

ISSN 0869-4362

**Русский  
орнитологический  
журнал**

**2009  
XVIII**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
535  
EXPRESS-ISSUE**

Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2009 № 535

## СОДЕРЖАНИЕ

---

- 2247-2263 Филогенетический перенос функций.  
Н. В. КОКШАЙСКИЙ
- 2263-2264 Залёт авдотки *Burhinus oedicnemus*  
в Тамбовскую область. А. Г. СКОПЦОВ
- 2264-2267 Наблюдения за кормовым поведением  
малого пегого зимородка  
*Ceryle rudis* в Египте.  
А. Г. РЕЗАНОВ, А. А. РЕЗАНОВ
- 2267 Залёт стрепета *Tetrax tetrax* в Молдавию.  
Ю. В. АВЕРИН, А. А. КУНИЧЕНКО
- 

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

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

Volume XVIII

Express-issue

2009 № 535

CONTENTS

---

- 2247-2263 Phylogenetic transfer of functions.  
N. V. KOKSHAYSKY
- 2263-2264 Sightings of the stone-curlew *Burhinus*  
*oediconemus* in the Tambov Oblast.  
A. G. SKOPTZOV
- 2264-2267 Notes on feeding behaviour  
of the pied kingfisher *Ceryle rudis* in Egypt.  
A. G. REZANOV, A. A. REZANOV
- 2267 A vagrant little bustard  
*Tetrax tetrax* in Moldova.  
Yu. V. AVERIN, A. A. KUNICHENKO
- 

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

## Филогенетический перенос функций

Н.В. Кокшайский

*Третье издание. Первая публикация в 1997\**

### Уровни биологической организации и концепция филогенетического преобразования функций

Окружающий нас мир иерархичен. Важнейшим отражением иерархического принципа в наших представлениях о живой природе является, в частности, концепция структурных уровней биологической организации. Можно говорить об уровнях молекулярном, клеточном, тканевом, организменном, популяционном, экосистемном; при необходимости могут быть введены различные промежуточные уровни – генный, органнй и т.д. При этом каждый достаточно обоснованно выделенный уровень чётко характеризуется своим набором особенностей – как биологических (Гиляров 1977; Винберг 1981), так и более специальных, выводимых из теории систем (Рапопорт 1969; Геодакян 1970). Иногда концепцию уровней трактуют более расширительно и говорят, например, об уровнях организации и познания (или изучения) биологических структур. Автор данного сообщения должен признаться, что к такой дополнительно расширенной формулировке концепции уровней всегда относился с полным безразличием. До тех пор, пока при разных межуровневых сопоставлениях не столкнулся с фактором историзма, отражающим специфику изучения и изученности существ, принадлежащих к конкретным уровням биологической организации.

Дело в том, что вследствие естественных законов развития науки и её исследовательского арсенала характер познания объектов живой природы существенно изменяется во времени, причём таким образом, что в каждую историческую эпоху преимущество получает изучение структур и явлений, принадлежащих к какому-то одному уровню биологической организации. Так, с органным уровнем связаны давние и бесспорные успехи морфологии, однако на следующем – организменном – уровне решающая роль принадлежит уже физиологии, в центре внимания которой находится не только целостный, но, главное, живой организм. При этом важнейшие достижения физиологии заметно приближены к нашему времени. Далее, замечательные экспедиции прошлого века в разные уголки земного шара лишь отчасти позволили

---

\* Кокшайский Н.В. 1997. Филогенетический перенос функций // *Зоол. журн.* **76**, 8: 883-892.

получить информацию, относящуюся к более высоким – межорганизменным – уровням. Выяснялось преимущественно географическое распространение видов, иногда их биотопическое распределение, фенология, некоторые повадки. Основной же массив сведений, добываемых на популяционном и экосистемном уровнях, получен уже в наши дни.

Вследствие этой исторически обусловленной неравномерности в разработке направлений, концентрирующихся на изучении объектов, принадлежащих к разным уровням биологической организации, Итоговая картина получается весьма пёстрой. В одном случае едва удаётся справиться с осмыслением непрерывного потока новых и новых фактов, в другом имеется достаточно возможностей для формирования значительного теоретического задела; с одной стороны – новизна и свежесть взглядов, с другой – основательность фундаментальных концепций. В такой ситуации плодотворным или по меньшей мере небезынтересным может оказаться своего рода взаимообмен теоретическими наработками, накопленными для разных уровней биологической организации и полученными в разное время и на основе разных методических подходов. В качестве заслуживающего внимания примера стоит упомянуть, скажем, попытку, возможно, не бесспорную, приложить представления о единице отбора, связываемой в классическом варианте с организмом, к другим уровням организации, лежащим как ниже, так в особенности и выше организменного уровня (например, Gould 1982).

Задача предлагаемого сообщения менее претенциозна и связана в сущности с восполнением отчасти даже курьёзного исторического упущения. Её смысл сводится к распространению концепции филогенетического преобразования функций на более высокие уровни, чем уровень органов и систем органов, с тем, чтобы попытаться вписать некоторые конкретные проявления эволюции функций на этих уровнях в логическую структуру указанной концепции. Разумеется, большинство относящихся сюда фактов давно описаны и хорошо изучены на «своих» уровнях биологической организации. Поэтому в данном случае я готов принять на свой счёт известное и достаточно жёлчное высказывание: «главная заслуга принадлежит исследователю, установившему и объяснившему ту или иную закономерность, а не автору, который впоследствии приклеил к этой последней аккуратный ярлычок» (Давиташвили 1940, с. 229). Оправданием тут может служить, во-первых, то, что «приклеивание ярлычков» – это как-никак существенный элемент классификации. Во-вторых, сарказм высказывания был направлен как раз против того «автора», который придал концепции филогенетического преобразования функций её окончательную форму, обеспечившую ей вполне прочное положение в теории органической

эволюции. Я же готов удовлетвориться здесь и тем, что приклеиваемые мною «ярлычки» окажутся достаточно «аккуратными».

Восходящая ещё к Ч.Дарвину, разработанная крупными зоологами конца прошлого – начала нынешнего веков, значительно расширенная и систематизированная А.Н.Северцовым концепция филогенетического преобразования функций – это яркий и весьма характерный результат усилий и успехов классической сравнительной морфологии. Совершенно естественно, что разрабатывалась эта концепция почти исключительно на материале, относящемся к уровню органов и их систем, лишь иногда спускаясь ниже – например, на тканевой. И хотя сам А.Н.Северцов отнюдь не исключал возможности увеличения числа отдельных «принципов», слагающих концепцию (Северцов 1939, с. 415), она настолько детально разработана для органного уровня, что появление тут каких-либо существенных дополнений не кажется особенно вероятным. Действительно, предложенные позднее новые принципы базируются на материале, выходящем за пределы канонических рамок чисто органного уровня. Принцип компенсации функций (Воронцов 1961, 1967) сформулирован для биологически координированных органов, принадлежащих к одной системе и составляющих как бы некоторую функциональную последовательность. Принцип эволюционной стабилизации функций (Кокшайский 1988а,б) описывает своеобразные функциональные отношения, возникающие внутри комплексных структур, связанных «горизонтальной иерархией», причём эти отношения реализуются иногда благодаря привлечению поведенческих актов. Важно отметить, что оба названных принципа приложимы лишь к крупномасштабным функциям «организменного» значения.

