

ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2008
XVII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
453
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XVII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2008 № 453

СОДЕРЖАНИЕ

- 1759-1771 Адаптивность, отбор и направленная эволюция.
В. Г. БОРХВАРДТ
- 1771-1772 Новые виды птиц-воспитателей кукушки *Cuculus canorus*. Е. П. СОКОЛОВ, А. М. СОКОЛОВ
- 1772-1773 Пролётные красавки *Anthropoides virgo*
на Чокпакском перевале. А. П. ГИСЦОВ
- 1773-1775 О южной границе гнездовий красавки
Anthropoides virgo в Казахстане и Средней Азии.
А. Ф. КОВШАРЬ
- 1775-1776 Гнездование серой вороны *Corvus cornix* на земле.
А. В. БАРАНОВСКИЙ
- 1777-1783 Распространение и экология западносибирской
серебристой чайки *Larus argentatus heuglini*
на Кольском полуострове.
А. В. ФИЛЬЧАГОВ, В. Ю. СЕМАШКО
-

Редактор и издатель А. В. Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X V I I
E x p r e s s - i s s u e

2008 № 453

CONTENTS

- 1759-1771 Fitness, natural selection and orthogenesis.
V . G . B O R K H V A R D
- 1771-1772 New bird species-hosts of the common cuckoo *Cuculus*
canorus. E . P . S O K O L O V , A . M . S O K O L O V
- 1772-1773 Transit demoiselle cranes *Anthropoides virgo*
on Chokpak Pass. A . P . G I S T Z O V
- 1773-1775 About the southern border of nesting area
of the demoiselle crane *Anthropoides virgo*
in Kazakhstan and Central Asia. A . F . K O V S H A R
- 1775-1776 A hooded crow *Corvus cornix* nests in the ground.
A . V . B A R A N O V S K Y
- 1777-1783 Distribution and ecology of the West-Siberian herring
gull *Larus argentatus heuglini* in the Kola Peninsula.
A . V . F I L ' C H A G O V , V . Y u . S E M A S H K O
-

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

Адаптивность, отбор и направленная эволюция

В.Г.Борхвардт

*Второе издание. Первая публикация в 1983**

В основе теории естественного отбора лежат: 1) представление о наличии в живой природе неопределённой наследственной изменчивости; 2) основанная на всём человеческом опыте уверенность в том, что наиболее жизнеспособный организм (морфотип) при прочих равных условиях имеет больше шансов выжить, оставить потомство и, в конечном счёте, повысить численность; 3) представление о том, что отношения между организмами, а также между организмами и абиотической средой имеют напряжённый характер, определяемый противоречием между тенденцией живых существ к неограниченному размножению и ограниченными ресурсами среды их обитания. Первые два положения являются бесспорными, третье соблюдается, вероятно, не всегда, но достаточно часто. В настоящее время трудно отрицать, что формула «случайное появление и преимущественное выживание наиболее приспособленных морфотипов» наилучшим образом разъясняет механизм эволюции живой природы. Вместе с тем не следует забывать, что прямых доказательств эта формула, по существу, не имеет и в громадном большинстве случаев, особенно когда дело касается прошедших времён, практически и не может иметь.

Объективные трудности познания эволюционных механизмов открывают широкий простор для дискуссий и, в частности, для критики теории отбора. Эта критика, ведущаяся с разных позиций, несёт в себе элементы, заслуживающие внимательного отношения. Достаточно серьёзными представляются сомнения в селективной ценности мелких фенотипических вариаций, которые, как полагают, вряд ли существенно влияют на конкурентоспособность организмов. Привлекают внимание также палеонтологические данные, например случаи как бы внезапного появления в геологической летописи крупных систематических групп (по существу – сильно отличающихся морфотипов). Такое развитие многие считают несовместимым с медленной и постепенной «дарвиновской» эволюцией. Характеризуя ситуацию, сложившуюся в области эволюционной теории, Р.К.Левонтин (1978) пишет, что «даже и сейчас ещё нельзя твёрдо сказать, какая доля всех эволюционных изменений обусловлена естественным отбором». Ф.Айала (1981) при-

* Борхвардт В.Г. 1983. Адаптивность, отбор и направленная эволюция // *Вестн. Ленингр. ун-та* 21: 6-15.

знаёт, что вопрос, «в какой мере эволюция ... происходила без участия отбора...», по-прежнему привлекает внимание биологов и служит предметом дискуссии.

Среди «конкурентов» селекционизма главное место занимает идея направленной эволюции. Научная ценность двух соперничающих концепций яснее всего проявляется в том, как они объясняют приспособленность организмов к среде обитания (см. Мейен 1975). Представление о целесообразном устройстве животных и растений существовало задолго до появления эволюционных идей и осталось непоколебимым вплоть до наших дней. В приспособленности организмов первоначально видели проявление божественного промысла, и важнейшей задачей Ч.Дарвина как раз был поиск естественных причин, определяющих разнообразные адаптации животных и растений. Ч.Дарвин такие причины нашёл. Авторы же ортогенетических концепций, отрицавшие роль отбора, этого сделать не могли. Обсуждая факторы, определяющие адаптивные изменения организмов, они в конце концов приходили к признанию изначальной целесообразности живой природы, её способности к прогрессу и т.п. Эти телеологические и, по сути дела, тавтологические рассуждения для большинства учёных оказались неприемлемыми.

Телеологический характер ортогенетических концепций значительно дискредитировал идею направленности. Несмотря на это интерес к ней не ослабевает. Приверженцы синтетической теории эволюции тоже говорят о направленности, рассматривая её в двух аспектах (Сутт 1977; Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Шапошников 1977; Хозацкий 1981). Принимают, что эволюцию направляет (векторизирует) естественный отбор, который суммирует однотипные полезные наследственные вариации. С другой стороны, говорят об ограничениях, которые накладывает на филогенез предшествующая история живых существ, делая невозможным их изменение во всех направлениях (принцип канализированности).

Попробуем, исходя из этих представлений, провести анализ следующей конкретной ситуации. Представители нескольких видов млекопитающих семейства Tenrecidae ведут полуводный образ жизни, причём адаптация их к плаванию пошла разными путями. У *Potamogale velox* движителем в воде стал уплощенный с боков хвост, у *Micropotamogale ruwenzorii* – лапы, снабжённые перепонками, у *Limnogale mergulus* изменились как лапы, так и хвост. Накапливающим действием отбора легко объяснить развитие водной адаптации, но причины, определяющие её конкретное выражение, при этом не раскрываются. Можно предположить, что эволюция отдельных видов была канализирована. Но чем именно? Какой предшествующей историей, например, следует объяснять совершенно различный характер водной

специализации довольно близких *P. velox* и *M. ruwenzorii*, возможно имевших общего предка – *Micropotamogale lamottei* (Heim de Balsac 1956)? Привлекательное в общем виде понятие канализированности мало помогает в расшифровке конкретных филогенетических изменений. Не ясно даже, какие именно факторы могут оказывать ограничивающее действие.

Предложенную задачу, как и другие ей подобные, в принципе легко решить, если принять, что в природе действуют активные силы, направляющие эволюцию живых организмов. Препятствием к утверждению такого взгляда, как уже говорилось, является невозможность с материалистических позиций объяснить постоянную целесообразность направленных изменений. Это затруднение, однако, снимается, если принять, что направленная эволюция признаков идёт в *разных* направлениях, в том числе и неадаптивных.

Выше было подчёркнуто, что убеждённость в целесообразном устройстве живых существ является важнейшей составной частью биологического мышления. Крайней степени эта убеждённость достигает в представлении, что все признаки животных и растений полезны (адаптивны). На практике такое мнение подтвердить очень сложно, так как определение степени полезности – процесс чрезвычайно трудоёмкий (см. Левонтин 1981; Борхвардт 1982). На деле, в конкретных ситуациях, зоологи и ботаники часто заранее принимают адаптивность структур или поведенческих реакций и задачу свою видят лишь в установлении точного характера этой адаптивности. Фактически в таких случаях исходят из принципа: «существует – значит, полезно». При этом забывают, что отбор идёт на уровне целого организма, а не отдельных признаков. Между тем структуры в организме скоррелированы, так что изменение одной может происходить параллельно с изменением ряда других; сцепленность определяется, в частности, плеiotропным действием генов. В результате могут возникать ситуации, когда нейтральная или даже вредная структура, связанная с полезной, будет сохранена. Это понимал уже Ч.Дарвин, объяснявший существование бесполезных органов коррелятивными связями между частями целого организма.

