укрытиях.

К дате перехода среднесуточных температур воздуха через 0 °С приурочено освобождение водоемов ото льда, что имеет ключевое значение для гусеобразных. Сходство цикла размножения чернети, гоголя и кряквы заключается в упорядоченности сроков начала кладки относительно этой даты (табл. 1), причем для чернети эта упорядоченность до сих пор не была выявлена.

Чем раньше устанавливается положительная температура и сходит лед с водоемов, тем больше времени проходит с этого дня до начала кладки у самок чернети ( $rs = -0,86, p=0.000001, n = 20$ ). Эта особенность характеризует адаптацию, прежде всего, к климатическим и географическим характеристикам местообитания и изменяется с широтой местности. Она значимо стала проявляться в городе в ходе масштабного изменения климата и увеличения частоты наступления ранних весен.

Вылупление птенцов чернети в Москве начинается позднее, чем у других видов, в основном в июне и июле. Пик приходится на июль. Появление небольшого числа майских выводков отмечено всего в 6 сезонах из 20. Значимых изменений в сроках откладки яиц и вылупления птенцов за 20 лет не выявлено.

Период между самыми ранними и самыми поздними кладками чернети составлял в среднем  $46,8 \pm 3,73$  дня, что значительно меньше, чем у кряквы ( $75 \pm 1,99$  дней). Этот период значимо различается у чернети и кряквы ( $Z = -4,75, p=0,000002, n=20$ ), но не различается у чернети и гоголя ( $Z = 1,52, p=0,12, n=20$ ). Длина этого периода у чернети не увеличивалась с 1998 по 2017 г. в отличие от кряквы.

Закключение. Росту числа зимующих чернетей, как и других видов водоплавающих птиц, способствует потепление, выражающееся в сокращении морозного периода, росте осенних и в меньшей степени — зимних температур воздуха, расширении незамерзающих акваторий. Рост

Таблица 1.

Даты откладки 1-го яйца хохлатой чернышью относительно дат перехода среднесуточной температуры воздуха через 0°C

Год	Декады													
	20- 31.01	01- 10.02	11- 20.02	21.02- 01.03	01- 10.03	11- 20.03	21- 31.03	01- 10.04	11- 20.04	21- 30.04	01- 10.05	11- 20.05	21- 31.05	
1998							+		++					
1999						+				++				
2000						+					++			
2001						+					++			
2002					+					++				
2003						+						++		
2004						+			++					
2005							+			++				
2006						+				++				
2007								+					++	
2008														
2009										++				
2010								+		++				
2011								+			++			
2012												++		
2013							+					++		
2014													++	
2015													++	
2016													++	
2017													++	

+ Декада, когда произошел переход среднесуточной температуры воздуха через 0°C.

++ Декада, когда было отложено 1-е яйцо.

численности не коррелирует с глобальным Индексом Североатлантического колебания.

В популяции чернети не проявляются те отрицательные последствия зимних погодных аномалий, которые стали ключевыми по отношению к городской группировке гоголя (Авилова, 2014).

Динамика численности и пространственного распределения гнездящихся чернетей в мегаполисе определяется, особенно на ранних этапах, распределением колоний озерных чаек, с которыми они образуют совместные поселения.

В гнездовых группировках чернети, как и других видов, выявляется упорядоченность сроков начала гнездования относительно сроков весеннего потепления, вслед за которым следует вскрытие водоемов. В то же время, для них не характерны компенсаторные и регуляторные явления, обнаруженные в более многочисленной популяции кряквы и свидетельствующие о прогрессирующей интеграции последней в городскую среду обитания: удлинение периода размножения, более раннее начало кладки, уменьшение размера выводка с ростом числа самок.

## Список литературы

- Авилова К.В. 2014. Городская популяция гоголя в Москве: история интродукции утки-дуплогнездника // Птицы-дуплогнездники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. Материалы международной конференции. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 12–15.
- Авилова К.В. 2016. Жизненный цикл и динамика численности городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*) в Москве // Зоол. журн. Т.95. № 12. С. 1427–1440.
- Авилова К.В. 2018. Структура и долговременная динамика зимнего населения кряквы (*Anas platyrhynchos*, Anseriformes, Anatidae) в Москве // Зоол. журн. Т.97. № 3. С. 309–320.
- Авилова К.В., Поповкина А.Б., Сметанин И.С. 2007. Роль Московского зоопарка в поддержании городской группировки гусеобразных птиц // Орнитологические исследования в зоопарках и питомниках. Вып.2. М.: Московский зоопарк. С. 21–30.
- Авилова К.В., Самойлов Б.Л. 2011. Хохлатая чернеть // Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова (ред.). Красная Книга города Москвы. 2-е издание. М.: Изд-во Департамента природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы. С. 126–128.
- Авилова К.В., Зубакин В.А., Еремкин Г.С., Лыков Е.Л., Панфилова И.М. 2018. Пути освоения водоплавающими птицами городской среды обитания // А.В. Салтыков (отв. ред.). Актуальные проблемы охраны птиц. Матер. Всерос. научно-практ. конф., посвящ. 25-летию Союза охраны птиц России (Москва, 10–11 февр. 2018 г.). М. – Махачкала: АЛЕФ (ИП Овчинников). С. 170–176.

- Глушков О.В. 1997. Формирование орнитоценозов околородных и водоплавающих птиц в пригородных зонах // Птицы техногенных водоемов Центральной России. М.: Изд-во МГУ. С. 86–99.
- Ерёмкин Г.С. 1997. Очерк орнитологической фауны Люблинских полей фильтрации // Птицы техногенных водоемов Центральной России. М.: Изд-во МГУ. С. 7–24.
- Зубакин В.А. 2010. История урбанизированной популяции озерных чаек города Москвы и ближнего Подмосковья // Охрана живой природы и природного комплекса Москвы. Матер. научно-практ. совещ., посвящ. 100-летию со дня рождения К.Н. Благосклонова. М.: Изд-во ЦОДП. С.40–45.
- Зубакин В.А., Варламов А.Е., Ерёмкин Г.С., Бондарева Н.А., Булай В.Г., Виноградова Н.Г. и др. 2014. Водоплавающие птицы, зимовавшие на Москве-реке в столице и Подмосковье в сезон 2013/2014 гг. // Москва. Новости программы Птицы Москвы и Подмосковья. № 19. С. 9–34.
- Миценко, А.Л. 1983 Значение рыбозаводных прудов для сохранения орнитофауны в условиях антропогенного ландшафта Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 83. № 4. С. 15–25.
- Попова-Бондаренко Е.Д. 1986. Гнездование чайковых птиц в Москве // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Ч.2. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С 161–162.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. Хохлатая чернеть // Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. С. 84–85.
- Соколов Л.В. 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Изд-во ТЭССА. 344 с.
- Формозов А.Н. 1981. Взаимоотношения водоплавающей дичи, чаек, куликов и некоторых хищников на гнездовьях в открытых ландшафтах СССР // Пробл. экологии и географии животных. М.: Наука. С. 312–318.
- Hill D.A. 1984. Laying date, clutch size and egg size of the Mallard *Anas platyrhynchos* and Tufted Duck *Aythya fuligula* // Ibis. Vol. 126. No. 4. P. 484–495.
- Kelcey J.G., Rheinwald G. (eds.). 2005. Birds in European Cities. GINSTER Verlag. St. Katharinen. 486 p.
- Liordos V., Lauder A.W. 2015. Factors Affecting Nest Success of Tufted Ducks (*Aythya fuligula*) Nesting in Association with Black-Headed Gulls (*Larus ridibundus*) at Loch Leven, Scotland // Waterbirds. Vol. 38. No. 2. P. 208–213.

# СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ КРУПНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ ОТРЯДА СОКОЛООБРАЗНЫЕ В КАРЕЛИИ

**А.В. Артемьев**

*Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»*

## CURRENT POPULATION STATUS OF LARGE BIRDS OF PREY IN KARELIA

**A.V. Artemyev**

*Institute of Biology Karelian Research Centre RAS  
E-mail: ficedul@gmail.com*

На территории Республики Карелия зарегистрировано гнездование 5 видов крупных хищных птиц отряда Соколообразные *Falconiformes*: скопы *Pandion haliaetus*, змеяяда *Circaetus gallicus*, большого подорлика *Aquila clanga*, беркута *A. chrysaetus* и орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla*. Эти птицы относятся к наиболее уязвимой группе животных, т.к. по характеру питания стоят на вершинах пищевых цепей и в силу этого особо чувствительны к любому виду загрязнения среды обитания. Кроме того, они негативно реагируют на антропогенную трансформацию местообитаний и беспокойство со стороны человека. Численность большинства из них невысока, и на протяжении длительного периода времени у многих прослеживались тенденции ее снижения. Все перечисленные виды занесены в Красную книгу Российской Федерации и в проект приказа на утверждение ее нового списка. Это косвенно свидетельствует о том, что с начала XXI века заметного улучшения состояния популяций данных видов на территории нашей страны не произошло. В Карелии, целиком расположенной в таежной зоне, многие из них находят благоприятные условия для гнездования, тем не менее, и здесь они немногочисленны и занесены в региональную Красную книгу и в проект ее нового списка.

Цель настоящего сообщения — анализ современного состояния популяций этих видов на территории региона и оценка основных угроз их существованию.

Для оценки распространения и численности птиц использованы материалы автора, полученные во время обследования разных районов Карелии, архивные материалы лаборатории зоологии ИБ Кар НЦ РАН и

литературные источники. Помимо этого, в последние 5 лет была проведена работа по выявлению и картированию жилых гнезд крупных хищных птиц с использованием анкетирования местного населения. Разработанные нами анкеты в 2013–2015 гг. были разосланы районным государственным инспекторам отдела охраны и использования объектов животного мира МСХ Республики Карелия и распространены среди охотников, рыбаков, работников лесного и охотничьего хозяйства и любителей природы. Часть анкет была заполнена респондентами и возвращена нам на обработку. Несколько гнезд крупных хищных птиц на севере Карелии обнаружили и закартировали С.А. Симонов, К.Ф. Тирронен и Д.В. Панченко во время зимних авиаучетов учетов копытных в 2014–2015 гг. и любезно предоставили свои материалы автору. Видовую принадлежность обнаруженных с самолета гнезд определить не удалось (скорее всего, это были постройки скопы или орлана-белохвоста), и они включены в анализ как «не определенные до вида». В результате была собрана информация по современному размещению 31 гнезда скопы, 27 — орлана-белохвоста, гнезде и гнездовом участке беркута, а также о 13 гнездовых постройках, видовую принадлежность которых предстоит выяснить в будущем.

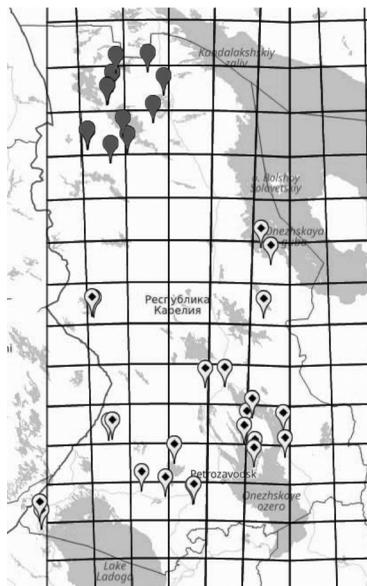
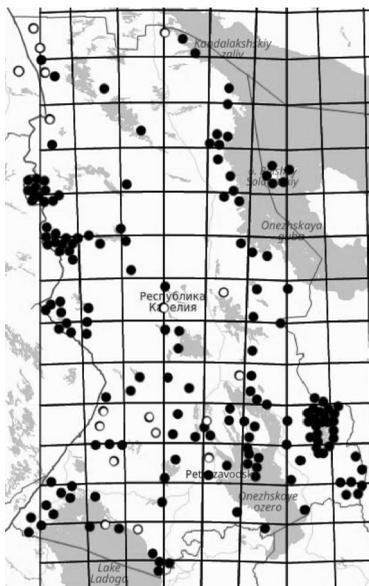
Среди крупных хищных птиц Карелии по численности доминируют скопа и орлан белохвост, что связано с обилием на территории республики водоемов с достаточно благоприятной для этих рыбадных видов кормовой базой.

**Скопа** гнездится практически по всей Карелии, однако распространена по ее территории неравномерно, и концентрируется на богатых рыбой пресных водоемах разных типов, а также на побережье и островах Белого моря (рис. 1). Несмотря на то, что некоторые пары селятся поблизости от населенных пунктов и ловят рыбу в садках форелеводческих хозяйств, большинство птиц избегает соседства с человеком и выбирает для гнездования малонаселенные, редко посещаемые людьми места. Большинство выявленных за последние 7 лет гнезд располагалось в ранее заселяемых птицами местообитаниях, или неподалеку от них. Очевидно, определенные водоемы предоставляют скопе оптимальные условия для жизни, и разные пары на протяжении длительного времени используют их для гнездования. Общая численность скопы на начало XXI века в Карелии оценена в 250 гнездящихся пар (Zimin et al., 2006, Артемьев и др., 2010), и судя по состоянию поселений этих птиц на контролируемых нами модельных территориях в Приладожье и в Заонежье, она остается примерно на этом уровне и по настоящее время. Важную роль в поддержании стабильной численности региональной группировки скопы играет благополучное состояние ее популяции в Финляндии, т.к. судя по возвра-

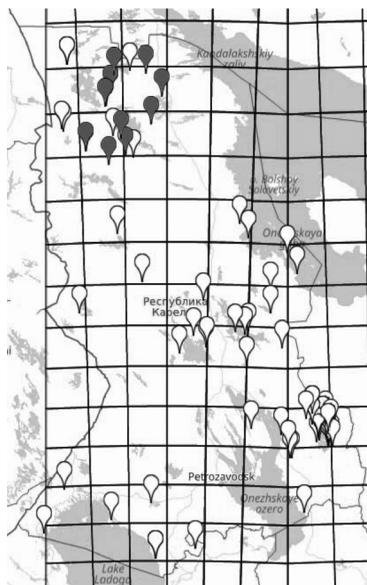
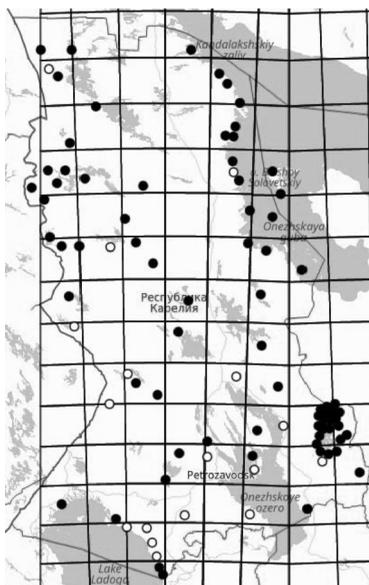
там колец, гнездовое население скопы и других дневных хищных птиц Карелии отчасти пополняется за счет особей, появившихся на свет на территории этой страны (Носков и др., 2016). В Финляндии в результате налаженной эффективной охраны хищных птиц с середины 20 века идет рост численности многих редких и уязвимых видов, в том числе и скопы. По последним оценкам там только за 20-летний период — с 1991 по 2010 г. ее гнездовое население выросло с 1000 до 1200 пар (Väisänen et al., 1998, Valkama et al., 2011).

**Орлан-белохвост** — редкий вид, гнездящийся на всей территории Карелии. Как и в других частях ареала, эти птицы приурочены к бережьям крупных пресных и морских водоемов с богатыми запасами рыбы. За последние десятилетия, благодаря налаженной охране вида на местах гнездования и зимовки в государствах Балтийского региона наметилась тенденция к восстановлению численности птиц в северной Европе. В Финляндии в течение 1991–2010 гг. популяция этого вида выросла со 110 до 350 гнездящихся пар (Väisänen et al., 1998, Valkama et al., 2011). Стабилизировалась численность орлана-белохвоста и в Карелии, — к началу XXI века здесь предположительно гнезилось около 80 пар (Артемьев и др., 2010). Мониторинг птиц на побережьях Ладожского и Онежского озер показывает, что численность этих птиц за последние годы практически не изменилась. Наиболее крупная в Карелии группировка орлана-белохвоста обитает на территории Водлозерского национального парка. В карельской части парка — на побережье оз. Водлозеро и в бассейне р. Илекса в конце 1990-х гг. было зарегистрировано 23–25 гнездящихся пар (Хёгмандер и др., 2001). На столь высоком уровне численность этих птиц сохранилась и до настоящего времени, — по данным М.В. Бабушкина и А.В. Кузнецова (2016) в 2012–2014 гг. там продолжали гнездиться около 20–24 пар. По сведениям сотрудника Водлозерского национального парка Е.В. Холодова в окрестностях оз. Водлозеро выявлены места размещения 23 гнезд орланов, большинство из которых птицы продолжают заселять по настоящее время. Местоположения этих гнезд с любезного разрешения Е.В. Холодова указаны на рисунке. Приведенные выше данные свидетельствуют об относительно стабильном состоянии региональной популяции орлана-белохвоста. Учитывая, что в последние годы стали известны места расположения 40 гнезд, а значительная часть тер-

**Рис. 1.** Распределение по территории Карелии гнездовых участков скопы и орлана-белохвоста, известных до 2010 г. (из Артемьев и др., 2010), и гнезд, обнаруженных в 2011–2017 гг. Гнездовые участки птиц до 2010 г. (белые круги — заселены до 1970 г., темные — заселялись в 1971–2010 гг.) Гнезда 2011–2017 гг. (темные метки — видовая принадлежность не определена).



Скопа *Pandion haliaetus*



Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*

ритории Карелии осталась необследованной, можно предполагать, что более ранняя оценка численности этих птиц была занижена и в настоящее время здесь гнездится не менее 90 пар орланов. Почти все гнезда птиц, обнаруженные после 2011 г., так же, как и у скопы, располагались на ранее заселяемых этим видом территориях или поблизости от них (рис. 1). Большинство из них располагалось на значительном удалении от поселений человека, за исключением гнезда на берегу оз. Долгое в 700 м от с. Михайловское (Олонецкий р-н). Птицы из этого гнезда охотились в окрестностях населенного пункта, часто ловили рыбу в садках местного форелевого хозяйства и успешно выкармливали птенцов в 2015–2017 гг.

**Беркут** — очень редкий, гнездящийся на всей территории Карелии вид. В таежной зоне нашего региона его гнездовые участки приурочены к открытым пространствам, — к обширным массивам болот, вырубок или гарей, или побережьям крупных водоемов с полуоткрытыми стациями. Для размещения гнезд птицам нужны крупномерные деревья с хорошо развитыми кронами, поэтому помимо открытых охотничьих угодий на гнездовом участке птиц должны иметься участки высокоствольных старовозрастных лесов. Птицы избегают близкого соседства с человеком и предпочитают гнездиться в глухих малонаселенных местах, часто в окрестностях особо охраняемых природных территорий, таких, как заповедник Костомукшский, национальные парки Водлозерский и Паанаярви, Олонецкий федеральный заказник. Здесь складывается благоприятная для птиц экологическая обстановка: вдоль границ ООПТ в результате активных рубок леса сформировался обширный фонд свежих вырубок, используемых ими как охотничьи угодья, а в старовозрастных лесах охраняемых территорий беркуты находят подходящие деревья для размещения своих гнезд, а также защиту от преследования человеком и антропогенного беспокойства.

Суммарная численность беркута в Карелии на начало XXI века оценивалась в 36 гнездящихся пар (Артемьев и др., 2010). Для характеристики современного состояния популяции этого вида данных недостаточно, однако по анализу ситуации на отдельных территориях складывается впечатление о сокращении его численности. Так в национальном парке Паанаярви на начало XX века предположительно гнездились 5 пар беркутов, однако при обследовании его территории в 2017 г. эти птицы не встречены (Яковлева, Зорина, 2017). Последние 20 лет беркут не появлялся и на территории Кижского федерального заказника, где до середины 1990-х гг. он отмечался регулярно (Хохлова, Артемьев, 2017). Остается надеяться, что позитивный вклад в поддержание численности этого вида в Карелии внесет приток птиц из финской популяции, где в течение 1991–2010 гг. его гнездовое население увеличилось с 250 до 353 пар

(Väisänen et al., 1998, Valkama et al., 2011). По материалам нашего анкетирования выявлено гнездо беркута в Калевальском районе и заселенный гнездовой участок в Лахденпохском районе. Еще одно гнездо в Олонецком районе, известное с 1992 г. (Артемьев, 2010), разрушилось под тяжестью снега зимой 2014–2015 гг., и птицы его больше не восстанавливали. Не исключено, что весной 2014 г. одна из них была убита, т.к. под гнездовым деревом были найдены ружейные гильзы.

**Большой подорлик** — исключительно редкий, гнездившийся на территории Карелии вид. Предполагалось, что на начало XXI века его гнездовое население составляло 7–8 пар (Артемьев и др., 2010), но, по-видимому, эта оценка была слишком оптимистичной. Последний факт гнездования был зарегистрирован в 1988 г., — 5 августа в Прионежском районе на побережье р. Шуя С.В. Сазонов встретил выводок этих птиц с 2 летними молодыми. Более поздних гнездовых находок не было. В течение 21 века на территории республики зарегистрировано всего 3 встречи больших подорликов: 1 птица отмечена в мае 2003 г. в заповеднике «Кивач» (Яковлева, 2008), две особи в окрестностях г. Олонца 20 мая 2004 г. и одна птица там же 27 апреля 2006 г.

**Змеяда** — исключительно редкий, ранее гнездившийся на юге Карелии вид. Единственное гнездо было найдено С.В. Сазоновым 13 июня 1996 г. в Олонецком районе на лесном острове на Сегежском болоте. При приближении исследователя птица слетела с гнезда и держалась неподалеку. Гнездо располагалось в верхней трети кроны 14-метровой сосны, и осмотреть его содержимое автору находки не удалось. В июне–июле 1997–1999 гг. В.Б. Зимин неоднократно отмечал пару птиц и одиночных особей в окрестностях д. Сармяги (Олонецкий район), и предполагал их гнездование на одном из близлежащих крупных болотных массивов. После этого на территории Карелии была зарегистрирована всего одна достоверная встреча змеяда, — 17 мая 2004 г. Н.В. Лапшин отметил 1 птицу в окрестностях г. Олонца (Артемьев и др., 2010). Сведения Ю.Н. и А.Г. Бубличенко (2014) о том, что местные жители регистрировали змеяда в окрестностях п. Куркиеки (Лахденпохский район Карелии) в 2009–2011 гг., вызывают сомнения в точности определения видовой принадлежности птиц, и для их уточнения требуется дополнительное обследование этой территории.

В целом, состояние популяций скопы и орлана-белохвоста на территории Карелии относительно стабильное и пока не вызывает опасений. Более редкий вид – беркут — требует повышенного внимания и специальных исследований для оценки его распространения и численности в регионе. А находящиеся у своих северных границ ареалов, редкие и на сопредельных территориях большой подорлик и змеяда, ранее не еже-

годно гнездившиеся на территории республики, в последние годы перестали здесь встречаться.

Среди угроз для этих видов птиц наиболее значимыми в нашем регионе являются рубки леса, ведущие к сокращению площадей старовозрастных древостоев, и соответственно — к недостатку крупномерных деревьев пригодных для размещения их массивных гнезд. Несовершенство лесного законодательства ведет к уничтожению в ходе рубок даже существующих гнездовых местообитаний. Кроме этого, постоянно растут и другие виды антропогенной нагрузки на птиц и среду их обитания. С появлением вездеходной техники увеличился поток отдыхающих в ранее труднодоступных для человека местах, так же существенно вырос маломерный флот и соответственно фактор беспокойства для околородных птиц, а массовое использование дешевых сетей для лова рыбы ведет к гибели в них скоп, орланов-белохвостов и многих водоплавающих птиц. Остается актуальной и угроза отстрела птиц, как для изготовления чучел, так и для защиты домашней птицы или рыбы в садках форелевых хозяйств.

Большинство угроз состоянию редких видов дневных хищных птиц имеют антропогенное происхождение, при желании и заинтересованности соответствующих природоохранных структур и законодательных органов их можно взять под контроль и свести до минимума негативное влияние на природные экосистемы. Поэтому перспективы сохранения популяций данных видов в Карелии зависят от эффективности работы в этом направлении.

Автор искренне благодарен Е.В. Холодову, С.А. Симонову, К.Ф. Тирронену и Д.В. Панченко за предоставленные оригинальные данные. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН № 0221-2017-0046, и частично при поддержке программы Президиума РАН № 0221-2018-0002.

## Список литературы

- Артёмьев А.В. 2010. О продуктивности размножения беркута *Aquila chrysaetos* в южной Карелии // Русск. орнитол. ж. Экспресс-вып. Т. 19. № 610. С: 2015–2017.
- Артёмьев А.В., Сазонов С.В., Зимин В.Б., Лапиин Н.В., Хохлова Т.Ю. 2010. Распределение и численность редких и охраняемых видов птиц // Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск: ИБ Кар НЦ РАН. С. 139–156.
- Бабушкин М.В., Кузнецов А.В. 2016. Новые данные по численности и распределению скопы *Pandion haliaetus* и орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* на

- крупных водоёмах Северо-Запада России // Русск. орнитол. ж. Экспресс-вып. Т. 25. № 1264. С. 1024–1025.
- Бубличенко Ю.Н., Бубличенко А.Г.* 2014. Квадрат 35VPH1 Республика Карелия // Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 2. С. 15–16.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. (ред.)*. 2016. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Изд-во АНОЛА «Профессионал». 656 с.
- Хёгмандер Й., Поутту П., Густафссон Э.* 2001. Популяция орлана-белохоста в карельской части национального парка «Водлозерский» (1995–1997 гг.) // Нац. парк «Водлозерский»: природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск. С. 211–219.
- Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В.* 2017. Современные тенденции в динамике видового состава и численности птиц Кижских шхер Онежского озера // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов. Матер. Всеросс. научн. конф., ЗБС МГУ, 17–21 марта 2017. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 39–45.
- Яковлева М.В.* 2008. Дополнения к орнитофауне заповедника «Кивач» // Тр. Гос. природн. заповедника «Кивач». Вып. 4. С. 145–146
- Яковлева М.В., Зорина А.А.* 2017. Квадрат 36WUU3. Квадрат 36WUU4. Республика Карелия // Ежегодник Программы «Птицы Москвы и Подмосковья». Вып. 9. С. 206–218.
- Väisänen R.A., Lammi E., Koskimies P.* 1998. Distribution, numbers and population changes of Finnish breeding birds. Helsinki, Finland: Otava. 567 p.
- Valkama J., Vepsäläinen V., Lehikoinen A.* 2011. The Third Finnish Breeding Bird Atlas. Finnish Museum of Natural History and Ministry of Environment. <http://atlas3.lintuatlas.fi/> cited 11.04.2018
- Zimin V.B., Sazonov S.V., Lapshin N.V., Artemiev A.V., Medvedev N.V., Khokholova T.Yu., Yakovleva M.V.* 2006. A review of rare diurnal raptor species breeding in Karelia // Status of raptor populations in eastern Fennoscandia. Proceedings of the Workshop, Kostomuksha, Karelia, Russia November 8–10, 2005. Petrozavodsk. P. 168–184.

# **ВЛИЯНИЕ ФРАГМЕНТАЦИИ ЛЕСНОГО ЛАНДШАФТА НА СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ДЬЯКОВСКОГО ЛЕСА**

**О.Н. Батова**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*

## **EFFECT OF LANDSCAPE FRAGMENTATION ON THE BREEDING BIRDS COMMUNITY STRUCTURE IN DYAKOVSKY FOREST**

**O.N. Batova**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution*

*E-mail: batova\_olga@mail.ru*

### **Введение**

Проблема фрагментации ландшафта и вызываемых ею изменений структуры сообществ живых организмов активно обсуждается в мировой литературе (Хански, 2010). Искусственная фрагментация, как и любая антропогенная трансформация местообитаний, идет настолько быстро, что адаптации на уровне вида или популяции во многих случаях не успевают сформироваться и закрепиться, что ведет к необратимым изменениям структуры и жизнеспособности сообществ. Оценить риск таких изменений необходимо как для выявления тонких взаимосвязей организмов со средой и зависимости структуры популяций от внешних и внутривидовых факторов, так и для решения практических вопросов сохранения биологического разнообразия.

Сообщество лесных птиц часто используют как модельный объект для исследования влияния фрагментации на биоценозы. Распространение агроландшафтов в лесной зоне приводит к возникновению на изначально лесных территориях местообитаний, непригодных для обитания лесных видов птиц (Heikkinen et al., 2004; Bennett et al., 2006). Кроме того, птицы характеризуются слабо ограниченной способностью к расселению, а значит, один из возможных механизмов адаптации к изменениям внешней среды — перераспределение в пространстве. Необходимым условием для исследования внутривидовой изменчивости параметров структуры популяции является широкий градиент условий внешней среды, в том числе местообитаний с разной степенью фрагментации (Burton, 2007).

Дьяковский лес — удобная модель для исследования адаптации сообщества лесных птиц к фрагментированному ландшафту по нескольким причинам. Во-первых, он представляет собой островной лесной мас-

сив в подзоне сухих степей, состоящий из лесных колков с разным составом древесно-кустарниковых пород и разного размера — от 0,1 до 10 га и более. Промежутки между колками заняты участками зональной псаммофитно-злаковой степи (Неронов, 2005), непригодными для гнездования лесных видов птиц. В то же время, расстояния между фрагментами леса, как правило, невелики и значительно меньше дистанций послегнездового и предгнездового расселения мелких воробьиных птиц, как перелетных, так и оседлых. Во-вторых, массив леса как таковой хорошо отделен от других лесных участков степными сообществами: в зоне досягаемости находятся лишь монокультурные лесозащитные полосы, видовой состав птиц которых значительно беднее и не может оказывать значительного влияния на видовой состав птиц Дьяковского леса. В-третьих, предполагается реликтовое происхождение Дьяковского леса, т.е. фрагментация ландшафта не была внезапной и мгновенной, как это обычно бывает в случае вырубок, пожаров и других катастрофических воздействий. В совокупности это позволяет предполагать, что структура сообщества лесных птиц в пределах лесного массива адаптирована к условиям фрагментированности типичных для видов местообитаний.

Задача данного исследования – оценить роль фрагментации лесного ландшафта и опушечного эффекта как одного из элементов мозаичности в формировании и поддержании структуры сообщества птиц островного лесного массива, расположенного в подзоне сухих степей Заволжья. В качестве основных модельных видов взята группа мелких лесных птиц — воробьинообразных и дятлообразных – поскольку работа с крупными птицами требует принципиально иных методов учета и подходов к обработке полученных данных.

## Описание района работ

Работа выполнена в Краснокутском районе Саратовской области, на территории Дьяковского леса (с. Дьяковка, 50°31' с.ш., 46°47' в.д.). Материал собран в апреле-августе 2008–2014 гг. Дьяковский лес представляет собой самый южный островной лесной массив Европейской России, состоит из фрагментов («колков») берёзовых (*Betula pendula* Roth.), осиновых (*Populus tremula* L., 1753) и дубовых (*Quercus robur* L., 1753) древостоев. На общей покрытой лесом площади в 8056 га насчитывается более 1100 подобных фрагментарных участков леса. По опушкам колки нередко окаймлены густым бордюром кустарниковых зарослей, состоящим из боярышника обыкновенного (*Crataegus rhipidophylla* Gand.), спиреи городчатой (*Spiraea crenata* L.), терна (*Prunus spinosa* L., 1753). Промежутки между колками заняты открытыми степными участками (Неронов, 2005).

## Сбор и обработка материала

Данные для оценки видового разнообразия птиц отдельных фрагментов леса получены с помощью точечного учета на постоянных участках. Для колков небольшого размера использовали одну учетную точку, в крупных колках учетные точки располагались через каждые 50 м. В течение мая-июня каждый фрагмент был обследован не менее 5 раз. Гнездящиеся на территории колка считались птицы, обнаруженные не менее чем в трех учетах с явными признаками территориального поведения, а также в случае обнаружения гнезда. Проанализирован видовой состав птиц 39 фрагментов, отнесенных к одному из 4 размерных классов («0,1–0,25 га» — 20 фрагментов; «0,25–1 га» — 10 фрагментов; «1–3 га» — 6 фрагментов; «3–10 га» — 3 фрагмента). В качестве основного показателя использовали число видов птиц, обнаруженных на гнездовании в колках каждого размерного класса в течение одного гнездового сезона, данные усреднены по годам. Показателем постоянства состава отдельного фрагмента леса взята доля видов, зарегистрированных в как минимум 4 из 6 сезонов, от общего числа видов, отмеченных на гнездовании в данном фрагменте.

Для оценки влияния опушечного эффекта использованы материалы площадочных учетов на постоянных площадках. Выделено три варианта местообитаний: сплошной лес, опушка и кустарниковые заросли по краям лесных колков. На учетной площадке были случайным образом выделены квадраты трех типов размером 50×50 м: включающие только сплошной лесной массив; включающие лес и опушку; включающие лес, опушку и кустарниковые заросли. Доля лесного местообитания занимала не менее 1/3 площади квадрата. В качестве показателя учитывали число видов, гнездовые участки которых занимают не менее 0,1 площади квадрата. Проанализированы данные по 15 квадратам каждого типа в каждый год.