Таким образом, концепция филогенетического преобразования функций в своем классическом варианте – это теория эволюционного органогенеза. Тот факт, что именно функция выступает здесь (включая даже названия большинства принципов) в качестве центрального понятия, есть лишь отражение её ведущей роли в эволюционных изменениях органов. Фигурально выражаясь, для механизмов отбора важны ведь не сами по себе структуры, но именно их функциональные «достоинства» или, наоборот, «недостатки». Тем не менее, в пределах традиционной области применения концепции филогенетического преобразования функций конкретный объект исследований – это всегда комплекс форма–функция.

Как же обстоит дело при переходе к организменному, популяционному, экосистемному уровням? Если со структурным компонентом комплекса форма–функция принципиальных затруднений не возникает, то вопрос о функции, даже если ограничиться для простоты лишь так называемыми активными функциями, далеко не ясен. Действительно, уместно ли применение понятия «функция» к организмам или

к экосистемам? В таком словоупотреблении просматривается некий метафизический оттенок. Между тем, эти затруднения имеют чисто терминологическую природу и легко разрешимы (Кокшайский 1985).

Во-первых, весьма полезно понимать функции как целесообразные реакции, присущие объектам любого уровня и образующие соответствующую этим уровням иерархию. Во-вторых, на разных структурных уровнях биологические объекты бывают представлены системами двух принципиально различных типов: либо организменного с явным преобладанием внутренних взаимодействий, либо популяционного – с преобладанием внешних. В соответствии с глубоко укоренившейся традицией термином «функция» обозначаются реакции элементов систем организменного типа – клеток, тканей, органов, консументов в экосистемах. Для реакций организмов и экосистем уместно использовать такие термины, как «стратегия», «роль», также имеющие «функциональную окраску».

Из сказанного следует, что концепция филогенетического преобразования функций может быть применена и к уровням биологической организации, лежащим выше уровня органов и их систем. Каковы же особенности эволюции функций на этих уровнях?

### Парадоксы *Mixotricha paradoxa*

В начале 1930-х годов нашего века в печати проявилась не привлёкшая к себе особенного внимания работа, выполненная сотрудницей Мельбурнского университета и посвящённая обзору «паразитических простейших» (жгутиконосцев) из пищеварительного тракта термитов Австралии (Southerland 1933). В частности, у примитивного и до сих пор еще плохо изученного *Mastotermes darwiniensis*, потребляющего довольно разнообразный ассортимент древесины, включая стебли сахарного тростника, и наносящего местами весьма ощутимый вред, автором указанного обзора были обнаружены и описаны два новых вида (и рода) жгутиконосцев. Несмотря на несколько провинциальный характер работы, в ней достаточно пронизательно были отмечены странные особенности одного из новоописанных «паразитов» термита, не без значения названного *Mixotricha paradoxa*. Мало того, что внутри тела жгутиконосца было обнаружено заметное количество частичек древесины, но ещё удивительнее – этот организм обладал сразу двумя локомоторными системами. Наряду с тремя обычными длинными жгутиками (позднее выяснилось, что в действительности их четыре) почти вся поверхность тела *M. paradoxa* оказалась покрытой множеством активно работающих ресничек. Если наличие нагрызенных термитом кусочков древесины в теле «паразита» со временем легко можно было интерпретировать как вполне закономерный факт, связанный с проблемой симбионтного пищеварения, то присутствие у

*M. paradoxa* сразу и хорошо развитых жгутиков и обладающих совершенным метахронизмом ресничек, как ни странно, долго ускользало от детального изучения. И только через три десятилетия после описания появилось исследование (Cleveland, Grimstone 1964), разъяснившее загадки механизма локомоции у этого жгутиконосца.

Благодаря применению совершенной микроскопической техники, обеспечившей возможность наблюдения за живыми жгутиконосцами, включая киносъёмку их движения, авторам названной работы удалось дать детальное описание многих замечательных особенностей *M. paradoxa*. Прежде всего выяснилось, что для этого организма характерно быстрое и довольно прямолинейное движение без частых поворотов, изменений скорости и остановок, свойственных другим жгутиконосцам, обитающим в кишечнике термитов.

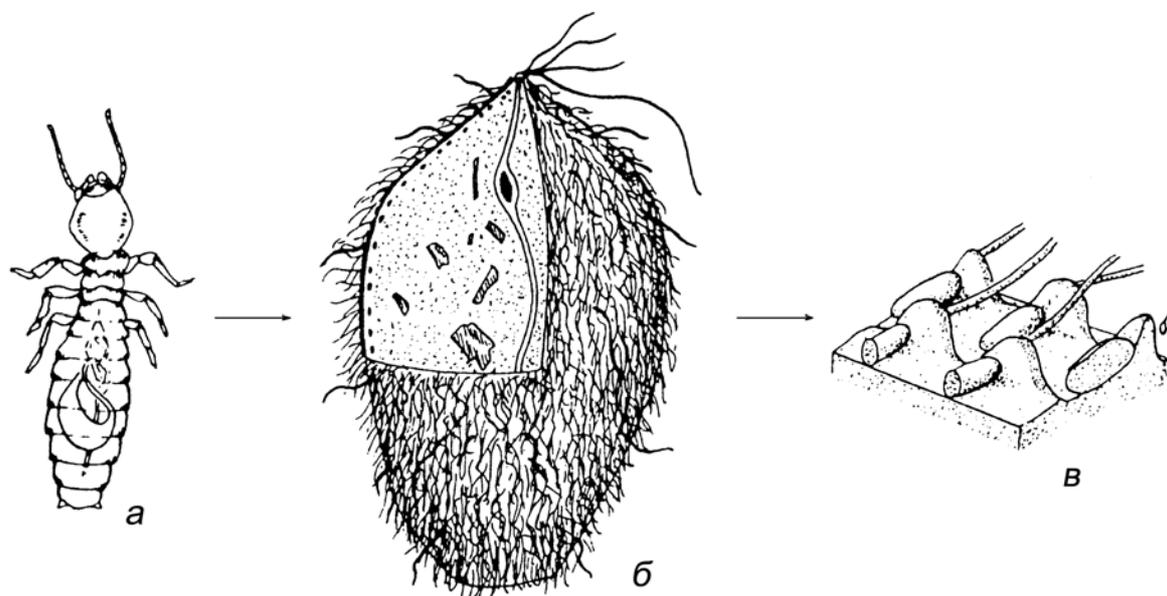


Рис. 1. Обитающий в кишечнике одного из австралийских видов термитов жгутиконосец *Mixotricha paradoxa*: а – термит (схематизировано); б – общий вид *M. paradoxa* – снаружи и частично в оптическом сечении, жгутики показаны в несколько укороченном виде; в – сильно увеличенный участок поверхности тела жгутиконосца с выступами, к вершинам которых прикрепляются спирохеты, а в основаниях располагаются экстрацеллюлярные бактерии; б и в по: Cleveland, Grimstone 1964.