В настоящее время многие биологи признают возможность сохранения даже вредных структур при условии, что они не понижают общую приспособленность морфотипа, т.е. суммарное значение сцепленных признаков является положительным; положительное значение понимают, конечно, не как абсолютное, а по сравнению с предшествующим состоянием. Так можно легко объяснить сохранение мелких вредных признаков, существование которых следует оценивать как случайное. Встречаются, однако, и более сложные ситуации.

Рассмотрим два примера. Первый касается редукции парных ко-

нечностей, которая происходит в эволюции многих позвоночных, но особенно характерна, среди ныне живущих, для хвостатых амфибий Caudata и чешуйчатых рептилий Squamata. Исходя из всего, что мы знаем о локомоции и её роли в жизни животных, трудно понять, каким образом слабые лапки сиренов, протеев, многих ящериц могут повышать жизнеспособность их владельцев. Другой пример – рукокрылые Chiroptera, вернее их предки, ещё не обладавшие способностью к активному полёту. Здравый смысл подсказывает, что на этом этапе гипертрофированные передние конечности должны были просто мешать движению. Конечно, животные могли использовать их для выполнения каких-то особых операций, в частности для планирования. Ещё Ч.Дарвин рассматривал планирование как весьма полезную адаптацию, приобретаемую путём естественного отбора. Однако нет никаких оснований считать, что суммарное значение парашютных перепонки является положительным. Вспомним, что все современные планирующие млекопитающие – отнюдь не процветающие формы. Летяги, сумчатые летяги, шерстокрыл имеют довольно ограниченное распространение и не всегда высокую численность. В этом плане летяга *Pteromys volans*, например, не идёт в сравнение с обыкновенной белкой *Sciurus vulgaris*.

Создаётся впечатление, что слабые конечности амфибий и рептилий или гипертрофированные лапы предков летучих мышей приносят (приносили) животным больше вреда, чем пользы. Тем не менее, это не остановило эволюцию этих органов. Можно предположить, что изменения конечностей были связаны с развитием каких-то полезных признаков; при этом придётся признать длительную направленную эволюцию последних, причины которой нуждаются в специальном обсуждении. Можно пойти ещё дальше и представить эволюцию конечностей в рассмотренных примерах как своего рода автономный процесс, идущий в определённом направлении даже несмотря на то, что ему сопутствует уменьшение жизнеспособности организмов. В этом случае прежде чем отвечать на вопрос о факторах, направляющих эволюцию, необходимо объяснить, каким образом вообще могут сохраняться менее жизнеспособные организмы, если отбор должен их отметить.

Наблюдения в природе обнаруживают немалое число животных, обладающих различными дефектами, порой весьма серьёзными. Ламбирис (Lambiris 1982), описавший несколько экземпляров жабы *Bufo* со сросшимися пальцами, специально отметил, что даже обширная синдактилия не снижала их локомоторных способностей; он же упомянул о жабе, не имевшей левой задней ноги, но двигавшейся «без особых затруднений». А.С.Мальчевский и Ю.Б.Пукинский (1983) описали вальдшнепа *Scolopax rusticola*, клюв которого не достигал и половины обычной длины; вполне упитанная птица была добыта в октябре на

осеннем пролёте. Интересные, хотя и неполные данные такого рода опубликованы В.А.Паевским (1969) по материалам массового отлова птиц на Куршской косе. В этом месте на осеннем пролёте орнитологи фиксируют до 0.5% птиц с внешними уродствами. Дефектные особи попадают и весной и среди них такие, которые в таком состоянии совершили по крайней мере два перелёта – на зимовку и обратно (В.А.Паевский, устн. сообщ.). К примерам естественных уродств можно добавить многочисленные случаи травмирования животных при их мечении – отсутствие фаланг и целых пальцев практически не сказывается на деятельности, допустим, грызунов.

Дефектные животные часто не просто существуют, но и участвуют в размножении. Так, А.В.Бардин (устн. сообщ.) несколько лет наблюдал за самкой хохлатой синицы *Parus cristatus*, которая, заболев кнемидокоптозом, потеряла ногу (всего таких особей было отмечено 8 примерно из 600 находившихся под наблюдением разных синиц); после этого она успешно размножалась в течение двух сезонов. О двух подобных случаях автору сообщил В.А.Паевский.

Как видим, организмы обладают большими запасами жизненных сил, так что даже серьёзные дефекты строения не всегда заметно уменьшают их жизнеспособность. Мелкие же изменения, которые чаще всего и наблюдаются в природе, могут практически не влиять на выживаемость особей; это касается не только вредных, но и полезных вариаций. Следует отметить, что менее адаптированные виды (морфотипы) скорее всего должны иметь пониженную численность и плотность. В таких условиях внутривидовая конкурентная борьба будет менее острой, и шансы на сохранение дефектных особей увеличатся.

Существенный фактор, который может способствовать выживанию организмов, обладающих вредными признаками, – это приобретение ими различных компенсаторных адаптаций. На рисунке 1 представлены некоторые варианты отношений между организмами и средой. Исходная позиция (А) демонстрирует их полную согласованность. При изменении среды (Б) гармония восстанавливается путём соответствующих изменений морфотипа (В); этот ряд иллюстрирует классические представления дарвинизма. Согласованность между организмами и средой может нарушаться также и «по вине» первых (Г). Выживание изменившегося морфотипа в этом случае может быть обеспечено двумя путями. Первый (Г–Д) предусматривает «подбор» организмами новой среды обитания (Davenport 1903). Хорошим примером служат, по-видимому, пещерные животные с недоразвитыми органами зрения. Часто полагают, что редукция глаз происходила уже в пещерах, и рассматривают её как пример рудиментации ненужных органов. Но почему ненужные органы должны непременно редуцироваться? Не подвергаясь давлению отбора, они могут демонстрировать сильную вари-

бельность, но в разных направлениях. У пещерных жителей мы видим чаще всего проявление лишь одной тенденции.

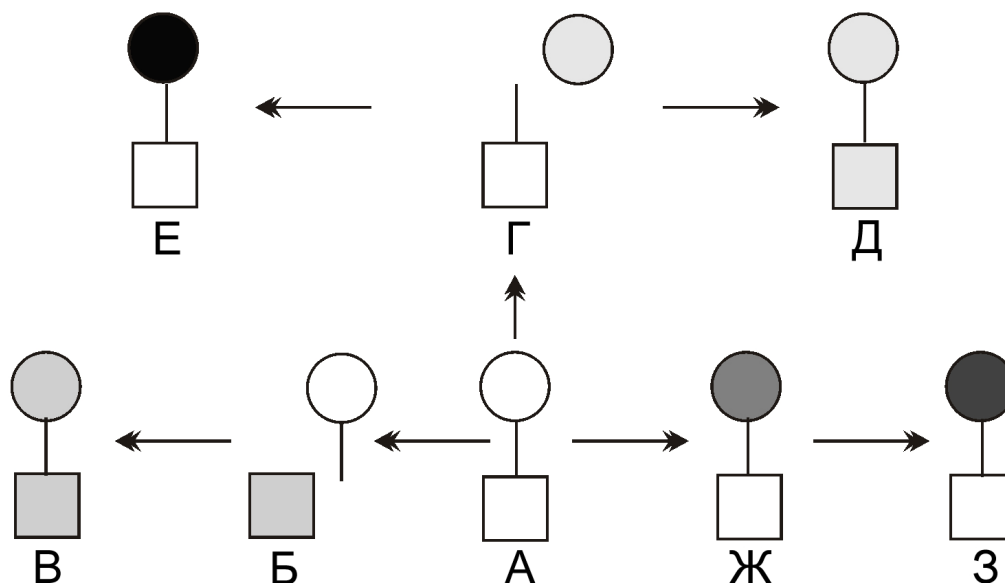


Рис. 1. Некоторые варианты отношений между морфотипом (круг) и средой его обитания (квадрат). Объяснения см. в тексте.

Совершенно иное объяснение слепоте пещерных животных дал Банта (1907 – цит. по: Кено 1914). Он писал, что эти животные «потому и живут в пещерах, что их глаза деградировали ... ещё прежде, чем они вошли в пещеры». Такой вывод, как будто, подтверждается многими фактами. Ч.Дарвин (1937, с. 208), говоря о слепых животных, упомянул насекомых рода *Bathyscia*, многие из которых обитают в пещерах, но представители одного вида «встречаются в изобилии на тенистых скалах». Л.С.Берг (1922) подчеркнул, что «родственники пещерных видов, которые живут “на свету”, сплошь и рядом имеют более или менее редуцированные глаза...». Суммируя сказанное, переход слепнувших животных к обитанию в пещерах, по крайней мере частично, можно рассматривать как *приспособление к собственному дефекту* – изменение образа жизни является компенсацией плохого зрения, позволяющей им выжить. Само ухудшение зрения можно расценивать как направленный процесс, уменьшающий жизнеспособность организмов.