## Результаты и обсуждение

В пределах модельных лесных участков обнаружено на гнездовании 32 вида воробьиных и дятлообразных птиц: большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*), малый пестрый дятел (*Denrocopos minor*), вертишейка (*Jynx torquilla*), лесной жаворонок (*Lullula arborea*), лесной конек (*Anthus trivialis*), обыкновенный жулан (*Lanius collurio*), иволга (*Oriolus oriolus*), сойка (*Garrulus glandarius*), садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum*), зеленая пересмешка (*Hippolais icterina*), северная бормотушка (*Hippolais caligata*), садовая славка (*Sylvia borin*), серая славка (*Sylvia communis*), славка-завирушка (*Sylvia curruca*), теньковка (*Phylloscopus collibya*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), мухоловка-белошей-

ка (*Ficedula albicollis*) серая мухоловка (*Muscicapa striata*), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*), обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia*), варакушка (*Luscinia svecica*), певчий дрозд (*Turdus philomelos*), черный дрозд (*Turdus merula*), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus*), лазоревка (*Parus caeruleus*), большая синица (*Parus major*), полевой воробей (*Passer domesticus*), зяблик (*Fringilla coelebs*), зеленушка (*Chloris chloris*), черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*), дубонос (*Coccostraustes coccostraustes*), обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*).

По результатам исследований выявлена связь видового богатства птиц с площадью фрагмента леса (рис. 1). При этом видовое разнообразие значительно увеличивается при увеличении площади фрагмента до 1 га, а затем увеличение числа видов незначительно и находится в пределах межгодового разброса. Важно отметить, что ни для одного вида увеличение размеров колка не служит препятствием, поскольку в самых крупных колках на гнездовании зарегистрированы все виды. Таким образом, для сообщества мелких лесных птиц важной оказывается мелко-масштабная фрагментация, отрицательно сказывающаяся на разнообразии видов.

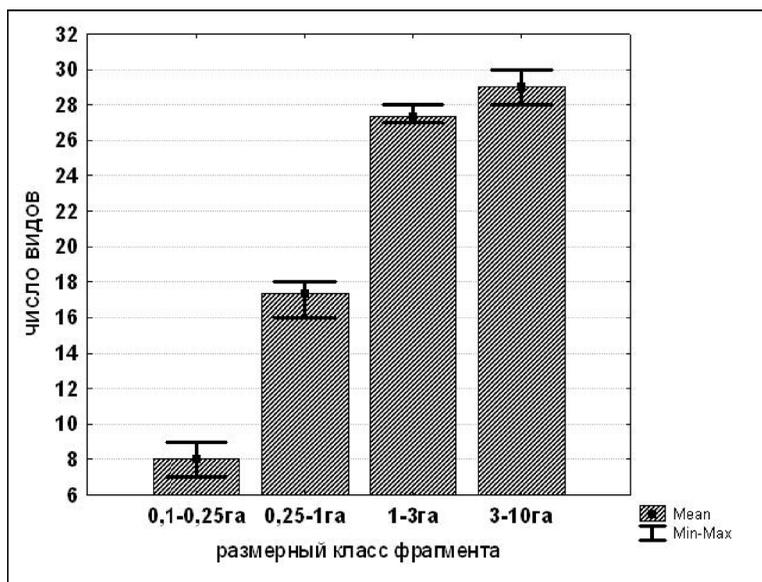


Рис. 1. Зависимость числа гнездящихся видов птиц от размера фрагмента леса.

Постоянство видового состава птиц отдельных фрагментов леса также зависит от их площади. В качестве показателя выбрана доля видов, зарегистрированных в 4 из 6 лет учетов от общего числа видов, гнездящихся в колке. Однофакторный дисперсионный анализ обнаруживает достоверные различия ( $p < 0,05$ ) между всеми размерными классами колков, кроме двух самых крупных. Следовательно, при условии мелкомасштабной фрагментации лишь очень ограниченное число видов может поддерживать из года в год стабильную численность гнездовой популяции. В большинстве своем это виды опушечного комплекса, такие как серая славка, обыкновенная овсянка, лесной конек, лесной жаворонок.

Влияние мозаичности лесного ландшафта, т.е. сложной структуры местообитания, состоящего из отдельных элементов с разными условиями, на биоразнообразие можно рассматривать с двух позиций. Во-первых, само по себе обилие микроместообитаний предоставляет необходимые условия для большего числа видов с разными экологическими требованиями. Как показали наши исследования (Батова, Рыженкова, 2012), видовой состав птиц Дьяковского леса значительно богаче, чем в монокультурных лесополосах в районе проведения работ. Второй фактор, влияющий на сообщество гнездящихся видов — наличие экотонных местообитаний, привлекающих птиц опушечного комплекса. Опушечный эффект, как правило, увеличивает видовое разнообразие за счет, во-первых, усложнения вертикальной структуры растительности, и, во-вторых, привлечения видов-специалистов экотонных местообитаний (Коровин, 2007). В Дьяковском лесу наличие в учетном квадрате опушки достоверно (t-критерий Стьюдента,  $p < 0,001$ ) увеличивает разнообразие видов в нем. При этом в квадратах, включающих три местообитания, дальнейшего увеличения видового богатства птиц не происходит: оно даже несколько ниже, чем в квадратах «лес–опушка», хотя различия недостоверны (t-критерий Стьюдента,  $p < 0,4$ ). Тем не менее, видовое богатство этих фрагментов достоверно выше, чем чисто лесных.

Рассматривая полученные результаты с точки зрения отдельных экологических групп, выяснили, что увеличение видового богатства в квадратах «лес–опушка» происходит за счет видов, на всем пространстве ареала приуроченных к экотонам, таких как лесной конек, обыкновенная овсянка, теньковка. В то же время, виды, обитающие преимущественно внутри леса, такие как певчий и черный дрозды, серая мухоловка, горихвостка и др., не избегают близости опушек, хотя их участки и занимают, как правило, лесную часть учетного квадрата. В квадратах «лес–опушка–кустарник» происходят значимые изменения видового состава гнездящихся птиц. Поскольку во включающих опушку с полосой кустарниковых зарослей учетных квадратах на собственно лесную часть прихо-

дится не более половины площади, типичные лесные виды реже используют эту территорию. Значительная часть лесных видов-специалистов, таких, как дрозды, мухоловки, пересмешка и т.д., практически не гнездится здесь. В то же время полосы кустарников привлекают птиц кустарниковых зарослей, в первую очередь, серую славку, садовую камышевку, бормотушку и жулана. В лесную часть колка участки этих видов практически не заходят, даже если фрагмент леса размером всего 0,25–0,5 га. При этом гнезда могут располагаться как в самой полосе кустарников, так и на опушке, редко глубже 3–5 м внутрь леса, но для кормежки эти птицы используют преимущественно кустарниковые заросли, расположенные на открытом пространстве, а не под пологом леса. В целом можно утверждать, что наличие опушек, как относительно простой структуры, так и сложных, с полосой кустарника по краю, значительно увеличивает видовое разнообразие мелких лесных птиц.

## **Заключение**

Естественная фрагментация лесного ландшафта, свойственная Дьяковскому лесу, оказывает разнонаправленное влияние на разнообразие мелких лесных птиц. С одной стороны, уменьшение размера фрагмента леса вызывает уменьшение числа видов, способных использовать его в качестве гнездового участка. Критическим следует считать уменьшение фрагмента до 1 га — при этом видовое богатство падает в два и более раз. Также снижается и стабильность видового состава каждого фрагмента, т.е. мелких лесных колков достаточно для поддержания устойчивой гнездящейся популяции лишь очень ограниченного числа видов. Максимальное увеличение размеров фрагмента, известное для Дьяковского леса, не вызывает исчезновения отдельных видов, как этого можно было бы ожидать.

В то же время, возникающее в этих условиях разнообразие экотонных местообитаний сложной вертикальной структуры, несомненно, повышает как видовое богатство, так и разнообразие птиц, гнездящихся в Дьяковском лесу. Помимо чисто лесных видов, таких, как дятлы, мухоловки, синицы, которые за пределами лесного массива в районе исследований встречаются лишь в приречных местообитаниях р. Еруслан и, значительно реже, в лесополосах, здесь широко представлены и другие экологические группы. Так, группа опушечных видов, куда входят, прежде всего, теньковка, обыкновенная овсянка, лесной конек, лесной жаворонок и другие, достигает в пределах Дьяковского леса высокой численности, тогда как в окрестных степных ландшафтах практически не встречается. Кроме того, кустарниковый бордюры привлекает целый ряд видов, не встречающихся внутри лесных колков, таких как обыкновенный жулан и бормотушка.

Максимальное и устойчивое разнообразие видов достигается в крупных (более 1 га) фрагментах с хорошо выраженной опушкой и кустарниковым бордюром. Как уменьшение размеров фрагмента (в том числе и искусственное путем рубок), так и разрушение структуры опушечного комплекса, приводит к резкому сокращению видового богатства мелких лесных птиц в пределах островного лесного массива, расположенного на юге степной зоны Заволжья.

## **Благодарности**

Автор искренне благодарен участникам экспедиций ИПЭЭ РАН за помощь в сборе обширного фактического материала, особенно Н.В. Волковой, Л.А. Немченко М.А. Суховой, Е.Н. Рыженковой, Е.А. Ильютю и другим. Работа выполнена при поддержке программы «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» Президиума РАН.

## **Список литературы**

- Батова О.Н., Рыженкова Е.Н.* 2012. Структура населения птиц островного лесного массива в зоне сухих степей (Саратовское Заволжье) // Матер. VI Межд. симпоз. «Степи Северной Евразии» С. 100–103.
- Коровин В.А.* 2007. Опушечный эффект и его роль в формировании пространственной структуры населения птиц агроландшафта // Сиб. экол. журн. Т. 14, № 4. С. 577–586.
- Неронов В.В.* 2005. Роль островных лесов в формировании фауны млекопитающих сухостепных ландшафтов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110, № 4. С. 34–40.
- Хански И.* 2010. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местобитаний. М.: Т-во науч. изданий КМК. 340 с.
- Bennett A.F., Radford J.T., Haslem A.* 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments // Biol. Conserv. Vol. 133. P. 250–264.
- Burton N.* 2007. Influences of restock age and habitat patchiness on Tree Pipits *Anthus trivialis* breeding in Breckland pine plantations // Ibis. Vol. 149. P. 193–204.
- Heikkinen R.K., Luoto M., Virkkala R., Rainio K.* 2004. Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic // J. Appl. Ecol. Vol. 41. P. 824–835.

# ГНЕЗДОВОЙ ПАРАЗИТИЗМ ПТИЦ

**И.Р. Бёме**

*Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова*

## AVIAN BROOD PARASITISM

**I.R. Beme**

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty*

*E-mail: irbeme@mail.ru*

Гнездовой паразитизм у птиц — это специфическое репродуктивное поведение, при котором самка подкидывает оплодотворенные яйца в чужие гнезда, не насиживает кладку и не кормит птенцов. Вероятно, гнездовой паразитизм независимо возник в 8 группах птиц. В настоящее время такой способ размножения известен у 84 видов птиц, относящихся к пяти семействам и четырем отрядам.

Гнездовой паразитизм часто используют в качестве модели для исследования гонки вооружений и ко-эволюции в природе. Это можно представить таким образом. В ходе эволюции паразитирующий вид начинает использовать для подкладки яиц нового хозяина, птица-хозяин страдает от этого. Затем хозяева развивают способность распознавать чужие яйца и удалять их из гнезда. Птицы-паразиты все лучше мимикрируют яйца хозяев, а хозяева все лучше их идентифицируют. Этот упрощенный сценарий не всегда подходит для разных видов. Кроме того, гнездовой паразитизм у разных видов отражает различные эволюционные стадии, на которых находятся хозяева и паразиты, а также совершенно разные траектории ко-эволюции (Stevens, 2013). До недавнего времени внимание исследователей в основном привлекал вопрос, как виды-паразиты способны обмануть птиц-хозяев, подкладывая им в гнезда яйца, схожие по окраске и форме с их собственными. И как птицы-хозяева способны избегать такую опасность.

Однако уже А.Н. Промптов (Промптов, Лукина, 1940) и Пайна (Payne, 1977) говорили, что не только на стадии яйца происходит обман приемных родителей. Птенцы птиц-паразитов способны мимикрировать пищевое поведение птенцов птиц-хозяев и копировать голоса их птенцов.

Удивительно что, хотя обычно птенцы кукушки совсем не похожи на птенцов хозяев, они не отвергаются. Было высказано предположение, что если хозяева вырастили птенца-паразита в своей первой попытке размножения, они заимпринтировали птенца кукушки как своего собственного. В последующем они отвергли бы всех своих птенцов. Считалось, что эта элегантная идея применима ко всем гнездовым паразитам. Одна-

ко у некоторых австралийских видов-хозяев австралийских кукушек отторжение птенцов все-таки происходит. Так, почему эти системы различаются и действительно ли здесь мы сталкиваемся с феноменом импринтинга пока неясно (Lotem, 1993).

Наименее изученным остается вопрос, как птенцы-подкидыши впоследствии распознают сородичей в рамках поиска партнера и размножения и при этом избегают научения от приемных родителей.

Птенцы птиц-паразитов обладают рядом приспособлений, чтобы получить как можно больше пищи. Они, как правило, используют чрезвычайно громкие позывы и заметные демонстрации (включая яркие цвета ротовой полости). Вокализации птенцов часто напоминают звуки выпрашивания пищи не одного, а целого выводка птенцов хозяина. Это, вероятно, не истинная мимикрия, такое поведение скорее может рассматриваться как «сверхстимул», который особенно эффективно стимулирует хозяев приносить больше пищи. В любом случае эксперименты с воспроизведением таких позывов показывают, что они важны для увеличения частоты посещения гнезда приемным родителем.

Птенцы птиц-паразитов способны мимикрировать пищевое поведение птенцов птиц-хозяев и копировать голоса их птенцов. Птенцы золотистой бронзовой кукушки *Chalcites basalis* могут изменять свои позывы в зависимости от того, в чье гнездо они попадают. Эта кукушка паразитирует на двух видах птиц: прекрасном расписном малюре (*Malurus cyaneus*), птенцы которого издают нечто похожее на короткое «чип-чип»; и на шипоклювках (*Acanthizidae*), издающих совсем другой, протяжный и скрежещущий звук. По мнению Н. Лэнгмор (Langmore et al., 2008), подстройка диапазона частот заложена в кукушках на генетическом уровне. Когда они понимают, что им не достаётся корм, они начинают пробовать другие варианты. Кукушата довольно быстро смогли настроиться на нужную волну, даже никогда не слышав «детей» той птицы, в гнездо которой их подкинули.

Птенцы трупиаала обычно не выбрасывают птенцов птицы-хозяина из гнезда, но вместо этого активно сражаются с ними. У небольших по размеру видов хозяев птенцы часто умирают от голода, тогда как в гнездах более крупных видов все птенцы могут выжить. В отличие от обыкновенной кукушки, которая убивает птенцов хозяев, чтобы уменьшить конкуренцию, бурые трупиаалы, извлекают выгоду, сохраняя птенцов хозяина в гнезде, потому что это обеспечивает высокий уровень активности родителей. Более крупный птенец птицы паразита способен получать корма, чем птенец-хозяин (Stivens, 2013).

Когда яйцо птицы (непаразита) подкладывали в чужое гнездо, вылупившийся птенец перенимал поведенческие привычки и песни вида-вос-

питателя (Нумеров, 2003). В будущем у таких птиц возникали проблемы с поиском пары. У птиц облигатных паразитов таких проблем не возникает, они сохраняют свои видовые особенности. Был исследован мозг буроголового коровьего трупяла (*Moloturus ater*), который является облигатным гнездовым паразитом (Lynch et al., 2017). Было обнаружено, что опознание сородичей у трупялов обеспечивает специфический «пароль» — своеобразное врожденное щебетание, не требующее научения. При этом за восприятие такого щебетания должны отвечать определенные участки слуховой зоны переднего мозга. Таким образом, гнездовой паразитизм до сих пор остается одной из самых удивительных стратегий размножений птиц и до сих пор не сложилось единого мнения о происхождении и выгоде такого способа размножения.

### Список литературы

- Нумеров А.Д. 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц // Воронеж. 515 с.
- Промитов А.П., Лукина Е.В. 1940. О биологических взаимоотношениях кукушки и некоторых видов птиц, ее воспитателей // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 49. Вып. 5–6.
- Langmore N.E., Maurer G., Adcock G.J., Kilner R.M. 2008. Socially acquired host-specific mimicry and the evolution of host races in Horsfield's bronze-cuckoo *Chalcites basalis* // *Evolution*. Vol. 62. P. 1689–1699.
- Lynch K.S., Gaglio A., Tyler E., Coculo J, Louder M.I.M., Hauber M.E. 2017. A neural basis for password-based species recognition in an avian brood parasite // *J. Exp. Biol.* No.7. P. 2345–2353.
- Payne R.B. 1977. The ecology of brood parasitism in birds // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* P. 1–28.
- Lotem A. 1993. Learning to recognize nestlings is maladaptive for cuckoo *Cuculus canorus* hosts // *Nature*. No. 362. P. 743–745
- Stevens M. 2013. Bird brood parasitism // *Current Biology*. Vol. 23. No. 20. P. r909–r913

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ЛЕЙКОЦИТАРНОЙ ФОРМУЛЫ,  
МАССЫ ТЕЛА, ЖИРОВЫХ РЕЗЕРВОВ И  
СОСТОЯНИЯ ГРУДНОГО МУСКУЛА У БОЛЬШОЙ  
СИНИЦЫ (*PARUS MAJOR*)**

**М.С. Березанцева, А.В. Спиридонов**

*Российский государственный педагогический университет  
им. А.И. Герцена*

**RELATIONSHIP BETWEEN LEUKOCYTE PROFILE,  
BODY WEIGHT, FAT RESERVES AND BREAST  
MUSCLE SCORE IN GREAT TITS (*PARUS MAJOR*)**

**M.S. Berezantseva, A.V. Spiridonov**

*Herzen State Pedagogical University of Russia  
E-mail: vassavelev@yandex.ru*

Лейкоцитарная формула (ЛФ) — количество и процентное соотношение разных типов лейкоцитов в крови. У птиц лейкоцитарная формула может изменяться в зависимости от различных эндогенных и экзогенных факторов: стадии годового цикла, температуры окружающей среды, наличия пищи и воды, инфекционных и паразитических заболеваний, а также множества других (Owen, Moore 2006, 2008; Gross, Siegel, 1986; Pap et al., 2010 и др.). На лейкоцитарную формулу влияет концентрация глюкокортикоидов, гормонов, выделяющихся при развитии стрессовой реакции. При их выработке происходит стимуляция выхода гетерофилов из костного мозга в кровяное русло и депонирование лимфоцитов в лимфатических узлах, селезёнке и костном мозге, в результате чего меняется отношение гетерофилов к лимфоцитам (Н:Л). Считается, что изменения лейкоцитарной формулы происходят значительно медленнее, чем изменение концентрации кортикостерона в крови (Davis et al., 2008). Это позволяет использовать Н:Л в качестве показателя долговременного стресса и показателя общего физиологического состояния. Есть ли взаимосвязь между изменениями лейкоцитарной формулы и другими показателями физиологического состояния, такими как масса тела, жировые резервы, состояние грудного мускула, представляется важным для понимания физиологических процессов, происходящих в популяциях. Для данного исследования была выбрана большая синица — многочисленный модельный вид.

Отлов больших синиц проводили в двух местах г. Санкт-Петербурга: на территории Павловска (Пушкинский район) и на территории Летнего

сада (Центральный район). Для отлова использовали стандартные паутинные сети и специальные ловушки (бойки). Всех отловленных птиц кольцевали и измеряли длину крыла с точностью до 0,1 см. Жировые резервы в подкожных жировых депо оценивали по 9-балльной системе (Bairlein, 1995), индекс грудной мускулатуры (по 4-балльной шкале), и вес с точностью до 0,1 г. Для приготовления мазков кровь (5–15 мкл) отбирали в микрокапилляры из плечевой вены. Зафиксированные мазки окрашивали по Романовскому-Гимзе в течение часа. Для предварительного анализа были использованы пробы (n=21), полученные в феврале и марте 2017 (n=10) и 2018 (n=11) гг.

Масса тела отловленных больших синиц варьировала от 16,7 до 20,7 г, и составила в среднем  $18,9 \pm 0,9$  (SD) г. Для выявления различий между годами использовался индекс состояния (отношение массы тела к длине крыла). Индекс состояния больших синиц в 2017 г. (среднее  $\pm$  SD,  $0,256 \pm 0,008$ ) был достоверно выше, чем в 2018 г. (среднее  $\pm$  SD,  $0,245 \pm 0,012$ ; Манн-Уитни тест:  $U=22,5$ ,  $p=0,04$ ).

Значение балла жирности у всех отловленных за 2017-2018 гг. варьировало от 2 до 5, медиана равнялась 3. Достоверных различий в балле жирности между птицами, отловленными в 2017 и в 2018 гг. не обнаружено (Манн-Уитни тест:  $U=51$ ,  $p=0,77$ ). Балльный показатель грудного мускула у всех отловленных за 2017–2018 гг. варьировал от 1 до 3, медиана равнялась 2. Достоверных различий между птицами, отловленными в 2017 и в 2018 гг., также обнаружено не было (Манн-Уитни тест:  $U=60$ ,  $p=0,84$ ).

ЛФ: Общее количество лейкоцитов (относительно 10000 эритроцитов) варьировало от 12,0 до 46,1 и в среднем составило  $22,4 \pm 9,7$  (SD). Различий между 2017 и 2018 гг. не наблюдалось (Манн-Уитни тест:  $U=40$ ,  $p=0,48$ ). Значение отношения гетерофилов к лимфоцитам у птиц, пойманных в 2017–2018 гг. варьировало от 0,22 до 0,41 и в среднем составило  $0,2 \pm 0,104$  (SD). Различий между 2017 и 2018 гг. не наблюдалось (Манн-Уитни тест:  $U=40$ ,  $p=0,46$ ).

Для оценки зависимости между 1) общим количеством лейкоцитов, 2) отношением гетерофилов к лимфоцитам и 3) индексом состояния, 4) баллом жирности 5) баллом мускула использовали коэффициент корреляции Спирмена.

Для рассмотренной выборки статистически значимой корреляции между исследуемыми параметрами выявлено не было. При оценке связи между баллом жирности и общим количеством лейкоцитов отмечена слабая тенденция снижения количества лейкоцитов с увеличением балла жирности. Аналогично, при анализе значений балла мускула и общего количества лимфоцитов была отмечена слабая отрицательная корреля-

ция. Связь находится на грани статистической значимости, т.е. у птиц с большим баллом мускула наблюдались низкие значения общего количества лейкоцитов. Для выборки 2018 г. была обнаружена положительная связь для отношения числа гетерофилов к лейкоцитам и значениями балла мускула и жирности. В 2017 г. наблюдалась статистически незначимая положительная тенденция к увеличению отношения числа гетерофилов к лимфоцитам с увеличением индекса состояния. Наши выводы являются предварительными в связи с небольшим объемом выборки. Связь между лейкоцитарной? формулой и другими показателями физиологического и энергетического состояния требует дальнейшего изучения.

### **Список литературы**

- Bairlein F. et al.* 1995. Manual of Field Methods. P. 14–18
- Davis, A.K., Maney D.L., Maerz J.C.* 2008. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: A review for ecologists // *Functional Ecology*. Vol.22. No. 5. P. 760–772.
- Gross W.B., Siegel P.B.* 1986. Effects of Initial and Second Periods of Fasting on Heterophil // *Lymphocyte Ratios and Body Weight* // *Avian diseases*. Vol. 30. No. 2. P. 345–346.
- Owen J.C., Moore F.R.* 2006. Seasonal differences in immunological condition of three species of thrushes // *Condor*. Vol. 108. No. 2. P. 389–398.
- Owen J.C., Moore F.R.* 2008. Swainson's thrushes in migratory disposition exhibit reduced immune function // *J. Ethol*. Vol. 26. No. 3. P. 383–388.
- Pap P.L., Vágási C.I., Tökölyi J., Czirják G.Á., Barta Z.* 2010. Variation in haematological indices and immune function during the annual cycle in the Great Tit *Parus major* // *Ardea*. Vol. 98. No. 1. P. 105–112.

# НАХОДКА КЛОБУЧКА XV в. НА ТЕРРИТОРИИ КАЗАНСКОГО КРЕМЛЯ

Л.Ф. Богатова<sup>1</sup>, И.Р. Еналеев<sup>2</sup>, Р.Р. Валиев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт археологии им. А.Х. Халикова АН РТ;

<sup>2</sup> НКО «Русский сокол»

## A FIND OF FALCONRY HOOT (15th CENTURY) FROM THE TERRITORY OF KAZAN KREMLIN

L.F. Bogatova<sup>1</sup>, I.R. Enaleev<sup>2</sup>, R.R. Valiev<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Archaeology of Tatarstan Academy of Science;

<sup>2</sup> NKO "Russion falcon"

E-mail: linafeliksovna@mail.ru

Для содержания, обучения и использования ловчих птиц требовался определенный инвентарь (присады, путы, колокольцы, вертлюги, клубочки и др.). Клубочок (специальный шлем из кожи или бархата) применялся для того, чтобы временно лишить птицу возможности видеть. На голове птицы клубочки удерживались с помощью ремня, который крепился на руке вместе с путцами (ремешками, закрепленными на цевке). Правила охоты, сформировавшиеся в глубокой древности, способствовали неизменности инвентаря, что подтверждается этнографическими сведениями и археологическими находками. Тип кроя клубочка оставался на протяжении веков практически неизменным (Федоров и др., 2011).

Материалом настоящей работы послужил кожаный клубочок, обнаруженный в 2000 г. во время археологических исследований на территории Казанского кремля. Он происходит с раскопа XIII, заложенного у подошвы склона в восточной части Кремлевского холма. На раскопе выявлена деревянная улично-усадебная застройка ханского периода (середина XV – первая половина XVI вв.) с сохранившимися жилыми домами, хозяйственными постройками, ремесленными мастерскими, оградами, уличными настилами и прочими объектами. Клубочок обнаружен в культурном слое, у одного из объектов (сооружение 26), обозначенного исследователями как жилой дом (Набиуллин, 2001). В ходе работы по восстановлению артефакта было проведено исследование по технологии идентификации видовой принадлежности археологических объектов из кожи методом оптической микроскопии, разработанной на базе КНИТУ и Института археологии им. А.Х. Халикова АН РТ (Богатова, 2014). Полученные микрофотографии сравнивались и сопоставлялись с микрофотографиями, содержащимися в каталоге кожаной ткани<sup>1</sup> различной видовой принадлежности.

<sup>1</sup> Совокупность всех слоев шкуры, *прим.ред.*



**Рис. 1.** Клобучок после процесса консервации.



**Рис. 2.** Клобучок при поступлении в реставрационно-аналитическую лабораторию Института археологии им. А.Х. Халикова АН РТ.

В 2015 г. клобучок поступил в реставрационно-аналитическую лабораторию Института археологии им. А.Х. Халикова АН РТ. Работа по восстановлению редкой находки началась с органолептического осмотра, т.к. предмет долгое время находился в хранилище. Его состояние можно было оценить, как удовлетворительное. Кожа была сухой, жесткой в мелких трещинах, первоначальная форма не просматривалась (рис. 2). Такое состояние было вызвано с одной стороны разрушением при многовековом нахождении в культурном слое с затрудненным доступом кислорода

и отсутствием резких перепадов температуры и влажности (Bowes, Raistrick, 1967), а с другой — при ускорении процесса разрушения при извлечении из почвы (Stambolov, 1969). При просачивании воды в грунт кожа подвергалась вымыванию и распаду танина, что вело к ее раздубливанию (Кутянин, 1956).

Восстановление уникального артефакта проходило в две стадии. Первой стадией была консервация, цель которой — восстановить физико-механические свойства объекта. Она проводилась по технологии реставрации археологической кожи с помощью полиэтиленгликоля по рекомендациям художника-реставратора высшей категории Н.П. Синицыной (2007). Предмет был очищен механически с помощью дистиллированной воды и мягких флейцев<sup>1</sup>. Далее клубочок поместили в водный раствор низкомолекулярного полиэтиленгликоля (ПЭГ400). При этом консервант диффундировал в объем кожаной ткани. После извлечения из раствора объект поместили в морозильную камеру для криогенной сушки<sup>2</sup> в течение приблизительно 3 недель. Затем артефакт поместили в водный раствор низкомолекулярного и высокомолекулярного полиэтиленгликоля для пластификации кожаной ткани. Процесс консервации сочли завершенным, когда кожаная ткань объекта достигла состояния пластичности (рис. 2). В данном случае, учитывая не очень хорошее состояние кожи, процесс проводили два года.



**Рис. 3.** Утраты кожаной ткани.

<sup>1</sup> Плоских широких кистей, *прим. ред.*

<sup>2</sup> Процесса, в котором для удаления влаги применяется метод понижения температуры, *прим. ред.*

Второй стадией была непосредственно реставрация, цель которой — придать объекту экспозиционный вид. Она началась с прессования клубочка, т.к. при долгом пребывании в культурном слое объект потерял свою первоначальную форму, появились заломы. С клубочка сняли выкройку, что помогло выявить утраты кожи и в дальнейшем их восстановить. В данном случае, утраты были незначительными, что является большой редкостью (рис. 3). Перед тем как провести монтаж, объекту придали первоначальную форму, поместив его на воссозданную. Все швы были сохранены и выполнены вощеной хлопковой нитью.

Клубочок первоначально был выкроен из цельного листа кожи крупного рогатого скота хорошего качества толщиной 1,7 мм, которая подвергалась таннидному дублению<sup>1</sup>. Длина раскроя 14,4 см, ширина 8,9 см (рис. 1). При сборке заготовка сгибалась посередине мереей<sup>2</sup> вовнутрь, и торцы сшивались тачным швом в одну строчку<sup>3</sup>. При таком сшивании краев место шва не доставляет беспокойства птице. По нижнему краю имелись прорезы, куда продевался ремешок для стягивания. На другой стороне был выкроен треугольный вырез для продевания клюва пернатого. В готовом виде клубочок представлял прямоугольный футляр размерами 6,9 x 6,7 см (рис. 1). Однако, изначальный размер клубочка мог отличаться от современного, так как в процессе хранения в музейных фондах произошло усыхание кожи.

Судя по размеру данного клубочка, он использовался при охоте с такими ловчими птицами как ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), сокола балобан (*Falco cherrug*) и кречет (*F. gyrfalco*). В отличие от современных клубочков, данный образец интересен своими уникальными особенностями.

Судя по отсутствию специальных крепежных отверстий в центре выкройки, на нем не было так называемого «султанчика», который изготавливается из тонких полосок кожи и небольших перьев различных видов птиц. Султанчик придает клубочку эстетичный вид, а также используется для его надевания и снятия с головы ловчей птицы.

Найденный клубочок имеет как отверстия для кожаных затяжек на затылке птицы, так и аналогичные отверстия для затягивания клубочка под клювом. Как в современных клубочках, так и в клубочках времен расцвета соколиной охоты на Руси периода правления царей Ивана Гроз-

---

<sup>1</sup> Обработка голя растворами растительных дубильных веществ, *прим ред.*

<sup>2</sup> Рисунком на коже, *прим ред.*

<sup>3</sup> Края скрепляемых деталей были наложены один на другой лицевыми или изнаночными сторонами и сшиты однорядной строчкой; затем скрепленные детали были развернуты в одной плоскости, т. е. одна деталь повернута относительно другой на 180° (*прим ред.*).

ного и Алексея Михайловича, клобучки затягивались только сзади (Дементьев, 1935, 1951). Нам не удалось найти в специальной литературе ссылок, указывающих на наличие затяжек клобучков под клювом птицы.

Археологические находки клобучков известны с раскопок Московского кремля (Осипов, 2009) и Новгорода Великого (Федоров и др., 2011.). Московский клобучок происходит с постройки второй половины XVI в. и изготовлен в виде шапочки с затяжкой сзади. В Новгороде выявлено семь клобучков, которые происходят из напластований конца XIII – середины XV вв. На Руси охота ловчими птицами не являлась промыслом, занятие соколиной охотой и содержание птиц могли себе позволить только представители феодальной верхушки (Федоров и др., 2011).

Артефакты подобного рода являются редкими и представительными находками. Их изготавливали на заказ единичными экземплярами. Казанский клобучок, скорее всего, принадлежал представителю местной знати ханского периода, который участвовал в соколиной охоте, и мог обеспечивать содержание ловчих птиц.

## Список литературы

- Богатова Л.Ф., Кулецов Г.Н., Степин С.Н. 2014. Разработка методики идентификации археологических объектов из кожевенных материалов // Вестн. Казан. технол. ун-та. № 19. 70 с.
- Дементьев Г.П. 1935. Охота с ловчими птицами М.: КОИЗ. 95 с.
- Дементьев Г.П. 1951. Сокола-кречеты М.: МОИП. 187с.
- Кутянин Г.И. 1956. Исследование физико-химических свойств кожи. М. 39 с.
- Набиуллин Н.Г. 2001. Охранно-спасательные раскопки в северо-восточной части Казанского кремля (раскоп XIII) // Археологические открытия в Татарстане: 2000 год. Казань: Изд-во «Мастер-Лайн». С. 20–23.
- Набиуллин Н.Г. 2004. Новые данные по археологии средневековой Казани (обзор материалов некоторых охранно-спасательных раскопов) // Татарская археология (Казанское и другие татарские ханства: археология, эпиграфика и искусство). № 1–2 (10–11). Казань. С. 32–46.
- Осипов Д.О. 2009. Из истории великокняжеских и царских «потех» (по материалам раскопок в Московском Кремле) // Археология Подмосковья. С. 237–250.
- Синицина Н.П., Соломатина Н.В. 2007. Реставрация кожаных предметов археологического происхождения. М.: Всеросс. худож. научно-реставрац. центр, Гос. исторический музей. 39 с.
- Федоров В.М., Матехина Т.С., Осипов Д.О. 2011. К истории соколиной охоты в Новгородской земле // Зап. Ин-та истории матер. культ. № 6. СПб. С. 199–211.
- Bowes J.H., Raistrick A.S. 1967. The action of heat and moisture on leather part IV: degradation of the collagen // J. Amer. Leather Chemists Assoc. Vol. 62. No. 4. P. 240–257.
- Stambolov T. 1969. Manufacture, Deterioration and Preservation of Leather. A Literature Survey of Theoretical Aspects and Ancient Techniques // ICOM. Plenary Meeting., Amsterdam. 98 p.