Было установлено далее, что жгутики *M. paradoxa* служат исключительно для изменения направления движения и не участвуют в его поддержании (они непропорционально малы для относительно солидных размеров всего организма – примерно  $500 \times 250$  мкм, иногда и больше); при этом наиболее длинный жгутик обычно располагается почти вдоль поверхности тела (рис. 1). Таким образом, поступательное перемещение полностью определяется у *M. paradoxa* деятельностью «ресничного аппарата». Однако режим работы «ресничек», составляющих в совокупности этот аппарат, был, как выяснилось, совершенно

необычным: вместо чередования эффективного и возвратного ударов, свойственного нормальным ресничкам, они производили здесь чётко выраженные волнообразные ундуляции. Это несоответствие разрешилось весьма неожиданным образом: тысячи «ресничек», правильными рядами покрывающих почти всю поверхность тела жгутиконосца, оказались самостоятельными организмами – спирохетами.

Вообще присутствие микроорганизмов (бактерий и спирохет) на поверхности тела симбиотических жгутиконосцев – факт, достаточно хорошо известный. Однако в данном случае речь идёт о качественно ином явлении: у *M. paradoxa* размещение микроорганизмов не только имеет массовый характер, но оно ещё и строго упорядочено на основе специальной организации поверхности тела жгутиконосца. Действительно, внешняя поверхность клеточной мембраны *M. paradoxa* очерчена ровными рядами небольших выступов, играющих роль кронштейнов или консолей, к специальным углублениям на вершинах которых и прикрепляются обычно по одной, иногда по две или даже четыре спирохеты, а к основаниям с противоположной стороны – по одной экстрацеллюлярной бактерии (см. рис. 1). Огромное большинство спирохет имело одинаковые размеры: примерно  $10 \times 0.15$  мкм, в гораздо меньшем числе встречались более крупные (до  $25 \times 0.5$  мкм). Чётко упорядоченное размещение спирохет на поверхности тела жгутиконосца создавало предпосылку для согласованности их ундуляции, значительно усиливаемой метакрональными эффектами, что и позволяло этому своеобразному «ресничному аппарату» выступать в роли весьма совершенного движителя жгутиконосца. Ничего подобного в других случаях контакта спирохет и жгутиконосцев не наблюдалось.

В свое время феномен приводился автором в качестве аргумента в пользу гидродинамической (против невроидной) гипотезы реализации метакронизма в работе ресничных полей. Одновременно этот феномен был использован и как важнейшая иллюстрация проблемы, составляющей основной предмет данного сообщения, но тогда лишь бегло сформулированной – явления переноса функций (Кокшайский 1974, с. 120). Смысл этого явления настолько очевиден из рассмотренного примера, что дополнительных пояснений не требует. Отдельные функции, присущие изначально одним организмам (в нашем случае локомоторная функция жгутиконосца), в ходе эволюции как бы перекладываются – переносятся на какие-то другие организмы (в нашем случае на спирохеты), которые эти функции в дальнейшем и осуществляют.

Реализация переноса функций может сопровождаться соответствующими структурными перестройками, весьма чётко выраженными (по крайней мере в рассмотренном примере) в филогенезе именно тех организмов, которые «переносят» выполнение одной из своих функций на другие организмы, выступая, таким образом, как бы в качестве

«заинтересованной стороны». Возникающий в этой связи вопрос о точной мере выигрышей и потерь «сторон» – вероятно, один из сложнейших в синэкологии, и ответы на него если и даются, то обычно лишь в качественной, а чаще даже в предположительной форме. Сказанное вполне справедливо и для разобранный примера. Выигрыш, получаемый жгутиконосцем в результате «перепоручения» спирохетам своей локомоторной функции (исключая лишь управление направлением движения), представляется вполне очевидным. Со спирохетами и экстрацеллюлярными бактериями дело обстоит гораздо сложнее, и чтобы внести хотя бы подобие ясности в этот вопрос, следует обратиться к другим ярким проявлениям переноса функций, наглядно иллюстрируемым все тем же феноменом *M. paradoxa*.

Как и большинство животных (членистоногие, позвоночные), питающихся древесиной или во всяком случае кормами, содержащими большое количество клетчатки, термиты лишены эндогенной целюлазы – фермента, расщепляющего основной компонент клетчатки – водонерастворимый и весьма устойчивый к гидролизу полисахарид целлюлозу. Так же как, скажем, у хорошо изученных жвачных млекопитающих или у многих групп грызунов (Наумова 1981), расщепление клетчатки у термитов, перевод её в легко усвояемые соединения «поручается» эндосимбионтам. *M. paradoxa* принадлежит к их числу, о чём недвусмысленно свидетельствует поглощение ею содержащихся в кишечнике термита древесных частиц. Но способен ли этот жгутиконосец самостоятельно расщеплять целлюлозу древесины, обладает ли он необходимой для этого эндогенной целюлазой? Хотя в литературе ответ на этот вопрос в отношении симбиотических жгутиконосцев обычно склонны давать положительный, следует всё же учитывать недостаточность экспериментальной проработки проблемы. Более того, имеются данные, вполне убедительно доказывающие, что у некоторых симбиотических инфузорий источником целюлазы служат захватываемые вместе с пищей бактерии. В теле *M. paradoxa* в значительном количестве также были обнаружены интрацеллюлярные бактерии, причём во вполне благополучном состоянии – некоторые, например, в стадии деления (Cleveland, Grimstone 1964).

Сказанное заставляет думать, что в разбираемом примере симбионтное пищеварение сопровождается двойным или, точнее, двухступенчатым переносом функций: от термита к жгутиконосцам, а от них – к бактериям. Продукты бактериального расщепления целюлазы – главным образом растворимые моносахариды и летучие жирные кислоты – утилизируются всеми членами этого своеобразного сообщества. Роль же жгутиконосца по отношению к бактериям (возможно, и не единственная) заключается в обеспечении условий для их деятельности: предоставление пищевого субстрата в виде поглощённых

частиц древесины и противодействие вымыванию из кишечника термита.

Последнее обстоятельство важно в равной мере для всех участников процесса симбионтного пищеварения. Чтобы противостоять вымыванию, у самых разных групп обитающих в пищеварительном тракте организмов, как симбионтов, так и паразитов, вырабатываются разнообразные, подчас достаточно сложные приспособления. У большинства симбионтов они сводятся прежде всего к различным формам закрепления на поверхности пищеварительной трубки, вплоть до формирования столь своеобразных структур, как «симбиоворсинки», обнаруженные у некоторых грызунов и представляющие тесное объединение симбионтов с клетками эпителия преджелудка хозяина (Наумова 1981, с. 116). В случае же *M. paradoxa* закрепление симбиотических микроорганизмов происходит на «субстрате» (или внутри него), способном благодаря своей подвижности, обеспеченной работой использующих этот же «субстрат» спирохет, активно противодействовать вымыванию. В этом – безусловный выигрыш и для самих спирохет, и для бактерий, как находящихся внутри тела жгутиконосца, так и располагающихся на его поверхности. Правда, чем «оплачивают» экстрацеллюлярные бактерии своё размещение на поверхности тела жгутиконосца, остаётся пока не ясным.