Редукцию конечностей у ящериц, в частности у предков змей, нередко связывают с их подземным образом жизни или обитанием в густой траве, кустарнике. Именно как приспособление к движению среди плотной растительности Яксич (Jaksić 1981) трактует коротконогость *Liolaemus lemniscatus* (Iguanidae). Если посмотреть на эту проблему под другим углом, легко видеть, что в экологии большинства чешуйчатых со слабыми конечностями есть одна общая черта – скрытный образ

жизни. Можно представить, что обитание в густой растительности, в подстилке, под землёй есть компенсация дефектов локомоции (редукции конечностей). Современные планирующие млекопитающие, кстати, тоже являются скрытными ночными животными. Не исключено, что как раз переход к ночному (и пещерному) образу жизни позволил в своё время выжить предкам рукокрылых, ослабленным гипертрофическим развитием конечностей.

Компенсировать свои дефекты организмы могут не только меняя образ жизни, но и за счёт морфологических перестроек (рис. 1, Г–Е). Таким путём, быть может, «пошли» безлёгочные саламандры *Plethodontidae*, которые утерю лёгких компенсировали приобретением безъядерных эритроцитов, увеличив тем самым кислородную ёмкость крови. Не исключено, что польза от новых эритроцитов даже превысила отрицательное значение редукции лёгких и именно это определило процветание *Plethodontidae*, на чью долю приходится около двух третей видов современных хвостатых земноводных. Ещё одна группа безлёгочных *Caudata* – дальневосточные тритоны *Onychodactylus* – содержит всего два вида, обитающих на ограниченной территории.

Итак, организмы, обладающие вредными признаками, вполне могут сохраняться даже тогда, когда эти признаки уменьшают их общую жизнеспособность. Однако для того, чтобы иметь успех на эволюционном пути, этого мало. Если слабое уменьшение приспособленности какого-то морфотипа и не снижает особенно его конкурентоспособность, то уж, конечно, и не повышает. Каким образом тогда «ухудшенный» вариант может стать доминирующим в своей популяции? Полагают, что это могло бы происходить, например, за счёт генетико-автоматических процессов, хотя в целом роль дрейфа генов в эволюции оценивают скептически (Шеппард 1970). Как бы там ни было, генетико-автоматические процессы имеют случайный характер, и их действием трудно объяснить длительное изменение признаков (см. также: Simpson 1961).

Самый надёжный путь, ведущий к увеличению численности менее жизнеспособных морфотипов, – это одинаковое изменение всех или хотя бы большинства членов популяции.

Длительное изменение признаков в одном направлении может происходить в результате столь же долговременных изменений внешней среды, оказывающей прямое влияние на всех членов популяции. Яркой иллюстрацией такого процесса служат, например, превращения рачка *Artemia salina* (Branchiopoda). При увеличении солёности воды *A. salina* через несколько поколений даёт форму, ранее принимавшуюся даже за особый вид, а при опреснении воды становится похожей на представителей рода *Branchipus* (Schmankewitsch 1875; Бирштейн 1968). Эти фенотипические вариации в принципе обратимы, но при окончательном изменении природных условий они фактически ока-

жуются наследственными (см. Камшилов 1970). Основную роль в эволюции живой природы играют, однако, вариации генотипов, и причины направленной эволюции фенотипов следует искать прежде всего в соответствующих изменениях наследственного аппарата. Кардинальное решение вопроса могло бы дать принятие представления о направленной эволюции генотипа, которое защищает, например, В.А. Красилов (1979). Доминирование в популяции менее жизнеспособных морфотипов можно объяснить также повышенной частотой в какой-то период вредных мутаций. Идея о роли направленных мутаций в эволюционном процессе высказывалась не раз (см., например: Simpson 1955), но сторонники селекционизма, как правило, оценивают её скептически. Причиной этого скептицизма является отсутствие прямых данных о направленных изменениях генотипа. Вспомним, однако, что во времена Ч.Дарвина вообще ничего не было известно о природе наследственной изменчивости, и творец теории естественного отбора постулировал принцип неопределённой изменчивости, основываясь только на знании фенотипических вариаций.

В пользу идеи направленного изменения генотипа сейчас можно привести аргументы, пожалуй, более весомые. Известно, например, что гены мутируют с разной скоростью, неодинакова и частота появления тех или иных аллелей (Simpson 1961; Тимофеев-Ресовский и др. 1977). Вариабельность генотипов можно искусственно увеличить, причём некоторые химические вещества оказывают избирательное действие, вызывая одни мутации чаще, чем другие (см. Медников 1975). Наиболее интересные данные получены при кормлении дрозофил чужеродными ДНК или искусственными полинуклеотидами. Под их влиянием мутации возникали в небольшом числе локусов (5-10), но при этом частота проявления отдельных аллелей повышалась в тысячи (!) раз; такой характер мутирования сохранялся в нескольких поколениях (Гершензон, Александров 1982). Авторы полагают, что использованные ими вещества делают «гены или несколько более протяжённые сегменты хромосомной ДНК» нестабильными, причём «эта нестабильность сохраняется в течение дальнейших репликаций».

Итак, генотипы *могут* изменяться направленно. Не представляется невероятным, что в природе наряду с обычным «неопределённым» мутированием генотипы время от времени дают серию одинаковых изменений.

Частота отдельных спонтанных мутаций у исследованных в этом плане многоклеточных организмов колеблется обычно в пределах от 10^{-4} до 10^{-6} (Тимофеев-Ресовский и др. 1977). При таких условиях «даже благоприятные мутации в нескольких первых поколениях обычно утрачиваются вследствие генетического расщепления и случайных изменений при воспроизводстве потомства» (Левонтин 1978). Ясно, что

мутация, возникающая с частотой, в тысячу раз большей, имеет хорошие шансы на сохранение и распространение в популяции, даже если она немного понижает конкурентоспособность морфотипа. Когда популяция целиком перейдёт на новый уровень, повторные изменения в прежнем направлении, крупные по сравнению с исходным типом, окажутся незначительными по сравнению с промежуточным. Большая частота мутирования позволит опять немного уменьшить жизнеспособность морфотипа в пределах всей популяции, и так до тех пор, пока он будет в состоянии выдерживать давление других видов и абиотической среды. Распространению вредных признаков во времени и пространстве могут способствовать различные компенсаторные изменения.

Согласно Ч.Дарвину и его последователям, строение живых существ определяется условиями их обитания; единство организмов со средой достигается за счёт их адаптации к ней (рис. 1, А–В). Нередко, однако, факты можно истолковать и так, что именно строение животных и растений определяет их образ жизни и среду обитания. Все живущие (не элиминированные) организмы мы должны рассматривать как приспособленные, но отсюда не обязательно следует, что они приспособлялись. Применяя язык афоризмов, во многих случаях можно сказать, что морфотипы какими получились, такими и живут. Один из популярных примеров селекционизма – приспособленность плодов цветковых растений к распространению. Между тем, оценивая разнообразие плодов, мы видим, что они просто демонстрируют чуть ли не все мыслимые структурные варианты. И обладатели всех этих вариантов успешно живут, в том числе и те, плоды которых вообще лишены каких-либо специальных образований, облегчающих распространение.

В ряде случаев изменение морфотипа происходит без нарушения его согласованности с окружающей средой, в которой он продолжает существовать (рис. 1, А–З). Нередко новая конструкция морфотипа позволяет ему занять новые экологические ниши, как это предусматривает теория преадаптаций (см., например: Георгиевский 1971). Порой изменение организмов может быть таково, что оно буквально заставляет их менять место и образ жизни (правильнее говоря, выживают те, кто меняет) (рис. 1, А–Д); например, причиной перехода рыб к воздушному дыханию может явиться не только изменение газового режима водоёмов, но и редукция жабр. Нейтрализовать собственные дефекты организмы могут также путём компенсаторных перестроек (рис. 1, А–Е). Во всех перечисленных вариантах тоже достигается единство организмов и среды (приспособленность, целесообразность), но совсем другим, так сказать обратным, способом.

Прежде чем принимать эти варианты, необходимо объяснить в рамках теории естественного отбора, почему новые признаки распростра-

няются в популяции, если они не приносят выгоды при существующих условиях. Реально допустить, что на определённых этапах развития популяции её генотипы начинают изменяться одинаково в каком-то направлении; причиной этого может стать, например, увеличение частоты отдельных мутаций. Обусловленная таким изменением направленная эволюция фенотипов может быть адаптивной, но чаще направленные мутации окажутся бесполезными и даже вредными. Тем не менее при отсутствии жёсткой внутрипопуляционной борьбы и при условии, что мутации не снижают существенно конкурентоспособность организмов, определяемый ими фенотипический признак при частом проявлении (по сравнению с другими) может стать доминирующим в популяции. Это позволит ему и дальше изменяться в том же направлении.