**ПУТИ СОХРАНЕНИЯ ОРНИТОФАУНЫ  
КУРГАЛЬСКОГО ЗАКАЗНИКА В СВЯЗИ СО  
СТРОИТЕЛЬСТВОМ ГАЗОПРОВОДА «СЕВЕРНЫЙ  
ПОТОК – 2»**

**Ю.Н. Бубличенко**

*Санкт-Петербургский научный центр РАН*

**WAYS TO CONSERVE THE AVIFAUNA OF  
KURGALSKY RESERVE IN CONNECTION WITH GAS  
PIPELINE “NORDSTREAM 2” CONSTRUCTION**

**J.N. Bublichenko**

*Saint-Petersburg Research Centre of Russian Academy of Sciences*

*E-mail: julandb@mail.ru*

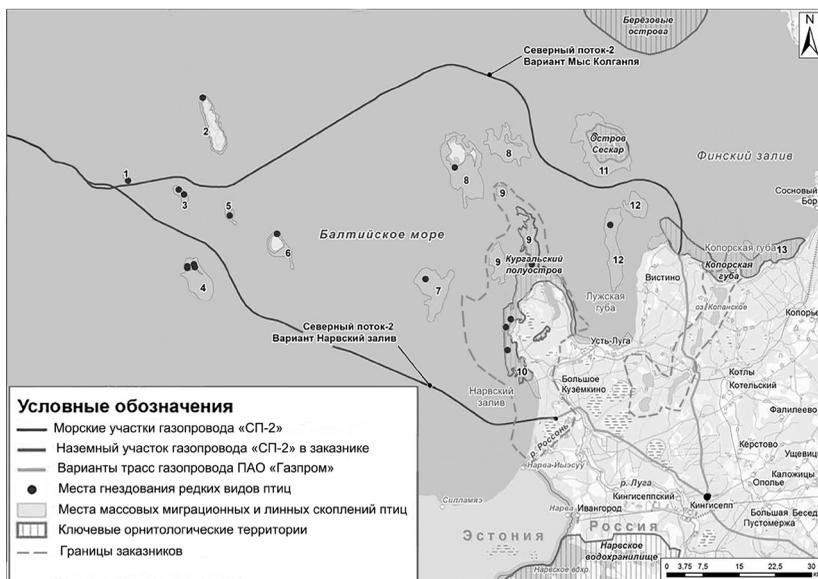
В числе ООПТ Ленинградской области федерального и регионального значения имеется всего пять водно-болотных угодий, номинированных в рамках Конвенции о водно-болотных угодьях, имеющих международное значение (Рамсарская Конвенция). Одной из таких территорий является региональный заказник «Кургальский», который был изначально основан в 1975 г. как охотничий. С 2000 г. этой территории был придан статус Государственного природного комплексного заказника, а в 2009 г. Правительством Российской Федерации он официально номинирован в сеть охраняемых районов Балтийского моря. Заказник расположен в Кингисеппском районе в 45 км к северо-западу от г. Кингисеппа. Он включает полуостров Кургальский, а также прилегающую акваторию Финского залива с островами Кургальского и Тискольского рифов, островом Реймосар и другими; в современных границах заказник занимает 59 950 га, в том числе 38 400 га акватории Финского залива и 848 га акватории озер. Здесь зарегистрировано более 230 видов птиц (около 80% всей орнитофауны Ленинградской обл.), из которых гнездятся более 110 видов, а более 40 включены в Красные книги различных рангов.

---

«Nord Stream 2 AG» подтвердила, что начала строительство в природном заказнике «Кургальский» до получения всех необходимых разрешений. Как пояснили в Nord Stream 2 AG, ведутся исключительно изыскательские работы, с применением ограниченного количества техники. По их словам, они не беспокоят флору и фауну. <https://www.fontanka.ru/2018/05/16/016/?feed>. Согласно методикам, утверждённым Минприроды, ущерб природе Кургальского заказника от строительства составил 2,16 миллиона рублей <http://www.greenpeace.org/russia/ru/news/blogs/green-planet/2/blog/61606/>. Тем не менее, создан чрезвычайно важный прецедент конструктивного диалога природопользователей и специалистов по охране природы. *Прим. ред.*

«Северный поток – 2» — новый экспортный газопровод из России в Европу через Балтийское море. Решение о создании новой ветви газопровода было основано на успешном опыте строительства и эксплуатации газопровода «Северный поток». В октябре 2012 г. были рассмотрены предварительные результаты технико-экономического исследования строительства третьей и четвертой ниток газопровода, в результате чего было принято решение о строительстве нового газопровода, который, так же, как и действующий, должен напрямую связать Россию и европейских потребителей, обеспечив поставки российского газа в Европу. Позже проект получил название «Северный поток – 2».

Первый газопровод — «Северный поток» — проходит в Ленинградской области через Карельский перешеек в непосредственной близости от ООПТ «Раковые озера» и «Гонтовое болото», однако при его строительстве удалось не затронуть границы заказников. Иная ситуация сложилась при проектировании строительства газопровода «Северный поток – 2»; технически возможные пути его выхода в акваторию Финского залива на западе Ленинградской области неизбежно пересекают один из двух за-



**Рис. 1.** Схема альтернативных вариантов прокладки газопровода «Северный поток-2».

Места массовых миграционных и линных скоплений птиц: 1 — о. Родшер; 2 — о. Гогланд; 3 — о-ва Виргиньи; 4 — о. Малый Тютерс; 5 — банка Виккала; 6 — о. Большой Тютерс; 7 — о. Вигрунд; 8 — о-ва Мощный (слева) и Малый; 9 — Кургальский Риф; 10 — Западный берег Кургальского п-ова; 11 — о. Сескар; 12 — банки Велитамаала и Веструнд; 13- мелководья Копорской губы.

казников — «Котельский» или «Кургальский». Для минимизации ущерба природным комплексам побережья и акватории залива были рассмотрены оба варианта (рис. 1).

Ботанический заказник «Котельский» был создан в 1976 г. с целью сохранения дубрав с комплексом редких неморальных растений, а также озер с реликтовой альгофлорой. Заказник расположен в Кингисеппском районе; его площадь в современных границах составляет 16 146,3 га, в том числе 3098,3 га акватории озер и 301,8 га акватории Финского залива. Постановлением Правительства Ленинградской области в 1996 г. профиль заказника был изменен с ботанического на комплексный. В настоящее время здесь зарегистрировано более 160 видов птиц, из которых 37 включены в Красную книгу Ленинградской области, и 10 — в Красную книгу РФ.

При формальном сравнении вариантов прокладки новой трассы газопровода территория Кургальского полуострова однозначно кажется наиболее ценной с точки зрения сохранения как орнитофауны, так и биологического разнообразия в целом. По заказу ООО «Nord Stream 2AG» с целью выбора оптимального варианта трассы были проведены полевые работы. Предварительная оценка возможного воздействия сооружения планируемой линии газопровода на фауну каждой из указанных территорий показали, что именно на Сойкинском полуострове, где расположен заказник «Котельский», строительство затронет значительные массивы широколиственного леса, где зарегистрированы многие редкие для области виды растений и животных. К тому же здесь же обитает самая крупная в Европе популяция крайне редкого пресноводного моллюска, занесенного в Красные книги IUCN, HELCOM, Российской Федерации и Ленинградской области — жемчужницы жемчугоносной *Margaritifera margaritifera*. Угроза существованию этой популяции при проходе участка строительства через реку, где обитает жемчужница, представляется вполне реальной. Наиболее серьезной проблемой, возникшей при анализе технологических решений прохождения участка газопровода по акватории Финского залива, стала необходимость масштабных дноуглубительных работ. Они однозначно привели бы к серьезным долговременным нарушениям всей экосистемы залива. Кроме того, в непосредственной зоне влияния строительства оказались бы внешние острова Финского залива (рис. 1). Они служат местами массовых миграционных стоянок водоплавающих и околоводных птиц (Атлас..., 1995; Noskov, 1997; 2002; Бузун, 2006; Бубличенко, Веревкин, 2018; и др.), а также залежками балтийского серого тюленя *Halichoerus grypus macrorhinus* и кольчатой нерпы *Pusa hispida bothnica*. Последняя находится в российской части акватории на грани исчезновения. В декабре 2017 г. данные участки аквато-

рии и острова вошли в состав вновь созданного государственного природного заповедника «Восток Финского залива». Строительство газопровода в данном варианте неизбежно затронет и расположенную в непосредственной близости КОТР «Копорская губа». Здесь на песчано-каменистых отмелях, в тростниковых зарослях и в прибрежных лагунах в период сезонных миграций наблюдаются массовые скопления пролетных птиц (прежде всего, водоплавающих и околотовных). Они достигают 60 000 – 100 000 тысяч особей (Резвый, Савинич, 2007). И, наконец, протяженность самого участка строительства в этом районе оказывается на 39 км больше альтернативного варианта.

Таким образом, по результатам сравнения обоих представленных проектов, было принято решение о строительстве новой ветви газопровода через юг Кургальского полуострова, где лишь 3,7 км наземного участка трассы пройдет через южную часть заказника. При этом зона строительства практически не коснется уникального болота Кадер, где были зарегистрированы на гнездовании красношейная поганка *Podiceps auritus*, обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus*, отмечены встречи среднерусской белой куропатки *Lagopus lagopus pallasii*, среднего кроншнепа *Numenius phaeopus* (Бубличенко, 2016) и других видов, охраняемых в Ленинградской области. Крайне важно и то, что зона воздействия строительства трубопровода при данном варианте прохождения (рис. 1) в наименьшей степени затронет места массового гнездования и миграционные стоянки водоплавающих и околотовных птиц на островах, принадлежащих Кургальскому заказнику и заповеднику «Восток Финского залива».

Тем не менее, нерешенные проблемы остаются. Периферийная часть болота Кадер все же попадает в зону влияния газопровода в период его строительства. Часть трассы, пересекающая прибрежную лесную зону, уничтожит участок старовозрастного леса, где было найдено жилое гнездо орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla*, зарегистрированы встречи клинтуха *Columba oenas* и трехпалого дятла *Picoides tridactylus*, занесенных в списки охраняемых животных Ленинградской области (2017). Кроме того, часть внешних островов, таких, как Родшер, Виргини, Большой и Малый Тютерс, также попадают в зону влияния строительных работ.

Однако, выбор правительства сделан, строительство газопровода через заказник «Кургальский» начато, и первоочередной задачей ученых на данном этапе работ является грамотное сопровождение проекта для того, чтобы свести к минимуму ущерб, наносимый местной фауне и разработать пути восстановления биоразнообразия на территории заказника. Научное обеспечение природоохранного планирования в этом случае подразумевает изучение влияния всех видов деятельности человека на живую природу, обеспечивая «...сохранение фундаментальной науки в

наиболее актуальной для ООПТ форме» (Матюшкин, 1999). Оно, по мнению Н.Г. Овсянникова (1999), должно быть «предметом специального обязательного изучения на ООПТ». В настоящее время коллективом специалистов совместно с компанией «Nord Stream 2AG» разрабатываются компенсационные меры, подразумевающие охрану фауны наземных позвоночных животных заказника в период строительства и эксплуатации газопровода, сохранение и восстановление мест обитания животных. Обсуждаются возможности регулирования антропогенной нагрузки, связанной с продолжающейся застройкой прилегающих территорий, ростом населения (в том числе, увеличением числа временных рабочих, занятых на строительстве), «неконтролируемым туризмом».

Говоря о сохранении орнитофауны заказника в связи с реализацией проекта «Северный поток-2», с нашей точки зрения, необходимо подчеркнуть следующее:

– в течение последних трех лет в рамках проекта ведутся постоянные наблюдения за птицами, как в зоне влияния будущего строительства, так и на территории всего заказника, включая острова. Продолжение мониторинговых исследований поможет получить реальные данные об изменениях в видовом составе и численности птиц, а также выявить возможные причины этих изменений. Это, в свою очередь, должно послужить основой для разработки научно обоснованных программ по оптимизации структуры и состояния орнитокомплексов на данной территории, а также по предотвращению вероятной деградации природных местообитаний.

– что касается краткосрочных задач, то к настоящему моменту специалистами разработаны рекомендации по срокам проведения различных видов строительных работ, с учетом минимизации беспокойства гнездящихся птиц и мигрантов, сформулированы требования по ограничениям применения определенных типов техники, снижению уровня шумового воздействия и других неблагоприятных факторов в местах гнездования птиц или на миграционных стоянках.

– в связи с тем, что одно из гнезд орлана-белохвоста, расположенных в пределах заказника, находится в зоне будущего строительства и однозначно будет уничтожено при прокладке газопровода, были организованы работы по поиску альтернативных мест для гнездования птиц. По результатам исследований в местах, удаленных от зоны влияния газопровода, было выделено шесть потенциально пригодных участков, где в настоящее время установлены платформы с искусственными гнездовьями.

Отдельным направлением компенсационных мероприятий, не связанных напрямую со строительством, как уже говорилось, является ослабление антропогенного пресса на население птиц путем регулирова-

ния рекреационных потоков. На основании пересмотра схемы функционального зонирования заказника специалистами были предложены места для посещения, где воздействие отдыхающих на природные комплексы было бы сведено к минимуму. Одним из вариантов оптимизации использования территории должно стать создание в заказнике экологических троп при одновременном жестком ограничении неконтролируемого посещения особо ценных для птиц природных участков.

Создание экологических троп на территории заказника — лишь первый шаг в крайне необходимой эколого-просветительской работе среди местного населения, поскольку сами по себе запретные меры, как правило, не дают ощутимых результатов. Имея в виду то, что Кургальский полуостров является ключевой орнитологической территорией, здесь планируется строительство двух вышек для наблюдений за мигрирующими птицами. Конструкция вышек и их расположение должны быть рассчитаны таким образом, чтобы не беспокоить стаи, отдыхающие на воде или летящие транзитом, но давать хороший обзор и вызывать интерес к наблюдениям. Реализация данного проекта, при его грамотном научном сопровождении, будет способствовать развитию движения любительской орнитологии в регионе, и, как следствие — изменению отношения к природе и осознанию необходимости ее сохранения.

Стремительное развитие новых технологий, рост добычи природных ресурсов, развитие транспортной сети, увеличение объемов строительства и роста населения в регионах ставят перед природоохранной наукой все новые проблемы — как глобальные, так и локальные. Пути их решения, очевидно, следует искать в новых, прежде всего — междисциплинарных подходах. Последние лежат на стыке фундаментальной и прикладной науки, а также в области сотрудничества специалистов по охране природы и организаций, осуществляющих природопользование.

## Список литературы

- Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания. 1995 // Под ред. Г. А. Носкова и С. П. Резвого. СПб. 232 с.
- Бубличенко Ю.Н., Веревкин М.В. 2018. Результаты авиаучетов водоплавающих птиц в российском секторе Финского залива // Тез.докл. 1-го Всеросс. орнитол. конгр. Тверь. С.43–44
- Бубличенко Ю.Н. 2016. Новые встречи редких видов птиц на юге Кургальского заказника (Ленинградская область) // Русск. орнитол. ж. Т.25. № 1328. С. 3125–3133
- Бузун В.А. 2006. Осенний пролёт птиц над центральной частью Финского залива (остров Большой Тютерс) в 1996 году и особенности миграций над открытым морем. Миграции гагар *Gavia spp.* и морянок *Clangula hyemalis* широким фронтом // Русск. орнитол. ж. Т.15. Экспресс-вып. № 327. С. 747–769

- Матюшкин Е.Н.* 1999. Наука в заповедниках: прошлое и будущее // Опыт управления, разработки правовых, экологических, научных основ сохранения и воспроизводства живой природы юга Дальнего Востока. Владивосток. С. 22–35.
- Овсянников Н.Г.* 1999. Значение заповедания и роль заповедников в системе территориальной охраны природы // Охрана дикой природы. № 2. С. 20–23.
- Приказ Комитета по охране, контролю и регулированию использования объектов животного мира Ленинградской области № 7 от 11 июля 2017 «Об утверждении перечня объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Ленинградской области». Приложение: «Перечень объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Ленинградской области».
- Резвый С.П., Савинич И.Б.* 2007. КОТР Европейской России: Копорская губа – ЛГ-007. <http://www.rbcu.ru/kotr/lg007.php>
- Noskov G.A.* 1997. Migration of waterfowl and shorebirds in the North-Western region of Russia and tasks of their study // Proceedings of the Prigramme “Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia. 13. S-Petersburg. P.12–20
- Noskov G.A.* 2002. The main results of bird migration studies in the North-West Region of Russia // Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia. No.5. St Petersburg. P. 62–78.

# ИССЛЕДОВАНИЕ МИГРАЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ ОБЫКНОВЕННЫХ КУКУШЕК (*CUCULUS CANORUS*) С ПОМОЩЬЮ СПУТНИКОВЫХ ПЕРЕДАТЧИКОВ

В.Н. Булюк<sup>1</sup>, Л.В. Соколов<sup>1</sup>, М.Ю. Марковец<sup>1</sup>,  
Р.С. Лубковская<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института  
Российской академии наук, Санкт-Петербург;

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-  
Петербург

## STUDY OF MIGRATORY STRATEGIES OF COMMON CUCKOOS (*CUCULUS CANORUS*) USING SATELLITE TRANSMITTERS

V.N. Bulyuk<sup>1</sup>, L.V. Sokolov<sup>1</sup>, M.Y. Markovets<sup>1</sup>,  
R.S. Lubkovskaia<sup>2</sup>

*Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS;*

<sup>2</sup> *St. Petersburg State University*

*E-mail: victor.bulyuk@mail.ru*

Ареал номинативного подвида обыкновенной кукушки *Cuculus c. canorus* в период размножения проходит от Британских островов до Камчатки (Россия, Камчатский край). Несмотря на то, что обыкновенная кукушка на большей части ареала размножения является обычным видом, до недавнего времени сведения о миграционных путях и зимовках европейских кукушек были фрагментарными, а из азиатских популяций — практически отсутствовали. Это, в первую очередь, связано с тем, что во время миграции и на зимовке кукушки не часто попадают на глаза наблюдателям, а от окольцованных птиц поступает крайне мало сведений. В качестве примера последнего можно привести результаты кольцевания обыкновенных кукушек в Великобритании и на Куршской косе Калининградской области. В Великобритании из 6893 кукушек, окольцованных в 1909-2016 гг., за пределами британских островов были получены сведения всего о 51 (0,7 %) птице, в основном из Франции (15 возвратов), Италии (11), Бельгии (5) и Голландии (5). Только 3 (0,04%) из окольцованных в Великобритании кукушек были найдены за пределами европейского континента в Африке (в Алжире, Тунисе и Камеруне). На Куршской косе за 60 лет кольцевания птиц на Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН было поймано и окольцовано 1750 обыкновенных кукушек. Сведения о встречах ранее окольцованных здесь кукушек за пре-

делами косы были получены всего для 15 (0,9%) особей. Все они были пойманы или найдены в пределах Европы: три — из Италии, по две из Норвегии и Хорватии, остальные — из Швеции, Финляндии, Литвы, Калининградской обл., Австрии, Венгрии, Украины и Мальты. Из этих данных было трудно понять, какими путями кукушки из Балтийского региона летят осенью к местам зимовки в Африке, а весной возвращаются к местам размножения. В целом визуальные наблюдения и немногочисленные находки окольцованных в Европе кукушек на африканском континенте в первой половине прошлого столетия дали основания считать, что европейские кукушки зимуют к югу от зоны Сахеля в тропических лесных массивах в центральной и южной части Африки. Предполагалось, что кукушки из Европы мигрируют к местам зимовки в Африке осенью и обратно весной в основном вдоль восточного и западного побережья Африки (Moreaur, 1961; Erritzshe et al., 2012). В то время как кукушки номинального подвида *C. c. canorus*, размножающиеся в Китае, Монголии и восточной Сибири, в отличие от европейских популяций этого подвида, по мнению ряда авторов, должны зимовать на юге Азии — в южной Индии, Китае, Вьетнаме, Малайзии, Индонезии (Cramp, 1985).

Благодаря высоким технологиям, в последние два десятилетия стало возможным длительное прослеживание за отдельными птицами с помощью спутниковых передатчиков (Соколов, 2011). В настоящее время созданы спутниковые передатчики, работающие продолжительное время от солнечных батарей и имеющие относительно небольшой вес — 5 грамм, что позволяет их прикреплять к телу таких птиц как кукушка. Их масса не превышает 4–5% от массы тела птицы и, как показывает опыт использования таких передатчиков на большом числе обыкновенных кукушек в Западной Европе, не очень сильно влияет на жизнедеятельность птиц. Передатчики на основе принятых от них сигналов спутниками системы Аргос позволяют отслеживать местоположение особи с точностью до нескольких сот метров. Полученные данные обрабатываются в сервисной службе CLS (Франция) и в виде набора локаций передаются пользователям через интернет. К сожалению, в настоящее время широкое использование спутниковых передатчиков ограничено их очень высокой стоимостью (около 4,5 тыс. долларов США).

Одни из первых масштабных исследований путей пролета, мест остановок и зимовок обыкновенных кукушек с помощью спутниковых передатчиков начались в Великобритании в 2011 г. Эти исследования были стимулированы тем обстоятельством, что в последние 25 лет здесь наблюдалось резкое сокращение численности популяций кукушек (в некоторых районах более чем на 70%) (Massimino et al., 2015). Ожидалось, что прослеживание кукушек с помощью спутниковой телеметрии позво-

лит пролить свет на причины этого явления. Благодаря финансовой поддержке различных фондов и частных спонсоров, с 2011 по 2017 г. в 9 пунктах в разных частях о. Британия миниатюрными спутниковыми передатчиками было помечено около 70 взрослых самцов обыкновенных кукушек. Передвижения некоторых из них удалось проследить на протяжении более одного года, а одного самца — даже на протяжении 4 лет.

В результате мониторинга за передвижениями британских кукушек с передатчиками было выяснено, что их осенняя миграция к одним и тем же центральноафриканским зимовкам проходит двумя разными маршрутами. Один из них (западный маршрут) проходил через Иберийский п-ов и Марокко, а другой (восточный маршрут) – в основном через Апеннинский п-ов. Хотя до пересечения Сахары западный маршрут на 12% длиннее восточного, кукушки начинали мигрировать по нему в среднем на восемь дней позже, чем по восточному маршруту. При этом на европейском отрезке западной трассы миграции их смертность была значительно выше, чем на восточном участке трассы. При пересечении африканского континента осенью и на всем протяжении весенней миграции различий в выживаемости птиц, пролетающих осенью по западному и восточному маршруту, обнаружено не было. Различия в выживаемости птиц, пролетающих двумя разными маршрутами, коррелировали с изменениями их популяционной численности по данным учетов в Британии. Этот факт является первым прямым доказательством того, что условия, возникающие на остановках во время миграции, могут оказывать значительное влияние на численность гнездовых популяций птиц. Высокая смертность европейских кукушек осенью на западном маршруте могла произойти из-за большого числа засух и лесных пожаров в Испании в последние годы, и как следствие сокращения численности объектов питания (в первую очередь гусениц) этого вида (Hewson et al., 2016).

В 2010–2017 гг. в восточной Дании, южной Швеции, Финляндии и Калининградской обл. России спутниковыми передатчиками было помечено в общей сложности около 50 взрослых и молодых обыкновенных кукушек. Данные по прослеживанию этих птиц показали, что как взрослые, так и молодые кукушки, во время осенней миграции перед пересечением Средиземного моря и пустыни Сахары делают несколько длительных остановок. Здесь они, по-видимому, накапливают жировые ресурсы для продолжительного полета. Восточно-прибалтийские кукушки, как и птицы из Дании и Швеции, осенью предпочитают мигрировать через Балканский полуостров. После пересечения Сахары они на протяжении достаточно длительного времени останавливаются в саванне – в переходной зоне между Сахарой и более плодородными землями на юге (зона Сахеля). Если районы зимовок западноевропейских кукушек (из

Великобритании и Дании) были расположены на западе центральной части Африки (Нигерия, Камерун, Габон, Конго), то птицы из Восточной Прибалтики зимовали в более южных районах (в Анголе). Осенняя миграция молодых кукушек начинается значительно позднее и проходит более продолжительное время, чем взрослых (Willemoes et al., 2014; Vega et al., 2016).

В 2016–2017 гг. английские и китайские орнитологи во время весенней миграции поместили спутниковыми передатчиками несколько обыкновенных кукушек в окрестностях г. Пекина, одна из которых загнездилась на границе Монголии и России. Три кукушки, которых удалось проследить длительное время, в августе–сентябре начали осеннюю миграцию сначала в южном, а затем — в юго-западном направлении. Достигнув Мьянмы, птицы повернули на запад, пересекли по равнинной части Индию и после длительной остановки более чем на месяц, пересекли Аравийское море. К началу ноября они достигли Сомали, а в начале января — района зимовок в Мозамбике. Миграционные пути весной в 2017 и 2018 гг. единственной из трех выжившей после зимовки птицы были сходными с ее осенними маршрутами (см. <https://birdingbeijing.com/beijing-cuckoo-project/>).

Мы выдвинули гипотезу, что обыкновенные кукушки из Восточной Сибири и Дальнего Востока, включая Камчатский край, также мигрируют к африканским, а не к азиатским зимовкам, что, по-видимому, отражает их исторический путь расселения в прошлом с африканского континента. Для проверки этого предположения в начале июня 2017 г. мы поместили спутниковыми передатчиками 4 самцов обыкновенной кукушки на Камчатке вблизи г. Елизово. Прослеживание за этими птицами показало, что все они в августе-начале сентября покинули Камчатку и успешно перелетели Охотское море, преодолев более 1000 км без остановки. В конце сентября все птицы находились на востоке и юге Китая. Далее, 3 из 4 выживших самцов перелетели в Индию и после длительной остановки (от 24 до 34 суток) в этой стране в середине ноября – начале декабря пересекли Аравийское море, преодолев его беспосадочным полетом от 2600 до 3300 км, и приземлились в районе Африканского рога. Мигрируя вдоль восточной части Африки птицы в декабре достигли окончательных мест зимовок в юго-восточной части Анголы, Ботсване и Намибии (табл. 1).

Протяженность их осенней миграции составила около 17 000 км, что в два раза превосходило протяженность осенней миграции кукушек из Восточной Прибалтики. При этом район зимовки камчатских кукушек расположен несколько южнее птиц из прибалтийской популяции и значительно западнее китайских кукушек.

Таблица 1.

Данные по срокам миграций и зимовки четырех самцов обыкновенной кукушки, помеченных спутниковыми передатчиками на Камчатке в начале гнездового сезона 2017 г.

	Самец (передатчик № 14349)	Самец (передатчик № 12888)	Самец (передатчик № 13870)	Самец (передатчик № 14886)
Отлет с Камчатки через Охотское море	8.08.2017	25.08.2017	5.09.2017	29.08.2017
Прилет в Китай	14.08.2017	1.09.2017	16.09.2017	1.09.2017
Прилет в Индию	–	7.10.2017	5.11.2017	25.10.2017
Прилет в Африку	–	12.11.2017	3.12.2017	24.11.2017
Прилет в район зимовки	–	7.12.2017	24.12.2017	1.12.2017
Начало отлета с места зимовки	–	–	12.05.2018	2.05.2018
Прилет в Индию	–	–	22.05.2018	10.05.2018
Прилет в Китай	–	–	5.06.2018	11.05.2018
Прилет на Камчатку	–	–	–	31.05.2018

Весной миграция двух успешно перезимовавших камчатских кукушек к местам размножения началась 2 и 12 мая, что почти на полтора месяца позже, чем у европейских. Эти птицы перелетели Аравийское море и достигли Индии 10 и 22 мая. Одна из этих птиц через 29 дней, после того как покинула район зимовки, достигла Камчатки (табл. 1). Ее весенняя скорость миграции составила в среднем 580 км/дн, что значительно выше скорости осенней миграции — около 180 км/дн. Есть все основания считать, что таким же путем к африканским зимовкам следуют обыкновенные кукушки из других районов Восточной Сибири. Остается, однако, открытым вопрос, каким путем в Африку мигрируют кукушки из

Западной Сибири. Мы выдвинули предположение, что птицы из этой части ареала облетают горный Тибетский массив с его западной стороны через горные системы и пустыни Средней Азии, т.е. летят совершенно другим путем, нежели кукушки из Восточной Сибири и Дальнего Востока. Чтобы проверить эту гипотезу и выяснить, где проходит зона, разделяющая популяции обыкновенной кукушки из Западной и Восточной Сибири, мы планируем пометить передатчиками гнездящихся птиц в Хакасии и к западу от нее.

Проследивание за перемещениями обыкновенных кукушек с помощью спутниковых передатчиков позволяет исследовать не только пути их миграций, особенности поведения во время дальних перелетов и влияние на них различных экзогенных факторов, но и проводить эксперименты по изучению механизмов ориентации и навигации птиц. В 2016 г. мы попытались выяснить, имеют ли молодые кукушки из Восточной Прибалтики генетически запрограммированную информацию о местонахождении района зимовки в Африке, или же они используют для поиска зимовок векторно-эндогенную программу, как это было отмечено, например, у скворцов в классических экспериментах Пердека (Perdek, 1958). С этой целью 10 молодых кукушек, пойманных на Куршской косе в начале осенней миграции в середине августа, были помечены спутниковыми передатчиками, перевезены и выпущены в окрестностях г. Казань в 1760 км к востоку от места их поимки. Несмотря на большую смертность молодых кукушек после выпуска, полученные немногочисленные данные о трассе осенней миграции смещенных птиц, дают основания считать, что первая гипотеза более верна. Интересные результаты были получены в эксперименте Вилимоэса с коллегами (Willemoes et al., 2015) по перемещению 11 взрослых кукушек на 2500 км к юго-западу из Дании в Испанию во время начала осенней миграции. Если после выпуска одни птицы сразу начали миграцию в сторону традиционных мест зимовок в Африке, то другие вначале полетели в сторону первых остановок в северной части Европы, и только затем продолжили миграцию к африканским зимовкам пообычному для них маршруту. Эти данные подтверждают ранее выдвинутую нами гипотезу, что перелетные виды запечатлевают не только районы рождения, гнездования и зимовки, но и места основных остановок, чтобы при дальнейших миграциях корректировать свое местоположение на трассе (Соколов, 1991).

Данная работа поддержана грантом РФФИ (№ 16-04-00761).

## **Список литературы**

Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 230. Л. 232 с.

- Соколов Л.В. 2011. Современная телеметрия: новые возможности в орнитологии // Зоол. ж. Т. 90. № 7. С. 861–882.
- Cramp S. 1985. The Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press. V. 4. 970 p.
- Erritzøe J., Mann C.F., Brammer F., Fuller R.A. 2012. Cuckoos of the world (Helm Identification Guides). A&C Black. 544 p.
- Hewson C.M., Thorup K., Pearce-Higgins J.W., Atkinson P.W. 2016. Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo // Nat. Commun. Vol. 7. P. 12296.
- Massimino D., Johnston A., Noble D.G., Pearce-Higgins J.W. 2015. Multispecies spatially-explicit indicators reveal spatially structured trends in bird communities // Ecol. Indic. Vol. 58. P. 277–285.
- Moreaur E. 1961. Problems of Mediterranean-Saharan migration // Ibis. Vol. 103a. P. 373–427.
- Perdeck A.C. 1958. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris*, and chaffinches *Fringilla coelebs*, as revealed by displacement experiments // Ardea. Vol. 46. P. 1–37.
- Vega M.L., Willemoes M., Thomson R.L., Tolvanen J., Rutila J., Samas P., et al. 2016. First-Time Migration in Juvenile Common Cuckoos Documented by Satellite Tracking // PLoS ONE 11(12):e0168940. doi:10.1371/journal.pone.0168940.
- Willemoes M., Strandberg R., Klaassen R.H.G., Tøttrup A.P., Vardanis Y., Howey P.W., Thorup K., Wikelski M., Alerstam T. 2014. Narrow-Front Loop Migration in a Population of the Common Cuckoo *Cuculus canorus*, as Revealed by Satellite Telemetry // PLoS ONE 9(1): e83515. doi:10.1371/journal.pone.0083515

# ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВОКАЛЬНОГО РЕПЕРТУАРА У ЛУГОВОГО ЧЕКАНА, *SAXICOLA RUBETRA*

Т.М. Вайтина

*Московский педагогический государственный университет,  
кафедра зоологии и экологии*

## VOCAL REPERTOIRE VARIABILITY IN WHINCHAT, *SAXICOLA RUBETRA*

T.M. Vaytina

*Moscow State Pedagogical University, Zoology and Ecology Department  
E-mail: vaitinatm@gmail.com*

Размер вокального репертуара певчих воробьиных обладает значительной вариабельностью (Catchpole, Slater, 2008). У одних видов в составе репертуара самца имеется один или несколько типов песен (Nordby et al., 2002; Poesel et al., 2006), у других — десятки и сотни типов песен (Balsby, 2000; Kiefer et al., 2009). Считается, что структура, размер и разнообразие индивидуального репертуара содержат в себе некую информацию о качестве самца, например, могут сигнализировать о его способности занимать качественную территорию и заботиться о потомстве (Garamszegi et al., 2007; Zeigler, Marler, 2008; Hesler et al., 2012). Размер индивидуального репертуара может также увеличиваться с возрастом, особенно среди видов птиц с большим репертуаром (Kipper, Kiefer, 2010).