### Объекты переноса функций

Если с субъектами переноса функций дело обстоит достаточно ясно, то с объектами этого явления такой ясности нет. Действительно, осуществлять в ходе эволюции перенос каких-либо функций можно лишь при условии обладания таковыми, а этому условию удовлетворяют лишь живые организмы. В отношении же объектов переноса функций аналогичное ограничивающее условие строго сформулировано быть не может. Тем не менее, кажущееся подавляющим большинство случаев филогенетического переноса функций относится к ситуациям, где в качестве объекта переноса также фигурируют организмы. При этом как сами переносимые функции, так и уровни биологической организации, к которым принадлежат эти функции, оказываются чрезвычайно разнообразными.

Так, в рассмотренном выше примере на обитающих в кишечнике термита симбионтов переносятся некоторые из пищеварительных функций хозяина. Однако в бесчисленных случаях эндопаразитизма уже на хозяина переносится осуществление трофических функций обитающих в его теле паразитов. И дело при паразитизме, вообще говоря, отнюдь не ограничивается лишь проблемами питания и пищеварения, а может касаться многих других функций, в том числе и относящихся к более высоким уровням биоорганизации и связанных со-

ответственно с поведенческими актами различной сложности – достаточно вспомнить, например, о гнездовом паразитизме у птиц.

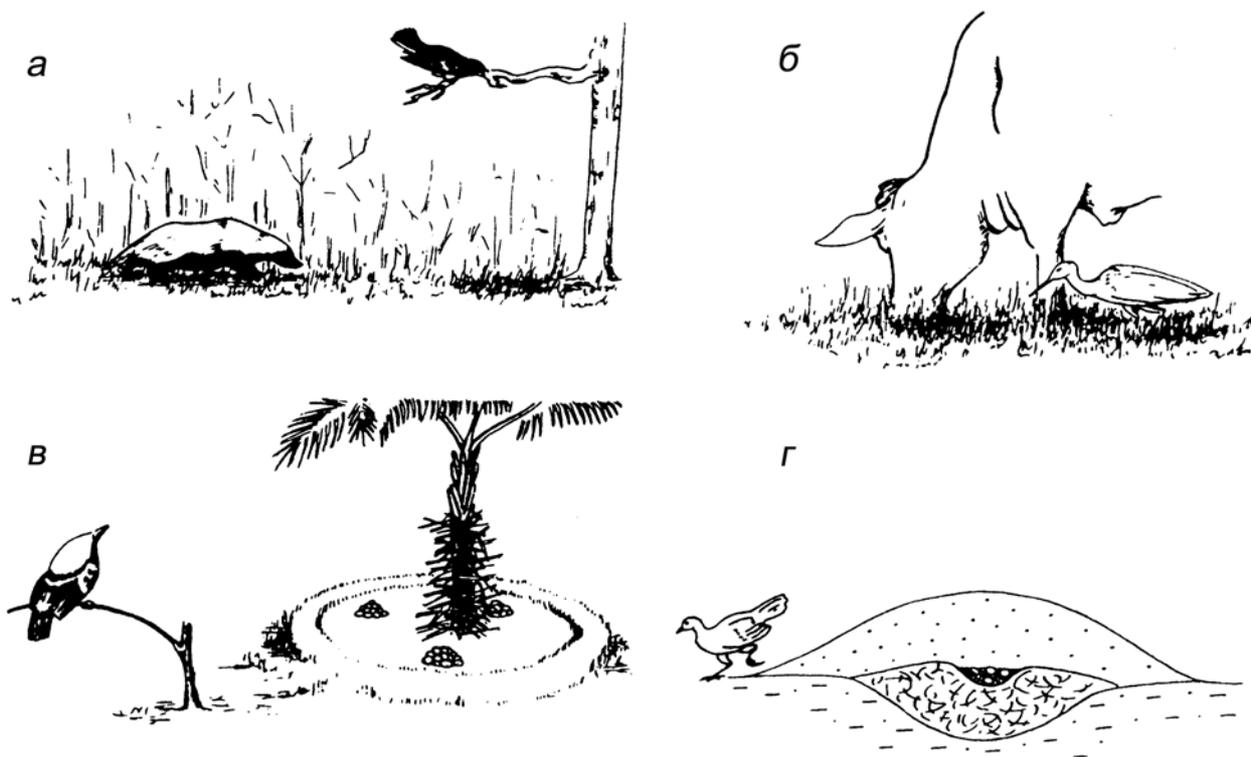


Рис. 2. Различные случаи функции переноса функций у птиц: а – мутуалистическая пара – большой медоуказчик *Indicator indicator* и медоед *Mellivora capensis*; б – использование египетской цаплей *Bubulcus ibis* домашнего скота для визуализации добычи; в – беседковая птица желтолобый садовник *Amblyornis flavifrons*, самец и его брачное сооружение в форме «майского дерева» (по: Diamond 1982); г – схема гнезда-инкубатора сорной курицы. Подробности в тексте

Точно так же при решающем участии поведения реализуется перенос функций и в самых разнообразных проявлениях симбиотических (в узком смысле) отношений между организмами, например, в классическом случае мутуализма большого медоуказчика *Indicator indicator* – представителя одного из семейств дятлообразных птиц и ряда африканских популяций медоеда *Mellivora capensis* из куньих (рис. 2а). Как хорошо известно, в этой мутуалистической паре имеет место перераспределение (иначе говоря, взаимный перенос) функций отыскывания добычи (пчелиных гнёзд) и приведения ее в доступное для использования состояние. При этом для медоуказчика характерны здесь ещё два крупномасштабных проявления переноса функций. Оказалось, что основное «вознаграждение» птицы при успехе осуществленного ею наведения на добычу составляет вовсе не остаток мёда и личинок, пожираемых медоедом, а воск пчелиных сотов, утилизируемый с помощью специфических эндосимбионтов – бактерий *Micrococcus cereolyticus*, обитающих в пищеварительном тракте медоуказчика (Mauersberger 1969). Повадка наведения на обнаруженные пчелиные гнёзда

у медоуказчика, безусловно, врождённая: он гнездовой паразит (опять перенос функции!) и, следовательно, потомки лишены возможности контакта с родителями и соответствующего обучения; тем не менее, функцию «обработки» добычи, сводящуюся к экспонированию воска, медоуказчик способен переносить и на другие объекты, в частности, на человека. Это очень сходно с тем, что известно, например, для египетской цапли *Bubulcus ibis*: функцию визуализации добычи, главным образом разных скрывающихся в траве прямокрылых насекомых, она перенесла в историческое время с диких млекопитающих на домашний скот (рис. 2б).