Уменьшение жизнеспособности морфотипа может привести его к гибели, но такой результат не обязателен. Эволюция может остановиться «на полпути», пойти в другом направлении и т.д. В такой трактовке понятие направленной эволюции не претендует на абсолютность (как многие ортогенетические концепции), а, напротив, имеет вполне ограниченный характер (рис. 2).

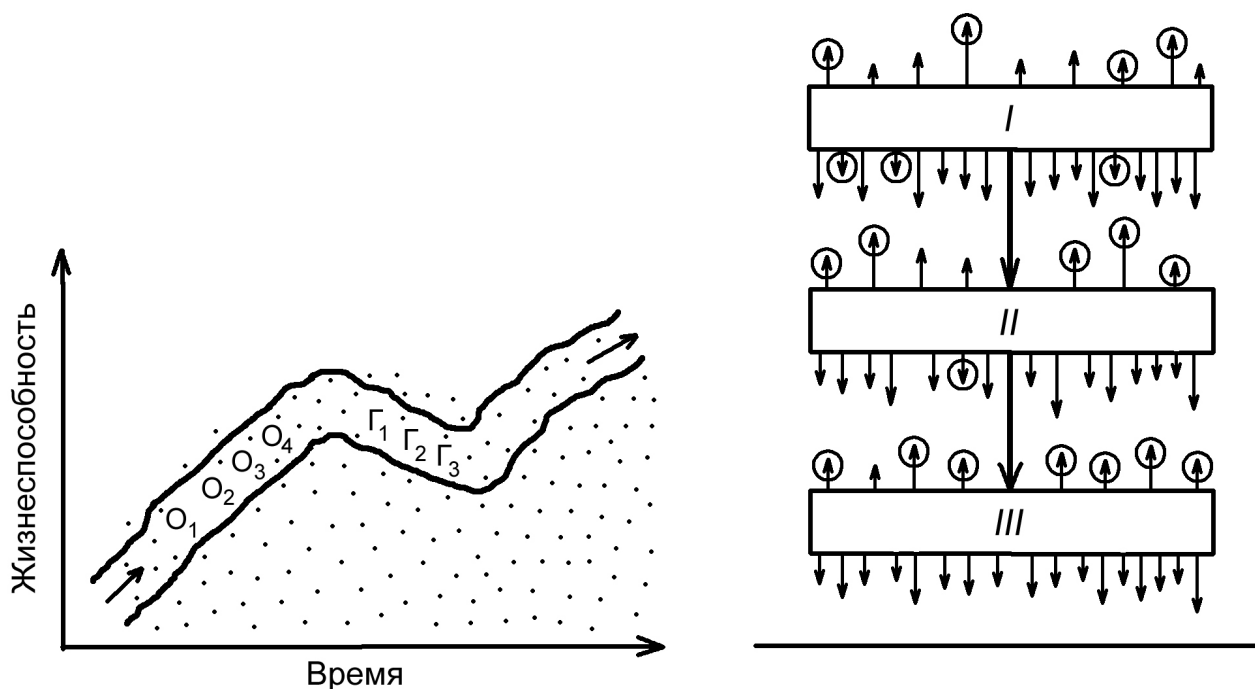


Рис. 2 (слева). Схематическое изображение абстрактной филогенетической линии, на двух отрезках которой ($O_1 - O_4$ и $G_1 - G_3$) происходит направленное изменение одного признака. Мутации, возникающие в популяции с большой частотой, отмечены буквами, остальные – точками.

Рис. 3 (справа). Схема эволюции морфотипа ($I - III$), направленная в сторону уменьшения его жизнеспособности.

Толстые стрелки показывают изменение «ведущего» признака, остальные – мелкие неопределённые вариации. Стрелки, направленные вверх, соответствуют полезным изменениям, направленные вниз – вредным. Кружки на стрелках отмечают сохранившиеся вариации. Горизонтальная линия показывает границу жизнедеятельности морфотипа.

На рисунке 3 представлена схема эволюции морфотипа, где принят крайний вариант, предусматривающий, что направленное изменение генотипа (в нашем примере затрагивающее только один признак) ведёт к уменьшению жизнеспособности организмов (соответствует отрезку $\Gamma_1 - \Gamma_3$ на рис. 2). Позиция *I* изображает морфотип с большим запасом жизненных сил. В таких условиях мелкие изменения (мутации) как полезные, так и вредные не оказывают заметного влияния на конкурентоспособность отдельных членов популяции и потому имеют примерно равные шансы на сохранение. Обычно принимают, что большое разнообразие видов, характеризующее процветающие группы, обусловлено тем, что удачная конструкция «базового» морфотипа позволяет ему занимать самые разные экологические ниши. Определённую роль в этом плане может играть то обстоятельство, что «удачный» морфотип легко выдерживает мелкие ухудшения своей конструкции, в связи с чем сохраняется максимальное количество его вариантов.

Направленное изменение генотипа постепенно приводит к значительному уменьшению жизнеспособности морфотипа (рис. 3, *I - III*). Параллельно этому меняется характер отбора мелких «неопределённых» вариаций. «Понижающие» мутации всё чаще отбрасываются, а «повышающие», напротив, сохраняются; можно ожидать, что на пределе жизнедеятельности морфотипа, в критической ситуации, будут сохраняться даже самые мелкие адаптивные признаки (такое представление частично разрешает сомнения в селективной ценности мелких вариаций – см. выше). Направленное изменение одного признака как бы ведёт эволюцию морфотипа, а остальные его части подстраиваются под это основное изменение.

«Понижающая» эволюция морфотипа может привести его и к успеху – примеры тому мы видим, как будто, в эволюционных линиях, ведущих к змеям и рукокрылым. Такой результат не вызывает особого удивления. Длительные и глубокие направленные изменения скорее, чем какие-либо другие, должны заканчиваться появлением принципиально новых морфотипов, которые могут совершенно по-иному использовать прежнюю среду обитания или освоить совсем другую. Подобный ход эволюции живых организмов хочется сопоставить с развитием человеческих знаний. Прикладные исследования можно уподобить мелким адаптациям, которые дают немедленную выгоду. Общетеоретические (фундаментальные) исследования порой долго не приносят ощутимой пользы, но именно они, открывая законы природы, многократно увеличивают власть над ней человека.

Заключение

Важнейшей составной частью биологического мышления является убеждённость в целесообразном устройстве живых существ. Крайней

степени эта убежденность достигает в представлении, что все признаки животных и растений полезны (адаптивны). Такое представление не имеет под собой твердой основы и в большой мере является лишь данью тысячелетней традиции. Отказ от абсолютной веры в мудрость природы позволяет легко обнаруживать не только нейтральные, но и вредные признаки. В ряде случаев можно даже говорить о долговременном неадаптивном преобразовании отдельных признаков, ведущем к уменьшению жизнеспособности организмов. Причиной подобных преобразований следует считать прежде всего направленные изменения генотипов. Сохранению неадаптивных признаков могут способствовать различные компенсаторные изменения морфотипов.

Литература

- Айала Ф.Х. 1981. Механизмы эволюции // *Эволюция*. М.: 33-65.
- Берг Л.С. 1922. *Номогенез, или эволюция на основе закономерностей*. Петроград: 1-303.
- Бирштейн Я.А. 1968. Подтип жабродышащие (Branchiata) // *Жизнь животных*. М., 2: 377-529.
- Борхвардт В.Г. 1982. *Морфогенез и эволюция осевого скелета*. Л.: 1-144.
- Георгиевский А.Б. 1971. Преадаптация и её роль в прогрессивной эволюции // *Журн. общ. биол.* 32, 5: 573-583.
- Гершензон С.М., Александров Ю.Н. 1982. Мутагенное действие природных и синтетических полинуклеотидов и проблема направленных мутаций // *Журн. общ. биол.* 43, 6: 747-763.
- Дарвин Ч. 1937. *Происхождение видов*. М.; Л.: 1-762.
- Камшилов М.М. 1970. *Биотический круговорот*. М.: 1-160.
- Кено А. 1914. Теория предварительной приспособленности // *Природа*: 1291-1304.
- Красилов В.А. 1979. Роль случайности в эволюции // *Эволюционные преобразования*. Владивосток: 7-19.
- Левонтин Р.К. 1978. *Генетические основы эволюции*. М.: 1-351.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., 1: 1-480.
- Медников Б.М. 1975. *Дарвинизм в 20 веке*. М.: 1-224.
- Мейен С.В. 1975. Проблема направленности эволюции // *Проблемы теории эволюции*. М.: 66-117.
- Паевский В.А. 1969. Половые и возрастные различия сроков и путей миграции некоторых воробьиных птиц // *Вопросы экологии и биоценологии* 9: 23-37.
- Сутт Т. 1977. *Проблема направленности органической эволюции*. Таллин: 1-139.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. *Краткий очерк теории эволюции*. М.: 1-301 (2-е изд.).
- Хозацкий Л.И. 1981. О направленности эволюции наземных позвоночных // *Жизнь на древних континентах, её становление и развитие*. Л.: 154-162.
- Шапошников Г.Х. 1977. Направленность эволюции // *Журн. общ. биол.* 38, 5: 649-656.
- Шеппард Ф.М. 1970. *Естественный отбор и наследственность*. М.: 1-216.