Помимо возрастной изменчивости у птиц наблюдается изменчивость вокализации и в течение гнездового периода, главным образом, когда самцы устанавливают свои территории (Catchpole, Slater, 2008). Известно, например, что уровни активности и скорости пения самца снижаются после копуляции (Cuthill, Macdonald, 1990; Welling et al., 1995; но см. Titus et al., 1997). Вон Хаартман (Von Haartman, 1956) обнаружил, что холостые самцы мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) исполняют в три раза больше песен, чем самцы в паре. При этом в течение периода гнездования может изменяться не только уровень песенной активности, но также скорость пения и количество типов фигур или типов песен (Temrin, 1986; Lampe, Espmark, 1987; Derrickson, 1988). Однако не всегда все вышеперечисленные характеристики вокализации изменяются в течение одного периода размножения. Для некоторых видов не было обнаружено значимых изменений ни в размере репертуара (Ballentine et al., 2003; Petruskova et al., 2016), ни в скорости пения самца (Merild, Sorjonen, 1994; Kunc et al., 2005). Таким образом, в течение гнездового цикла различные характеристики вокализации (песенная активность, скорость

пения, размер репертуара) у разных видов птиц изменяются (по-разному), либо остаются неизменными.

Целью настоящего исследования было изучение изменчивости индивидуального репертуара воробьиных птиц на примере лугового чекана *Saxicola rubetra*. Известно, что данный вид обладает разнообразным пением, в его репертуаре встречается 45 типов песен. Возраст значительно влияет на размер индивидуального репертуара: у самцов старше второго календарного года он больше, чем у впервые размножающихся (Vaytina, Shitikov, 2017). Также известно, что ни размер индивидуально репертуара, ни скорость пения самца не влияют на его успешность гнездования (Вайтина, неопубл. данные). Тем не менее, сведения об изменении размера репертуара в течение жизни особи полностью отсутствуют.

Записи песен осуществляли в течение трёх сезонов в период наибольшей песенной активности холостых самцов. Песни записывали с помощью диктофона Marantz PMD 670 и микрофона RODE NTG-1. Взрослых самцов ловили на гнездах, определяли их возраст и метили индивидуальной комбинацией цветных колец. Визуализацию фонограмм осуществляли с помощью программы «Sphinx 2.5». Основной единицей анализа репертуара считали тип песни. Для каждого самца составляли каталог типов песен. Под типом песни понимали акустическую конструкцию, которая имеет устойчивую структуру и регулярно повторяется в неизменном (или малоизменённом) виде несколько раз на протяжении сеанса пения (Панов, Опаев, 2011). Песни, которые имели одинаковые или похожие элементы или фразы, считали песнями одного типа. Размер индивидуального репертуара — общее количество уникальных типов песен самца, зарегистрированных в записи. Скорость пения — количество типов песен, исполненных птицей за одну минуту. Под песенной активностью понимали время (сек), потраченное самцом на исполнение продолжительного и короткого пения в течение двух часов хронометрирования ( $M \pm SD$ ). Эту характеристику вокализации оценивали на трёх стадиях гнездового цикла: «холостой» ( $n = 19$ ), «строительство гнезда» ( $n = 17$ ), «насиживание» ( $n = 23$ ). Короткое пение — исполнение типов песен в течение 30–360 сек. Продолжительное пение — исполнение типов песен в течение 360–900 сек, очень редко до 1800 секунд.

Анализ полученных данных проводили на популяционном и индивидуальном уровнях. На популяционном уровне оценивали влияние на скорость пения и размер репертуара следующих параметров: календарной даты записи пения ( $n = 40$ ), числа дней после установления территории относительно календарной даты записи пения ( $n = 52$ ), а также числа дней, остающихся до откладки первого яйца относительно календарной даты записи пения ( $n = 40$ ). Размер репертуара и скорость пения оценивали на основе фонограмм, содержащих 40 последовательных песен.

Для анализа данных на индивидуальном уровне использовали выборку из 5 самцов, пение которых было записано 3–4 раза в течение гнездового цикла в 2016 г. (начиная с 9 и заканчивая 29 мая) с интервалом от 2 до 5 дней. Размер репертуара и скорость пения этих самцов оценивали на основе фонограмм, содержавших 140 последовательных песен.

Возрастные изменения в размере репертуара отдельных самцов оценивали на основе выборки из 6 самцов, пение которых было записано в их второй, третий календарный год жизни и старше. Размер репертуара этих самцов оценивали на основе фонограмм, содержавших 75 последовательных песен. Степень сходства индивидуальных репертуаров оценивали с помощью коэффициента Жаккара.

Анализ на популяционном уровне проводили с помощью обобщённых смешанных линейных моделей (GLMM). Все статистические расчёты проводили в программе R 3.2.3 (R Core Team 2015).

Первые, активно поющие чеканы были встречены на исследуемой территории в начале первой декады мая, во время установления своих территорий. После образования пары с самкой самцы продолжали петь и окончательно прекращали – к стадии насиживания. Самцы, гнёзда которых были разорены хищником, или у которых исчезла самка по неизвестным причинам, приступали к активному пению до тех пор, пока не образовывали новую пару. Песенная активность была не одинакова в течение гнездового цикла: её максимальное значение наблюдалось, когда самец был холостым, к периоду строительства гнезда активность пения снижалась, а затем, к моменту откладки яиц, снова повышалась.

Анализ на популяционном уровне показал, что число дней после установления территории самцом значимо влияло на размер репертуара ( $p < 0,05$ ): чем оно меньше, тем больше размер репертуара. То есть в начале гнездового цикла, во время установления территорий, размер репертуара больше, чем к периоду строительства гнезда. Календарная дата записи пения и число дней до откладки первого яйца не влияли на размер репертуара ( $p > 0,05$ ). Календарная дата записи пения незначительно влияла на скорость пения самца ( $p = 0,062$ ): чем она меньше, тем выше скорость пения. Но при этом число дней после установления территории самцом, а также число дней до откладки первого яйца не влияли на скорость пения ( $p > 0,05$ ). Возможно, влияние календарной даты на скорость пения связано с песенной активностью самца (Balsby 2000a, b).

Анализ на индивидуальном уровне показал, что размер репертуара 6 самцов лугового чекана с возрастом увеличился. Его средние значения у самцов второго, третьего и старше третьего календарного года составили, соответственно:  $11 \pm 2$ ;  $21,5 \pm 3,1$  и  $23 \pm 6,6$  типов песен. Размер репертуара 5 самцов в течение периода гнездования изменялся по-разному: у троих

самцов наблюдалась тенденция к его снижению, у двоих самцов размер репертуара в целом не изменился. Схожие результаты были получены и по изменчивости скорости пения: у троих самцов наблюдалась тенденция к её снижению, у двоих самцов — тенденция к увеличению.

Таким образом, во время гнездового цикла период пения лугового чекана короткий — с начала первой декады мая и до первой декады июня. Как в разные сезоны, так и в течение одного периода гнездования, вокализация данного вида изменчива: размер репертуара увеличивается с возрастом птицы, активность и скорость пения от стадии «холостой» к периоду откладки / насиживания яиц снижается. Размер репертуара, так же, как и скорость пения, уменьшился с момента установления территории к периоду образования пары на популяционном уровне. Однако анализ вокализации пяти холостых самцов, показал неоднозначные результаты: у троих самцов размер репертуара уменьшился, у двоих — остался неизменным. У мухоловки-пеструшки размер репертуара тоже снижался в течение гнездового цикла (как по общей выборке, так и на индивидуальном уровне), но достоверных различий между самцами на разных стадиях гнездового цикла не было обнаружено (Espmark, Lampe 1993). Выявленные нами изменения в размере репертуара на популяционном уровне отражают общую направленность в уменьшении репертуара в течение гнездового цикла, от стадии «холостой» к периоду образования пары. Точно так же, как и скорость пения. Скорость пения — количество типов песен, исполненных птицей за одну минуту — выше, когда самец холост, чем после образования пары с самкой (Von Haartman, 1956, Wilson, Bart, 1985). То есть в начале периода размножения самцы исполняют большее количество типов песен, и возможно, поэтому в этот период размер репертуара больше.

## Список литературы

- Панов Е.Н., Онаев А.С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). М.: Этология и зоопсихология. С. 1–31.
- Ballentine B., Badyaev A., Hill G.E. 2003. Changes in song complexity correspond to periods of female fertility in blue grosbeaks (*Guiraca caerulea*). *Ethology*, 109(1), 55–66.
- Balsby T.J.S. 2000a. Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats *Sylvia communis* // *J. Avian Biol.* Vol. 31. P. 56–62.
- Balsby T.J.S. 2000b. The function of song in whitethroats *Sylvia communis* // *Bioacoustics*. Vol. 11. No. 1. P. 17–30.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. *Bird Song*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cuthill C., Macdonald W.A. 1990. Experimental manipulation of the dawn and dusk chorus in the blackbird *Turdus merula* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 26. Iss. 3. P. 209–216.

- Derrickson M. 1988. The effect of experimental termination of lactation on subsequent growth in *Peromyscus leucopus* // *Canad. J. Zool.* Vol. 66. No. 11. P. 2507–2512.
- Espmark Y.O., Lampe H.M. 1993. Variations in the Song of the Pied Flycatcher within and between breeding seasons // *Bioacoustics.* Vol. 5. No. 1–2. P. 33–65.
- Garamszegi L., Török J., Hegyi G., Szöllösi E., Rosivall B., Eens M. 2007. Age-Dependent Expression of Song in the Collared Flycatcher, *Ficedula albicollis* // *Ethology.* Vol. 113. Iss. 3. P. 246–256.
- Hesler N., Mundry R., Dabelsteen T. 2012. Are there age-related differences in the song repertoire size of Eurasian blackbirds? // *Acta Ethologica.* Vol. 15. No. 2. P. 203–210.
- Kiefer S., Sommer C., Scharff C., Kipper S., Mundry R. 2009. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season // *J. Avian Biol.* Vol. 40. No. 2. P. 231–236.
- Kipper S., Kiefer S. 2010. Age-Related Changes in Birds' Singing Styles // *Advances in the Study of Behavior.* Vol. 41. P. 77–118.
- Kunc H.P., Amrhein V., Naguib M. 2005. Seasonal variation in dawn song characteristics in the common nightingale // *Anim. Behav.* Vol. 70. No. 6. P. 1265–1271.
- Lampe H.M., Espmark Y.O. 1987. Singing activity and song pattern of the Redwing *Turdus iliacus* during the breeding season // *Ornis Scandinavica.* Vol. 18. P. 179–185.
- Merilä J., Sorjonen J. 1994. Seasonal and diurnal patterns of singing and song-flight activity in bluethroats (*Luscinia svecica*) // *The Auk.* Vol. 111. P. 556–562.
- Nordby J.C., Campbell S.E., Beecher M.D. 2002. Adult song sparrows do not alter their song repertoires // *Ethology.* Vol. 108. No. 1. P. 39–50.
- Petrusková T., Pišvejcová I., Kinštová A., Brinke T., Petrusek A. 2016. Repertoire-based individual acoustic monitoring of a migratory passerine bird with complex song as an efficient tool for tracking territorial dynamics and annual return rates // *Methods in Ecology and Evolution.* Vol. 7. P. 274–284.
- Poesel A., Kunc HP, Foerster K, Johnsen A, Kempenaers B. 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus caeruleus*) // *Anim. Behav.* Vol. 72. No. 3. P. 531–538.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- Temrin H. 1986. Singing behavior in relation to polyterritorial polygyny in the Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) // *Anim. Behav.* Vol. 34. P. 146–152.
- Titus R.C., Chandler C.R., Ketterson E.D., Nolan V. 1997. Song rates of dark-eyed juncos do not increase when females are fertile // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 41. P. 165–169.
- Vaytina T.M., Shitikov D.A. 2017. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra* // *Bioacoustics.* <https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1408495>
- von Haartman L. 1956. Territory in the pied flycatcher *Muscicapa hypoleuca* // *Ibis.* Vol. 98. P. 460–475.
- Welling P., Koivula K., Lahti K. 1995. The dawn chorus is linked with female fertility in the willow tit *Parus wuntanus* // *J. Avian Biol.* Vol. 26. P. 241–246.
- Wilson D.M., Bart J. 1985. Reliability of singing bird surveys: effects of song phenology during the breeding season // *Condor* Vol. 87. P. 69–73.
- Zeigler H.P., Marler P. 2008. *Neuroscience of birdsong.* Cambridge: Cambridge University Press.

# **ВОСПОМИНАНИЯ О МОЕМ ОТЦЕ, ГЕОРГИИ ПЕТРОВИЧЕ ДЕМЕНТЬЕВЕ**

**М.Г. Вахрамеева**

*МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет*

## **MEMOIRS OF MY FATHER G.P. DEMENTIEV**

**M.G. Vakhrameeva**

*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Russia*

*E-mail: mvakhrameeva@gmail.com*

Мой отец Георгий Петрович Дементьев, родился в 1898 г. в Петербурге. Его отец, Петр Николаевич Дементьев, окончил Военно-Медицинскую академию, работал врачом в Петербурге. Дед — Николай Федорович Дементьев ветеринар. Мать — Елена Михайловна окончила известную в Петербурге женскую гимназию (где все предметы преподавали на немецком языке), свободно владела несколькими иностранными языками. Ее отец — известный в Петербурге адвокат Михаил Николаевич Баженов. В семье было еще два сына — старший Дмитрий и младший Петр.

Петр Николаевич был широко образованным человеком и обладал неординарными педагогическими способностями. До 4-го класса Дмитрий и Георгий учились дома под руководством отца и контролем матери. В семье сохранились тетради с написанными рукой Петра Николаевича заданиями на каждую неделю по всем предметам (включая и четыре иностранных языка: немецкий, французский, латинский, греческий). Занятия проходили настолько успешно, что оба брата были приняты сразу в 4-й класс классической петербургской гимназии. Оба брата окончили гимназию с золотой медалью. К сожалению, отец рано умер (в 1911 г.) и младший сын не смог получить домашнего образования. Петр был принят в первый класс той же гимназии и блестяще ее окончил.

Помимо наук, дети активно занимались классической борьбой и футболом. Петр Николаевич был прекрасным натуралистом, он приучил сыновей вести наблюдения за природой и заносить результаты в дневник, что в значительной мере способствовало тому, что все братья связали свою судьбу с биологией. Свою первую научную работу о соколах отец написал в 13 лет (впоследствии он ее использовал в своей монографии «Сокола-кречеть»).

После окончания гимназии отец поступил на юридический факультет Петербургского университета, одновременно с учебой подрабатывал, чтобы помочь матери. К сожалению, в это время он тяжело заболел воспалением легких. Врачи рекомендовали переехать в регион с более су-

хим климатом. Елена Михайловна с сыновьями переехала в 1920 г. в Москву, где их поселили в густонаселенной квартире на 1 Мещанской улице (ныне проспект Мира). Здесь отец прожил до 1952 года.

Вскоре после переезда в Москву отец поступил на работу в Наркомат социального обеспечения, где и проработал около 10 лет. Но каждую свободную минуту он стремился в Зоологический музей, изучать коллекции птиц. Этой работой он занимался под руководством С.А. Бутурлина. Его, а также М.А. Мензбира, П.П. Сушкина отец считал своими главными учителями. Их портреты висели у нас в квартире на 1-й Мещанской. Когда я немного подросла, отец мне подробно в доступной для моего возраста форме объяснил, кто эти солидные «дедушки» и почему они ему дороги. Из зарубежных орнитологов отец относил к числу своих учителей Э. Штреземана.

Отца я хорошо помню с раннего детства. Он одновременно был и рядом со мной и вдали. Почти всегда отец был занят своей любимой наукой. Всю жизнь он работал без выходных и отпусков. Как-то я его спросила, почему он не ездит отдыхать, как это делают другие. Он ответил, что не нуждается в отдыхе от своего любимого дела. Если он и оформлял отпуск, то только затем, чтобы быть свободным от официальных заседаний и целиком погрузиться в свою работу. Работая, он полностью отключался от всего окружающего. Особенно неприемлемыми по общепринятым меркам условия были у него в старой квартире на 1-й Мещанской улице. В единственной комнате в двух шкафах и на полках располагалась его научная библиотека, а на шкафах в нескольких небольших сундуках хранилась коллекция птиц. У окна находился кабинетный рояль, стоя за которым отец обычно писал свои работы. На рояле были разложены необходимые материалы. Рядом возилась я со своими игрушками, за шкафом что-нибудь делала по хозяйству моя мама, а из комнаты соседей доносились громкие разговоры. Многие из его работ были написаны именно здесь. Но, судя по всему, отцу хорошо работалось и жилось в этой своеобразной обстановке и, в значительной мере, этому способствовала моя мама Мария Григорьевна. Доброта, душевная стойкость, оптимизм и мудрость мамы очень помогали отцу в разрешении трудных житейских ситуаций. Именно мама, хотя она прекрасно понимала, как трудно им придется в материальном отношении, решительно советовала отцу перейти с высокооплачиваемой работы в Наркомсобесе на низкооплачиваемую, но очень для него важную, в Зоомузей.

Отец очень любил и ценил маму. Он редко называл ее по имени, чаще «мамочка». Зная ее любовь к цветам, часто дарил ей цветы. Запомнились мне замечательные букеты роз, которые ранней весной и поздней осенью отец привозил из командировок в Туркмению. В последний год жиз-

ни, незадолго до своего 70-летия, отец сказал мне: «Знаешь, Маша, а я оказывается однолюб. Да и что было бы со мной без мамочки. Я состоялся как ученый только благодаря ей».

Будучи погруженным в свою работу, казалось бы, отрешенным от окружающего, отец тем не менее всегда оказывался рядом, когда была нужна его помощь, его совет. А советы его, как правило, были безошибочными. Чем старше я становлюсь, тем с большой полнотой начинаю понимать многое из того, что в поступках и разговорах моего отца мне казалось непонятным, необоснованным или даже недостаточно правильным. Только теперь я осознаю, как чутко и деликатно он «лепил» из меня человека. Доброжелательность и тактичность, умение выслушать и понять, не требуя мучительных объяснений и оправданий, ненавязчиво вовремя подсказать нужное решение - главное в его отношении ко мне.

Большое воспитательное значение для меня, как я теперь понимаю, были рассказы отца о его многочисленных заграничных командировках. Отец отличался острой наблюдательностью и обычно даже за короткий срок успевал хорошо разобраться в обстановке. Этому способствовало и прекрасное владение многими иностранными языками. Впечатления его были живы, скрашены юмором и очень информативны, но заключение всегда было одно: «Как в гостях ни хорошо, а дома лучше». Он нередко подчеркивал, что, только побывав за границей и внимательно присмотревшись к тому, что там есть, начинаешь гораздо выше ценить то, что есть у нас дома. Как-то отец признался, что он предпочитает возвращаться из зарубежных командировок не самолетом, а поездом, так как на поезде он острее ощущает радость возвращения домой.

В раннем детстве, еще до того, как пришла нужда в его советах, я нередко играла с отцом «на равных». У нас были две неизменные темы для игр и разговоров: экспедиции в Африку с препаратом Федульчем и военная игра в «синих и зеленых». Отец никогда не говорил вслух, но, видимо, очень хотел иметь сына. Поэтому мне покупал не куклы, а пушки, танки, пистолеты. Однажды, увлекшись стрельбой пистонами, мы напустили столько дыма, что прибежала соседка выяснять, не начался ли пожар. Чувствуя, что отец хотел бы иметь сына, я как-то заявила: «у вас один ребенок и тот девочка». На это отец, рассмеявшись, заметил, что хорошая девочка не хуже мальчика. И впоследствии довольно часто обращался ко мне: «Единственный ребенок, и тот девочка, иди ко мне».

Необычайно рад был отец появлению внучат. Он очень любил беседовать и играть с внучками Таней и Лизой, а по выходным дням мы нередко гуляли вчетвером вокруг Университета по Ленинским горам. Встречая кого-либо из знакомых, отец с гордостью пояснял: «Это мои внуки». Вечерами отец часто рассказывал внучкам сказки собственного со-

чинения о добрых и злых, умных и глупых, взрослых и детях, где добро обязательно побеждало зло. Отец хорошо рисовал, и все сказки сопровождал красочными и очень выразительными рисунками. Эти рисунки хранятся у нас до сих пор. Когда внучки стали ходить в детский сад, вечерами в комнате деда стало раздаваться тихое пенье вперемежку со сдерживаемым хихиканьем. Это означало, что внучки знакомят деда с «детсадовским фольклором». Позже он вел с внучками, как он называл «философские беседы» (насколько это позволял их возраст), оставившие глубокий след в их памяти. Влияние деда и его окружения было настолько велико, что обе они впоследствии посвятили себя биологии.

Отец испытывал глубокий интерес и к разнообразным кошкам. В доме у нас было немало изображений тигров, леопардов, рысей, а также книг о них. Одной из любимых книг была книга англичанина Джима Корбетта, охотившегося в Индии на тигров-людоедов. Книга была переведена отцом на русский язык и опубликована. Особенно отцу нравилась фраза автора этой книги: «тигр — это великодушный джентльмен беспредельной храбрости». Позже они совместно с В.Е. Соколовым перевели и опубликовали книгу о леопардах. Очень трогательная взаимная привязанность была у отца с полосатым котом Киней, прожившим у нас 18 лет. Появившись в 2-недельном возрасте у нас дома, кот сразу показал, кто здесь для него главный человек. Когда в последние годы жизни отец болел, кот не уходил с его кровати и тихо лежал где-нибудь сбоку. Киня всегда ждал прихода отца с работы. Когда вечером Киня подходил к выходной двери, мама знала, что примерно через 10 минут в квартиру войдет отец.

Мои родители были всегда очень гостеприимны — друзья и сослуживцы отца, родственники и знакомые матери, мои одноклассники и однокурсники всегда были желанными гостями в нашей семье. Отец любил, когда ко мне приходили мои друзья. Если во время наших вечеринок он был дома, обязательно выходил и принимал участие в общем разговоре. Его интересовало наше мнение по самым разным вопросам. Сначала я опасалась, что появление отца спугнет моих друзей, но потом поняла, что беседы проходят с взаимным интересом. Познакомившись ближе с отцом, мои друзья обычно начинали выяснять у него интересующие их вопросы и не только по биологии, но и истории, литературе, международному положению и т.д. Как правило, они получали исчерпывающие ответы.

Помимо разговоров на серьезные темы, отец проверял моих знакомых на умение шутить и понимать шутки. Сам отец отличался большим чувством юмора и нередко фантазировал, считая, что настоящий ученый должен обладать фантазией. Дома отец любил сочинять стихи (в подражание известным поэтам) или рассказы. Обычно сначала он проверял

впечатление на своих близких — бабушке Елене Михайловне, маме и мне, а затем уже выносил на суд более широкой аудитории. Радостно удивлялся, если ему удавалось кого-либо разыграть, когда его стихи или фантастические рассказы принимали за реальность.

В общении с людьми, независимо от чинов и званий, отец был неизменно вежлив и доброжелателен. Здороваясь, он всегда снимал головной убор. Невозможно себе представить, чтобы отец не пропустил в дверях вперед женщину или пожилого человека, либо разговаривал сидя со стоящим перед ним человеком. С искренним интересом, он нередко беседовал с нашими многочисленными соседями по квартире на 1-й Мещанской улице. В этой квартире жило десять семей. Люди самые различные — инженеры, шоферы, сапожник, доцент и другие. Несмотря на большие различия во многих отношениях, все жили очень дружно, как могли, помогали друг другу, особенно в военное время. К родителям соседи относились с большим уважением, нередко приходили за советом или помощью. И после того, как наш старый дом сломали и все разъехались в разные концы Москвы, многие соседи продолжали нас навещать.

За свою семейную жизнь родители сменили три квартиры и всегда с соседями у них были самые добрые отношения. Хорошо помню первое знакомство с нашими соседями Вороновыми. Через несколько дней после переезда на новую квартиру мы с мамой провожали отца на работу. В этот момент из дверей соседней квартиры вышел А.Г. Воронов, с которым отец, как оказалось, был знаком ранее. Отец поздоровался с ним, а нам с мамой сказал: «У нас замечательные соседи». И оказался прав, что подтвердили наши более чем 30-летние в высшей степени добрые отношения с Е.З. и А.Г. Вороновыми.

Светлые воспоминания сохранились у меня от пребывания в предвоенные годы на ст. Калистово Ярославской ж.д., где родители много лет снимали дачу. Пленившись прекрасной в тех местах природой, они сагитировали приехать туда и многих своих друзей и родственников. В течение нескольких лет там снимали дачу зоологи С.С. Туров, В.Г. Гептнер, С.И. Огнев, нередко приезжал Е.С. Смирнов, а также мамины брат и сестра со своими друзьями. Подружились родители и со старожилками поселка. В результате возникла дружная и веселая колония под названием «Старые пионеры», имеющая самодельный стадион, стенную газету и журнал под названием «Голос дачника». В этих рукописных изданиях были фотографии, карикатуры, стихи, репортажи, отражающие события, происходящие в Калистове. Все это проникнуто добрым юмором. Отец часто выступал в роли автора репортажей, В.Г. Гептнер — автора стихов. По выходным дням «старые пионеры» часто устраивали заплывы в старинном калистовском пруду или волейбольные соревнования, которые про-

исходили настолько шумно и азартно, что привлекали местное население. Впоследствии периодически проводили соревнования между «Молодыми калистовцами» и «Старыми пионерами». Зимой были вылазки на лыжах в то же Калистово и совместные походы в Большой театр, прослушивание пластинок с классической музыкой, веселые встречи Нового года и пр. Все было прервано войной.

С октября 1941 г. наша семья вместе с Университетом была в эвакуации в Ашхабаде. Отец, как всегда, много работал и с тревогой ждал писем от коллег и учеников с фронта. Обязательно слушал вечером последние известия, передававшиеся по радио. Известие о гибели своего любимого ученика Юрочки Кафтановского, зверски забитого фашистами вместе с другими ранеными, присланное его командиром, переживал очень тяжело.

Жаркое лето в Ашхабаде многие пожилые сотрудники пережили очень тяжело, в связи с чем было решено перевезти всех в Свердловск. По дороге отец заразился брюшным тифом и чудом выжил. В мае 1943 г. Университет вернули в Москву.

В послевоенные годы родители довольно часто устраивали домашние концерты в нашей единственной комнате на 1-й Мещанской улице (а позже в квартире на Ленинских горах). Отец очень любил музыку, особенно оперное пение. Главным кумиром отца был Ф.И. Шаляпин, любил он и итальянских певцов Э. Карузо, Г. Курчи, Т. Руффо и других. На концерты приглашали коллег отца по работе, друзей, родственников. Среди гостей нередко бывали Н.А. Гладков, В.Г. Гептнер, А.Н. Дружинин, Л.А. Зенкевич, Я.Я. Рогинский, Е.П. Спангенберг, Е.С. Смирнов, С.С. Туров и другие. Специально для этих концертов был куплен красивый безрупорный граммофон. В эти годы у нас часто бывали и ученики отца — Л.О. Белопольский, А.К. Рустамов, Ф.И. Страутман, А.О. Ташлиев, С.М. Успенский. Родители всем были рады. Угощение было скромным — чаще всего «торт» из кукурузных хлопьев с заварным кремом, который искусно делала мама, привезенные отцом из Туркмении сухие фрукты и свежезаваренный крепкий чай.

Из небиологов у нас чаще других бывал школьный друг брата моей мамы генерал М.Н. Замятин, очень подружившийся с моим отцом. Он сам обладал прекрасным баритоном, с удовольствием пел арии и романсы (в молодости ему даже предлагали стать солистом оперы, но он предпочел военную карьеру). Это был, пожалуй, один из наиболее близких отцу людей по складу ума, широте знаний, большому интересу к русской истории, склонности к юмору. Теплые и уважительные отношения были у отца и с другим генералом — В.С. Пышновым, которого глубоко интересовали принципы полета птиц и возможность их использования в са-

молетостроении. Нередко бывал у нас друг отца артист Малого театра С.М. Чернышёв, с которым отец работал в молодости в Наркомсобесе. Они с удовольствием вспоминали молодые годы, много шутили, обсуждали различные проблемы современного театрального искусства.

Отец прекрасно разбирался в людях, но никогда, даже нам с мамой, не позволял себе отзываться отрицательно о ком-либо. Если мы чувствовали, что он чем-то угнетен и пытались выяснить, что случилось, то он или отделивался грустной шуткой или отвечал: «все суета сует, все пройдет и так не останется».

Отец был доброжелателен, но требователен к работам своих учеников. При мне он однажды сказал своему докторанту, занимавшему в то время уже значительный пост: «Не торопитесь, дорогой мой, писать диссертацию. Материал еще не созрел». А года через два ему же посоветовал: «А теперь — пора». Защита диссертации прошла, насколько мне известно, блестяще.

Будучи в целом весьма снисходительным к окружающим, отец совершенно не терпел непорядочности. В своей семье он получил прекрасное воспитание, был обычно тактичен и изысканно вежлив. Сохранилось даже семейное предание о том, как 4-летний Юрочка (так звали дома отца), заметив, что лошадь может задеть дрова, обратился к ней, сняв головной убор: «Госпожа лошадь, не стукнетесь, пожалуйста, о дрова». Однако, будучи взрослым, он позволял себе не подавать руки некоторым людям, проявившим явную непорядочность. Близкие отцу сотрудники судили по этому признаку о «моральных слабостях» некоторых коллег.

В основном же отец относился к коллегам очень хорошо, с почтением - к старшему поколению, с уважением и заботой — к младшему. Из биологов старшего поколения отец был особенно дружен с А.Ф. Котсом. Отношения между ними очень теплые и доверительные, общались они довольно часто и всегда с большим взаимным удовольствием. Нередко А.Ф. Котс звонил отцу по телефону или присылал обстоятельные письма, написанные прекрасным поэтическим слогом. Многолетние теплые и уважительные отношения связывали отца и Б.С. Матвеева, что подтверждается замечательным письмом, написанным Б.С. моим родителям по поводу 70-летия отца.

Отец не слишком любил общаться с «начальством». Исключением был С.Д. Юдинцев, бывший деканом Биологического факультета МГУ до 1948 года. Отец всегда отзывался о нем с большим уважением, считая, что именно такие люди, не ищущие собственной выгоды от занимаемой должности, живущие интересами дела, искренне заботящиеся о своих подчиненных, имеют моральное право и должны руководить людьми. После 1948 г. отец нередко контактировал с С.Д. Юдинцевым по разным

вопросам. Кроме того, они регулярно общались на встречах преподавателей с «военным (1941 года) выпуском» биофака, в которых участвовали В.Д. Лебедев, И.Г. Серебряков, А.Г. Банников, Б.С. Матвеев, А.А. Уранов и другие.

Как-то я поинтересовалась у отца, кто же был самым первым его учеником. Отец ответил: «Разве ты не знаешь? — Алеша, Михеич». Так он по-домашнему звал Алексея Васильевича Михеева (впоследствии заведующего кафедрой зоологии МГПИ им. В.И. Ленина). Отец всегда радовался его успехам, высоко ценил человеческие достоинства, был хорошо знаком и с его семьей. Они с мамой специально ездили под Подольск, чтобы познакомиться с его матерью, о которой мой отец отзывался — «истинно русская мудрая женщина».

Особые теплые отношения, отличавшиеся полным взаимным пониманием, огромным уважением сложились у моего отца с ихтиологом В.Д. Лебедевым. Искренне восхищаясь военными заслугами В.Д., бывшего всю войну штурманом морской авиации, отец испытывал к нему, пожалуй, чувство старшего брата к младшему. У них было очень много сходного в характере, оценках людей и событий. Оба налету схватывали мысли, не нуждаясь в разъяснениях, оба обладали обширными знаниями и широким кругом интересов, не ограничиваясь кругом профессиональных вопросов.

Очень хорошие отношения связывали отца с В.Ф. Рябовым, которого он ценил за высокие человеческие достоинства и нередко говорил: «На Васю Рябова во всем и всегда можно положиться». В.Ф. Рябов был советчиком отца по ряду житейских и организационных вопросов, в которых он разбирался значительно лучше отца.

Неизменно дружеские отношения складывались у отца с Е.Н. Дерим-Оглу. Он поддерживал ее, когда затягивали защиту ее докторской диссертации, писали заметки в газеты с насмешкой над темой ее диссертации. Он вселял в нее надежду и уверенность, что все будет в порядке, т.к. ее работа доброкачественная и полезная, и оказался прав. Отец ценил у Е.Н. живой ум, отзывчивость, доброжелательность, дома ее звал «наша Деримша».

Отец старался поддерживать, насколько это было в его силах, несправедливо обиженных, не боясь навлечь на себя серьезные неприятности. Так было, в частности, с Н.А. Гладковым, талантливым зоологом, попавшим в плен в начале войны. Отец вместе с ихтиологом Г.В. Никольским неоднократно ходили в различные инстанции, пока не добились его реабилитации и возвращения в Университет. В трудные для биологии годы после 1948 г. широко известный генетик Н.П. Дубинин вынужден был временно оставить генетику и, находясь на Урале, заняться орнитологи-

ей. Отец всячески поддерживал его работу. При мне несколько раз приезжала к нам домой его жена (сам он, вероятно, не имел возможности приехать) и привозила на консультацию его работы.

Результатом пребывания отца во время войны в Ашхабаде стали его глубокие творческие и дружеские связи с местными учеными. Отец неоднократно бывал в экспедициях в Туркмении, имел там многих учеников. Среди них в первую очередь следует назвать А.К. Рустамова и А.О. Ташлиева, за успешным ростом которых отец с гордостью следил. Они оба часто бывали у нас дома, отец был близко знаком с их семьями. А.К. Рустамов — один из наиболее близких учеников старшего поколения, успехами которого отец особенно гордился. Наша семья была хорошо знакома с его семьей — с замечательной женой Елизаветой Александровной и детьми, двое из которых впоследствии стали биологами.