Нет никакой необходимости ещё более увеличивать число примеров такого типа переноса функций, при котором его объектами становятся другие организмы. Из всего сказанного ясно, что именно этот тип переноса теснейшим образом связан с возникновением таких форм сосуществования разных организмов, как мутуализм, комменсализм и паразитизм, потому что именно путём переноса функций и претворяется в жизнь фигурирующее в определении симбиоза в широком смысле «возложение одной из сосуществующих сторон на другую (или обеими сторонами друг на друга) задач регуляции своих отношений с внешней средой». Поскольку симбиотические отношения разного толка являются результатом процесса коэволюции, то можно констатировать, что филогенетический перенос функций как раз и составляет морфо-функциональное содержание этого процесса.

Однако объекты переноса могут быть и такими, что оснований говорить о коэволюции уже не возникает и остается довольствоваться лишь, так сказать, просто эволюцией. Здесь имеются в виду те ситуации, при которых перенос функций, полный или частичный, осуществляется, например, между полами одного и того же вида или между его разными возрастными группами. Скажем, широко известная для птиц пестрота в распределении между полами степени и форм их участия в разных фазах репродуктивного процесса есть не что иное, как результат многочисленных актов филогенетического переноса соответствующих функций в ходе эволюции различных ветвей класса птиц. Или: сравнивая выводковых и птенцовых птиц, легко видеть, что у последних сложная (точнее составная) функция добывания пищи в течение значительного отрезка постэмбрионального развития полностью переносится с птенцов на родителей (у которых распределение этой функции между полами опять-таки сильно варьирует в разных систематических группах). Еще более общая функция питания со всем букетом обслуживающих её частных функций перенесена у некоторых бабочек с имагинальной на личиночную стадию. Межвозрастными переносами могут быть затронуты функции и более высокого порядка, связанные с уровнями не ниже популяционного. Так, функция рассе-

ления (а это не одно и то же, что локомоция) у очень многих водных беспозвоночных, в частности морских, приходится на ранние или во всяком случае предимагинальные стадии, тогда как у большого числа видов бабочек из разных систематических групп эта функция полностью перенесена на взрослые формы.

И совсем уж уводят прочь от идеи коэволюции случаи филогенетического переноса функций на предметы неживой природы. Здесь прежде всего приходит на ум использование животными различных предметов в качестве орудий, на которые в определенной степени и переносятся функции соответствующих эктосоматических органов пользователя. Случаи орудийной деятельности животных неоднократно и подробно описывались, поэтому здесь достаточно ограничиться лишь одним наиболее свежим примером. Для некрупной вороны *Corvus moneduloides* с острова Новая Каледония уже давно было отмечено использование орудий в виде тонких палочек (Orenstein 1972), применяемых как будто бы по той же схеме, что и у знаменитых дятловых вьюрков Галапагосских островов. Это значит, что зондирование мест возможных скоплений добычи существенно улучшалось вследствие переноса некоторых пищедобывательных функций на используемое орудие. Проведённое же недавно более подробное исследование образа жизни новокаледонской вороны показало, что эти птицы не только регулярно применяют, но и самостоятельно изготавливают орудия двух типов: отламывают куски тонких веточек с крючкообразной развилкой на конце и отщепляют пластинки от жёстких, с колючками по краям, листьев одного вида панданусов (Hunt 1996).

Если феномен новокаледонской вороны вызвал в некотором роде фурор (Boesch 1996) именно по причине изготовления ею орудий (что всегда считалось исключительной привилегией человека), то устройство птицами разнообразных и подчас весьма сложных сооружений настолько привычно, что воспринимается как обыденность. Между тем, с точки зрения проблемы переноса функций роль этих объектов столь же поучительна, как и изготовление новокаледонской вороной орудий. Так, у беседковых птиц, или шалашников, их постройки – то в виде неоднократно описанных «беседок», то в менее широко известной форме «майского дерева» (рис. 2в), – декорируемые яркими цветами, плодами, камешками, как теперь хорошо выяснено (например, Gilliard 1963), выполняют значительную часть функций, реализуемых обычно посредством брачных демонстраций и красочных орнаментальных деталей самцового наряда.

Точно так же на разнообразные логовища, норы и гнёзда в разной мере переносится участие в осуществлении терморегуляторных функций. Птичьи гнёзда, например, сберегая часть продуцируемого наседкой тепла, могут в зависимости от своих термоизоляционных свойств

играть ту или иную роль в стратегии инкубации, вплоть даже до полного переноса функции насиживания на специфические гнездовые сооружения – по существу, регулируемые птицей инкубаторы – у сорных кур *Megapodidae* (рис. 2з).

И наконец, в качестве объектов филогенетического переноса функций могут выступать природные явления. Например, на разные формы движений воды и воздуха переносятся как элементы локомоторной функции, так и условия реализации функции расселения у огромного количества разнообразнейших организмов.

Так, использование разного рода восходящих течений – основа в значительной степени пассивного полёта сухопутных птиц-парителей, за экономичность которого они вынуждены расплачиваться как соответствующими изменениями своей морфологии, так и появлением ряда экологических ограничений, начиная от характерного ритма суточной активности и кончая, в случаях более полной специализации, резким сужением доступной трофической ниши – только некрофагия. Однако многие животные способны использовать ситуации, связанные с благоприятными перемещениями воздушной или водной среды, и факультативно, при отсутствии специальных адаптации, а просто осуществляя, так сказать, временный перенос локомоторной функции. В этой связи можно упомянуть, например, пассивное передвижение дельфинов с ветровыми волнами – так называемое осёдлывание волны. Перенесение дельфинами указанной повадки на корабельные волны немало способствовало в свое время возникновению бума вокруг гидродинамики плавания этих животных.

Использование водных и воздушных течений играет колоссальную роль в расселении малоподвижных или сидячих организмов – от растений до многих беспозвоночных. Перенос функций в этом случае осуществляется, как известно, благодаря наличию специальных стадий развития, приспособленных к перемещениям, реализуемым полностью или почти исключительно за счёт движений внешней среды. Так явление огромного общебиологического значения оказывается напрямую связанным с переносом функций.

Естественно, возникает вопрос: где проходит во всех подобных случаях граница между явлением филогенетического переноса функций и простой адаптацией к абиотическим условиям среды? Для необходимой конкретизации рассматриваемого явления и предотвращения его излишне широкой трактовки полезным может оказаться применение следующего критерия. О филогенетическом переносе функций есть основание говорить лишь в тех ситуациях, когда предковыми для данного таксона формами некоторая функция изначально осуществлялась самостоятельно и только в ходе последующих эволюционных преобразований для реализации этой функции в той или иной степени

началось привлечение соответствующих явлений неживой природы, т.е. действительно произошел перенос функции.