- Davenport C.B. 1903. The animal ecology of the Cold Spring sand spit, with remarks on the theory of adaptation // *Decennial Publ. Univ. Chicago* **10**: 155-176.
- Heim de Balsac H. 1956. Morphologie divergente des Potamogalinae (mammiferes, insectivores) en milieu aquatique // *C. R. Acad. Sci.* **242**, 18: 2257-2258.
- Jaksić F.M. 1981. Recognition of morphological adaptations in animals: the hypothetico-deductive method // *Bioscience* **31**, 9: 667-670.
- Lambiris A.J.L. 1982. Syndactyly in *Bufo maculatus* Hallowell (Amphibia: Anura: Bufonidae) // *Zool. Dierkunde* **17**, 3: 122-125.
- Schmankewitsch W.J. 1875. Ueber das Verhältniss der *Artemia salina* Miln. Edw. zur *Artemia mühlhausenii* Miln. Edw. und dem Genus *Branchipus* Schaeff. // *Z. wiss. Zool.* **25**: 103-116.
- Simpson G.G. 1955. *The Major Features of Evolution*. New York: 1-434.
- Simpson G.G. 1961. The study of evolution: methods and present status of theory // *Behavior and Evolution*. New Haven: 7-26.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 453: 1771-1772

Новые виды птиц-воспитателей кукушки *Cuculus canorus*

Е.П.Соколов, А.М.Соколов

Второе издание. Первая публикация в 1986*

В ходе орнитологических исследований, проведённых нами летом 1983 года в верховьях реки Верхняя Борзя (бассейн Аргуни в среднем течении), были обнаружены новые виды птиц хозяев обыкновенной кукушки *Cuculus canorus*, не отмеченные ранее (Makatsch 1955; Кисленко, Наумов 1967; Мальчевский, Нумеров 1982), а также отсутствующие в списке, составленном А.С.Мальчевским (устн. сообщ.) по имеющимся в его распоряжении литературным и опросным данным.

***Turdus obscurus*.** В гнезде оливкового дрозда, найденном 27 июня 1983 в пойме небольшого ручья, были 2 крупных птенца в возрасте 11-12 сут и кукушонок меньшего возраста, который сидел на их спинах, так как в гнезде не помещался. Под гнездом лежал мёртвый птенец дрозда в возрасте 8-9 сут.

***Emberiza fucata*.** Яйца кукушки были найдены в 3 из 14 гнёзд ошейниковой овсянки, находившихся под наблюдением. В одном из них овсянки выкатили чужое яйцо и расклевали в 10 см от гнезда. Все

* Соколов Е.П., Соколов А.М. 1986. Новые виды птиц-воспитателей обыкновенной кукушки // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **147**: 145-146.

три яйца значительно отличались от овсяночьих размером и окраской: грязно-фиолетового цвета с мелкими полуразмытыми коричневыми пятнами, размеры одного из них 24.2×18.0 мм. У ошейниковых овсянок средние размеры яиц ($n = 37$) 19.61×15.31 мм. В двух гнёздах кукушата нормально вывелись.

Emberiza rutila. В гнезде рыжей овсянки, найденном 15 июля 1983 в лиственнично-берёзовом лесу с кладкой из 5 яиц, одно принадлежало кукушке. Оно было белого цвета с чётким крапом коричневого цвета по всей поверхности, более густым у тупого конца, и резко отличалось от покрытых размытыми оливково-бурыми пятнами и чёрными точками и линиями яиц овсянки. Его размеры – 17.5×12.6 мм – были несколько меньше (средние размеры яиц рыжей овсянки из этого гнезда 18.05×14.34 мм).

Литература

- Кисленко Г.С., Наумов Р.Л. 1967. Паразитизм и экологические расы обыкновенной и глухой кукушек в азиатской части СССР // *Орнитология* 8: 79-97.
- Мальчевский А.С., Нумеров А.Д. 1982. Взаимоотношения между обыкновенной кукушкой и её воспитателями на территории СССР // *Тез. докл. 18-го Междунар. орнитол. конгр.* М.: 79-80.
- Makatsch W. 1955. *Der Brutparasitismus in der Vögelwelt*. Berlin: 1-236.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 453: 1772-1773

Пролётные красавки *Anthropoides virgo* на Чокпакском перевале

А.П.Гисцов

Второе издание. Первая публикация в 1987*

Учёт журавлей-красавок *Anthropoides virgo*, летевших через Чокпакский перевал (предгорья Западного Тянь-Шаня), проводился нами в 1973-1975 годах с марта по июнь и с сентября по ноябрь по 2 ч утром и вечером, а весной 1981 г. – в течение всего светлого времени суток в полосе шириной 2000 м.

Наиболее ранние встречи мигрирующих красавок зарегистрированы 24-26 марта, массовые их перемещения происходили в первой декаде апреля; самые последние птицы наблюдались весной 7-8 мая.

* Гисцов А.П. 1987. Пролётные журавли-красавки на Чокпакском перевале // *Сообщ. Прибалт. орнитол. комис. по изучению миграций птиц* 19: 97.

Максимальная численность летящих с зимовок красавок при ежедневных их учётах составила в 1974 г. 3464 особи, в 1973 г. – 3204, а в 1975 г. – 2012. С 27 марта по 8 мая 1981 за всё светлое время суток пролетело 3989 журавлей, тогда как в 1970 г. там же и за тот же период их пролетело почти втрое больше (Гаврилов 1977).

Осенью 1973 г. первые пролётные красавки появились 23 августа (стая из 200 птиц), в 1975 г. – 27 августа (25 птиц) и в 1974 г. – 1 сентября (300 птиц). В отличие от весенней, осенняя миграция проходит малозаметно и при невысокой численности журавлей. За сентябрь-октябрь при ежедневных учётах в 1973 г. зарегистрировано 186, в 1974 г. – 460 и в 1975 г. – 239 особей.

Литература

Гаврилов Э.И. 1977. О численности и путях пролёта журавля-красавки в Казахстане // *Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана*. Алма-Ата: 167-174.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 453: 1773-1775

О южной границы гнездовой красавки *Anthropoides virgo* в Казахстане и Средней Азии

А.Ф.Ковшарь

Второе издание. Первая публикация в 1987*

Распространение и численность красавки *Anthropoides virgo* в Казахстане и Средней Азии постоянно находятся в динамике, что особенно заметно проявилось в последние десятилетия. В связи с этим большую ценность приобретают новые достоверные данные, характеризующие современное состояние вида, в первую очередь его размещение по территории. Приводимые ниже материалы получены нами из южных частей гнездовой области красавки и позволяют уточнить наше представление об этой всё ещё не выясненной её границе.

У подножья гор Турайгыр, примерно в 150 км восточнее Алма-Аты, А.Г.Лухтанов и Н.И.Сладков 1 июля 1981 встретили пару красавок с одним нелётным птенцом. На территории Карачингильского госохотхозяйства (в 70 км северо-восточнее Алма-Аты) эти журавли обитают по крайней мере уже несколько лет. В 1982 году, например, здесь

* Ковшарь А.Ф. 1987. О южной границе гнездовой журавля-красавки в Казахстане и Средней Азии // *Сообщ. Прибалт. орнитол. комис. по изучению миграций птиц* 19: 88-90.

гнездились две пары, одна из которых, по свидетельству И.Ф.Бородихина, построила гнездо на сенокосном участке центральной усадьбы, на расстоянии примерно 100 м от ближайших домов; 11 июля два молодых журавлёнка поднялись на крыло, а 17 июля их встретили вместе с родителями на берегу пруда не далее 200 м от гнезда.