Отец внимательно следил за успехами орнитологов, окончивших кафедру зоологии позвоночных МГУ, и всегда готов был им помочь. С большой теплотой отец относился к Р.Л. Беме, который на его глазах превратился из студента первокурсника в серьезного авторитетного ученого. Будучи тяжело больным, отец настолько беспокоился о защите им докторской диссертации, что попросил меня присутствовать на заседании Ученого Совета и рассказать, как все прошло. Защита прошла прекрасно, о чем я и сообщила.

Из молодых выпускников кафедры отец, пожалуй, более всего выделял Л.С. Степаняна, В.Д. Ильичева, Г.Н. Симкина, Е.Н. Курочкина. При общении с Л.С. Степаняном он испытывал удовлетворение оттого, что кто-то из молодежи так же, как он сам, полностью погружен в изучение любимого объекта. Относился он к Л.С. по-отцовски, огорчался его неудачам, радовался успехам. Родители часто приглашали его к нам в дом вместе с «очаровательной Леночкой», как называл жену Л.С. Степаняна мой отец, К.В.Д. Ильичеву, одному из последних своих учеников, необычайное трудолюбие и блестящие способности которого отец заметил еще на первых курсах его обучения в университете, отец относился очень тепло и внимательно, надеялся на его большие успехи на научном поприще.

Прежде, чем сдать архив, мне пришлось пересмотреть всю переписку отца. Я была поражена широтой его почтовых связей и вниманием, с которым отец относился к своим адресатам, независимо от их положения и возраста — будь то маститый профессор, пенсионер-любитель птиц или пионер-юннат. Обычно отец отвечал на письма по воскресеньям, уединяясь в своем кабинете в Зоомузее, где в этот момент его никто не отвлекал. Многие из юных адресатов впоследствии стали видными учеными. Сохранились и многочисленные письма военного времени — от молодых зоологов, написанные прямо на полях сражений. Особенно живо

и интересно писал о своих впечатлениях капитан Н.Н. Карташев, впоследствии один из ведущих преподавателей кафедры зоологии позвоночных.

С чувством необычайной гордости, я бы даже сказала благоговения, отец всегда отзывался о Московском университете. Ему неоднократно предлагали на самых выгодных условиях переехать в Ленинград или Киев. Но он так и остался верен Московскому университету. О своем отношении к Университету он говорил неоднократно, в том числе и в последнем публичном выступлении на факультете на своем 70-летию. Он бывал во многих странах, во многих университетах, читал лекции в Сорбонне и в Эдинбургском университете, но знакомство с их работой только утвердило его во мнении, что Московский университет занимает одно из самых почетных мест среди всех учреждений подобного рода в мире. «Московский университет — учреждение высочайшего класса», — неоднократно говорил отец.

# **ПОПЫТКА ОБЪЯСНЕНИЯ ПОЛОВЫХ РАЗЛИЧИЙ ФОРМЫ КЛЮВА НЕКОТОРЫХ МОНОМОРФНЫХ ВИДОВ ПТИЦ С ПОЗИЦИЙ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ**

**А.А. Виноградов**

*Тверской государственный университет*

## **SEXING SOME MONOMORPHIC SPECIES OF BIRDS BY BEAK OUTLINES: MORPHOFUNCTIONAL APPROACH**

**A.A. Vinogradov**

*Tver State University*

*E-mail: goodquit@mail.ru, Vinogradov.AA15@tversu.ru*

Проблема определения пола мономорфных видов птиц хорошо известна и может быть успешно решена лишь в гнездовой период по результатам наблюдений за брачным поведением, а также при отлове птиц и осмотре клоакального выступа (Lorentsen, Rшв, 1994; Lee, Griffiths, 2003; и др.). Для некоторых видов, в ряде случаев, это возможно по наличию или отсутствию наседного пятна. Во внегнездовой период идентификация пола некоторых видов данной группы птиц возможна по значениям измерений различных частей тела (длина хвоста, крыла, клюва, цевки и т.д.) и их соотношениям или по значениям дискриминантных уравнений с использованием тех или других значений размерных, весовых или индексных параметров (Fox et al., 1981; Voersma, Davies, 1987; Марковец, 1991; и др.). Во всех этих случаях, включая отбор образцов тканей для ДНК-анализа, требуется непосредственный контакт с объектом исследования.

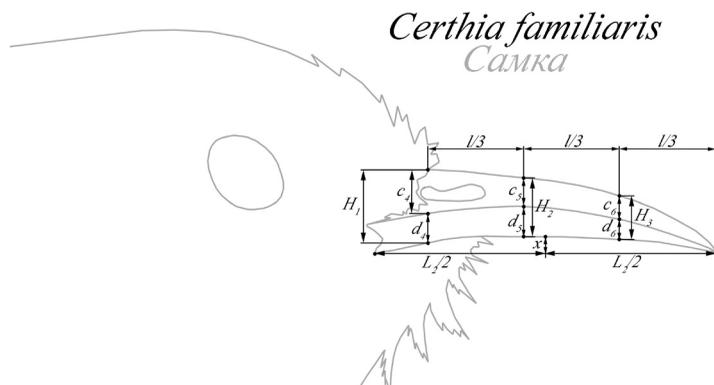
Разрабатываемая нами методика визуально-графического бесконтактного дистанционного определения пола мономорфных видов птиц по абрисам клюва, выполненным в компьютерном графическом редакторе с крупномасштабных профильных фотографий головы птиц, позволяет статистически, а в ряде случаев абсолютно достоверно, определять пол птиц по форме клюва (Виноградов, 2014). Нами графически выявлены различия в форме клюва самцов и самок более чем у 700 видов мономорфных и диморфных видов птиц, а более или менее подробный анализ поведения этих видов по использованию клюва противоположными полами позволяет сделать предположение, в том числе, и о морфофункциональной причине формирования этих различий.

Для возможного подтверждения высказанного выше предположения мы решили исследовать половые различия формы клюва двух видов певчих воробьиных птиц, хорошо разделяющихся по жизненным стратегиям в гнездовой период.

Крапивник (*Troglodytes troglodytes*), как известно, выраженный полигам, самец в гнездовой период способен построить до 15 гнёзд для нескольких самок. Самки, выбравшие для гнезда одну из гнездовых построек самца, достраивают её, обустроивая лишь гнездовую камеру. В случае второго гнездования, самка так же достраивает свободную гнездовую постройку, сооруженную ранее самцом. (Дорофеева, 1999). Самец крапивника номинативного подвида не принимает участия в выкармливании птенцов, однако, например, у командорского подвида *Troglodytes troglodytes pallescens* (Ridgway, 1883) это наблюдается (Михтарьянц, 1984). Для наших исследований мы отобрали тушки 127 самцов и 62 самок крапивников из всех экспонатов этого вида, хранящихся в коллекции зоологического музея МГУ безотносительно их внутривидовой классификации и удовлетворяющих всем необходимым качествам для фотографирования их клюва и последующего графического анализа в редакторе Adobe Photoshop CS2.

Второй вид, выбранный нами для исследования — типичный моногам, обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*). Наши наблюдения и некоторые сообщения других исследователей показывают, что в процессе гнездостроения у этого вида принимают участие оба партнёра (Стригуль, 2001). Однако, анализ видеоматериалов, снятых нами у двух строящихся гнёзд в течение 2 гнездовых сезонов 2015 и 2018 гг. на Куршской косе, свидетельствует, что примерно на 70–100 прилётов самки к гнезду со строительным материалом, на самца приходится лишь 2–3. При этом самец постоянно сопровождает самку во время сбора ею материала для гнезда. Другими словами, участие самца в собственно строительстве гнезда скорее можно назвать символическим. Выкармливают потомство от первого гнездования оба партнёра (Божко, Андреевская, 1960). Гнездо для второго гнездования строит только самка, самец не участвует при этом даже символически. Выкармливает второе потомство в году только самка (Стригуль, 2001). Для наших исследований мы отобрали тушки 95 самцов и 55 самок обыкновенных пищух из всех экспонатов этого вида Зоологического музея МГУ безотносительно их внутривидовой классификации, удовлетворяющих всем необходимым качествам для нашей работы.

Для каждого вида отдельно нами в графическом редакторе растровыми контурами были вычерчены абрисы головы и клюва всех тушек в отдельных прозрачных слоях поверх их крупномасштабных профильных



**Рис. 1.** Существенные промеры клюва.

изображений. Для каждого вида отдельно абрисы самцов и самок максимально возможно точно подгонялись к одному произвольно выбранному размеру с сохранением пропорций. Затем мы вычертили усреднённые абрисы головы и клюва самца и самки по методу наименьших квадратов. В результате наложения и максимально возможного совмещения усреднённых абрисов самца и самки, отдельно для крапивника и обыкновенной пищухи, нами были визуальными определены существенные различия их формы клювов и реперные точки для снятия размерных параметров для последующего математического анализа выявленных различий.

Абрисы клюва двух видов измерялись нами в графическом редакторе Adobe Photoshop CS2 в условных единицах (см) по 10 размерным параметрам: высота надклювья в его основании ( $c_4$ ), высота подклювья в его основании ( $d_4$ ), высота надклювья в основной трети клюва ( $c_3$ ), высота подклювья в основной трети клюва ( $d_3$ ), ( $c_6$ ) высота надклювья в передней трети клюва, высота подклювья в передней трети клюва ( $d_6$ ), высота клюва в его основании ( $H_1$ ), высота клюва в основной трети ( $H_2$ ), высота клюва в передней трети ( $H_3$ ), длина клюва от оперения лба до вершины ( $l$ ). Для обыкновенной пищухи нами были определены дополнительно также — длина клюва от основания подклювья до вершины ( $L_2$ ) и высота хорды нижнего края подклювья ( $x$ ) (рис. 1).

В результате исследований оказалось, что самцы и самки крапивника статистически достоверно различаются по Т-критерию Стьюдента по 9 (кроме  $l$ ) и по всем 10 параметрам по U-тесту Манна-Уитни, у пищухи — по 8 размерным параметрам (кроме  $c_3$  и  $c_6$ ), согласно Т-критерию Стьюдента и U-теста Манна-Уитни. Достоверное абсолютное разделение пола

Таблица 1.

Оценка достоверности половых различий двух видов птиц по размерным и индексным параметрам

Параметры		Mann-Whitney U Test (p) Крапивник (самцы — 127, самки — 62)				Mann-Whitney U Test (p) Пищуха обыкновенная (самцы — 95, самки — 55)			
		U	Z	Z adjusted	2*sided exact p	U	Z	Z adjusted	2*sided exact p
$c_4$	Промеры	2286,0	4,6759	4,6815	<b>2,85E-06</b>	1938,0	-2,6305	-2,6323	<b>8,5E-03</b>
$d_4$		899,5	8,6026	8,6161	<b>6,96E-18</b>	175,0	-9,5061	-9,5102	<b>1,9E-21</b>
$c_5$		2238,0	4,8118	4,8209	<b>1,43E-06</b>	2556,5	-0,2184	-0,2186	0,827
$d_5$		23,0	11,0850	11,0990	<b>1,28E-28</b>	0,0	-10,1886	-10,1986	<b>2,0E-24</b>
$c_6$		2127,0	5,1262	5,1422	<b>2,72E-07</b>	2276,0	-1,3123	-1,3145	0,189
$d_6$		616,0	9,4056	9,4246	<b>4,34E-21</b>	209,5	-9,3716	-9,3833	<b>6,4E-21</b>
$H_1$		947,5	8,4667	8,4714	<b>2,43E-17</b>	927,0	6,5734	6,5762	<b>4,8E-11</b>
$H_2$		274,5	10,3728	10,3822	<b>3,02E-25</b>	290,5	-9,0557	-9,0590	<b>1,3E-19</b>
$H_3$		657,0	9,2895	9,2970	<b>1,45E-20</b>	628,0	-7,7395	-7,7449	<b>9,6E-15</b>
$L_2$						1401,5	-4,7228	-4,7231	<b>2,3E-06</b>
$l$		3074,0	2,4441	2,4446	<b>0,015</b>	1942,5	-2,6130	-2,6131	<b>9,0E-03</b>
$x$						1764,5	3,3072	3,3085	<b>9,4E-04</b>
$d_4/c_4$	Индексы	2188,0	4,9534	4,9539	<b>7,28E-07</b>	620,0	-7,7707	-7,7753	<b>7,5E-15</b>
$d_4/c_5$		1367,0	7,2786	7,2789	<b>3,37E-13</b>	171,0	-9,5218	-9,5261	<b>1,6E-21</b>
$d_4/c_6$		2340,5	4,5215	4,5217	<b>6,14E-06</b>	655,0	-7,6342	-7,6380	<b>2,2E-14</b>
$c_5/c_4$		3711,5	0,6387	0,6387	0,523	2017,5	2,3205	2,3247	<b>2,0E-02</b>
$d_5/d_4$		3220,5	2,0293	2,0293	<b>0,042</b>	2577,0	0,1384	0,1385	0,890
$d_4/d_5$		3555,5	-1,0805	-1,0805	0,280	1727,0	3,4534	3,4589	<b>5,4E-04</b>
$d_5/H_2$		1492,5	6,9232	6,9235	<b>4,41E-12</b>	180,5	-9,4847	-9,5215	<b>1,7E-21</b>
$d_5/H_3$		2013,0	5,4491	5,4492	<b>5,06E-08</b>	302,5	-9,0089	-9,0291	<b>1,7E-19</b>
$d_5/L_2$						655,0	-7,6342	-7,9279	<b>2,2E-15</b>
$d_5/l$		878,0	8,6634	8,6636	<b>4,59E-18</b>	640,0	-7,6927	-7,8617	<b>3,8E-15</b>
$H_2/H_2$		3921,0	-0,0453	-0,0453	0,964	2279,5	1,2987	1,3051	0,192
$H_2/H_1$		3021,5	2,5928	2,5929	<b>0,010</b>	2394,5	0,8502	0,8535	0,393
$H_2/H_1$		2580,5	3,8418	3,8419	<b>1,22E-04</b>	2538,5	0,2886	0,2898	0,772
$H_1/l$		1925,0	5,6983	5,6983	<b>1,21E-08</b>	1615,5	-3,8883	-3,9161	<b>9,0E-05</b>
$H_2/l$		1395,0	7,1993	7,1994	<b>6,06E-13</b>	1775,0	-3,2662	-3,2973	<b>9,8E-04</b>
$H_3/l$		1658,0	6,4545	6,4545	<b>1,09E-10</b>	1931,5	-2,6559	-2,7051	<b>6,8E-03</b>
$x/L_2$						1410,0	4,6897	4,8126	<b>1,5E-06</b>
$x/H_2$						1381,5	4,8008	4,8035	<b>1,6E-06</b>
$x/H_3$					1410,0	4,6897	4,6921	<b>2,7E-06</b>	
$x/l$					1456,0	4,5103	4,6008	<b>4,2E-06</b>	
$x/d_5$					971,5	6,3998	6,4007	<b>1,5E-10</b>	

по значениям размерных параметров для крапивника не отмечено, для обыкновенной пищухи это оказалось возможным по параметру  $d_5$ . Из 15 исследованных нами значений индексных соотношений размерных параметров статистически достоверно самцы и самки крапивников различаются по 12, а у обыкновенной пищухи по 17 из 21 (табл. 1).

Достоверное абсолютное определение пола крапивников и обыкновенных пищух оказалось возможным по значениям уравнений дискри-

минантных функций, выписанных нами для линий, полностью разделяющих координаты значений некоторых размерных параметров для самцов и самок этих видов на соответствующих графиках.

Ниже мы приводим уравнения и значения функций полностью и достоверно разделяющие области значений координат самцов и самок двух видов на графиках.

Для крапивника:

$y_{c3} + 2,25x_{d5} = 2,7075$ , при значениях функции  $>2,7075$  — самцы,  $<2,7075$  — самки;

$y_{H2} + 3,75x_{d5} = 4,6325$ , при значениях функции  $>4,6325$  — самцы,  $<4,6325$  — самки;

$y_{d5} + 0,3333x_{d6} = 0,9683$ , при значениях функции  $>0,9683$  — самцы,  $<0,9683$  — самки;

$y_{d4} + 3,3333x_{d5} = 3,3333$ , при значениях функции  $>3,3333$  — самцы,  $<3,3333$  — самки.

Для обыкновенной пищухи:

$y_{c5} + 15x_{d5} = 13,685$ , при значениях функции  $>13,685$  — самки,  $<13,685$  — самцы;

$y_{L2} + 55,3333x_{d5} = 57,902$ , при значениях функции  $>57,902$  — самки,  $<57,902$  — самцы;

$y_{d4} - 1175x_{d5} = 992,06$ , при значениях функции  $>992,06$  — самки,  $<992,06$  — самцы;

$y_{d5} + 0,008x_{d6} = 0,8502$ , при значениях функции  $>0,8502$  — самки,  $<0,8502$  — самцы;

$y_{H2} + 12,5x_{d5} = 12,43$ , при значениях функции  $>12,43$  — самки,  $<12,43$  — самцы;

$yd5 - 0,0213xx = 0,836$ , при значениях функции  $>0,836$  — самки,  $<0,836$  — самцы.

Как и ожидалось, у обыкновенной пищухи высота подклювья выше у самки, в то время как у крапивника — у самца, что хорошо согласуется с нашим предположением о морфофункциональной причине формирования этих различий. В рассмотренных случаях это связано с сегрегацией полов в гнездостроительной деятельности или её интенсивностью.

Ранее нами было показано, что форма клюва самцов и самок разных видов птиц согласуется с различиями в интенсивности использования одноимённых действий клювом представителями каждого пола. Так дополнительные усилия более крупными самками у большинства ястребиных птиц, связанные с разделкой добычи для птенцов и вообще более крупной добычи, способствуют формированию у них более высокого

подклювья относительно такового самцов и, наоборот, меньшего надклювья, на краях которого у самок часто развиваются более выраженные зубцы (Виноградов, 2017).

Если самец и самка принимают равное участие в выкармливании птенцов, питаются одинаковой добычей (грифы Старого и Нового Света, птица-секретарь, пальмовый гриф, змеяд, осоед и др.), подклювье самок уступает таковому самцов по высоте или почти равно ему, да и самцы превосходят размерами самок (Виноградов, 2017).

По нашему мнению, агрессивность самцов разных видов гусей, сопровождающиеся частыми и продолжительными схватками с территориальными соперниками, захватом и удержанием плеча соперника, стремлением повредить его мышцы и сухожилия, является причиной формирования у них более высокого и мощного подклювья, чем у самок (Виноградов, 2017).

Нами было также показано ранее, что в группе полигамных шалашников различия в относительно большей высоте подклювья самцов обусловлены строительством и обустройством шалашиков, заборчиков, беседок и др. демонстративных конструкций, токовых площадок или территорий для привлечения самок, а также частыми и регулярными манипуляциями клювом с различными предметами. У моногамных видов шалашников, при отсутствии строительства демонстративных сооружений, малой долей манипуляций клювом с предметами, самцы имеют равные или меньшие по высоте подклювья относительно таковых у самок. При этом и в том и в другом случаях, самки шалашников строят гнёзда для своего потомства в одиночку или, у некоторых видов, при незначительной помощи самцов (Виноградов, 2017). Это обстоятельство свидетельствует о том, что различия формы клюва самцов и самок обусловлено не только сегрегацией разных полов в функциональном использовании клюва, но и степенью интенсивности одинаковых действий.

## Список литературы

- Божко С.И., Андреевская В.С. 1960. К экологии пищи в парках окрестностей Ленинграда // Орнитология. Т.3. С. 430–433.
- Виноградов А.А. 2014. Метод выявления половых различий в строении клюва мономорфных видов птиц: на примере белокрылой крачки (*Chlidonias leucopterus*: Sternidae) // Зоол. ж. Т. 93. № 10. С. 1236–1249.
- Виноградов А.А. 2017. Половые различия в абрисе клюва мономорфных видов птиц: морфометрия, охотничьи виды, экологическая морфология. Автореф. дис. ... канд. биол. н. М.: РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева. 157 с.
- Дорофеева М.Ю. 1999. Размножение крапивника в Ленинградской области: строительство, устройство и расположение гнёзд // Русск. орнитол. ж. Экспресс-вып. № 84. С. 3–13.

- Марковец М.Ю. 1991. Определение пола у обыкновенной пищухи (*Certhia f. familiaris* L.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 239. С. 80–84.
- Михтарьянц Э.А. 1984. К биологии размножения командорского крапивника – *Troglodytes troglodytes pallescens* // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток. С. 115–117.
- Стригуль Н.С. 2001. Наблюдения за пищухами *Certhia familiaris*, успешно выростившими два выводка за лето // Русск. орнитол. жур. Экспресс-вып. № 167. С. 747–752.
- Boersma P.D., Davies E.M. 1987. Sexing monomorphic birds by vent measurements // Auk. Vol. 104. P. 779–783.
- Fox G.A., Cooper C.R., Ryder J.P. 1981. Predicting the sex of herring gulls by using external measurements // J. Field Ornithol. Vol. 52. No. 1. P. 1–9.
- Lee P.L.M., Griffiths R. 2003. Sexing errors among museum skins of a sexually monomorphic bird, the Moorhen *Gallinula chloropus* // Ibis. Vol. 145. No. 4. P. 695–698.

# ЭЛЕМЕНТЫ ТРОПИЧЕСКОЙ БИОТЫ В ФАУНЕ ЛЕСНЫХ ПТИЦ РАННЕГО МИОЦЕНА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Н.В. Волкова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

# TROPICAL ELEMENTS IN THE FAUNA OF ARBOREAL BIRDS OF THE EARLY MIOCENE OF EASTERN SIBERIA

N.V. Volkova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Borissiak Paleontological Institute of Russian Academy of Sciences  
E-mail: nvolkova@paleo.ru

Высокая степень изученности современных орнитокомплексов сильно контрастирует со скудными знаниями о предшествующих им древних сообществах птиц. Тем не менее анализ ископаемых материалов позволяет порой открывать совершенно неожиданные этапы в становлении современных сообществ. Ярким примером служит исследование остатков птиц из местонахождения Тагай, расположенного на берегу острова Ольхон озера Байкал.

Согласно последним данным возраст ископаемой фауны датируется концом раннего – началом среднего миоцена, что соответствует интервалу времени между 16 и 14,5 млн. лет назад (Тесаков и др., 2014). На основании анализа таксономического состава разных групп позвоночных предполагается, что в то время в непосредственной близости от местонахождения преобладали околотовные и лесные местообитания.

Как и в большинстве отложений, несущих остатки птиц, на Тагае доминируют остатки околотовных, водоплавающих и курообразных птиц. Среди определенных таксонов найдены две-три формы гусеобразных из клад Tadorninae и Anserinae, мелкая фазановая птица *Palaeortyx* cf. *prisca* (Milne-Edwards, 1869), крупный фазан (Phasianidae indet.), некрупные ржанкообразные (Charadriiformes indet.), три формы цапель (Ardeidae indet.), утиные (Anatinae indet., Merginae indet.), мелкий кулик (Charadriidae/Scolopacidae), описан новый вид некрупной поганки *Miobaptus huzhircus* Zelenkov, 2015 (Зеленков, Мартынович, 2013; Волкова, Зеленков, 2015; Зеленков, 2015). Особый интерес вызывают найденные на Тагае древесные формы — Strigiformes, Psittaciformes, Piciformes, Passeriformes, эволюция которых в неогене остается наименее изученной (Волкова, Зеленков, 2016). Например, в Азии, кроме тагайских находок, неогеновые совы пока известны только из среднего миоцена Таиланда

(Cheneval et al., 1991). Но в первую очередь уникальность собранным материалам придает факт обнаружения среди них костей тропических форм, ранее не известных в Восточной Сибири.

Первой сенсационной находкой стал дистальный фрагмент цевки попугая *Psittacoidea* (sensu Joseph et al., 2012) gen. indet. (?aff. *Mogoniasopsitta*). Сейчас также найден проксимальный фрагмент лопатки, принадлежавший этому же таксону. Находка *Psittacoidea* на Тагае существенно расширяет географическое распространение попугаев в Азии на протяжении миоцена (и возможно олигоцена). Ранее попугаи из Миоцена были известны только из Центральной и Западной Европы, Австралии, Новой Зеландии и один таксон из Северной Америки (Zelenkov, 2016). Кроме того, присутствие попугая в раннем–среднем миоцене Сибири поддерживает гипотезу о распространении попугаев из Австралии в Африку через Евразию в олигоцене или раннем миоцене (Zelenkov, 2016; Мауг, 2017). Эта гипотеза противоречит предположениям молекулярных биологов о транс-океанической дисперсии попугаев из Австралии в Африку (Zelenkov, 2016).

Следующее важное открытие — присутствие бородастиков (*Ramphastidae*, бывшие *Capitonidae*) в раннем–среднем миоцене Сибири. Из тагайских сборов определены три фрагмента, принадлежавших одному таксону, — дистальный эпифиз плеча, проксимальная часть коракоида и дистальная часть локтевой кости. Ископаемая летопись бородастиков более скудная, чем у попугаев, на данный момент описано лишь два таксона из раннего и среднего миоцена Центральной Европы — *Capitonides europaeus* Ballmann, 1969 и *C. protractus* Ballmann, 1983 (Ballmann, 1969, 1983). Существует также упоминание о неописанной форме из раннего миоцена Флориды, США (Olson, 1985). Остатки из Тагая предварительно отнесены к ископаемому роду *Capitonides*, но, несомненно, принадлежали к другому виду. Современные бородастики, как и попугаи, населяют тропики Южной Америки, Африки и Азии, но, в отличие от попугаев, их ареал не пересекает линию Уоллеса и не распространяется на Австралию. Так как достоверные представители семейства в миоцене известны только из Евразии, можно предположить происхождение обсуждаемой группы в Северном полушарии Старого Света, откуда последовало дальнейшее расселение *Ramphastidae* в Африку и Америку. Этой гипотезе не противоречат и молекулярные данные (Moyle, 2004) согласно которым, американские и африканские бородастики являются сестринскими к базальным азиатским бородастикам.

Еще один возможный пример представителей тропической биоты, найденный на местонахождении Тагай, остается пока загадкой до появления новых материалов. На данный момент известен проксимальный фрагмент коракоида с частично разрушенным акрокоракоидным отрост-

ком, определение которого спорно. По сохранившемуся фрагменту видны черты сходства с воробьинообразными птицами – сходная форма акрокоракоида (сохранившейся части), узкая вытянутая плечевая суставная поверхность, лопаточная суставная поверхность не имеет ямки, тонкий стержень. Основное отличие от воробьеобразных птиц — крупный широкий на всем протяжении прокоракоидный отросток. У некоторых кричащих воробьиных (Suboscines) встречается крупный, широкий в основании прокоракоидный отросток, но он резко сужается к вершине. Строение прокоракоида, как у некоторых Suboscines, было описано также для воробьеобразной птицы из раннего олигоцена Европы — *Wieslochia weissii* Mayr, Manegold, 2006. Предполагается, что крупный прокоракоидный отросток был у представителей ископаемого семейства *Zygodactylidae*, которое считается ближайшей родственной группой к *Passeriformes*. Из приведенных выше данных можно предположить, что ископаемый коракоид принадлежал представителю стволовых или примитивных кричащих *Passeriformes*, или птице из семейства *Zygodactylidae*. И те, и другие были распространены в раннем миоцене Европы, но не известны из Азии. Кричащие воробьиные сейчас достигают максимального разнообразия и плотности в тропиках Нового и Старого Света. Однако есть вероятность, что этот коракоид мог принадлежать птице из отряда *Trogoniformes*. Для трогонов характерны небольшие размеры коракоида и крупный широкий на всем протяжении прокоракоид, как у ископаемого экземпляра. Плечевая суставная поверхность у трогонов шире, чем у ископаемого коракоида. Форма лопаточной суставной поверхности у трогонов варьирует, у некоторых африканских видов *Trogoniformes* на лопаточной суставной поверхности нет ямки, как у ископаемого экземпляра. Трогоны, как и бородастики, сейчас обитают в тропиках Южной Америки, Африки и Азии и не встречаются в Австралии. Как и все перечисленные выше группы лесных птиц, ископаемые трогоны известны из раннего миоцена Европы.

Открытие таксонов, преимущественно населяющих сейчас тропические регионы, позволяет предполагать, что на территории Восточной Сибири был более мягкий климат, возможно субтропический. Сходство фаун позднего миоцена Европы и Восточной Сибири свидетельствует о едином климатическом поясе, охватывающем Европу и часть Азии. Известно, что в начале кайнозоя средние температуры были намного выше, чем сегодня, и, по-видимому, большая часть Европы и Азии была покрыта лесами, которые простирались до северных широт. Подобная среда несомненно была благоприятна для эволюции лесных птиц. Последующее похолодание и формирование широтных температурных градиентов должны были сказаться на распространении части птиц и привести к сокращению их ареалов до областей тропических и/или субтропических широт.

Автор благодарен Н.В. Зеленкову за чрезвычайную заинтересованность и всестороннюю помощь в изучении лесных птиц Тагай. А.В. Пантелеев консультировал автора по поводу определения воробьеобразных птиц, в том числе загадочного коракоида. Работа не состоялась бы без реализации проекта по изучению местонахождения Тагай и всех его участников. Исследование поддержано грантом РФФИ № 18-34-00680.

## Список литературы

- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. 2015. Новые находки птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, озеро Байкал) // *Соврем. палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. двенадцатой всероссийской науч. школы молодых ученых-палеонтологов. ОМТ Палеонтол. ин-та им. А.А. Борисяка РАН.* С. 13.
- Волкова Н.В., Зеленков Н.В. 2016. Первая находка древолазающей воробьиной птицы (Passeriformes, Certhioidea) в миоцене Азии и другие лесные птицы местонахождения Тагай (Байкал) // *Тез. докл. тринадцатой всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. ОМТ Палеонтол. ин-та им. А.А. Борисяка РАН.* С. 8–9.
- Зеленков Н.В. 2015. Примитивная поганка (Aves, Podicipedidae) в миоцене Восточной Сибири (озеро Байкал, остров Ольхон) // *Палеонт. ж. Т. 5.* С. 69–77.
- Зеленков Н.В., Мартынович Н.В. 2013. Богатая фауна птиц из миоценового местонахождения Тагай (остров Ольхон, Байкал) // *Тр. Мензбир. орнитол. о-ва. Вып. 2.* С. 73–93.
- Тесаков А.С., Сыромятникова Е.В., Данилов И.Г., Клементьев А.М., Сизов А.В. и др. 2014. Успехи изучения миоценовых позвоночных местонахождения Тагай (остров Ольхон, озеро Байкал). Межд. конф. “Палеонтология Центральной Азии и сопредельных регионов: к 45-летию Совместной российско-монгольской палеонтол. экспедиции (СРМПЭ)” 12–13 нояб. 2014. С. 75–77.
- Ballmann P. 1969. Die Vögel aus der aitburdigalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern // *Zitteliana.* Bd. 1. S. 5–60.
- Ballmann P. 1983. A New Species of Fossil Barbet (Aves: Piciformes) from the Middle Miocene of the Nördlinger Ries (Southern Germany) // *J. Vertebr. Paleontol.* Vol. 3. No. 1. P. 43–48.
- Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C., Ratanasthien B. 1991. The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand: systematics and paleoecology // *J. South. Asian Earth Sci.* Vol. 6. No. 2. P. 117–126.
- Joseph L., Toon A., Schirtzinger E.E., Wright T.F., Schodde R. 2012. A revised nomenclature and classification for family-group taxa of parrots (Psittaciformes) // *Zootaxa.* Vol. 3205. P. 26–40. doi:10.11646/zootaxa.3205.1.2
- Mayr G. 2017. *Avian evolution: the fossil record of birds and its paleobiological significance.* Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, Inc. 306 p.
- Mayr G., Manegold A. 2006. New specimens of the earliest European passeriform bird // *Acta Palaeontologica Polonica.* Vol. 51. No. 2. P. 315–323.
- Moyle R.G. 2004. Phylogenetics of barbets (Aves: Piciformes) based on nuclear and mitochondrial DNA sequence data // *Mol. Phyl. Evol.* Vol. 30. P. 187–200.
- Olson S.L. 1985. The fossil record of birds // *Avian biology.* Vol. 8. P. 79–238.
- Zelenkov N.V. 2016. The first fossil parrot (Aves, Psittaciformes) from Siberia and its implications for the historical biogeography of Psittaciformes // *Biol. Lett.* 12: 20160717. DOI: 10.1098/rsbl.2016.0717

# **ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА СИНИЦ, ЗИМУЮЩИХ В ЗАПАДНОМ ПОДМОСКОВЬЕ**

**В.В. Гаврилов**

*Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского,  
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова*

## **ECOLOGICAL ENERGETICS OF TITS WINTERING IN THE WESTERN PART OF THE MOSCOW REGION**

**V.V. Gavrilo**

*Zvenigorod Biological Station, Lomonosov Moscow State University  
E-mail: vadimgavrilo@yandex.ru*

Связь между животным и окружающей средой осуществляется за счет передачи и трансформации энергии, поскольку все живые организмы существуют за счет потребления внешнего потока энергии — питания. Животные получают энергию главным образом путем окисления питательных веществ, и поэтому мерой энергетического обмена может служить потребление кислорода. Разное поведение животного требует разное количество энергии на его осуществление. В качестве основного, базового уровня энергетического метаболизма животного используют базальный или стандартный обмен. Пониманием того, как энергетический обмен у голодных, неактивных животных в термонейтральной зоне изменяется при различных условиях очень важно, так как этот уровень энергии является базисом, на котором основаны энергетические требования для всех других типов активности. Кроме того, на небольшом количестве видов птиц, которые содержались в неволе, было показано, что энергетический метаболизм покоя имеет суточный ритм, который сохраняется при постоянных условиях (Aschoff, Pohl, 1970; Kendeigh et al., 1977; Гаврилов, 1981; Gavrilo, 1985, 1997). Дальнейшие исследования показали вариации энергетического обмена в зависимости от сезона, образа жизни, использования различных местообитаний и т.д. (McNab, 2009; Swanson, 2010). В настоящий момент все исследователи энергетического обмена птиц согласны с тем, что дневные значения метаболизма покоя выше, чем ночные. Однако величина этих различий, их постоянство в течение суток, наличие повторяющихся суточных ритмов, связь с другими физиологическими и экологическими характеристиками остаются неопределенными (McKechnie, Wolf, 2004; McKechnie, 2008; Konarzewski, Ksiazek, 2012).