### Филогенетический перенос как способ эволюции функций

Быть может, первое, что бросается в глаза при анализе разнообразнейших примеров филогенетического переноса функций – это большая пестрота в степени полноты переноса. Наряду со случаями абсолютно полного переноса вроде эндосимбионтного расщепления целлюлозы у термитов и огромного числа других организмов, легко обнаружить и множество таких, где какая-либо функция переносится на внешний объект явно не полностью, и способность к осуществлению данной функции вместе с её структурной основой не вполне утрачивается субъектом переноса. Так, у птиц-парителей наряду с широким переключением повседневного полёта на использование внешних источников энергии сохраняется, пусть и довольно ограниченная, способность к активному полёту. Это своего рода «аварийный резерв», мобилизуемый в критических ситуациях, например, при необходимости спешного бегства в отсутствие соответствующих атмосферных условий или даже при взлёте с ровной поверхности. Адаптивный смысл такого «резервирования функций» как в этом, так и во многих аналогичных случаях вполне ясен.

Гораздо более поучительны примеры, когда в ряду родственных форм удается проследить как бы последовательные стадии всё более полного переноса той или иной функции. Прекрасной иллюстрацией этому могут служить некоторые беседковые птицы (в частности, принадлежащие к роду *Amblyornis*), строящие свои брачные сооружения в форме «майского дерева» (или «майского шеста» – *maurole*). Это складываемые из веточек вокруг какого-либо побега или деревца своеобразные башни, различающиеся у разных видов размерами, формой, богатством декора и соответственно ролью в брачных ритуалах. Здесь удалось выявить (Gilliard 1963; Diamond 1982) замечательно чёткую обратную зависимость. Те виды, самцы которых обладают хорошо развитыми яркими хохлами (например, *A. macgregoriae*), строят наименее сложные по конструкции и весьма скромно декорированные башни. Промежуточное положение занимает, наряду с некоторыми другими, и упоминавшаяся раньше *A. flavifrons* (ср. рис. 2в). Самые же сложные сооружения с навесом и богато разукрашенным «двориком» устраивает *A. inornatus*, у которой самцы внешне практически неотличимы от покровительственно окрашенных самок! Соответственно и функции, которые должны были бы выполняться при демонстрации ярких участков оперения самца, тут полностью перенесены на воздвигнутое и изошрённо украшенное последним сооружение.

Некоторые ситуации, связанные с разными фазами репродуктивного цикла у птиц, позволяют выяснить также, как соотносятся с явлением переноса функций другие способы их филогенетических преобразований. Прежде всего, необходимо подчеркнуть, что здесь, на организменном и более высоких уровнях биологической организации, вполне чётко прослеживается реализация наиболее фундаментальных принципов, составляющих костяк классической концепции филогенетического преобразования функций и впервые сформулированных для уровня органов и их систем. Так, интенсификация функций, связанных с ритуальными демонстрациями у перуанского скального петушка *Rupicola peruviana*, а также у манакинов из рода *Chiroxiphia*, достигается благодаря объединению самцов на токовище и их строго согласованным действиям. Наличие так называемых гнездовых помощников из числа неразмножающихся особей, отмеченное для многих птиц, позволяет интенсифицировать ряд функций заботы о потомстве (охрана, выкармливание). Замечательно же при этом то, что и в одном, и в другом случаях интенсификация достигается через перенос функций — непосредственно на гнездовых помощников или путём перераспределения между самцами, коллективно демонстрирующими на токовище.

С другой стороны, в описанных выше случаях использования орудий птицами, благодаря переносу реализуется ряд функциональных преобразований на уровнях ниже организменного: для клюва это расширение, для системы обнаружения и захвата пищи в целом (голова и её органы, шея) — компенсация функций. Орудийная, да и строительная деятельность высокоорганизованных животных вроде птиц — это характерный пример переноса функций, реализуемого в огромной степени за счёт поведения, поэтому сколько-нибудь заметных морфологических перестроек перенос в таких случаях за собой не влечёт. Однако гораздо чаще явление переноса функций сопровождается значительными преобразованиями большого числа комплексов форма—функция на разных уровнях — как выше, так и ниже организменного. Так, одним из условий переноса локомоторной функции *M. paradoxa* на спирохет явилось расширение функций клеточной мембраны жгутиконосца, которая благодаря сложной перестройке структуры своей наружной поверхности превратилась в своеобразный плацдарм для упорядоченного размещения осуществляющих локомоторную функцию симбионтов.

Изложенное выше показывает, что отношения как между разными принципами преобразования функций, «задействованными» при переносе, так и между ними и самим явлением переноса функций достаточно подвижны и какой-либо чётко выраженной иерархии тут не наблюдается. В то же время, несмотря на весьма тесное взаимопроникновение, ни один из принципов преобразования функций при этом не

теряет своей «индивидуальности», выражающейся в его специфике.

Какова же специфика явления филогенетического переноса функций? Более предметно судить об этом поможет следующий пример. Среди разных видов соловьёв нашей фауны (род *Luscinia* в объёме сводки Степаняна, 1990) довольно четко прослеживается обратная зависимость между степенью развития орнаментальных участков в оперении самцов и характером их вокализации с сопровождающим поведением. Если на одном конце этого ряда поместить черногрудую красношейку *L. pectoralis* с очень броским атласно-алым горлом у самца, поющего свою несложную песенку в светлое время и с открытой присады, то на другом конце окажется обыкновенный соловей *L. luscinia*, обладающий необычайно усложнённой, длительной и мощной песней, проявляющий тенденцию к большой скрытности и ночному пению и полностью лишенный ярких участков в оперении. И хотя градация в этом ряду, быть может, не столь плавная, как у беседковых птиц – строителей ритуальных башен, тем не менее аналогия здесь очень глубока. Но не более, чем аналогия.

Действительно, ситуация в ряду соловьёв вполне однозначно описывается северцовским принципом субституции функций, поскольку песня и сопутствующие ей детали поведения – это такой же атрибут организма (пусть и не вполне обычный для классической теории органогенеза), что и орнаментальные участки оперения, тогда как возводимые беседковыми птицами башни – объект по отношению к организму внешний, что только и даёт основание говорить здесь о переносе функции. И хотя в иных случаях на объекты такого рода переносятся сугубо внутренние функции (гравий в мускульном желудке растительноядных птиц), по отношению к организму эти объекты всё равно не перестают быть внешними.

Таким образом, при филогенетическом переносе осуществление данной функции всегда возлагается на некоторый внешний по отношению к субъекту переноса объект, будь то другой организм, какой-либо предмет и т.д. В этом и заключается специфика рассматриваемого явления и именно поэтому перенос функций может проявляться лишь на уровне организма и более высоких, межорганизменных уровнях: ведь только с уровня организма начинается непосредственное (а не опосредованное) взаимодействие с внешней средой. И если уже в рамках организма можно констатировать наличие определённого «люфта» между функцией и её структурным носителем, тем сильнее выраженного, чем более высокий внутриорганизменный уровень рассматривается (Кокшайский 1980), то на организменном и более высоких уровнях происходящее в ходе эволюции отчуждение функции от своего изначального структурного субстрата составляет неременное условие реализации явления филогенетического переноса функций.