К северо-западу от Алма-Аты журавль-красавка населяет предгорья горной группы Анархай (Чу-Илийские горы): 1 июня 1981 приблизительно в 30 км юго-западнее посёлка Акчи нами были замечены две кормившиеся вместе пары; в урочище Чильбастау, почти на полпути между Акчи и Узунагачем, охотинспектор Н.И.Шмидт встретил в июне 1980 г. не способного летать журавлёнка. В районе железнодорожной станции Копя (около 100 км западнее-северо-западнее Алма-Аты) директор Казахского зоокомбината В.М.Колосов 7 июня 1981 сфотографировал в сухой опустыненной подгорной степи гнездо, в котором находился один только что вылупившийся птенец и яйцо.

Далее к западу красавка обитает в нижнем течении реки Чу, где близ центральной усадьбы Андасайского государственного заказника (на правом берегу Чу, в 70 км ниже села Фурмановка) ежегодно гнездится несколько пар этого вида. По словам директора заказника А.Д.Лапина, весной 1982 г. красавки пролетали здесь тысячами, а на лето осталось лишь десятка два. В июне вдоль дорог нам не раз встречались пары с нелётными птенцами. С 25 июля по 2 августа автор видел здесь каждый день группы из 4-8 особей (взрослые с доросшими молодыми). Это были, по-видимому, объединившиеся семьи, которые предпринимали чёткие суточные перемещения: утром и перед вечером – к воде, в пойму, на день – в сухую щебнистую пустыню. Южнее Чу, в пустыне Муюнкум, красавка, видимо, не гнездится. Во всяком случае зоолог Среднеазиатского противочумного института А.А.Карпов ни разу не встречал эту птицу ни там, ни в восточных Кызылкумах в период летних полевых работ в 1968-1981 годах.

Особенно интересны сведения, полученные от В.Н.Боброва из района Западного Тянь-Шаня. В долине реки Угам, на территории лесхоза Кызылтал, расположенного около одноимённого посёлка, этот наблюдатель в июле, а затем 6-22 августа 1980 регулярно встречал там одиночных красавок и группу из 12 особей, которая в августе каждое утро (в 10-11 ч) улетала вверх по ущелью на 1-2 км. Хотя это место вполне подходящее для журавля-красавки, М.Н.Корелов (1956) ни разу его там не встречал. Не исключено, что журавль появился в этих местах в последние годы, поэтому остаётся установить, гнездится ли он в долине Угама.

На основании перечисленных фактов, а также известных ранее находок гнёзд журавля-красавки в низовьях Сарысу у Теликольских озёр (Спангенберг, Фейгин 1936) и в окрестностях озера Сонкель в Кирги-

зии (Кыдыралиев, устн. сообщ.) считают вполне логичным (до выяснения деталей размещения красавки в этом регионе) проведение южной границы его гнездовий от Аральского моря по долине Сырдарьи вплоть до её верховий, именуемых Нарыном, и далее через горный узел Хан-Тегри к верховьям реки Или, находящимся уже за пределами СССР. Таким образом, область его гнездования будет охватывать Западный, Северный, Центральный и большую часть Внутреннего Тянь-Шаня. В каждом из этих участков размножение вида либо доказано (окрестности озера Сонкель, предгорья Заилийского Алатау и Чу-Илийских гор, высокогорная Каркаринская долина), либо в высшей степени вероятно (долина реки Угам).

Отсутствие журавля-красавки как в обширных пустынных районах Бетпак-Далы, Муюнкумов и Южного Прибалхашья, так и в неподходящих участках горных ландшафтов Тянь-Шаня, создаёт сложное, но вполне объяснимое кружево ареала. Для уточнения его очертаний необходимо обследовать пустынное правобережье нижнего течения Сырдарьи, особенно в районе Теликольских озёр, низовья реки Чу, предгорья хребтов Каратау и Киргизского Алатау, а также некоторые межгорные долины Западного и Внутреннего Тянь-Шаня.

Л и т е р а т у р а

- Корелов М.Н. 1956. Фауна позвоночных Бостандыкского района // *Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка*. Алма-Ата: 259-324.
- Спангенберг Е.П., Фейгин Г.А. 1936. Птицы нижней Сырдарьи и прилегающих районов // *Тр. Зоол. музея Моск. ун-та* 3: 41-184.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2008, Том 17, Экспресс-выпуск 453: 1775-1776

Гнездование серой вороны *Corvus cornix* на земле

А.В.Барановский

*Второе издание. Первая публикация в 2005**

В 1999-2001 годах мы наблюдали необычное гнездование серой вороны *Corvus cornix*, строившей гнёзда на земле. Наземное гнездо было найдено в первой декаде мая 1999 г. в пойме реки Оки между сёлами Борки и Канищево, в 0.5-0.8 км от домов. Гнездо располагалось на бе-

* Барановский А.В. 2005. Необычный случай гнездования серой вороны // *Экология, эволюция и систематика животных*. Рязань: 24-25.

регу канала шириной около 15 м и длиной более 15 км, в 10-15 м от воды. За четыре года до этого канал углубляли, при этом вынутый грунт сваливали на берегах. Образовались узкие насыпи высотой до 60 см, которые затем заросли высокой сорной растительностью. В годы с обычной высотой паводка верхушки насыпей превращались в островки. На одном из таких «островков» через несколько дней после спада воды и было обнаружено гнездо серой вороны с 3 яйцами. Вероятно, строительство гнезда началось в то время, когда территория вокруг была залита водой. В 200-600 м от этого места росли ивы (высотой более 8 м), на двух из них также были гнёзда *C. cornix*, но были и свободные деревья в 100 м и более от занятых.

Первые два птенца вылупились в один день, 14 мая 1999, третий – через неделю. Он сильно отставал в росте и через 8 дней исчез. Ещё через неделю исчезли и остальные птенцы, к тому времени оперившиеся не полностью. Вероятно, они стали жертвами хищника.

В 2000 году гнездо вороны было обнаружено в том же месте, не более чем в 10 м от прошлогоднего, также в начале мая. В нём было 2 яйца, которые через 3 дня исчезли. В конце мая в 1 км от этого места на дереве на высоте 3 м мы нашли недавно построенное гнездо вороны с 2 ненасиженными яйцами. Два птенца благополучно вылетели в начале июля. Возможно, это была повторная кладка той же пары.

В 2001 году весенний подъём воды был слабым и в районе канала пойма не заливалась. В начале мая на том же месте снова было обнаружено гнездо серой вороны с 2 птенцами примерно 10-дневного возраста. В течение 6-10 дней (точно установить не удалось) они находились в гнезде, а потом исчезли, вероятно, став жертвами хищника.

В последующие годы гнездования ворон на земле не наблюдалось. Возможно, что все три года мы имели дело с одной парой с необычным гнездовым поведением, затем одна или обе эти вороны погибли. Из литературы известно о случае гнездования *C. cornix* на земле – в пойме реки на заломах тростника (Формозов 1959). Подобный случай был отмечен в 2001 году в Москве – ворона устроила гнездо на земле на территории детского сада, впоследствии оно было разорено людьми (В.М.Константинов, устн. сообщ.).

Интересно, что в нашем случае при постройке наземных гнёзд серые вороны не использовали обычный материал – ветки, и гнездо состояло из сухой травы с примесью тряпок и верёвок, напоминая выстилку лотка нормального вороньего гнезда.

Литература

Формозов А.Н. 1959. *Спутник следопыта*. М.: 1-320.



Распространение и экология западносибирской серебристой чайки *Larus argentatus heuglini* на Кольском полуострове

А.В.Фильчагов, В.Ю.Семашко

Второе издание. Первая публикация в 1987*

Анализ видообразования в группе настоящих чаек, проведённый Н.В.Тимофеевым-Ресовским и Е.Штреземаном (1959), показал сложность взаимоотношений между различными их формами в районе Балтийского и Белого морей. Ранее подчёркнутая Б.К.Штегманом (Stegmann 1934) трансгрессия в этом районе ареалов клуши *Larus fuscus* Linnaeus 1758 и двух подвигов серебристой чайки – скандинавского *L. argentatus argentatus* Pontoppidan 1763 и западносибирского *L. a. heuglini* Bree 1876, а также недостаточная ясность генеалогических связей и таксономического положения форм этой группы (Степанян 1975, 1983) делают выяснение их распространения и экологии здесь насущной задачей. Особого внимания требует изучение *L. a. heuglini*, отличающейся от других подвигов наиболее тёмной спиной шиферно-серой окраски и жёлтой подотеклой (Степанян 1975). Сведения по экологии этой чайки на всём протяжении ареала отрывочны (Дементьев 1951), а представления о распространении её в районе Белого моря лишены необходимой конкретности. Часть исследователей на основании окраски мантии, формы крыла, особенностей миграций и других признаков относит *heuglini* в качестве подвида к *L. fuscus* (Бутурлин 1934; Cramp, Simmons 1983; и др.). В данной работе мы, не обсуждая систематического статуса этой чайки, следуем её таксономическому положению, принятому в отечественной литературе (Stegmann 1934; Дементьев 1951; Степанян 1975).