При использовании каждого литра кислорода в метаболических процессах количество выделяющегося тепла слабо зависит от того, окисля-

ются ли это белки, жиры или углеводы. Различия составляют не более 10%, поэтому при расчетах часто используют усредненную величину. Однако при окислении 1 г основных групп питательных веществ (белков, жиров, углеводов) энергетический выход существенно различается. Количество кислорода, необходимое для окисления 1 г жира, более чем вдвое превышает то, которое нужно для окисления углеводов или белков. Соответственно при окислении разных субстратов выделяется разное количество углекислого газа (Шмидт-Ниельсен, 1982). Отношение количества образовавшегося в процессе метаболизма углекислого газа к количеству потреблённого кислорода называется дыхательным коэффициентом. И этот показатель играет важную роль в физиологии обмена веществ. Различные данные свидетельствуют, что для точной оценки энергетических затрат птиц в различных условиях и при разном питании необходимо одновременное измерение потребления кислорода и выделения углекислого газа (Walsberg, Wolf, 1995).

Еще в самых первых работах об энергетическом обмене животных было сформировано понятие о калорическом коэффициенте (Kendeigh et al., 1977; Шмидт-Ниельсен, 1982). Калорический коэффициент это количество тепла (калорий), которое выделяется при окислении в организме (или сгорании) одного грамма вещества. Для трех видов веществ, окисляющихся в организме — белков, жиров и углеводов — были получены соответствующие табличные значения. Однако эти значения не получили большого практического применения, поскольку живой организм в своем естественном состоянии крайне редко для питания (окисления) использует эти субстраты в чистом виде. Примерно в шестидесятые годы двадцатого века было сформулировано другое понятие — калорический эквивалент потерь массы тела. Калорический эквивалент потерь массы тела — отношение затраченной за определенное время энергии к происходящим при этом потерям массы тела. Величина калорического эквивалента потерь массы тела определяется соотношением сжигаемых для метаболизма веществ и потерь воды на респирационное охлаждение. Вследствие этого, калорический эквивалент потерь массы может использоваться для расчета расхода энергии по потерям массы и для определения респирационных потерь воды (Kendeigh et al., 1977; Gavrilov, 1997). Было обнаружено, что калорический эквивалент изменения веса тела у птиц существенно колеблется под влиянием нескольких факторов и единого для всех случаев калорического эквивалента не существует. Это привело к тому, что исследований калорического эквивалента сравнительно немного. Однако они показали, что калорический эквивалент потерь массы тела можно классифицировать и определять зависимость его величины от ряда факторов (Kendeigh et al., 1977; Gavrilov, 1997, Гаврилов, 2013, 2016).

Большая часть локомоторной активности птиц в осенне-зимний период соответствует кормовому поведению. Динамика локомоторной активности в целом описывает поиск корма птицами в природе. О результате поиска пищи можно судить по динамике массы тела и жировых резервов птиц. Считается, что обычный ритм локомоторной активности мелких воробьиных птиц имеет двухвершинный характер: первый пик — утренний, второй — вечерний, а в основе всех суточных ритмов лежат циркадные ритмы (Дольник, 1975; Daan, Aschoff, 1975; Gwinner, 1975; Brandstatter, 2002; Wikelski et al., 2008; Гаврилов и др., 2003, 2008; Гаврилов, 2015).

Как у всех летательных аппаратов, полетный вес птиц находится под строгим внутренним контролем. Увеличение массы тела приводит к повышению нагрузки на крыло и возрастанию расходуемой на полет мощности. С другой стороны, птицы обладают высокой скоростью энергетического метаболизма, поддержание которого в условиях неравномерного поступления пищи возможно только при наличии буферных резервов питательных веществ. Запасание питательных веществ приводит к увеличению массы тела. Таким образом, масса тела птицы находится под постоянным давлением двух противоположно действующих факторов: контроля полетного веса и контроля веса энергетических резервов (Дольник, 1975). Все это приводит к сложной структуре суточных и годовых циклов массы тела у птиц. При этом показано, сезонные изменения среднего веса птиц в популяции закономерны и повторяются из года в год с большой точностью (Дольник, 1975). В немиграционные периоды жировые резервы птиц служат для них источником энергии для перенесения неблагоприятных условий в жизни. По их изменению можно судить, когда птицы испытывают дефицит энергии — тогда жировые резервы тратятся, а когда существует избыток энергии — тогда жировые резервы растут. При этом, неоднократно отмечалось, что изменения жировых резервов не всегда следуют за изменениями массы тела птиц (Дольник, 1975; Гаврилов, 2015).

Цель данной работы — измерить энергетический обмен, дыхательный коэффициент и калорический эквивалент потерь массы тела у птиц, взятых непосредственно из природы, в покое, в термонейтральной зоне, в стандартных условиях, но в разное время суток. Выявить суточные ритмы этих энергетических характеристик, а также ритмы различных показателей жизнедеятельности птиц, обеспечивающих их существование в природе: локомоторной активности птиц, массы тела и жировых резервов птиц. Найти общее закономерности, связывающие эти показатели.

В качестве объекта исследования использованы четыре вида синиц, обитающих в Подмосковье в осенне-зимний период (большая синица

*Parus major*, московка *Periparus ater*, пухляк *Poecile montanus*, лазоревка *Cyanistes caeruleus*). Для исследования взяты птицы после прохождения у них осенних линек и до наступления весеннего брачного периода.

Исследования проводили с октября по март 2009–2018 гг. на территории Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ в западном Подмоскowie. Свободноживущих птиц отлавливали паутинными сетями или западками, и, после соответствующих стандартных измерений, взвешивания и кольцевания, помещали в камеру газового анализатора, где определяли стандартный энергетический обмен методом непрямой калориметрии, который основан на измерении газообмена животного. Измеряли потребление кислорода и выделение углекислого газа птицей проточным респирометром FoxBox-C фирмы Sable Systems Int. (USA). Одновременно регистрировали скорость протока воздуха через камеру, температуру в камере и концентрацию углекислого газа и кислорода. Интенсивность вентиляции респирометрической камеры (скорость протока) устанавливали в пределах 600–850 мл/мин. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа определяли методом проточной респирометрии. Через герметичную респираторную камеру, в которой размещалась птица, непрерывным потоком продували воздух. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа вычислялась на основании измерения разности концентраций этих газов на выходе из респираторной камеры с птицей и на выходе из пустой аналогичной камеры. Скорость потребления кислорода и выделения углекислого газа равна разности этих концентраций, умноженную на скорость протока воздуха через камеры. Концентрацию углекислого газа и кислорода после респираторной камеры с птицей и аналогичной пустой измеряли последовательно в одном приборе в течение 24–30 и 6–10 мин соответственно. Частота снятия показаний прибором 1 раз в 10 с. Измерения проводили днем в течение 2,5–3,2 ч и ночью (8–10 ч) в затемненной камере при постоянной температуре 25 °С, которая соответствует термoneйтральной зоне. Время от момента поимки птицы до ее помещения в камеру составляло 20–40 мин. Опыты начинали в разное время суток. Дыхательный коэффициент определяли во время опыта. Для анализа использовали минимальные значения дыхательного коэффициента, полученные в опыте. Энергетический обмен птиц рассчитывали непрерывно на основе вычисленных значений дыхательного коэффициента в данный момент времени. Для анализа использовали минимальные значения энергетического обмена птицы в опыте, которые обычно регистрировали через 1,0–1,5 ч после начала эксперимента, или позже, когда желудочный тракт птицы был пуст. Для определения калорического эквивалента потерь массы тела использован метод одно-

временного определения расхода энергии и потерь массы тела птиц в опытах (Lighton 2008; Гаврилов и др., 2013; Гаврилов, Моргунова, 2014). Калорический эквивалент потерь массы тела — отношение затраченной за определенное время энергии к происходящим при этом потерям массы тела (Kendeigh et al., 1977; Gavrilov, 1997; Гаврилов, 2013, 2016). Перед помещением птицы в камеру респирометра птицу взвешивали, а сразу после опыта взвешивали еще раз. Измерения проводили на электронных весах с точностью до 0,01 г. Подкожные жировые резервы у птиц изменяются пропорционально содержанию жира в полости тела и тканях, всегда составляя половину общих запасов жира (Блюменталь, Дольник, 1962). Подкожный жир жировых депо просвечивает через кожу, и у мелких птиц виден при раздувании перьев. На этом основаны методы прижизненной оценки жирности птиц. Использован полуколичественный метод определения жира — оценка видимых подкожных жировых резервов баллах (Блюменталь, Дольник, 1962; Гаврилов и др., 2004). Поскольку жирность у птиц возрастает нелинейно, особям с баллом жирности «много» присвоен коэффициент 9 (Блюменталь, 1967). После окончания опыта птицу отпускали. Некоторых птиц отглавливали и измеряли несколько раз.

В результате исследований выявлены следующие закономерности.

В течение зимнего периода синицы поддерживают массу тела и жировые резервы примерно на одном и том же уровне.

Синицы поддерживают жизнедеятельность в стационарном состоянии: в течение дня они добывают столько энергии, сколько ее тратят за сутки.

Существуют суточные ритмы динамики массы тела и жировых резервов у птиц: к концу или середине светового дня синицы стремятся увеличить свою массу тела и сделать небольшие энергетические запасы в виде жира.

Днем, синицы получают энергию, питаясь различной, преимущественно белковой и углеводной пищей; ночью, в темноте, белковая пища недоступна, поэтому в ночное время энергия вырабатывается за счет окисления жиров.

Запас жира образуется днем, а тратится ночью.

Всю необходимую на сутки энергию синицы получают за счет либо одного пика кормовой активности, который приходится на утреннее и дневное время (максимум с 9 до 11 ч), либо за два пика кормовой активности (утренний и вечерний). Энергетические затраты синиц максимальны в этот период.

Минимум энергетических затрат синиц приходится на период с 0 до 4 ч ночи.

Минимум калорического эквивалента потерь массы приходится на время максимальной двигательной активности птиц, а максимум – на ночные часы.

В зимний период у синиц существует сложная динамика суточных ритмов различных, влияющих друг на друга, характеристик.

В течение суток увеличение средней массы тела и жировых резервов отмечено в середине и второй половине дня. Для обеспечения этого результата кормовая (локомоторная) активность птиц может иметь суточный ритм с одним или с двумя пиками. Суточные ритмы дыхательного коэффициента и энергетического обмена следуют за ритмом локомоторной активности птиц с небольшой задержкой во времени. Суточный ритм калорического эквивалента имеет отличия от ритма других энергетических показателей, но тоже хорошо соотносится с ритмом локомоторной активности птиц. В период большой активности птиц, их калорический эквивалент потерь массы тела минимален.

Благодарность. Работа выполнена в рамках государственного задания МГУ часть 2, п. 01 10.

## Список литературы

- Блюменталь Т.И., Дольник В.Р. 1962. Оценка энергетических показателей птиц в полевых исследованиях // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. Вып. 4. С. 394–407.
- Блюменталь Т.И. 1967. Изменение энергетических запасов (жирности) у некоторых воробьиных птиц Куршской косы в связи с участием их в миграции // Миграции птиц Прибалтики. Л.: Наука. С. 164–202.
- Гаврилов В.В. 2013. Суточный цикл калорического эквивалента потерь массы тела у синиц москочок (*Parus ater*, Aves) в осенне-зимний период // «Живые и биокосные системы». № 4; URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-4/article-5>.
- Гаврилов В.В. 2015. Взаимосвязь суточных ритмов локомоторной активности, изменений массы тела и жировых резервов у буроголовой гаички (*Poecile montanus*, Aves) зимой // Современ. пробл. зоологии и паразитологии. Матер. VII Межд. науч. конф. “Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова”. Воронеж: Издат. дом ВГУ. С. 65–71.
- Гаврилов В.В. 2016. Суточный цикл калорического эквивалента потерь массы тела у буроголовой гаички (*Poecile montanus*, Aves) зимой. // Современ. пробл. зоологии и паразитологии. Матер. VII Межд. науч. конф. “Чтения памяти проф. И.И. Барабаш-Никифорова”. Воронеж: Издат. дом ВГУ. С. 36–41.
- Гаврилов В.В., Веселовская Е.О., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Моргунова Г.В. 2013. Суточные ритмы локомоторной активности, изменения массы тела, жировых резервов, энергетического метаболизма покоя и дыхательного коэффициента у москочок (*Parus ater*) в осенне-зимний период // Зоол. ж. Т. 92. № 1. С. 50–56.

- Гаврилов В.В., Веселовская Е.О., Вострецова Е.В., Горецкая М.Я. 2008. Сроки различных фаз годового цикла и суточные ритмы локомоторной активности зеленой пеночки в Западном Подмосковье // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. Вып. 35. С. 120–124.
- Гаврилов В.В., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2004. Изучение птиц методом отлова, прижизненной обработки и кольцевания. Методические указания для проведения летней учебной практики студентов биологического факультета МГУ // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 270–299.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2003. Динамика ритма локомоторной активности пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) во время пребывания в районе гнездования // Вестн. МГУ. Сер. 16, биол. № 1. С. 43–47.
- Гаврилов В.В., Моргунова Г.В. 2014. Суточные ритмы энергетического метаболизма покоя и дыхательного коэффициента у москочок (*Periparus ater*, Aves) в осенне-зимний период // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 4. С. 54–58.
- Гаврилов В.М. 1981. Суточные измерения метаболизма покоя у птиц // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. Вып. 16. С. 42–50.
- Гвиннер Э. 1984. Годовые ритмы: общая перспектива // Биологические ритмы. М.: Мир. С. 44–54.
- Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 398 с.
- Шмидт-Ниельсен К. 1982. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн. 1. М.: Мир. 416 с.
- Aschoff J., Pohl H. 1970. Rhythmic variation in energy metabolism // Federation Proc. Vol. 29. P. 1541–1552.
- Brandstatter R. 2002. The circadian pacemaking system of birds // Biological rhythms. Berlin; N.Y.: Springer; New Delhi: Narosa Publishing House. P. 144–153.
- Daan S., Aschoff J. 1975. Circadian rhythms of locomotor activity in captive birds and mammals: their variations with season and latitude // Oecologia. Vol. 18. P. 269–316.
- Gavrilov V.M. 1997. Energetics and Avian behavior. Amsterdam: Harwood Academic Publishers. 225 p.
- Gavrilov V.M. 1985. Seasonal and circadian changes of thermoregulation in passerine and non-passerine birds: which is more important? // V.D. Ilyichov, V.M. Gavrilov (eds.). Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. Moscow: Nauka. P. 1254–1277.
- Gwinner E. 1975. Circadian and circannual rhythms in birds // Avian biology. N.Y. – L.: Acad. Press. Vol. 5. P. 221–285.
- Kendeigh S.C., Dolnik V.R., Gavrilov V.M. 1977. Avian energetics // Granivorous birds in ecosystem. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 78–107.
- Konarzewski M., Ksiązek A. 2012. Determinants of intra-specific variation in basal metabolic rate // J. Comp. Physiol. B. Vol. 183. P. 27–41.
- Lighton J.R.B. 2008. Measuring metabolic rates. A manual for scientists. Oxford: Oxford Univ. press. 201 p.

- McKechnie A.E.* 2008. Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review // *J. Comp. Physiol. B.* Vol. 178. No. 3. P. 235–247.
- McKechnie A.E., Wolf B.O.* 2004. The allometry of avian basal metabolic rate: good predictions need good data // *Physiol. Biochem. Zool.* Vol. 77. No. 3. P. 502–521.
- McNab B.K.* 2009. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A: Physiol.* Vol. 152. 1. P. 22–45.
- Nagy K.A.* 2005. Field metabolic rate and body size // *J. Exper. Biol.* Vol. 208. P. 1621–1625.
- Swanson D.L.* 2010. Seasonal metabolic variation in birds: functional and mechanistic correlates // *Curr. Ornithol.* Vol. 17. P. 75–129.
- Walsberg G.E., Wolf B.O.* 1995. Variation in the respiratory quotient of birds and implications for indirect calorimetry using measurements of carbon dioxide production // *J. Exper. Biol.* Vol. 198. P. 213–219.
- Wikelski M., Martin L.B., Scheuerlein A., Robinson M.T., Robinson N.D., Helm B., Hau M., Gwinner E.* 2008. Avian circannual clocks: adaptive significance and possible involvement of energy turnover in their proximate control // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 363. P. 411–423.

**ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ  
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ НА ТЕРРИТОРИИ  
ЗАКАЗНИКА «ЗВЕНИГОРОДСКАЯ БИОСТАНЦИЯ  
МГУ И КАРЬЕР СИМА» ЗА 20 ЛЕТ**

**В.В. Гаврилов, М.Я. Горецкая, Е.О. Веселовская**

*Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского,  
биологического факультета МГУ им М.В. Ломоносова*

**CHANGES OF NUMBERS OF SMALL PASSERINES  
IN ZVENIGOROD BIOSTATION MSU AND THE SIMA  
QUARRY RESERVE OVER 20 YEARS**

**V.V. Gavrilov, M.Ya. Goretskaia, E.O. Veselovskaya**

*Zvenigorod Biological Station, Biological Faculty, Lomonosov Moscow  
State University*

*E-mail: vadimgavrilov@yandex.ru*

Оценка состояния природных популяций животных — одно из важнейших направлений научных исследований. Московская область отличается максимальной интенсивностью антропогенной нагрузки среди населенных и промышленно развитых регионов России. Поэтому здесь особенно важно проводить мониторинг численности и видового разнообразия различных животных и растений, и давать оценку состояния оставшихся природных экосистем.

Звенигородская биостанция МГУ и карьер Сима — ботанический и зоологический государственный природный заказник регионального значения. Заказник расположен в Одинцовском районе Московской области — в 12 км от г. Звенигород, примерно в 40–50 км от МКАД. Заказник расположен на террасах древней долины реки Москва и водораздельном плато с выровненным рельефом, которое в юго-восточной части прорезается оврагом. Лесной массив — в настоящий момент немногим более 700 га — закреплен за Звенигородской биостанцией Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Мониторинг орнитофауны подразумевает исследование видового разнообразия птиц и численности птиц на изучаемой территории и долговременное прослеживание их изменений. Для этих целей самым эффективным методом изучения оказался метод отлова, прижизненной обработки и массового. Метод хорошо контролирует состояние и численность мелких воробьиных птиц размером от королька до дрозда (иволги, сойки), а также представителей отряда дятлообразных.

Массовый отлов птиц паутиными сетями ведется на Звенигородской биостанции МГУ с 1999 г. За все годы большинство птиц были отловлены в летние месяцы. Поэтому, мониторинг численности и видового разнообразия касается главным образом местных, гнездящихся птиц. Миграции птиц через территорию Звенигородской биостанции очень слабо выражены.

Полевые исследования проводили на территории Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ (Московская обл., координаты: 55°44' с.ш., 36°51' в.д.). Перемещающихся птиц отлавливали стационарными паутиными сетями. Сети от 5 до 15 м длиной и от 2 до 3 м высотой со стандартной ячейкой 14 мм располагали в пойме р. Москвы и на границе поймы и леса, на участке площадью примерно 2,75 га среди деревьев и кустарников. Во все периоды отлова использовали от 28 до 30 сеток, расположенных в одних и тех же местах. Общая протяженность сетей составляла не менее 240 м. Сети стояли круглые сутки. Всех птиц после отлова кольцевали, измеряли и выпускали (Гаврилов и др., 2004).

Для анализа изменения численности и видового разнообразия птиц в разные годы были взяты отловы птиц за полных 4 дня в июне (начиная с 15–18 июня) и за 4 полных ловчих дня в июле (начиная с 21–24 июля) с 1999 по 2017 г.

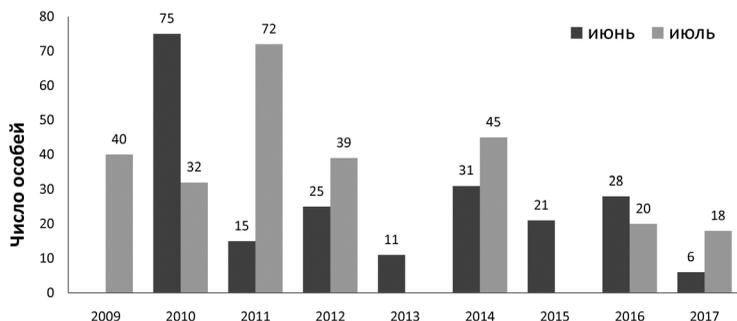
С 1999 по 2017 г. число пойманных птиц и число пойманных видов в июне имеют большие межгодовые колебания. С 1999 до 2010 г. число птиц и число пойманных видов изменялись примерно на одном уровне. Затем, общая численность птиц и число зарегистрированных видов птиц сильно выросли к 2011–2012 гг., а с 2012 по 2017 г. резко уменьшаются.

С 1999 по 2017 г. число пойманных птиц и число пойманных видов в июле, как правило, больше, чем за такой же период времени в июне, за исключением 2016 г. Общее число пойманных птиц и число зарегистрированных видов также сильно варьировало в 1999–2010 гг. и достигло максимума в 2011 и 2012 гг., а с 2012 по 2017 г. резко снижаются. В 2017 г. отмечено небольшое увеличение числа пойманных птиц, по сравнению с 2016 г., но общее число птиц меньше, чем в 2013–2015 гг. (Гаврилов и др., 2017, 2018).

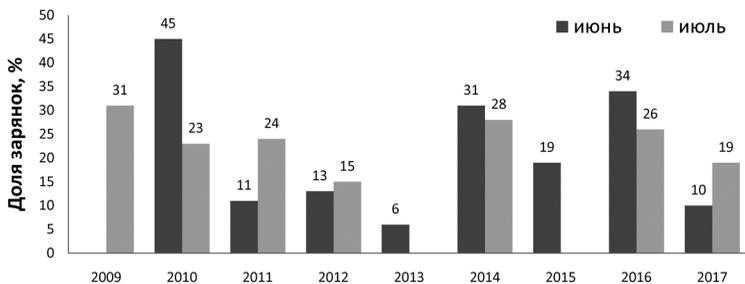
Следует отметить, что, хотя в целом, численность птиц и видовое разнообразие имеют межгодовые колебания, но последние годы, начиная с 2011–2012 гг., они стабильно снижаются, что ни разу не отмечали в предыдущие годы, и в 2016–2017 гг. достигли минимальных значений за все время исследований (Гаврилов и др., 2017, 2018).

В настоящем сообщении особое внимание уделяется периоду, начавшемуся в 2011–2012 гг.

Численность большинства массовых видов птиц снижается, начиная с 2011–2012 гг. В частности, зарянка долгое время была самым многочисленным видом в отловах, однако в последние годы её численность резко снижается, а также снижается ее доля относительно общего количества птиц (рис. 1 и 2).



**Рис. 1.** Число пойманных зарянок за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.

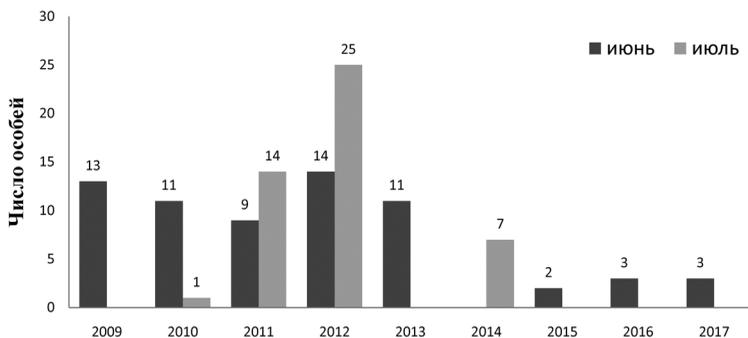


**Рис. 2.** Доля зарянок от общего числа пойманных особей за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.

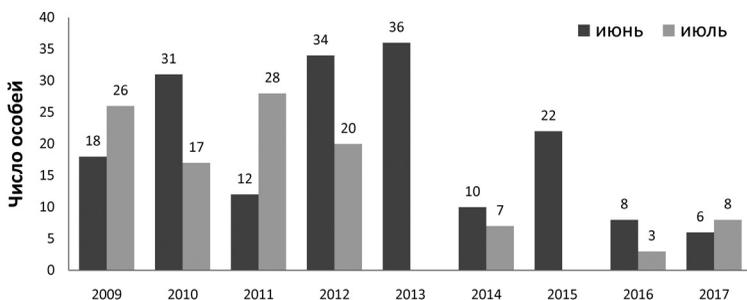
Снижается численность и других массовых видов: зяблика (рис. 3), большой синицы (рис. 4), мухоловки-пеструшки (рис. 5), славки-черноголовки (рис. 6).

Лишь черный дрозд (рис. 7), в отличие от других массовых видов, показывает довольно стабильную численность в июне и июле на протяжении 2009–2017 гг.

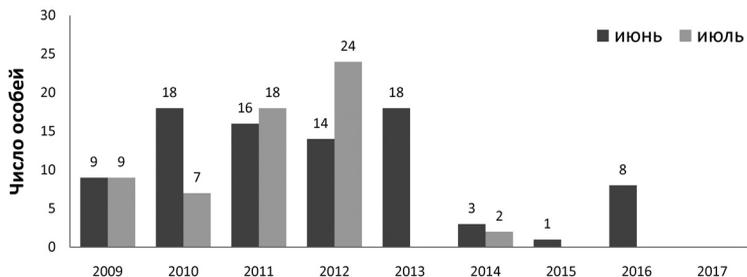
В последнее время изменения численности птиц обычно связывают с потеплением климата (Forchhammer et al., 1998; Walther et al., 2002; Hübalek, 2004, Соколов, 2006). Уменьшение численности птиц на терри-



**Рис. 3.** Число пойманных зябликов за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.

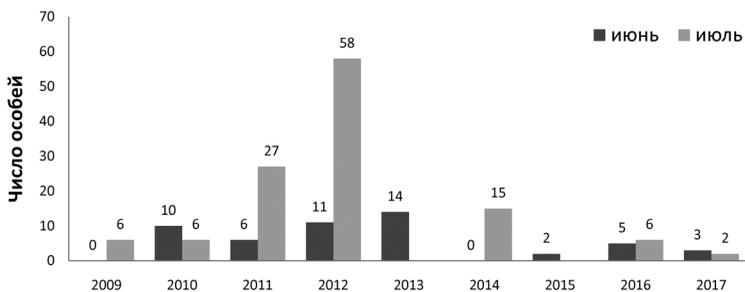


**Рис. 4.** Число пойманных больших синиц за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.

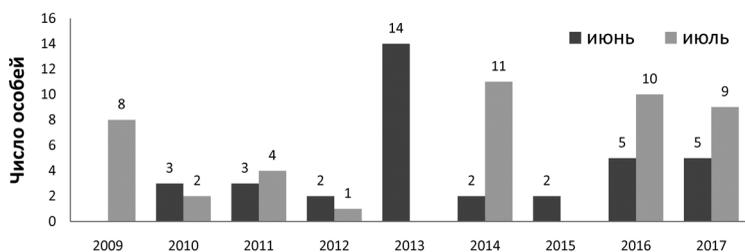


**Рис. 5.** Число пойманных мухоловок-пеструшек за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.

тории заказника «Звенигородская биостанция МГУ и карьер Сима» может являться следствием глобального потепления. Однако считается, что в начале потепление климата обычно приводит к изменению сроков се-



**Рис. 6.** Число пойманных славков черноголовков за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.



**Рис. 7.** Число пойманных черных дроздов за четыре ловчих дня в июне и в июле в разные годы.

зонных явлений у растений и животных. Мы ежегодно сравниваем данные о сроках пребывания птиц на территории Звенигородской биостанции, сроках размножения, линьки и т.д. (Гаврилов и др., 2006, 2008, 2014) с аналогичными сроками, полученными в начале XX века (Птушенко, Иноземцев, 1968). И все сроки сезонных явлений у разных видов птиц, не изменились по сравнению со сроками в начале XX века, несмотря на межгодовые колебания.

Кроме глобальных причин на уменьшение численности птиц на территории заказника «Звенигородская биостанция МГУ и карьер Сима» могут влиять локальные факторы. Вероятно, самый главный из них — это возросшая рекреационная нагрузка на территорию Звенигородской биостанции: из-за увеличения количества преподавателей и студентов на летней практике; и из-за резко выросшего количества дачников и дач на территории, вокруг Звенигородской биостанции.

Другим фактором, который сильно связан с предыдущим, является хищничество бродячих домашних или одичавших (брошенных) кошек.

Уже признано, что свободно гуляющие кошки представляют собой огромную экологическую угрозу (Loss et al., 2013, Marra, Santella, 2016),

поскольку они охотятся вне зависимости от того, голодны они или сыты. Кошки ежегодно убивают десятки миллиардов птиц, мелких млекопитающих, рептилий, ящериц, подталкивая уязвимые виды к полному исчезновению. В США от когтей и зубов кошек погибают больше млекопитающих и птиц, чем от ветряных турбин, автомобилей, пестицидов и ядов, столкновений с небоскребами и летательными аппаратами, а также от других так называемых прямых антропогенных причин, вместе взятых. В истреблении мелких птиц и зверей участвуют как домашние коты, так и беспризорные (Loss et al., 2013, Marra, Santella, 2016).

Мы считаем, что из локальных факторов именно возросшая рекреационная нагрузка и резко выросшее количество дач, дачников и кошек на территории, окружающей территорию Звенигородской биостанции, привели в результате к значительному снижению численности и видового разнообразия мелких воробьиных птиц за последние годы.

Благодарность. Работа выполнена в рамках государственного задания МГУ часть 2, п. 01 10.

## Список литературы

- Гаврилов В.В., Гаврилов В.М., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2004. Изучение птиц методом отлова, прижизненной обработки и кольцевания. Методические указания для проведения летней учебной практики студентов биологического факультета МГУ // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 270–299.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2006. Сроки первого появления некоторых воробьиных птиц в западном Подмосковье в 2000–2005 гг. по данным отлова // Орнитология. М.: изд-во Моск. ун-та. Вып. 33. С. 195–199.
- Гаврилов В.В., Веселовская Е.О., Вострецова Е.В., Горецкая М.Я. 2008. Сроки различных фаз годового цикла и суточные ритмы локомоторной активности зеленой пеночки в Западном Подмосковье // Орнитология. М.: изд-во Моск. ун-та. Вып. 35. С. 120–124.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2014. Сроки пребывания, сроки различных фаз годового цикла и локомоторная активность мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в Западном Подмосковье // Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. Матер. межд. конф. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 58–63.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2017. Мониторинг численности и видового разнообразия птиц методом отлова паутиными сетями на Звенигородской биостанции МГУ // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов. Матер. Всеросс. науч. конф. ЗБС МГУ 17-21 марта 2017. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 132–134.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2018. Сокращение численности мелких воробьиных птиц на территории заказника “Звенигородская биостан-

- ция МГУ и карьер Сима” (Ближнее Подмосковье) в последние годы // А.В. Салтыков (отв. ред.). Актуальные проблемы охраны птиц. Матер. Всеросс. научно-практ. конф., посвящ. 25-летию Союза охраны птиц России. (Москва 10–11 февр. 2018). М. – Махачкала: АЛЕФ (ИП Овчинников). С. 130–133.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А.* 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: изд-во Моск. ун-та. 462 с.
- Соколов Л.В.*, 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоол. ж. Т. 85. Вып. 3. С. 317–341.
- Forchhammer M.C., Post E., Stenseth N.C.* 1998. Breeding phenology and climate // Nature. Vol. 391. P. 29–30.
- Hubalek Z.* 2004. Global weather variability affects avian phenology: long-term analysis, 1881–2001 // Folia Zool. Vol. 53. P. 227–236.
- Loss S.R., Will T., Marra P.P.* 2013. The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States // Nature communications. 4. 1396 doi: 10.1038/ncomms2380
- Marra P.P., Santella C.* 2016. Cat Wars: The Devastating Consequences of a Cuddly Killer. Princeton University Press. 212 p.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan N., et al.* 2002. Ecological responses to recent climate change // Nature. Vol. 416. P. 389–395.

# ЭНЕРГЕТИКА И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

**В.М. Гаврилов**

*Кафедра зоологии позвоночных и Звенигородская биологическая  
станция Московского государственного университета им.*

*М.В.Ломоносова, 119234 Москва, Россия*

## ENERGETICS AND THE ECOLOGICAL PHENOMENON OF PASSERINE BIRDS

**V. M. Gavrilov**

*Department of Vertebrate Zoology and Zvenigorod Biological Station,  
Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119234,  
Russia.*

*E-mail: vmgavrilov@mail.ru*

Воробьинообразные (Passeriformes) — самый большой отряд птиц. Он включает около 6000 видов или 60% из 1000 видов современных птиц. Размерный диапазон Passeriformes — от массивного обыкновенного ворона (*Corvus corax*), масса которого достигает 1,5 кг, до крошечной короткохвостой аруны (*Myiornis caudatus*) массой всего лишь 4,2 г. Однако большинство в этом отряде составляют птицы массой от 10 до 80 г, при этом средний его представитель меньше, чем средняя птица в любом другом отряде (Del Hoyo et al., 2016). Причины образования видового богатства Воробьинообразных в пространстве и времени, обсуждались в нескольких недавних работах: роль «экологических ограничений» (Wiens, 2011) их морфологического разнообразия в континентальных сообществах (Jönsson et al., 2015), функциональные черты, которые лежат в основе градиента вертикального разброса (Pigot et al., 2016).