## Заключение

Итак, явление филогенетического переноса функций предполагает такой ход эволюционных преобразований, в результате которого выполнение отдельных функций эволюирующих организмов начинает осуществляться полностью или частично при посредстве других организмов, предметов неживой природы или природных явлений. Реализация переноса функций может сопровождаться существенными перестройками многих комплексов форма–функция на разных структурных уровнях, а у высокоорганизованных животных – происходить при участии сложных поведенческих актов. На внутриорганизменных уровнях организации аналогом филогенетического переноса функций является северцовский принцип субституции функций. Их фундаментальное различие заключается, однако, в том, что при переносе отчуждаемую от своего изначального структурного субстрата функцию перенимают всегда только внешние относительно данного организма объекты. Поэтому и осуществляется явление переноса функций лишь на уровнях не ниже организменного; по той же причине только при непосредственном взаимодействии с переносом могут реализоваться на этих уровнях классические принципы филогенетического преобразования функций.

*Автор благодарен А.С.Северцову за ряд конструктивных замечаний по проблематике данного сообщения.*

## Литература

- Винберг Г.Г. 1981. Многообразие и единство жизненных явлений и количественные методы в биологии // *Журн. общ. биол.* 42, 1: 5-18.
- Воронцов Н.Н. 1961. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы у грызунов и принцип компенсации функций // *Док. АН СССР* 136, 6: 1494-1497.
- Воронцов Н.Н. 1967. *Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразные)*. Новосибирск: 1-240.
- Геодакян В.А. 1970. Организация систем – живых и неживых // *Системные исследования. Ежегодник*. М.: 42-62.
- Гиляров М.С. 1977. Экология – важнейшая отрасль современной биологии // *Экология* 5: 6-7.
- Давиташвили Л.Ш. 1940. *Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина*. М.; Л.: 1-264.
- Кокшайский Н.В. 1974. *Очерк биологической аэро- и гидродинамики (полёт и плавание животных)*. М.: 1-256.
- Кокшайский Н.В. 1980. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // *Морфологические аспекты эволюции. К 90-летию со дня рождения Б.С.Матвеева*. М.: 37-52.
- Кокшайский Н.В. 1985. Уровни биологической организации и иерархия функций // *Морфологические исследования животных*. М.: 99-111.

- Кокшайский Н.В. 1988а. О принципе эволюционной стабилизации функций // *Современные проблемы эволюционной морфологии*. М.: 28-47.
- Кокшайский Н.В. 1988б. Принцип эволюционной стабилизации функций и поведение животных // *Зоол. журн.* **67**, 2: 176-188.
- Наумова Е.И. 1981. *Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных*. М.: 1-263.
- Рапопорт А. 1969. Различные подходы к общей теории систем // *Системные исследования. Ежегодник*. М.: 55-79.
- Северцов А.Н. 1939. *Морфологические закономерности эволюции*. М.; Л.: 1-610.
- Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-728.
- Boesch C. 1996. The question of culture // *Nature* **379** (6562): 207-208.
- Cleveland L.R., Grimstone A.V. 1964. The fine structure of the flagellate *Mixotricha paradoxa* and its associated micro-organisms // *Proc. Roy. Soc. London. Ser B* **159** (977): 668-686.
- Diamond J.M. 1982. Rediscovery of the yellow-fronted gardener bowerbird // *Science* **216** (4544): 345, 431-434.
- Gilliard E.T. 1963. The evolution of bowerbirds // *Scient. Amer.* **209**, 2: 4, 14, 38-46, 140.
- Gould S.J. 1982. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // *Science* **216** (4544): 380-387.
- Hunt G.R. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows // *Nature* **379** (6562): 249-251.
- Mauersberger G. 1969. Vögel // *Urania Tierreich*. Leipzig etc.: 1-519.
- Orenstein R.J. 1972. Tool use by the New Caledonian Crow *Corvus moneduloides* // *Auk* **89**, 3: 674-676.
- Southerland J.L. 1933. Protozoa from Australian termites // *Quart. J. Microsc. Sci.* **76**, 1: 145-173.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 535: 2263-2264

## Залёт авдотки *Burhinus oedicnemus* в Тамбовскую область

А.Г.Скопцов

Второе издание. Первая публикация в 1963\*

В Тамбовской области авдотка *Burhinus oedicnemus* ранее никем не наблюдалась. Первая встреча с ней произошла 4 мая 1959 на окраине села Донское, где удалось её наблюдать с расстояния 20-100 м почти около часа. На этом же песчаном участке луга у Донского оди-

\* Скопцов А.Г. 1963. Залёт авдотки (*Burhinus oedicnemus*) в Тамбовскую область // *Орнитология* **6**: 481-482.

ночная авдотка наблюдалась и в последующие два дня; по-видимому, это была одна и та же особь. 9 мая 1959 рано утром удалось наблюдать авдотку в 2 км от Тамбова, на окраине «Парка Дружбы». Птица держалась там и утром 10 мая (был слышен её характерный крик). 13 мая 1960 у озера Капустное (2 км восточнее Тамбова) в летящей стае чибисов *Vanellus vanellus* наблюдалась ещё одна авдотка.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 535: 2264-2267

## Наблюдения за кормовым поведением малого пегого зимородка *Ceryle rudis* в Египте

А.Г.Резанов, А.А.Резанов

Кафедра биологии животных и растений, Московский городской педагогический университет, Ин-т естественных наук, ул. Чечулина 1, Москва, 119004, Россия.  
E-mail: RezanovAG@ins.mgpu.ru

Поступила в редакцию 10 ноября 2009

В Египте, в частности, в долине Нила распространён номинативный подвид малого пегого зимородка *Ceryle rudis rudis* Linnaeus, 1758. В отличие от обыкновенного зимородка *Alcedo atthis*, который является типичным охотником, высматривающим рыбу в основном с присады (Судиловская 1951; Корелов 1970; Cramp 1985; Маловичко, Константинов 2000; собственные наблюдения), малый пегий зимородок как правило охотится не с присады, а летая над водой и высматривая добычу (главным образом рыбу) с высоты поискового полёта. При обнаружении добычи птица «зависает» в трепещущем полёте (т.н. «стационарное трепетание»), обычно на высоте 2-8 м, и затем почти вертикально пикирует в воду (Судиловская 1951; Douthwaite 1976; Whitfield, Blaber 1978; Cramp 1985; Reyer *et al.* 1988; Johnston 1989; Fry, Fry 2000; Katzir *et al.* 2003). Кроме того, в качестве сравнительно редкого кормового метода для малого пегого зимородка отмечается т.н. «скольжение» (skimming) (Cramp *et al.* 1988; Johnston 1989) – своеобразная охота в манере водореза *Rhynchops*.