Некоторые материалы по распространению и экологии западносибирской чайки нам удалось собрать во время работы в экспедициях Кандалакшского отдела Географического общества СССР. В летние месяцы 1976-1980 гг., главным образом на маршрутных экскурсиях, были обследованы различные части Кольского полуострова – тундровые районы между реками Воронья и Йоканга, верхнее и нижнее течения Поноя, Верхнее Ондомское озеро. Общая площадь осмотренных районов около 2,5 тыс. км². В экспедициях, проходивших под руководством В.В. Бианки, приняли участие С.А.Ганусевич, К.Е.Михайлов, А.Е.Черенков. Всем им авторы искренне признательны за помощь в сборе и обсуждении материалов.

* Фильчагов А.В., Семашко В.Ю. 1987. Распространение и экология западносибирской серебристой чайки (*Larus argentatus heuglini* Bree, 1876) на Кольском полуострове // Бюл. МОИП. Отд. биол. **92**, 3: 37-42.

Описывая распространение *L. a. heuglini*, Б.К.Штегман, а вслед за ним и Н.В.Тимофеев-Ресовский и Е.Штреземан указывали, что отдельные колонии этой формы расположены в области гнездования *L. a. argentatus*, а именно в районе озера Имандра. Основанием для этого послужили добытый на этом озере летний экземпляр и известные Штегману материалы по гнездованию здесь только тёмных серебристых чаек. Несколько позже, как сообщает М.И.Владимирская (1948), на этом озере регулярно, хотя и в небольшом количестве, из чаек с тёмной мантией гнездилась только клуша. Поэтому, несмотря на то, что западносибирских чаек на Имандре действительно встречали (в ЗИН АН СССР хранится экземпляр, добытый в 1927 г.), к данным Штегмана о гнездовании *heuglini* в этом районе следует относиться с известной осторожностью.

В последние десятилетия показано, что на Белом море *heuglini* распространена по берегам Двинского залива полуострова Канин (Спангенберг, Леонович 1960; Бианки 1967; Зубцовский, Рябицев 1976), в южной части Терского берега и по северному побережью Кандалакшского залива (Малышевский 1962; Бианки 1967). Позже В.Д.Коханов (1981), не приводя материалов, расширил границы распространения западносибирской чайки на Кольском полуострове, очертив их по береговой линии от мыса Чёрный на Мурманском берегу западнее мыса Святой Нос вдоль всего Терского берега и далее на Запад по Кандалакшскому берегу до Порьей Губы.

Наши наблюдения показали, что *L. a. heuglini* гнездится на тундровых озёрах между берегом Баренцева моря и вызвышенностью Кейвы к востоку от реки Рынды, по всему бассейну Поноя и в районе Ондомских озёр в южной части Кольского полуострова. По встречам птенцов и волнующихся пар гнездование установлено в следующих районах: в верховьях Вороньей, Харловки и Йоканги, в 10-километровой прибрежной полосе тундр в междуречье Харловки и Восточной Лицы, в окрестностях озёр Инцъявр и Комиявр, в 5-20-километровой полосе северо-восточного побережья от реки Качковки до устья Поноя и южнее до ручья Коньковский, в верхнем течении Поноя близ посёлка Краснощелье и на Верхнем Ондомском озере. Кроме того, тёмнокрылые (предположительно *heuglini*) чайки встречены нами в 1970-1971 гг. на Колвицком озере (восточнее г. Кандалакши), где они, возможно, в небольшом количестве гнездятся на островах. При обследовании Кольского полуострова с самолёта в конце июля 1975-1976 гг. западносибирских чаек встречали восточнее линии р. Воронья – Ловозеро – р. Умба – Порья Губа (В.В.Бианки, устн. сообщ.). Все птицы держались на внутренних водоёмах, где почти не отмечали чаек скандинавского подвида. Напротив, при авиаучётах вдоль восточного побе-

режья Восточного Мурмана 6 июля 1979 регистрировали только скандинавских серебристых чаек.

Наземные учёты западносибирских чаек проводили ежемесячно в июне-августе 1978-1979 гг. в низовьях Поноя на площади 800 км². Учётные маршруты равномерно покрывали территорию и охватывали все подходящие для гнездования чаек районы, т.е. заболоченные понижения и озёра; расчёты производили по встреченным парам и выводкам. Оба года чайки гнездились с плотностью 2.5 пары на 100 км² (или 1 пара на 1 км² зеркала озёр). Большинство пар ежегодно встречали на одних и тех же озёрах. Результаты авиарекогносцировок и наземных учётов позволяют считать, что общие запасы западносибирских чаек на полуострове составляют, видимо, не менее 700 пар.

На вопрос о том, происходит ли расселение *L. a. heuglini* на Кольском полуострове в настоящее время, ответить трудно, так как это требует дополнительных материалов. Не исключено, однако, что значительных изменений в её распределении здесь за последние десятилетия не происходило, и новые сведения являются результатом обследования ранее практически не посещаемых орнитологами районов полуострова.

Материалы по экологии

Гнездование *L. a. heuglini* на скалах морского побережья и островах не установлено, хотя одиночек и группы неполовозрелых птиц отмечали здесь неоднократно. В северной части полуострова западносибирские чайки гнездились отдельными парами на тундровых озёрах,

Распределение гнёзд серебристых чаек по островам Верхнего Ондомского озера в 1980 году

Остров	Количество гнёзд	
	<i>L. a. argentatus</i>	<i>L. a. heuglini</i>
Чаячий	1	Около 20
Береговой	—	1
Ближний	—	1
Большой	20-25	5-7
Горбатый	—	1
Северная группа островов	1-2	5-10

иногда довольно близко от моря. Расстояние между парами нередко достигало 10-15 км. На больших и глубоких, чаще всего проточных, озёрах можно было встретить по 2-4 пары, но и здесь чайки не селились вместе, а устраивали гнёзда отдельно на небольших озерах, окружающих такие озёра. В южной части Терского берега (Малышевский 1962) и в Понойской низменности чайки также не образовывали

колоний и гнездились отдельными парами как на открытых озёрах среди болот в лесотундре, так и на лесных озёрах. Особо следует отметить характер гнездования чаек на островах Верхнего Ондомского озера, где совместно гнездятся два подвида серебристых чаек, причём западносибирский – колониально. Анализируя распределение гнездящихся пар по островам (см. таблицу), можно предположить существование у этих форм предпочтения к гнездованию изолированно друг от друга. Отсутствие тщательных наблюдений не позволяет исключить гибридизацию подвидов в этом районе, хотя полная изоляция их на большей части полуострова не вызывает сомнений.

Гнездиться западносибирские чайки начинают в конце мая – начале июня, и, по-видимому, сроки их гнездования сходны во всех рассмотренных районах. В среднем течении Йоканги в 1980 году первая чайка встречена 24 мая на замёрзшем ещё озере, а 25 мая наблюдали 7 птиц, державшихся среди стада северных оленей. Добытый в этот день самец был хорошо упитан, имел жир под кожей, на брыжейке и кишечнике; длина семенников 19 и 14 мм. В низовьях Поноя в первых числах июня (начало наблюдений) чайки уже держались в местах размножения. Близ посёлка Краснощелье 2-15 июня две пары насиживали. На Верхнем Ондомском озере 29 июня было найдено одно гнездо со слабонасиженными яйцами, три – с сильно насиженными яйцами, два – с проклюнутыми яйцами, три – с птенцами и поймано вне гнёзд около 10 пуховых птенцов. Следовательно, у большинства пар откладка яиц здесь происходила в 20-х числах мая.

Гнездящиеся в тундровых районах чайки у гнёзд и птенцов вели себя очень осторожно и встречали человека – нередко только одна птица – за несколько сотен метров. Их гнёзда, расположенные на травянистых островках и больших валунах среди воды, в период насиживания практически недоступны для четвероногих хищников. На островах Верхнего Ондомского озера чайки устраивали гнёзда среди кочкарника и редких кустов можжевельника или небольших ёлочек. Значительно реже гнёзда находили среди густого берёзового криволесья на береговых валах островов в непосредственной близости от воды. Для постройки гнёзд чайки использовали стебли злаков и осок и веточки кустарников, иногда довольно большое количество лишайников. Гнёзда с хорошо выраженным гнездовым валиком; одно из промеренных здесь гнёзд имело наружный диаметр 40 см, внутренний – 26, высоту валика – 7 и глубину лотка – 6 см.