Мы предполагаем, что самую существенную роль в процветании Воробьинообразных играет их энергетика. Со времен Ласевки и Доусона (Lasiewski, Dawson, 1967) известно, что базальная скорость метаболизма воробьиных на 40% выше, чем у всех других птиц. Хотя дискуссии по этому вопросу все еще продолжаются, МакНаб (McNab, 2009, 2016) убедительно продемонстрировал, что птицы Passeriformes и Non-Passeriformes отличаются по уровню базального метаболизма.

Базальная скорость метаболизма (BMR) и общая потеря испаряемой воды (TEWL) — фундаментальные характеристики животного и считается, что они эволюционировали в сочетании с историей жизненного цикла животного. BMR является показателем минимальной энергетической стоимости поддержания организма и отражает затраты на основные фи-

зиологические функции, которые необходимы для жизни. TEWL является суммой потерь испаряемой воды через открытый эпителий, включая дыхательные пути, является основным средством потери воды у птиц, особенно мелких видов (Williams 1996). Увеличение BMR неизбежно должно привести к увеличению испарения и, следовательно, увеличению TEWL. Отсюда и вопросы: Как соотносятся BMR и TEWL у воробьиных и неворобьиных птиц? На какие показатели энергетики воробьиных птиц повлияло увеличение BMR? Какова взаимосвязь между BMR и интегрированными ежедневными расходами энергии?

Мы считаем, что ответы на эти вопросы помогут понять: в чем причина обилия видов в отряде? Что позволило воробьиным колонизировать почти весь земной ландшафт (за исключением Антарктики)? Почему воробьиные птицы имеют такой диапазон размеров 4–1500 г, а летающие неворобьиные 3–16 000 г? Что помешало воробьиным захватить весь возможный диапазон размеров летающих птиц? И, наконец, каково экологическое значение базальной скорости обмена веществ?

Основным методом, который был использован в этом исследовании, является комплексное измерение затрат энергии в покое и при обычной активности у воробьиных и неворобьиных птиц, их эколого-аллометрический анализ и всесторонние сравнения. Это сообщение представляет собой краткое изложение концепции, которая интерпретирует эволюционные и экологические последствия изменения и взаимодействия энергетических параметров у птиц, разработанная в результате многолетних исследований (Гаврилов 1994, 1995а, б, 1996а, б, 2000а, б, 2011, 2012а, б).

Самые существенные различия между воробьиными и неворобьиными птицами — в уровне базального метаболизма. Максимальные и другие уровни метаболизма различаются в предсказуемом режиме между этими таксономическими группами, причем воробьиные потребляют и расходуют энергию примерно на пятьдесят процентов быстрее, чем неворобьиные подобного размера. Увеличение BMR у Passeriformes приводит к пропорциональному увеличению максимального метаболизма существования (MPE, равному 4BMR) и максимальному аэробному метаболизму (MAM, равному 16BMR), потенциальной продуктивной энергии (PPE). Таким образом, энергия, доступная для терморегуляции, размножения и других функций, больше у воробьиных птиц, если сравнивать их с неворобьиными птицами с такой же массой тела. Полученная связь между базальным метаболизмом и метаболизмом существования показывает, что именно BMR определяет уровень ежедневной внешней работы, которую птица может осуществлять в течение длительного периода каждый день, если количество пищи доступно *ad libitum*. Аллометрические регрессии показывают, что энергетическая эффективность су-

ществования несколько выше у воробьиных и что она повышается в зимний период, причем в большей мере у воробьиных птиц, особенно у врановых.

Воробьиные птицы эффективно сохраняют свой тепловой баланс при низких температурах и, следовательно, могут жить в очень холодном климате. Мелкие воробьиные птицы, питающиеся доступным питанием, могут успешно существовать в течение всего года в регионах с чрезвычайно низкой температурой. В области Верхоянского полюса холода с температурами до  $-70^{\circ}\text{C}$  благополучно круглогодично живут кукши (*Perisoreus infaustus*), черноголовые гаички (*Parus palustris*) и некоторые другие виды. В опытах Роуэна (Rowan, 1929) — североамериканские вьюрки (*Junco hyemalis*) великолепно прожили зиму в вольере при температуре, спускающейся до  $-40^{\circ}\text{C}$ . Пуночки (*Plectrophenax nivalis*) и лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus*) являются обитателями Северной Европы и Азии и живут в местах, где зимняя температура достигает  $-50^{\circ}\text{C}$ .

BMR у Passeriformes при расчете на 1 г массы тела выше, чем у неворобьиных. Коэффициент мощности (MPE/BMR) несколько по-разному зависит от размера тела у воробьиных и неворобьиных птиц: у маленьких воробьиных птиц большая мощность (при массе тела 10 г, около 4BMR по сравнению с 3,5BMR у неворобьиных). Вот почему очень маленькие воробьиные птицы (Regulidae, Paridae, Carduelinae) могут успешно существовать зимой в северных районах. Эта разница уменьшается с увеличением массы тела. При массе тела 1 кг воробьиная птица (*Corvus*) имеет доступную мощность 3,5 BMR, а неворобьиная — мощность 3.7 BMR. Дальнейшее увеличение размера дает заметное и даже увеличивающееся энергетическое преимущество для неворобьиных птиц.

Поскольку энергия, затраченная на активность, всегда кратна определенному числу BMR, у большого воробьиного будет дефицит энергии для движения. Это также подтверждается тем фактом, что среди крупных воробьиных (Corvidae) практически нет мигрантов.

Полученные уравнения для MPE позволяют вычислить, что максимальная масса тела, до которой проявляется энергетическое преимущество у воробьиных, составляет 142,5 г. При дальнейшем увеличении размера уже неворобьиные птицы начинают получать преимущество. Вместе с тем, так как базальный метаболизм у воробьиных выше, энергетические потенциалы обеих групп постепенно выравниваются и становятся практически одинаковыми при массе тела около 1,2 кг, что соответствует массе тела самого большого из Corvidae — ворона.

Одновременное определение затрат энергии и потерь массы тела в покое позволило оценить общие потери испаряемой воды (TEWL) у

Passeriformes и Non-Passeriformes (Gavrilov, 2017). Процент тепла, рассеиваемого при испарении воды, зависит от размера тела. После объединения данных для 102 видов птиц из литературы и моих данных для 157 видов птиц было рассчитано соотношение между TEWL и массой тела при термонейтральных температурах (в основном 25 °C):  $TEWL_{25\text{ °C}} Aves = 0,28 m^{0,70}$ ,  $R^2 = 0,92$ , где TEWL выражается как г H<sub>2</sub>O/сутки, а m — масса тела (г). Показатель степени при массе тела, описывающий TEWL у птиц, составляет  $0,701 \pm 0,007$ , что на 0,05 больше, чем при базальной скорости обмена (BMR). Показатель степени в уравнении между описывающий TEWL и размер тела выше, чем между размером тела и BMR. Если добавляется дихотомия между воробьиными и неворобьиными, показатель степени, характеризующий BMR, составляет  $0,721 \pm 0,009$ , а показатель степени при массе тела, описывающий TEWL у Passeriformes и Non-Passeriformes, составляет 0,754, что на 0,05 больше, чем у BMR. Соотношения между TEWL и массой тела показывают, что TEWL у воробьиных примерно на 25–40% выше, чем у неворобьиных (особенно при высоких TA), что согласуется с отношением их уровней BMR.

Различия в EM определяются общей активностью птиц и различиями в уровне BMR. EM по определению — это расход энергии при уровне активности равном 1 и поэтому мало зависит от экологии вида. Хорошим обратным показателем общей активности может служить время суток, проводимое во сне. Мы рассчитали время, проводимое во сне для воробьиных и неворобьиных птиц, используя данные из литературы (Cambell, Tobler, 1984). Продолжительность сна у неворобьиных птиц, в среднем, на 40% больше, чем у воробьиных ( $10,75 \pm 4,27$  ч в сутки у неворобьиных против  $7,75 \pm 3,68$  ч в сутки у воробьиных, различия по T-критерию Стьюдента достоверны:  $T = 22,58$ ,  $n = 46$ , при  $p < 0,05$ ), а базальный метаболизм напротив на 40% выше у воробьиных птиц. Таким образом, BMR, который измеряется у птиц в покое, является хорошим интегрированным показателем общей активности эндотермных животных.

Наибольшей мощностью и наибольшей продуктивной мощностью обладают мелкие воробьиные птицы, что обеспечивает им при изменении условий существования возможность значительно увеличивать свою численность и буквально насыщать подходящие местообитания.

Повышение BMR приводит не только к повышению MPE и PPE по сравнению с другими эндотермами тех же размеров, но сдвигает область оптимальных размеров в сторону их уменьшения. Уравнения для максимального потенциального метаболизма существования и потенциальной продуктивной энергии показывают, что минимальная мощность — базальный метаболизм у крупных птиц, как неворобьиных, так и воробьиных, при расчете на 1 г массы тела ниже, чем у более мелких. Выгоды,

связанные с повышением BMR у воробьиных птиц, исчерпываются при достижении массы тела в 1 кг. У самой крупной врановой птицы - ворона, удельный метаболизм (отношение BMR к массе тела) самый низкий среди всех воробьиных.

Высокий BMR у Passeriformes включает в себя не только чистые выгоды, чтобы иметь более высокую потенциальную энергию и размножаться при более низких температурах окружающей среды, но и особые затраты на его поддержание. Стоимость преимуществ повышения BMR определяется дополнительными расходами воды, которая, испаряясь, обеспечивает повышенную теплоотдачу. Испарение дополнительного количества воды требует и дополнительной энергии. Эти расходы увеличиваются с увеличением размера тела, что препятствует образованию крупных видов у Passeriformes и практически не увеличиваются у Non-Passeriformes. Несмотря на то, что высокий BMR значительно увеличивает экологические возможности, такой способ расширения экологических ниш возможен только для животных с малой массой тела. Высокий уровень базальной скорости обмена у Passeriformes по сравнению с Non-Passeriformes определяет необходимость использования ими значительно большего количества испаряемой воды для поддержания удовлетворительного теплового баланса, особенно при высоких температурах окружающей среды и, особенно, у более крупных воробьиных.

Таким образом, можно заключить, что энергетика воробьиных птиц — это энергетика эндотермных животных на ее верхнем пределе. Она дает экологические преимущества, которые в размерном ряду воробьиных полностью исчерпаны. Животных, с массой тела превышающей 1,2–1,5 кг и с уровнем BMR, как у воробьиных птиц, быть не может.

## Список литературы

- Гаврилов В.М. 1994. Общие закономерности влияния температуры на энергетику особи гомойотермного животного (на примере большой синицы *Parus major*, Passeriformes, Aves) // Докл. РАН. Т. 334. С. 121–126.
- Гаврилов В.М. 1995а. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробьиных и неворобьиных птиц: 1. Зависимость от температуры среды, связь с массой тела, сезонные вариации, соотношение с другими уровнями расхода энергии, // Зоол. ж. Т. 74. С. 102–122.
- Гаврилов В.М. 1995б. Максимальный, потенциальный продуктивный и нормальный уровни метаболизма существования у воробьиных и неворобьиных птиц: 2. Связь с внешней работой, энергетические и экологические следствия. // Зоол. ж. Т. 74. С. 108–123.
- Гаврилов В.М. 1996а. Базальный метаболизм гомойотермных животных: 1. Шкала мощности и фундаментальная характеристика энергетики // Журн. общ. биол. Т. 57. С. 325–345.

- Гаврилов В.М.* 1996б Базальный метаболизм гомойотермных животных: 2. Возникновение в эволюции, энергетические и экологические следствия // Журн. общ. биол. Т. 57. С. 421–439.
- Гаврилов В.М.* 2000а. Как различия в базальном метаболизме отражаются в расходе энергии на самоподдержание и в энергетической эффективности существования у воробьиных и неворобьиных птиц? // Докл. РАН. Т. 371. С. 269–273.
- Гаврилов В.М.* 2000б. Что определяет показатель степени  $3/4$  при массе тела в аллометрических зависимостях для базального метаболизма у гомойотермных животных? // Докл. РАН. Т. 371. С. 421–424.
- Гаврилов В.М.* 2011. Функциональная интерпретация значения базального метаболизма у гомойотермных животных на примере птиц // Росс. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. Т. 97. С. 944–956.
- Гаврилов В.М.* 2012а. Экологические, функциональные и термодинамические предпосылки и следствия возникновения гомойотермии на примере исследования энергетики птиц // Журн. общ. биол. Т. 73. С. 88–113.
- Гаврилов В.М.* 2012б. Гомойотермия — ароморфоз для освоения планеты Земля. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH&Co. 358 с.
- Campbell S., Tobler I.* 1984. Animal sleep: A review of sleep duration across phylogeny // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. Vol. 8. No. 3. P. 269–300.
- Del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J., Christie D.A., de Juana E.* 2016. Handbook of the birds of the world alive. Lynx Edicions, Barcelona <http://www.hbw.com/>
- Gavrilov V.M.* 2014. Ecological and scaling analysis of the energy expenditure of rest, activity, flight, and evaporative water loss in Passeriformes and Non-Passeriformes in relation to seasonal migrations and to the occupation of boreal stations in high and moderate latitudes // *Q. Rev. Biol.* Vol. 89. No. 2. P. 25–69.
- Gavrilov V.M.* 2017. Total Evaporative Water Loss in Birds at Different Ambient Temperatures: Allometric and Stoichiometric Approaches // *Zoological Studies* Vol. 56. No. 37. P. 1–16. doi:10.6620/ZS.2017.56-37.
- Jønsson K.A., Lessard J-P., Ricklefs R.F.* 2015. The evolution of morphological diversity in continental assemblages of passerine birds // *Evolution*. Vol. 69. No. 4. P. 879–889.
- Lasiewski R.C., Dawson W.R.* 1967. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds // *Condor*. Vol. 69. P. 13–23.
- McNab B.K.* 2009. Ecological factors affect the level and scaling of avian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A*. Vol. 152. P. 22–45.
- McNab B.K.* 2016. Avian energetics: The passerine/non-passerine dichotomy // *Comp Biochem. Physiol. A*. Vol. 191. P. 152–155.
- Pigot A.L., Trisos C.H., Tobias J.A.* 2016. Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds // *Proc. R. Soc. B*. Vol. 283. 20152013. doi: 10.1098/rspb.2015.2013.
- Rowan W.* 1929. Experiments in bird migration. I. Manipulation of the reproductive cycle: seasonal histological changes in the gonads // *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* Vol. 39. P. 151–208.
- Wiens J.J.* 2011. The causes of species richness patterns across space, time, and clades and the role of “ecological limits” // *Q. Rev. Biol.* Vol. 86. No. 2. P. 75–96.
- Williams J.B.* 1996. A phylogenetic perspective of evaporative water loss in birds // *Auk*. Vol. 113. P. 457–472.

**ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И СОВРЕМЕННЫЕ  
ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФАУНЕ ПТИЦ НИЗОВИЙ  
РЕКИ ХАТАНГИ**

**В.В. Головнюк<sup>1</sup>, М.Ю. Соловьёв<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> ФГБУ «Заповедники Таймыра»;

<sup>2</sup> МГУ имени М.В. Ломоносова

**THE HISTORY OF STUDY AND CURRENT VIEWS ON  
THE FAUNA OF BIRDS OF LOWER REACHES OF  
THE KHATANGA RIVER**

**V.V. Golovnyuk<sup>1</sup>, M.Yu. Soloviev<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> FSBI "Taimyr Reserves";

<sup>2</sup> Lomonosov Moscow State University

E-mail: golovnyuk@yandex.ru

На всём своём протяжении (227 км) река Хатанга, протекая с юго-запада на северо-восток по Северо-Сибирской низменности, имеет широкое русло (до 10 км) и изобилует низкими торфяными заозёрными островами разнообразных форм и размеров. Такова же, интересующая нас, и её приустьевая часть — от полуострова Кресты и противолежащей поймы левого притока р. Малой Балахни, до о. Последний, ниже которого начинается Хатангский залив. Река пересекает 4 подзоны — от северных редколесий, через лесотундру и южные тундры до типичных тундр в устье (Поспелова, 2006). Считается, что в долине р. Лукунской (правый приток Хатанги) произрастают самые северные на Земле лесные массивы (Крючков, 1972), хотя по нашим наблюдениям настоящие перелески из лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* распространены существенно севернее, до среднего течения другого правого притока, р. Блудной, а отдельные лиственницы в древесной форме доходят до устья р. Попигаи (72°55'07" с.ш.). Наличие древесно-кустарниковой растительности, вместе с обширными озёрно-болотными и открытыми тундровыми местообитаниями в долине Хатанги и на прилегающих участках, наряду с низкой плотностью населения, отсутствием дорог, линий электропередач и разрабатываемых месторождений создают предпосылки для высокого видового богатства птиц, обитающих в естественных условиях.

Примечательно, что Хатанга, одна из великих сибирских рек, почти не привлекала внимания орнитологов в отличие от, казалось бы, существенно более удалённых от научных центров районов Крайнего Севера, таких как Чукотка, низовья Колымы или Лены, не говоря уже о Ямале, по которому выполнено огромное число работ (Рябицев, 2001). В одной

из своих фундаментальных и относительно недавних сводок Э.В. Рогачёва (Rogacheva, 1992) на карте обозначила лишь единственное место проведения орнитологических исследований для этого района, а именно «Лукунский» участок Таймырского заповедника. К настоящему времени нам известно о нескольких других исследованиях (например, Волков, 1989; Spiekman, Groen, 1993; и др.), но большинство из них проводились в окрестностях сельского поселения Хатанга или на притоках верхнего течения реки.

Тем временем, нижнее течение Хатанги могло стать местом, по которому сведения о фауне птиц были бы получены раньше, чем в большинстве других арктических районов: во время описания восточных берегов Таймыра в 1739–1742 гг. на правобережье Хатанги, в 4 км северо-восточнее устья р. Блудной (72°54'00" с.ш., 105°59'30" в.д.), располагался круглогодичный лагерь одного из отрядов Второй Камчатской экспедиции под руководством Х.П. Лаптева. К сожалению, в составленных экспедиционных отчётах нет упоминаний о птицах, по крайней мере, в изложении В.А. Троицкого (Троицкий, 1982). Весь XIX век и начало XX века не принесли сколько-нибудь существенных сведений о птицах низовой Хатанги и вершине Хатангского залива. Маршруты экспедиций А.Ф. Миддендорфа (в 1843 г.), Н.А.Э. Норденшльда (1872 г.), А.А. Бялыницкого-Бирули (1901 г.), А.И. Толмачёва (1928 г.), А.А. Романова (1927 и 1934 гг.), по результатам которых сложились представления об авифауне Центрального и Восточного Таймыра, проходили за пределами изучаемого района. Лишь изредка появлялись мелкие заметки, в которых упоминались отдельные виды, сведения о которых собирались неопределённым образом (Толмачёв, 1908; Фёдоров, 1929).

Настоящим прорывом в изучении птиц долины Хатанги, в том числе её нижнего течения и побережья Хатангского залива, стали наблюдения известного зоолога В.Н. Скалона. Возглавляя Таймырскую охотостроительную экспедицию в 1932 и 1933 гг. он попутно собрал обширный материал, который в 1935–1939 гг. опубликовал в виде крупной статьи на французском языке в бельгийском журнале «Le Gerfaut». В своей работе В.Н. Скалон упоминает о найденных им 110 формах птиц, но не так просто выделить из его публикации данные, касающиеся собственно низовьев Хатанги, поскольку район исследований охватывал обширную территорию юга Таймыра, от г. Дудинки на западе, до р. Большой Балахни на востоке. В дальнейшей публикации, подобной работе В.Н. Скалона, не было. Только в 1990–2000 гг. появились заметки исследователей (Гаврилов А.А., Поспелов И.Н., Чупин И.И., Hellquist A.), в той или иной форме связанных с Таймырским заповедником, основанные на краткосрочных наблюдениях и приведённых в Летописях природы заповедника, до недав-

него времени мало кому доступных. Пожалуй, стоит лишь выделить сведения И.Н. Пospelова (Пospelов, 2002) о 48 видах птиц, собранные им в 2001 г. на стационарных работах в приустьевой части р. Малой Балахни.

В 1994–2003 гг. и 2008–2014 гг. мы проводили орнитологические исследования в низовьях Хатанги. Ежегодно работу вели, как правило, в течение июня и июля, а на пеших и лодочных маршрутах обследовали территорию площадью около 300 км<sup>2</sup>, включающую прилегающий к правобережью Хатанги 20-километровый участок (шириной 8–16 км), от устья р. Попигай вверх по течению, а также ряд островов на реках Хатанга, Попигай, Блудная и левобережье Хатанги напротив о. Последний. В период наших наблюдений установлено пребывание 98 видов птиц, в том числе 3 вида отряда гагарообразных (2 гнездились), 20 гусеобразных (11 гнездились), 6 соколообразных (2 гнездились), 2 курообразных (оба гнездились), 2 журавлеобразных (не гнездились), 37 ржанкообразных (27 гнездились), 2 совообразных (1 гнездились), 1 стрижеобразных (не гнездились) и 25 воробьеобразных (16 гнездились). Размножение, подтверждённое находками жилых гнёзд с кладками или нелётных птенцов, определено для 61 вида. В целом, с учётом известных литературных данных можно утверждать, что в настоящее время гнездовая фауна изучаемого района включает 63 вида птиц. В общем, структура выявленной фауны гнездящихся птиц, с преобладанием ржанкообразных, воробьинообразных и гусеобразных, оказалась типичной для срединной полосы тундровой зоны, но сама авифауна чрезвычайно богата, учитывая небольшую площадь изученного района. Для сравнения, в дельте Лены на площади в 100 раз большей (от лиственничных лесотундровых редколесий до арктических тундр), установлено (или предполагается) размножение лишь 67–77 видов (Gilg et al., 2000; Софронов, 2012). Следуя орнитогеографическим построениям Л.Г. Вартапетова и Н.И. Гермогенова (2011), выявляется, что в низовьях Хатанги гнездится видов больше, чем в таймырских подзонах типичных, южных тундр и лесотундры вместе взятых, на пространстве от Енисейского залива до Хатангского, где, как они считают, размножается 59 видов.

Особенностью авифауны низовий Хатанги является наличие значительного числа видов, гнездящихся на крайних пределах ареалов, либо не известных для других мест тундровой зоны Таймыра. Только там достоверно размножаются клоктун *Anas formosa*, острохвостый песочник *Calidris acuminata*, грязовик *Limicola falcinellus*, полевой жаворонок *Alauda arvensis*, гольцовый конёк *Anthus rubescens* (одна из двух известных локаций), ворон *Corvus corax*; севернее, чем было известно для Восточного Таймыра — чирок-свистунок *Anas crecca*, турпан *Melanitta fusca*, синьга *Melanitta nigra*, берингийская (жёлтая) трясогузка *Motacilla*

*tschutschensis*, рябинник *Turdus pilaris*, полярная овсянка *Schoeniclus pallasi*; южнее — сибирская гага *Polysticta stelleri*, песочник-красношейка *Calidris ruficollis*, розовая чайка *Rhodostethia rosea*. Причинами такого положения служит совокупность факторов, в числе которых высокое разнообразие местообитаний в пределах небольшой площади, длительность проведённых наблюдений (позволяет выявить нерегулярно гнездящиеся виды) и современные климатические изменения, стимулирующие расселение птиц, преимущественно, в северном направлении.

## Список литературы

- Варпанетов Л.Г., Гермогенов Н.И. 2011. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. Вып. 47. М.: Т-во науч. изданий КМК. С. 7–28.
- Волков А.Е. 1989. Географический анализ орнитокомплексов гипоарктического пояса Средней Сибири. Дис. ... канд. геогр. н. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 217 с.
- Крючков В.В. 1972. Самые северные на земном шаре лесные массивы на р. Лукунской в бассейне р. Хатанги // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 10. С. 1213–1220.
- Поспелова Е.Б. 2006. Изменение состава и структуры флоры Восточного Таймыра на широтном градиенте — от северных редколесий до арктического побережья // Исследования природы Таймыра. Четвертичная история, климат, флора и растительность, животный мир. Вып. 5. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН. С. 40–58.
- Поспелов И.Н. 2002. 8.3.2. Птицы // Летопись природы ГПБЗ «Таймырский». Книга 17. Хатанга: С. 228–238.
- Рябицев В.К. 2001. Авифаунистические исследования на Урале, в Приуралье и Западной Сибири за последнюю четверть века и взгляд на будущее // Матер. к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: Екатеринбург: изд-во «Екатеринбург». С. 4–12.
- Софронов Ю.Н. 2012. Заповедник Усть-Ленский. Животный мир. Раздел II. Птицы: С. 5-11. [Электронный ресурс] URL: <http://ustlensky.ru/index.php/priroda/zhivotnyj-mir.html?start=4> (дата доступа 22.05.2018).
- Толмачёв И.П. 1908. Хатангская Экспедиция И. Р. Географического Общества // Тр. Троицкосавско-Кяхтинского отделения Приамурского отдела ИРГО. Т. 9. Вып. 1. СПб. С. 6–27.
- Троицкий В.А. 1982. Записки Харитона Лаптева. М.: Мысль. 144 с.
- Фёдоров Н.С. 1929. Весна, осень и лето в Хатангской тундре // Изв. Средне-Сибирского гос. Геогр. О-ва. Т. 3. Вып. 4. Красноярск: С. 32–48.
- Gilg O., Sane R., Solovieva D.V., Pozdnyakov V.I., Sabard B., Tsanos D., Zockler C., Lappo E.G., Syroechkovski E.E.-jr., Eichhorn G. 2000. Birds and Mammals of Lena Delta Nature Reserve, Siberia // Arctic. Vol. 53. No. 2. P. 118–133.
- Scalon W.N. 1935. Les oiseaux du Sud du Taimir // Le Gerfaut. 27/IV. P. 9–20.
- Spiekman H., Groen N.M. 1993. Breeding performance of arctic waders in relation to lemming densities, North-East Taimyr, Siberia, 1992 // WIWO-report nr. 33. Zeist. 57 p.

# ГОЛОВНОЙ МОЗГ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ ПТИЦ: СОВРЕМЕННОЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ

**Т.Б. Голубева<sup>1</sup>, Е.В. Корнеева<sup>2</sup>**

*<sup>1</sup> Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова; <sup>2</sup> Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва*

## THE BRAIN AND SENSORY SYSTEMS OF BIRDS: A MODERN VIEW

**T.B. Golubeva<sup>1</sup>, E.V. Korneeva<sup>2</sup>**

*<sup>1</sup> Department of Vertebrate Zoology, Lomonosov Moscow State University;*

*<sup>2</sup> Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Moscow  
e-mail: tbgolubeva@list.ru*

Последние 20 лет знаменуются кардинальными изменениями в представлениях о головном мозге птиц; прежде всего это касается общих понятий и детальных данных о роли переднего мозга (Reiner et al., 2004a, b, 2005; Walsh, Milner, 2011; Güntürkün et al., 2017). Существенную роль в пересмотре представлений о морфологии и функциях мозга птиц сыграли исследования морфологического строения, связей и функциональной активности различных структур мозга, которые ведутся с конца 1960-х гг. (см. Reiner et al., 2004a; Wang et al., 2010; Wild et al., 2010; Karten, 2015), многочисленные работы по экспрессии ранних генов, уточняющих активацию различных областей мозга при разных возбуждениях (см. Güntürkün et al., 2017), и все увеличивающийся поток работ по изучению поведения птиц и их когнитивных способностей (см. Зорина, Смирнова, 2018 — наст. сб.). Большой вклад в понимание функций мозга внесли результаты изучения зрения, слуха, соматосенсорной рецепции и других сенсорных систем, а также центральной регуляции пения и вокального обучения. Ведущие специалисты в области морфологии мозга птиц провели огромную работу, пересмотрели и дали новые названия отделам переднего мозга птиц, соответствующие их структуре, функции и происхождению (Reiner et al., 2004a). Несмотря на попытки использовать унифицированные названия, в публикациях по-прежнему царит разногласие в терминологии, что несколько затрудняет понимание.

В отношении мозга птиц есть и традиционные заблуждения. Во многих статьях о мозге, поведении, интеллекте птиц авторы подчеркивают, что мозг птиц маленький по сравнению с мозгом млекопитающих. Часто такое утверждение сопровождается рисунками мозга человека и голубя или «певчей птицы» одинакового размера и во вставке — пропорцио-

нально уменьшенными. Действительно, при таком сравнении мозг голубя оказывается маленьким (Iwaniuk et al., 2005; Olkowicz et al., 2016). При этом общая масса тела голубя в четыре с лишним раза меньше мозга человека, не говоря уже о размере амадины, которая обычно подразумевается под «певчей птицей». Мозг позвоночных, как и многие структуры и ряд функций, находится в аллометрической зависимости от массы тела. У крупных видов абсолютная масса мозга больше, но у мелких видов масса мозга составляет большую часть от массы тела (Nealen, Ricklefs, 2001). Мозг птиц и млекопитающих относительно больше, чем мозг позвоночных остальных классов. Линии регрессии массы мозга в зависимости от массы тела птиц и млекопитающих почти совпадают, то есть эндотермные животные с одинаковой массой тела имеют примерно одинаковую массу мозга. Зависимость размера мозга от массы тела у них описывается уравнением  $W=0,078 m^{0,689}$ , где  $W$  — масса мозга, а  $m$  — масса тела (Yu et al., 2014). То, что большой мозг имеют воробьиные, известно давно. Благодаря выполненному недавно сравнительному анализу массы головного мозга птиц Австралии оказалось, что самый большой мозг у попугаев, воробьиные на втором месте (Franklin et al., 2014). Большинство птенцовых видов, основную массу которых составляют представители отрядов Passeriformes и Psittaciformes, обладают большим мозгом, но есть и исключения: мозг птенцовых Columbiformes относительно мал. У новокаледонской вороны (*Corvus moneduloides*), использующей орудия для извлечения личинок, масса мозга заметно больше, чем у остальных врановых (Mehlhorn et al., 2010).

Недавно выяснилось, что при равной массе мозга количество нейронов в головном мозге у птиц больше, чем у млекопитающих. Это удалось показать с применением метода, позволяющего после превращения мозга в гомогенные изотропные суспензии ядер клеток иммуноцитохимически идентифицировать ядра как принадлежавшие нейронам или не нервным клеткам (Herculano-Houzel et al., 2005). В мозге птиц содержится примерно в два раза больше нейронов, чем в мозге млекопитающих с равной массой мозга (Olkowicz et al., 2016), нервные клетки в мозге птиц плотнее упакованы. При этом у врановых и попугаев относительно большее количество нейронов сосредоточено в палиальных структурах переднего мозга (по сравнению с остальными птицами и млекопитающими).

Основные изменения в представлениях о мозге птиц относятся к конечному мозгу. Но поскольку во многих руководствах, учебниках и введениях в монографии центры различных функциональных систем продолговатого, среднего и промежуточного мозга объявляются «центрами проводящих путей» или «передаточными реле» на пути от периферии к коре или ее аналогам, кратко остановимся на составе и некоторых функциях основных отделов мозга.

Задний мозг, *rhombencephalon*, состоит из продолговатого мозга, моста и мозжечка. В продолговатом мозге у птиц, как и у всех позвоночных, находятся центры, запускающие и контролирующие работу сердца, артериальное давление, дыхание, пищеварение. С этими функциями связана и ретикулярная формация. Кроме того, и что очень важно, там находятся ядра соматосенсорной чувствительности спинного мозга и V–XII головных нервов. Уже на уровне ядер продолговатого мозга (как, впрочем, и в периферических, рецепторных отделах сенсорных систем) происходит обработка сенсорной информации и продолжается на всех уровнях в путях, которых в сенсорных системах обычно не меньше двух. Так, у птиц продолжают исследовать механизм определения местоположения источника звука по интеруральной задержке: уже в первичных ядрах продолговатого мозга начинаются пути обработки сигнала: в магноцеллюлярном и затем ламинарном ядрах — по временным характеристикам, а по интенсивности путь обработки идет от ангулярного ядра (Necker, 2000; Wagner et al., 2013; Pena, Gutfreund, 2014; Carr et al., 2015). Результаты изучения экспрессии ранних генов в основном и спинальном ядрах тройничного нерва вместе с результатами поведенческих экспериментов, несмотря на проблему с выявлением чувствительных к перемене магнитного поля рецепторов, доказывают участие и глазничной ветви тройничного нерва в магнитной ориентации (Heuvers et al., 2010).

Мозжечок птиц в связи с освоением ими трехмерного пространства, как правило, очень большой по сравнению с мозжечком других позвоночных. Особенно он велик у попугаев, врановых, дятлов и сов. У врановых, попугаев и дятлов заметно увеличены доли мозжечка, связанные с тройничным нервом и зрением, это объясняется прежде всего разнообразным использованием клюва как инструмента с обязательным участием зрения. У сов достоверно более развиты вестибулярные и соматосенсорные каудальные доли мозжечка, что объясняют их специализацией ночных хищников (Sultan, 2005). Как и у млекопитающих, у птиц есть два ядра в стволе мозга, из которых идут проекции в мозжечок и которые получают проекции из конечного мозга. В отличие от млекопитающих, птицы обладают еще и претектальным ядром (медиальное спирообразное ядро — SpM), которое соединяет конечный мозг с мозжечком. Именно это ядро, а не ядра ствола мозга, значительно увеличено у попугаев, и относительный размер этого ядра хорошо коррелирует с относительным размером конечного мозга у всех птиц. Это говорит о том, что у птиц путь «конечный мозг – SpM – мозжечок» может играть такую же роль, как кортико-пункто-мозжечковый путь млекопитающих, позволяя контролировать мелкие двигательные навыки и сложные когнитивные процессы. Есть надежда, что дальнейшее изучение ядра SpM поможет прояс-

нить роль телеэнцефало-мозжечкового пути в эволюции сложных когнитивных способностей птиц (Gutiérrez-Ibáñez et al., 2018).