В августе 2009 года на реке Нил в Южном Египте с лодки и с теплохода мы провели наблюдения за кормовым поведением *C. rudis*. Вечером 14 августа 2009 одиночные малые пегие зимородки неоднократно пролетали над Нилом около нубийской деревни у острова Элефантин (район Асуана, историческая область Нубия; 24° с.ш.). Птицы летели над самой водой (максимально на высоте до 1 м), обычно

параллельно берегу на удалении от него на 10-100 м и более. В районе наблюдений было много мелководных протоков и удобных присад (валуны у берега, растения, свисающие над водой), но этих зимородков на присадах мы не разу не встретили. Судя по всему, это были действительно поисковые полёты курсом параллельно берегу.

Считается, что во время низких надводных полётов возможна охота в манере водореза, но наблюдать такие моменты бывает крайне сложно (Cramp *et al.* 1988; Johnston 1989). Но это может быть и охота обычным методом, когда птица летит параллельно берегу, периодически взлетая вверх и перед пикированием «зависая» в 2-10 м над водой (Whitfield, Blaber 1978).



Трепетание ("зависание")



Пикирование

Стадии охоты малого пегого зимородка *Ceryle rudis*.

Днём 16 августа 2009 недалеко от Луксора с борта теплохода, идущего вдоль обрывистого берега, в котором были видны старые норы зимородков, мы наблюдали охоту самца *C. rudis*. Поисковый полёт проходил курсом, параллельным нашему кораблю. Зимородок продемонстрировал различные высотные варианты поискового полёта и «зависания» перед нырянием: 1) Зимородок взлетел с обрывистого берега (высота 3-5 м) и полетел над водой параллельно берегу. Несколько раз птица поднималась на высоту до 15-20 м над водой (вместо обычных 2-10 м), «зависала» и пикировала в воду клювом вниз ( $n = 2-3$ ). Собственно охоты с присады (ветка, кромка обрыва) мы не наблюдали. Известно (Cramp *et al.* 1988), что высота «зависания» (как точка начала пикирования в воду) определяет глубину ныряния. Можно предположить, что броски с большой высоты были направлены на рыб, находящихся в более глубоких слоях воды. 2) Зимородок летел на высоте 4-6 м над водой, «зависал» ( $n = 3-4$ ) на уровне высоты поискового полёта и пикировал в воду. 3) Летел над самой водой (в пределах 1-2 м), «зависал», и не взмывая вверх, пикировал в воду.

Нам удалось сфотографировать зимородка в различные моменты охоты, на стадиях: а) «зависания» и б) пикирования (см. рисунок). Во время зависания тело зимородка находилось под углом 30°. Пикиро-

вание в воду осуществлялось почти под прямым углом (по ориентации клюва). На начальной стадии пикирования крылья зимородка были широко раздвинуты в стороны. При входе в воду птица отодвигала крылья вдоль тела назад.

Наблюдали также зимородка, летящего низко над водой с рыбкой в клюве. Известно, что крупная рыба обычно переносится птицей к берегу, где и съедается. Возможно также, что добыча была предназначена для молодых птиц, ещё получающих корм от родителей.

Спустя 10 мин мы встретили ещё одного малого пегого зимородка, летавшего над водой на высоте 1-1.5 м. Он несколько раз «зависал» и один раз пикировал в воду. Также отмечены снижения зимородка к самой воде, но «скольжения» (skimming) мы не наблюдали.

Большинство зимородков Alcedinidae, включая виды, охотящиеся на суше, обычно высматривают свою добычу с присады (Fry, Fry 2000). Малый пегий зимородок – типичный ныряльщик с воздуха. Он много времени проводит, летая над водой, иногда далеко от берега. Это единственный вид зимородков, который может кормиться далеко от берега (Cramp *et al.* 1988; Johnston 1989). Отмечали его охоту даже в 3.2 км от берега (Junor 1972 – цит. по: Cramp 1985).

По классификации птиц, составленной на основе их кормовых методов, малый пегий зимородок относится к группам «воздушных ныряльщиков», или «воздухореев-ныряльщиков» (ААНН) (для них характерно ныряние с воздуха) и, в меньшей степени, к группе «пикировщиков-ныряльщиков» (ЛАНН), для которых характерны броски в воду с присады (Резанов 2009). Охота с воздуха, определённно, имеет преимущества над охотой со стационарных присад, так как птица в зависимости от требуемой глубины ныряния выбирает соответствующую высоту «зависания», с которой происходит пикирование в воду.

## Литература

- Корелов М.Н. 1970. Отряд Сизоворонки // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 3: 38-77.
- Маловичко Л.В., Константинов В.М. 2000. *Сравнительная экология птиц-ныряльщиков: экологические и морфологические адаптации*. М.; Ставрополь: 1-287.
- Резанов А.Г. 2009. Принципиальная схема классификации птиц на основе их кормовых методов // *Рус. орнитол. журн.* 18 (457): 31-53.
- Судиловская А.М. 1951. Отряд сизоворонки, или ракши // *Птицы Советского Союза*. М., 1: 486-534.
- Cramp S. 1985. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. Vol.IV. Terns to Woodpeckers*. Oxford Univ. Press.: 1-960.
- Cramp S., Douthwaite R., Reyer H., Westerturp K. 1988. *Ceryle rudis* (Linnaeus). Pied Kingfisher // *The Birds of Africa* / H. Fry, S. Keith, E. Urban, eds. San Diego, 3: 299-302.

- Douthwaite R.J. 1976. Fishing techniques and foods of the pied kingfisher on Lake Victoria in Uganda // *Ostrich* **47**: 153-160.
- Fry C.H., Fry K. 2000. *Kingfishers, Bee-eaters and Rollers: A Handbook*. Princeton Univ. Press: 1-348.
- Johnston D.W. 1989. Feeding ecology of pied kingfishers on Lake Malawi, Africa // *Biotropica* **21**: 276-277.
- Katzir G., Labinger Z., Benjamini Y. 2003. Prey choice in Pied Kingfishers (*Ceryle rudis* L.): prey size and prey depth // *Bird Behav.* **15**: 43-52.
- Reyer H.U., Migongo-Bake W., Schmidt L. 1988. Field studies and experiments on the distribution and foraging of pied and malachite kingfishers at Lake Nakuru (Kenya) // *J. Anim. Ecol.* **57**: 595-610.
- Wnitfield A.K., Blaber S.J.M. 1978. Feeding ecology of piscivorous birds at Lake St. Lucia. Part I: Diving birds // *Ostrich* **49**: 185-198.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 535: 2267

## Залёт стрепета *Tetrax tetrax* в Молдавию

Ю.В.Аверин, А.А.Куниченко

Второе издание. Первая публикация в 1984\*

Стрепет *Tetrax tetrax* исчез с территории Молдавии в 1950-х годах. 20 ноября 1982 случайно была убита близ села Чобручи Слободзейского района молодая самка стрепета. Можно предположить, что она залетела в Молдавию из соседних степей Одесской области, где, возможно, стрепет ещё редко гнездится, что было пропущено зоологами. Чучело стрепета хранится в Институте зоологии.



---

\* Аверин Ю.В., Куниченко А.А. 1984. Залёт стрепета в Молдавию // *Орнитология* **19**: 171.