Птенцов до 2/3 размеров взрослых в тундре по Йоканге и на Верхнем Ондомском озере встречали со второй декады июля. Первых лётных молодых в низовьях Поноя и на Верхнем Ондомском озере наблюдали в 1978-1980 годах 5-9 августа. К середине августа западносибирские чайки перемещались с тундровых озёр на морское побережье, где

концентрировались в устьях рек около рыболовецких тоней и рыборазделочных пунктов в большие стаи вместе с чайками скандинавского подвида, бургомистрами *Larus hyperboreus* и морскими чайками *L. marinus*. В отлив чайки кормились на литорали, а в прилив держались в непосредственной близости от сетей и рыбацких построек, отдыхали или подбирали выбрасываемые после разделки рыбы отходы. Неполовозрелые и неразмножающиеся взрослые западносибирские чайки всё лето держались на морском побережье, часто вблизи рыболовецких бригад, но изредка встречались и в центральных частях полуострова (на Ловозере, в среднем течении Вороньей).

Основу питания *L. a. heuglini* на полуострове, по-видимому, составляет рыба, что можно предположить и для других районов её распространения (Дементьев 1951). Во всяком случае, она преимущественно кормится на водоёмах. В тундровой части полуострова чайки собирают корм в радиусе по меньшей мере до 10 км от гнезда. Птицы, устраивающие гнёзда относительно недалеко от моря или рек, летают кормиться туда. Так, в низовьях Поноя при птенцах была добыта чайка, в зобу которой находился хвостовой плавник горбуши, подобранный ею в 8 км от гнезда. На Верхнем Ондомском озере большинство осмотренных погадок, часть которых принадлежала и западносибирским чайкам, содержало кости рыб; в немногих погадках найдены остатки мышевидных грызунов. У добытого 25 мая в среднем течении Йоканги самца в желудке обнаружены остатки лягушки. Кормовые связи чаек преимущественно с водоёмами, вероятно, определили гнездование чаек в низовьях Поноя с одинаковой плотностью как в год очень высокой численности грызунов (1978), так и в год глубокой депрессии их численности (1979). Богатство водоёмов и доступность корма, по-видимому, определяют характер (колониальное или одиночное) и плотность гнездования чаек на полуострове, поэтому в его тундровых районах с относительно бедными рыбой водоёмами они гнездятся отдельными парами. Лишь на больших, почти всегда проточных, а значит и с более богатой фауной, озёрах может гнездиться несколько пар одновременно.

Иной характер на Кольском полуострове носит распространение *L. a. argentatus*. В настоящее время на Белом море и Мурмане она гнездится повсеместно, но численность её в отдельных районных различна и определяется наличием подходящих для гнездования мест — небольших островов и скал морского побережья (Белопольский 1957; Бианки 1967; Модестов 1967; Коханов 1981; и др.). В обследованных нами районах вне побережий скандинавская серебристая чайка найдена только на Верхнем Ондомском озере, расположенном относительно недалеко от побережья южной части Терского берега. Не исключено, что возможность гнездования её здесь определили близость морского по-

бережья, куда чайки могут летать кормиться, и промысел на озере рыбы. В северных и центральных районах полуострова ни гнёзд, ни выводков скандинавской чайки не находили. По наблюдениям С.А.Ганусевича, в 1977-1985 годах изучавшего птиц в Понойской низменности от посёлка Краснощелье до деревни Каневка, весной взрослые и неполовозрелые чайки небольшими группами вместе с западносибирскими чайками держатся у полыней и боен, а летом – у рыболовецких бригад. В летние месяцы все встречи почти всегда одиночных чаек связаны с долиной Поноя; на притоках Поноя и болотах их не отмечали. В тундровых районах полуострова скандинавских чаек наблюдали лишь изредка. Например, в низовьях Поноя, где проведены наиболее тщательные наблюдения, в 1977 году в летние месяцы чаек несколько раз наблюдали на озёрах и 13 августа встретили выводок из двух лётных молодых птиц в междуречье Качковки и Орловки близ г. Косматские Сопки. В 1978 году Только три раза отмечали летящих чаек в удалённых от моря участках, а в 1979 году все их встречи были связаны с морским побережьем. Как уже отмечалось, напобережье севернее устья Поноя чайки этого подвида иногда гнездятся в совместных колониях с бургомистрами (Коханов 1981; Михайлов, Фильчагов 1984). Такая колония из 15 пар серебристых чаек и 10 пар бургомистров была обнаружена нами на островке-скале в устье ручья Острый (южнее р. Качковки). На морских побережьях численность скандинавских чаек растёт. Так, Р.И.Малышевский (1962) за 3 года наблюдений у посёлка Пялицы встретил их лишь один раз, а в 1980 году в этом же районе (Тетрино) они были обычны, хотя по численности вдвое уступали западносибирским чайкам.

Таким образом, в настоящее время на Кольском полуострове встречаются два подвида серебристой чайки. Скандинавские чайки заселяют всё морское побережье и освоенную человеком западную часть полуострова, лишь в небольшом числе встречаясь в его центральных и южных районах. Западносибирские чайки гнездятся исключительно на внутренних водоёмах большей части полуострова восточнее линии река Воронья – Ловозеро – река Умба – Порья Губа. На море они держатся только после подъёма молодых на крыло, а неполовозрелые и холостые птицы в небольшом количестве и в гнездовой период. Совместное гнездование скандинавской и западносибирской форм отмечено только в южной части полуострова на Верхнем Ондомском озере. На большей же части полуострова гнездится лишь западносибирская чайка. Отсутствие в литературе достоверных сведений о гибридах между этими формами позволяет предполагать их репродуктивную изоляцию на всём ареале совместного распространения. Для детального изучения взаимоотношений скандинавской и западносибирской серебристых чаек в районе Белого моря необходимы дальнейшие тщательные

полевые исследования прежде всего в местах их совместного гнездования — в южной части Терского берега, в Двинском и Мезенском заливах и на восточном побережье полуострова Канин.

Литература

- Белопольский Л.О. 1957. *Экология морских колониальных птиц Баренцева моря*. М.; Л.: 1-460.
- Бианки В.В. 1967. Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива // *Тр. Кандалакшского заповедника* **6**: 1-364.
- Бутурлин С.А. 1934. *Полный определитель птиц СССР: Кулики, чайки, чистики, рябки и голуби*. М.; Л.: 1-255.
- Владимирская М.И. 1948. Птицы Лапландского заповедника // *Тр. Лапландского заповедника* **3**: 171-245.
- Дементьев Г.П. 1951. Отряд чайки *Lari*, или *Lariformes* // *Птицы Советского Союза*. М., **3**: 372-603.
- Зубцовский Н.Е., Рябицев В.К. 1976. Новые данные о птицах полуострова Канин // *Орнитология* **12**: 228-231.
- Коханов В.Д. 1981. Современные ареалы чаек на Белом море и Мурмане // *Научные основы обследования колониальных гнездовых околородных птиц*. М.: 63-64.
- Малышевский Р.И. 1962. Летние наблюдения над птицами Терского берега Белого моря // *Орнитология* **5**: 13-27.
- Михайлов К.Е., Фильчагов А.В. 1984. Особенности распространения и расселения некоторых видов птиц в тундре Кольского полуострова // *Орнитология* **19**: 22-29.
- Модестов В.М. 1967. Экология колониально-гнездящихся птиц (по наблюдениям на Восточном Мурмане и в дельте Волги) // *Тр. Кандалакшского заповедника* **5**: 49-154.
- Спангенберг Е.П., Леонович В.В. 1960. Птицы северо-восточного побережья Белого моря // *Тр. Кандалакшского заповедника* **2**: 213-336.
- Степанян Л.С. 1975. *Состав и распределение птиц фауны СССР: Неворобьиные Non-Passeriformes*. М.: 1-370.
- Степанян Л.С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР*. М.: 1-294.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Штреземан Е. 1959. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая-хохотунья-клуша // *Тр. Урал. отд. МОИП* **2**: 99-115.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (Eds.) 1983. *The Birds of the Western Palearctic*. Oxford, **3**.
- Stegmann B.K. 1934. Ueber die Formen der grossen Möwen «subgenus *Larus*» und ihre gegenseitigen Beziehungen // *J. Ornithol.* **72**, **3**: 340-380.