Средний мозг (*mesencephalon*) у птиц хорошо развит и имеет типичное для позвоночных строение. Он состоит из тегментума (*tegmentum*), спрятанного под полушариями, тектума (*tectum*) и полукружного вздутия (*torus semicircularis*). В тегментуме (покрышке) находятся ядра общего моторного и окуломоторного контроля, в том числе и вышеупомянутое ядро SpM. Из этой области, отвечающей за движение глазного яблока, поднятие века, реакцию зрачков на свет, выходит III пара головных нервов (*n. oculomotorius*). Для выполнения этой функции сюда приходит информация от сетчатки, переключившись в зрительном тектуме. Блоковый нерв (IV, *n. trochlearis*) отходит приблизительно в вентролатеральной области среднего мозга. Тектум — сложная слоистая структура, число слоев у птиц не менее 15. Зрительная часть тектума наиболее изучена и настолько хорошо развита, что некоторые современные авторы используют название «зрительный тектум» (*tectum opticum*) для всего тектума, но в тектум приходит информация и от других сенсорных систем, и некоторые исследователи применяют для этой структуры термин *tectum mesencephali*. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки приходят в верхние 7 слоев, слуховой и тактильный входы — в нижние слои (Luksch, 2003). У птиц зрительный тектум особенно велик, что отражает важность зрения для большинства птиц. Тектум выпячивается латерально, его часто называют «зрительными долями». Вентральная относительно III желудочка часть, полукружное вздутие, получает информацию от ядер продолговатого мозга VIII нерва, в основном от слуховых ядер (Carr, Boudreau, 1991; Krützfeldt et al., 2010). Поскольку в этом образовании наиболее изучено и наиболее велико именно слуховое ядро среднего мозга, *nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis* (MLD), гомолог внутренних бугров четверохолмия, большинство авторов используют либо название ядра — MLD (Carr et al., 2015 и др.), либо, по аналогии с мозгом млекопитающих, термин «внутренние бугры четверохолмия» — *inferior colliculi* — IC (Krützfeldt et al., 2010; Wagner, 2003 и др.). На уровне среднего мозга происходит важный этап обработки информации от зрительной, слуховой и других сенсорных систем, в том числе, имеет место конвергенция соматосенсорной и слуховой информации (Wild, 1995). Хорошо изучено создание пространственной карты на основании зрительной и слуховой афферентации для определения местонахождения добычи у сипухи *Tyto alba* (Knudsen, 2002; Singheiser et al., 2012; Wagner et al., 2013; Pena, Gutfreund, 2014). Центральное ядро внутренних бугров (IC) получает прямую иннервацию от контралатерального ламинарного ядра и непрямую — от ипсилатерального ядра через контралатеральное дорзаль-

ное ядро латерального лемниска. Сипухи кодируют информацию об интеруральной временной задержке, используя карту места, которую создает активность нейронов IC (MLD), настроенных на местоположение источника звука в пространстве (Carr et al., 2015). Благодаря изящному методическому приему — надеванию на совыят определённого возраста очков с линзами, смещающими изображение на 23°, — исследовано формирование и взаимодействие акустической (в IC) и зрительной (в тектуме) карт пространства на уровне среднего мозга. Перестройка проекций из IC в наружное ядро внутренних бугров (ICX), которое, в свою очередь, проектируется в тектум, подстраивает локализацию источника звука под искаженную видимую карту (Knudsen, 2002; Singheiser et al., 2012). Выявлены временные границы критического периода (возраст до 200 дней), в течение которого «исправление» зрительной карты позволяет восстановить акустическую карту.

В отношении мигрирующих птиц выяснено, что с увеличением дальности миграции относительная масса зрительных долей (среднего мозга) увеличивается, при этом масса как конечного мозга, так и всего головного мозга уменьшаются, а масса мозжечка не изменяется (Vincze et al., 2015).

Промежуточный мозг (*diencephalon*) птиц почти полностью скрыт под большими полушариями. Основные его образования — эпиталамус (эпифиз), гипоталамус и таламус. С сенсорными системами связан в основном дорзальный таламус — сложное, содержащее множество ядер и до сих пор недостаточно изученное образование промежуточного мозга. У анамний дорзальный таламус разделяется на ростральный лемноталамический отдел, который получает прямой вход от сетчатки, без дополнительного синапса, а также проекции от ядер лемниска других сенсорных систем, и каудальной коллоталамический отдел, который получает свой вход в основном из *tectum opticum*. Эту же терминологию используют и для рептилий. В неврологии птиц одни авторы используют термины «лемноталамический» и «коллоталамический» (Jarvis, 2009), другие, по аналогии с терминологией, применяемой для описания мозга млекопитающих, предпочитают термины «таламофугальный» и «тектофугальный», соответственно. У птиц с фронтально расположенными глазами и с большим бинокулярным полем, таких как совы, сильнее развит таламофугальный путь, у птиц с латеральным расположением глаз более существенен тектофугальный путь. Оба пути проецируются в гиперпаллиум конечного мозга, в Wulst, по новой номенклатуре *hyperpallium apicale* (НА). Волокна зрительного нерва в таламофугальном пути совершают полный перекрест и оканчиваются в ядрах дорзального таламуса, гомологичных наружным коленчатым телам млекопитающих (GLd). Важное

звено тектофугального зрительного пути — круглое ядро (*n. rotundus*) — также находится в таламусе. В таламусе лежит и связанное со слуховой системой овальное ядро (*n. ovoidalis*).

Нервные волокна ганглиозных клеток сетчатки и затем их тектальные клетки-мишени группируются в разные параллельные потоки. Большая часть ганглиозных клеток сетчатки проецируется в первые 6–7 слоев тектума, где их аксоны устанавливают связи с дендритами нейронов, тела которых лежат в 13-м слое. Эти нейроны получают информацию о разных качествах зрительного изображения. Сюда же приходит информация из слухового MLD (IC) о пространственной карте. Нейроны 13-го слоя тектума, настроенные на определенную зрительную информацию, проецируются в соответствующие отделы круглого ядра промежуточного мозга. Аксоны нейронов специального типа этого слоя тектума формируют нисходящий тектобульбарный путь, ответственный за реакцию приближения, и путь в ствол мозга, запускающий реакцию избегания. Восходящий путь из круглого ядра идет в *entopallium* (зрительная область нидопаллиума) и оттуда в *hyperpallium apicale*, зрительный Wulst.

Wulst содержит 3 или 4 слоя, и всегда рассматривалась как гомолог коры млекопитающих. Каудальная часть Wulst — зрительная область, ростральная — соматосенсорная.

У птиц передний мозг *telencephalon* не имеет шестислойной коры с четкими слоями и областями, занимающимися обработкой информации определенной сенсорной модальности, или моторной коры. Две основные области переднего мозга птиц, базальный желудочковый гребень (BVR) и дорзальный желудочковый гребень (DVR), раньше считали родственными базальным ганглиям млекопитающих. Анализ организации «ядер» мозга птиц, их связей, молекулярных свойств, электрофизиологические и нейрохимические данные показали, что только внутренняя часть BVR гомологична базальным ганглиям млекопитающих и по относительным размерам сравнима с ними. Оставшиеся дорзальные области BVR и весь DVR, а также Wulst и *arcopallium* имеют области с восходящими и нисходящими проекциями, поразительно сходные с определенными слоями коры млекопитающих. Только в переднем мозге области разных сенсорных и других модальностей и ядра, схожие функционально и нейрохимически с определенными слоями коры, пространственно расположены совершенно не так, как у млекопитающих. В результате традиционные области переднего мозга, за исключением базальных структур, переименованы в паллиальные структуры. По современным представлениям, паллиум птиц состоит из гиперпаллиума, мезопаллиума, нидопаллиума и акропаллиума. В состав паллиума входят также ольфакторная область, гиппокамп и амигдала (Reiner et al., 2004a, b, 2005).

Вопрос о полной гомологии паллиальных структур птиц и неокортекса млекопитающих остается спорным. Подтверждена надежными, по мнению цитируемых авторов, маркерами молекулярная идентичность нейронов 4-го слоя неокортекса мышей и нейронов энтопаллиума и поля L (Dugas-Ford et al., 2012). У птиц эти нейроны не имеют характерной для коры пирамидальной формы. Так, нейроны, соответствующие нейронам слоя 4 тектофугального пути зрительной коры и получающие вход из круглого ядра дорзального таламуса, находятся в энтопаллиуме, расположенном в нидопаллиуме. Интрателенцефалические нейроны, соответствующие интернейронам слоя 2/3 млекопитающих обнаружены в более дорзальных отделах нидопаллиума, а проекционные нейроны, соответствующие нейронам слоя 5 неокортекса млекопитающих, расположены в акропаллиуме, их аксоны идут в ствол мозга. Другие авторы сомневаются в полной гомологии этих структур и слоев коры (Medina et al., 2013). В недавней работе с экспрессией генов показано, что нейроны мезопаллиума, но не нидопаллиума птиц имеют сходные транскрипционные факторы с нейронами слоев 2, 3, 5 и 6 неокортекса млекопитающих (Briscoe et al., 2018).

Обнаружены в паллиуме у птиц и слои и колонки, столь характерные для коры млекопитающих. Слоистую структуру и колонки имеет паллиальный отдел слуха — поле L и каудальный мезопаллиум (Wang et al., 2010). В зрительной паллиальной зоне тектофугального пути выявлены слои и колонки, последние выстраиваются по ходу аксонов от нейронов круглого ядра таламуса в нидопалиуме и мезопаллиуме. Нейронные кластеры и аксонные столбцы ориентированы ортогонально слоям Ahumada-Galleguillos et al., 2015). Изучение срезов переднего мозга мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, ориентированных нетрадиционно — перпендикулярно плоскости афферентного входа — также показало четкую колончатую организацию нейронов Wulst (Голубева и др., 2001).

Данные, полученные при изучении переднего мозга птиц изменили представление об эволюции мозга позвоночных и заставили вернуться к вопросу о происхождение неокортекса млекопитающих. Очевидно, что функция ведет к аналогичной схеме организации структуры. Вопрос о гомологии отдельных областей паллиума разных классов позвоночных и неокортекса млекопитающих будет решаться благодаря дальнейшим исследований.

Работа поддержана грантом РФФИ (проект № 17-06-00404).

## Список литературы

Голубева Т.Б., Зуева Л.В., Корнеева Е.В., Хохлова Т.В. 2001. Развитие фоторецепторных клеток сетчатки и нейронов Wulst у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Орнитология. М.: Изд. Моск. ун-та. Т. 28. С. 188–202.

- Ahumada-Galleguillos P, Fernández M., Marin G.J., Letelier J.C., Mpodozis J. 2015. Anatomical organization of the visual dorsal ventricular ridge in the chick (*Gallus gallus*): layers and columns in the avian pallium // *J. Comp. Neurol.* Vol. 523. P. 2618–2636.
- Briscoe S.D., Albertin C.B., Rowell J.J., Ragsdale C.W. 2018. Neocortical Association Cell Types in the Forebrain of Birds and Alligators // *Curr. Biol.* Vol. 28. P. 686–696.
- Carr C.E., Boudreau R.E. 1991. Central projections of auditory nerve fibers in the barn owl // *J. Comp. Neurol.* Vol. 314. P. 306–318.
- Carr C.E. Christensen-Dalsgaard J. 2015. Sound localization strategies in three predators // *Brain Behav. Evol.* Vol. 86. P. 17–27.
- Carr C.E., Shah S., McColgan T., Ashida G., Kuokkanen P.T., Brill S., Kempter R., Wagner H. 2015. Maps of interaural delay in the owl's nucleus laminaris // *J. Neurophysiol.* Vol. 114. No. 3. P. 1862–1873. DOI: 10.1152/jn.00644.2015.
- Dugas-Ford J., Rowell J.J., Ragsdale C.W. 2012. Cell-type homologies and the origins of the neocortex // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 109. P. 16975–16979.
- Franklin D.C., Garnett S.T., Luck, Gutierrez-Ibanez C., Iwaniuk A.N. 2014. Relative brain size in Australian birds // *Emu.* Vol. 114. No. 2. P. 160–170 <https://doi.org/10.1071/MU13034>
- Güntürkün O., Stacho M., Ströckens F. 2017. The Brains of Reptiles and Birds // J. Kaas (ed.). *Evolution of Nervous Systems*. 2nd ed. London: Academic Press. Vol. 1. P. 173–221.
- Gutiérrez-Ibáñez C., Iwaniuk A.N., Wylie D.R. 2018. Parrots have evolved a primate-like telencephalic-midbrain-cerebellar circuit // *Scientific reports*. Vol. 8: 9960. [www.nature.com/scientificreports](http://www.nature.com/scientificreports) doi:10.1038/s41598-018-28301-4.
- Iwaniuk A.N., Dean K.M., Nelson J.E. 2005. Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (Psittaciformes): Comparisons with other birds and primates // *Brain Behav. Evol.* Vol. 65. P.40–59.
- Jarvis E.D. 2009. Evolution of the Pallium in Birds and Reptiles // M.D. Binder, N. Hirokawa, U. Windhorst (eds.). *Encyclopedia of Neuroscience*. Springer. P 1390–1400.
- Karten H.J. 2015 Vertebrate brains and evolutionary connectomics: on the origins of the mammalian 'neocortex' // *Phil. Trans. R. Soc. B.* Vol. 370: 20150060. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0060>
- Knudsen E.I. 2002. Instructed learning in the auditory localization pathway of the barn owl // *Nature.* Vol. 417. P. 322–328.
- Krützfeldt N.O.E., Logerot P., Kubke M.F., Wild J.M. 2010. Connections of the Auditory Brainstem in a Songbird, *Taeniopygia guttata*. I. Projections of Nucleus Angularis and Nucleus Laminaris to the Auditory Torus // *J. Comp. Neurol.* Vol. 518. P. 2108–2134. DOI:10.1002/cne.22334
- Luksch H. 2003. Cytoarchitecture of the avian optic tectum: neuronal substrate for cellular computation // *Rev. Neurosci.* Vol. 14. P. 85–106.
- Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M., Mouritsen H. 2010. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 107. No. 20. P. 9394–9399. doi: 10.1073/pnas.0907068107.

- Herculano-Houzel S., Lent R.* 2005. Isotropic fractionator: A simple, rapid method for the quantification of total cell and neuron numbers in the brain // *J. Neurosci.* Vol. 25. No. 10. P. 2518–2521.
- Medina S. Hunt G.R., Gray R.D., Wild J.M. Kubke M.F.* 2013. Perineuronal satellite neuroglia in the telencephalon of New Caledonian crows and other Passeriformes: evidence // *PeerJ* 1: e110; DOI: 10.7717/peerj.110.
- Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Güntürkün O.* 2010. Tool-Making New Caledonian Crows Have Large Associative Brain Areas // *Brain Behav. Evol.* Vol. 75. P. 63–70.
- Nealen P.M., Ricklefs R.E.* 2001. Early diversification of the avian brain : body relationship // *J. Zool.* Vol. 253. P. 391–404. doi:10.1017/S095283690100036X
- Necker R.* 2000. The avian ear and hearing // G.C. Whittow (ed.). *Sturkie's Avian Physiology.* Orlando: Academic Press. P. 21–38.
- Olkowicz S., Kocourek M., Lučan R.K., Porteš M., Fitch W.T., Herculano-Houzel S., Nimec P.* 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 113. P. 7255-7260. doi/10.1073/pnas.1517131113
- Pena J.L., Gutfreund Y.* 2014. New perspectives on the owl's map of auditory space // *Curr. Opin. Neurobiol.* Vol. 24. P. 55–62. doi:10.1016/j.conb.2013.08.008.
- Reiner A., Bruce L., Butler A., Csillag A., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Perkel D., Powers A., Shimizu T., Striedter G., Wild M., Ball G., Durand S., Güntürkün O., Lee D., Mello C., White S., Hough G., Kubikova L., Smulders T., Wada K., Dugas-Ford J., Husband S., Yamamoto K., Yu J., Siang C., Jarvis E.D.* 2004a. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei // *J. Comp. Neurol.* Vol. 473. P. 377–414.
- Reiner A., Perkel D., Mello C., Jarvis J.D.* 2004b. Songbirds and the revised avian brain nomenclature // H.P. Zeigler, P.R. Marler (eds.). *Behavioral Neurobiology of Birdsong.* Annals N. Y. Acad. Sci. Vol. 1016. P. 77–108.
- Reiner A., Yamamoto K., Karten H.J.* 2005. Organization and evolution of the avian forebrain // *Anat. Rec. Part A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* Vol. 287. P. 1080–1102.
- Singheiser M., Gutfreund Y., Wagner H.* 2012. The representation of sound localization cues in the barn owl's inferior colliculus // *Frontiers in Neural Circuits.* Vol. 6. doi: 10.3389/fncir.2012.00045.
- Sultan F.* 2005. Why some bird brains are larger than others // *Curr. Biol.* Vol. 15. No. 17. P. R649–R650. doi:10.1016/j.cub.2005.08.043/
- Vincze O., Vágási C.I., Pap P.L., Osváth G., Møller A.P.* 2015 Brain regions associated with visual cues are important for bird migration. *Biol. Lett.* V.11: 20150678. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0678>
- Wagner H., Güntürkün O., Nieder B.* 2003. Anatomical markers for the subdivisions of the barn owl's inferior-collicular complex and adjacent subventricular structures // *J. Comp. Neurol.* Vol. 465. P. 145–159.
- Wagner H., Kettler L., Orlowski J., Tellers P.* 2013. Neuroethology of prey capture in the barn owl (*Tyto alba* L.) // *J. Physiol.* Vol. 107. P. 51–61.
- Walsh S., Milner A.* 2011. Evolution of the Avian Brain and Senses // G. Dyke, G. Kaiser (eds.). *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds.* First Edition. John Wiley & Sons, Ltd. P. 282–305.

- Wang Y, Brzozowska-Prechtl A., Karten H.J.* 2010. Laminar and columnar auditory cortex in avian brain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 107. P. 12676–12681.
- Wild J.M.* 1995. Convergence of Somatosensory and Auditory Projections in the Avian Torus Semicircularis, Including the Central Auditory Nucleus // *J. Comp. Neurol.* V. 358.
- Wild J.M., Krützfeldt N.O.E.* 2010. Neocortical-Like Organization of Avian Auditory ‘Cortex’ Commentary on Wang Y, Brzozowska-Prechtl A, Karten HJ (2010): Laminar and Columnar Auditory Cortex in Avian Brain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 107. P. 12676–12681.
- Yu Y, Karbowski J., Sachdev R.N.S., Feng J.* 2014. Effect of temperature and glia in brain size enlargement and origin of allometric body-brain size scaling in vertebrates // *BMC Evol. Biol.* Vol. 14: 178.

**ВЛИЯНИЕ ТЕСТОСТЕРОНА И КОРТИКОСТЕРОНА  
НА ВЫРАЖЕННОСТЬ ИММУННОГО ОТВЕТА  
И АКТИВНОСТЬ ПЕНИЯ У РУССКОЙ КАНАРЕЙКИ  
(*SERINUS CANARIA VAR. DOMESTICA*)**

**М.Я. Горецкая, А.А. Царелунга, Н.А. Сильверстов,  
И.Р. Бёме**

*Биологический ф-т МГУ им. М.В. Ломоносова*

**TESTOSTERONE AND CORTICOSTERONE EFFECTS  
ON THE IMMUNE RESPONSE TO SRBC AND SONG  
RATE IN DOMESTIC CANARY (*SERINUS CANARIA  
VAR. DOMESTICA*)**

**M. Ya. Goretskaia, A.A. Tsarelunga, N.A. Sylverstov,  
I.R. Beme**

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty  
E-mail: m.goretskaia@gmail.com*

Половой гормон тестостерон регулирует различные аспекты поведения птиц, среди них рекламное поведение, активность пения и структура песни (Бёме, Горецкая, 2013). Гипотеза о том, что повышение уровня тестостерона ведет к понижению иммунного статуса («Handicap hypothesis») была предложена более 20 лет назад (Folstad, Karter, 1992), однако до сих пор не ясно, как именно связаны половые гормоны с иммунокомпетентностью (Roberts et al., 2004, 2007), и подавляют ли они выработку кортикостерона, тем самым понижая устойчивость птиц к стрессирующим воздействиям, в том числе различным заболеваниям. Показано, что стрессовые воздействия могут оказывать существенное влияние на становление песни (Buchanan et al., 2003).

В нашей работе мы проверяли влияние тестостерона на выраженность иммунного ответа и активность пения русской певчей канарейки (*Serinus canaria var. domestica*). Было создано три группы птиц:

- экспериментальная 1 — подкожно имплантировали восковую капсулу, содержащую тестостерон (имплант), через 5 дней вводили внутримышечно 0,1 мкл 10% раствора эритроцитов барана (ЭБ) для получения иммунного ответа — 9 птиц, анализ песен у 8 птиц);
- экспериментальная 2 — подкожно имплантировали восковую капсулу, не содержащую тестостерон (плацебо), через 5 дней вводили ЭБ — 7 птиц, анализ песен у 6);

· контрольная группа — вводили плацебо и через 5 дней делали внутримышечную инъекцию 0,1 мкл физиологического раствора — 7 птиц, анализ песен 5).

Пение птиц записывали в автоматическом режиме в программе Audacity. Анализировали записи длительностью по 1,5 ч: до экспериментов, на 2-й день после введения капсулы, на 2-й и 7-й дни после инъекции ЭБ или физиологического раствора. Записи обработаны в программе Avisoft-SAS Lab Pro. Всего проанализировано 7258 песен, 114 ч. Активность пения оценивали как суммарную длительность пения за два часа записи.

Кровь для анализа брали до введения имплантов и через семь дней после иммунизации ЭБ или после введения физиологического раствора. Уровень тестостерона определяли с помощью иммуноферментного анализа. Выраженность иммунного ответа оценивали на седьмой день после иммунизации методом гемоглютинации. Данные обработаны в программе Statistica, с применением критерия Вилкоксона и коэффициента корреляции Спирмена.

В результате эксперимента было показано, что активность пения и длительность песен птиц увеличивается после введения импланта, содержащего тестостерон, но различия не достоверны. У птиц с имплантами, содержащими тестостерон, выраженность иммунного ответа положительно связана с уровнем тестостерона в крови ( $p=0,08$ ,  $N=9$ ), а у птиц с плацебо такой связи не обнаружено ( $p=0,3$ ,  $N=7$ ). Активность пения и длительность песен значительно снижается у птиц из первой экспериментальной группы (импланты с тестостероном и ЭБ), уже на второй день после иммунизации и оказывается такой же низкой на 7-й день ( $p=0,03$ ). У птиц из второй экспериментальной группы (плацебо и ЭБ) достоверное снижение активности пения и уменьшение длительности песен происходит только на седьмой день эксперимента. У птиц из контрольной группы значимых изменений не обнаружено.

Повышение уровня кортикостерона приводит к снижению активности пения у иммунизированных самцов ( $R=-0,53$ ,  $p=0,03$ ).

Таким образом, нами выявлено влияние тестостерона и кортикостерона на выраженность иммунного ответа и на акустическое поведение иммунизированных птиц.

## Список литературы

- Бёме И.Р., Горецкая М.Я. 2013. Песни птиц. М.: Т-во науч. изданий КМК. 78 с.  
Buchanan K.L., Spencer K.A., Goldsmith A.R., Catchpole C.K. 2003. Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*) // Proc. Roy. Soc. London. B. Vol. 270. P. 1149–1156.

- Folstad I., Karter A.J.* 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap // *Amer. Natur.* Vol. 139. P. 603–622.
- Roberts M.L., Buchanan K.L., Evans M.R.* 2004. Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence // *Animal Behav.* Vol. 68. P. 227–239.
- Roberts M.L., Buchanan K.L., Hasselquist D., Evans M.R.* 2007. Effects of testosterone and corticosterone on immunocompetence in the zebra finch // *Horm. Behav.* Vol. 51. P. 126–134.

**ФОРМИРОВАНИЕ И МЕХАНИЗМЫ  
ПОДДЕРЖАНИЯ СТРУКТУРИРОВАННОЙ  
ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ  
ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НА ПРИМЕРЕ  
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA  
HYPOLEUCA*)**

**В.Г. Гриньков<sup>1</sup>, Е.В. Иванкина<sup>2</sup>, Т.А. Ильина<sup>3</sup>,  
А.В. Бушуев<sup>3</sup>, А.Б. Керимов<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Кафедра биологической эволюции биологического факультета МГУ  
имени М.В. Ломоносова;

<sup>2</sup> Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского МГУ  
имени М.В. Ломоносова;

<sup>3</sup> Кафедра зоологии позвоночных биологического факультета МГУ  
имени М.В. Ломоносова

**EVOLUTION OF THE STRUCTURED PHENOTYPIC  
VARIABILITY OF NATURAL POPULATIONS: A CASE  
STUDY USING THE EUROPEAN PIED FLYCATCHER  
(*FICEDULA HYPOLEUCA*)**

**V.G. Grinkov<sup>1</sup>, E.V. Ivankina<sup>2</sup>, T.A. Ilyina<sup>3</sup>, A.V. Bushuev<sup>3</sup>,  
A.B. Kerimov<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> Evolutionary Biology Department, Faculty of Biology, Lomonosov  
Moscow State University;

<sup>2</sup> Zvenigorod Biological Station, Lomonosov Moscow State University;

<sup>3</sup> Vertebrate Zoology Department, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow  
State University

E-mail: v.grinkov@gmail.com

В эволюционной биологии случаи устойчивого поддержания структурированной фенотипической изменчивости природных популяций, например такой, как сбалансированный полиморфизм, являются своего рода «исключениями из правил». С позиции теории симпатрического видообразования, сочетание морфофизиологической структурированности популяции и ассортативного скрещивания является пусковым механизмом формирования изоляции, что на эволюционно значимых временах должно приводить к видообразованию (Kondrashov, Mina, 1986; Гриценко и др., 1983; Креславский, 1994). В случае же сбалансированного адаптивного полиморфизма морфофизиологическая разнокачественность групп особей и ассортативное скрещивание не приводят к формированию пол-

ной изоляции, сохраняя целостность популяции и вида в течение неограниченно долгого времени (Гриньков, 2000). Парадоксальная ситуация, при которой существование неравновесной (видообразование) и равновесной систем (сбалансированный полиморфизм) объясняют функционированием практически идентичных механизмов (Гриньков, 2000), обусловлена все еще недостаточной изученностью случаев устойчивого поддержания структурированной изменчивости (Гриценко и др., 1983; Креславский, 1993, 1994). В настоящее время исследователи все чаще говорят о том, что в рамках преформистского генетического подхода не удастся расшифровать механизмы поддержания сбалансированного полиморфизма для большинства известных случаев подобных полиморфных систем (Креславский, 1993). Более перспективным представляется эпигенетический подход, который в процессе построения теоретических моделей полиморфизма учитывает как сложные механизмы генетического воспроизведения различных морф, так и экологическую структуру популяции (Гриньков, 2000; Гриценко и др., 1983; Креславский, 1993, 1994; Обухова, Креславский, 1985). В рамках эпигенетического подхода полиморфизм можно определить как одновременное присутствие в популяции двух или более четко различимых форм, формирование которых в онтогенезе детерминируется автономными (мало зависящими от внешних факторов) внутренними системами морфогенетических корреляций. В рамках данного подхода полиморфизм фактически отождествляется с адаптивными модификациями: и полиморфизм, и модификации формируются в результате переключения онтогенеза на разные каналы развития. Модификации отличаются от морф лишь тем, что переключение каналов развития у первых в большей степени регулируется внешними по отношению к организму факторами.

Изменчивость окраски брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки является одним из примеров структурированной фенотипической изменчивости, поскольку у разных морф существуют разные механизмы морфогенеза как окраски и орнаментации брачного наряда, так и других поведенческих и физиологических свойств разных фенотипов (Иванкина и др., 2007; см. ниже). Брачный наряд у самцов этого вида варьирует в очень широком диапазоне: от бурого, не отличимого от криптического оперения самок, до классического контрастного черно-белого наряда, характерного только для самцов (Drost, 1936). Морфы самцов различаются не только окраской брачного наряда, но и целым комплексом физиологических и поведенческих признаков. Так, уровень базального метаболизма (BMR) у контрастно окрашенных самцов мало зависит от температуры окружающей среды в период размножения, тогда как BMR бурых самцов зависит от нее: такие особи способны увеличивать BMR при низких

температурах и снижать его при более высоких температурах окружающей среды (Керимов и др., 2014). Интенсивность рекламного поведения у свободноживущих контрастно окрашенных самцов относительно мало подвержена влиянию температуры окружающей среды, тогда как бурые самцы заметно уменьшают рекламную активность при снижении температуры воздуха (Pyina, Ivankina, 2001; Керимов и др., 2014). Аналогичную зависимость интенсивности рекламного поведения продемонстрировали самцы, содержащиеся в вольерах в условиях избытка пищи. В этих экспериментах самки мухоловки-пеструшки предпочитают наиболее активно поющих самцов. Как следствие, в условиях низких температур воздуха контрастно окрашенные самцы оказывались более привлекательными и чаще выбирались самками. Такая зависимость интенсивности рекламного поведения от температуры воздуха у бурых самцов определяет вероятность их вхождения в репродуктивную часть популяции: чем ниже температуры воздуха в период формирования пар, тем меньше бурых самцов входит в состав репродуктивной части популяции (Керимов и др., 2014), которая у мухоловки-пеструшки может быть в несколько раз меньше популяционного резерва (Sternberg et al., 2002). Максимальные репродуктивные показатели в рамках жизненного цикла у контрастно окрашенных самцов достигаются уже на первом году жизни, тогда как бурые по окраске самцы увеличивают репродуктивные показатели в последующие циклы размножения (Ivankina et al., 2001). При этом у контрастно окрашенных самцов успех размножения в первый год жизни положительно связан с остаточной репродуктивной ценностью. У самцов бурой окраски эта связь не выявлена (Ivankina et al., 2001). По-видимому, репродуктивная стратегия контрастно окрашенных самцов потенциально уязвима как в условиях высокого пресса хищников, так и в условиях высокой внутривидовой конкуренции, поскольку может приводить к отстранению самцов контрастного фенотипа от размножения и успешному гнездованию в первый год жизни. Дополнительным фактором, свидетельствующим об уязвимости самцов яркой окраски, является снижение их иммунитета при повышенной продуктивной нагрузке. В условиях совмещения послебрачной линьки с выкармливанием птенцов, контрастно окрашенные самцы уступали бурым по силе приобретенного иммунного ответа. На фоне линьки бурые самцы оказались способными к повышению своего иммунного статуса (Kerimov et al., 2018; Керимов и др., 2012). В таблице 1 дано обобщенное описание различий самцов разных морф.

Данный комплекс свойств разных морф хорошо согласуется с наблюдаемым паттерном географической изменчивости частот морф в популяциях. В североамериканских популяциях, которым свойственны обитание

при низких весенних температурах и низкая плотность гнездования, преобладают контрастно окрашенные морфы самцов. В центрально европейских и западносибирских популяциях, характеризующихся условиями среды с более высокими весенними температурами и более высокой плотностью гнездования, преобладают самцы бурой морфы. На эту систему внутривидовых взаимодействий разных морф могут накладываться межвидовые взаимодействия, связанные с формированием прекопуляционных механизмов изоляции (гипотеза усиления признака, *reinforcement*) (Saetre et al., 1997). В области симпатрии с мухоловкой-белошейкой бурые самцы мухоловки-пеструшки могут получать преимущество из-за того, что им удастся избегать формирования гибридных пар, т.к. самцы этого фенотипа сильнее отличаются от самцов мухоловки-белошейки по окраске брачного наряда (у мухоловки-белошейки окраска брачного наряда менее изменчива и все самцы этого вида обладают контрастным черно-белым нарядом).

Внутривидовые и межвидовые взаимодействия полностью не противоречат друг другу и совместно могут приводить к наблюдаемому паттерну географической изменчивости частот морф в популяциях и поддержанию сбалансированного полиморфизма у мухоловки-пеструшки. Полиморфная фенотипическая структура у мухоловки-пеструшки может поддерживаться за счет разнонаправленности векторов отбора в зоне симпатрии и аллопатрических популяциях и генетического обмена между ними (Alatalo et al., 1994; Lundberg, Alatalo, 1992; Roskaft, Jarvi, 1992). Однако, становление прекопуляционной изоляции между видами может происходить без непосредственного контакта видов, за счет адаптаций к разным экологическим условиям и возникновению соответствующих конгруэнций у особей разного пола каждого вида (Северцов, 1951). Независимая эволюция нарождающихся видов в различающихся экологических условиях может приводить к формированию разных внутривидовых коадаптаций особей, которые могут затрагивать и признаки фенотипа (например, через различные типы корреляций), участвующие в формировании прекопуляционной изоляции. В итоге, в момент контакта во вторичной зоне симпатрии нарождающиеся виды могут быть уже прекопуляционно изолированы. Соответственно, наблюдаемые межвидовые взаимоотношения в зоне симпатрии между двумя видами мухоловок могут быть вторичными с точки зрения механизмов формирования прекопуляционной изоляции. Чтобы продемонстрировать, как именно формировалась прекопуляционная изоляция между мухоловкой-белошейкой и мухоловкой-пеструшкой, необходима экспериментальная оценка предпочтений при выборе брачного партнера у самок мухоловки-пеструшки в аллопатрических популяциях, в которых преобладают самцы бурого фенотипа, например, в западносибирской популяции мухоловки-пеструшки.