

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2010
XIX



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
576
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XIX

Экспресс-выпуск • Express-issue

2010 № 576

СОДЕРЖАНИЕ

- 1003-1024 Механизмы взаимодействия популяций
(на примере некоторых млекопитающих и
птиц). Н. П. НАУМОВ
- 1024-1027 Долговременные наблюдения
за распределением и встречаемостью белой ку-
ропатки *Lagopus lagopus* в Нижнесвирском за-
поведнике зимой. В. А. КОВАЛЁВ
- 1027-1030 Варакушка *Luscinia svecica*
на Западном Алтае.
Б. В. ЩЕРБАКОВ, Л. И. ЩЕРБАКОВА
- 1030-1031 К распространению чёрного дрозда *Turdus*
merula в Предуралье. Н. Д. НЕЙФЕЛЬД,
В. В. ТЕПЛОВ
-

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

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 I X
Express-issue

2010 № 576

CONTENTS

- 1003-1024 Mechanisms of interaction of populations
(some mammals and birds taken as an example).
N . P . N A U M O V
- 1024-1027 Long-term observations on winter distribution and
numbers of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus*
in the Lower Svir Reserve. V . A . K O V A L E V
- 1027-1030 The bluethroat *Luscinia svecica* in Western Altai.
B . V . S H C H E R B A K O V ,
L . I . S H C H E R B A K O V A
- 1030-1031 To distribution of the blackbird *Turdus merula*
in the Preduralie. N . D . N E U F E L D ,
V . V . T E P L O V
-

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

Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц)

Н.П.Наумов

Второе издание. Первая публикация в 1975*

Вопрос о биологической структуре вида и взаимодействии его частей (популяций) всё ещё остаётся дискуссионным, хотя обсуждается давно не только систематиками и генетиками, но и экологами (Дубинин 1966; Майр 1968; Шварц 1969). Расхождения касаются понимания принципов внутривидовой организации, а в связи с этим – трактовки термина «популяция».

Многие экологи и систематики определяют вид как совокупность равнозначных друг другу и практически независимых популяций, способных существовать самостоятельно без взаимодействия между собой. Такие популяции отличаются совокупностью морфо-физиологических, этологических и генотипических особенностей, изолирующих одну популяцию от других. Иными словами, популяция с этой точки зрения представляет форму существования вида в конкретных условиях среды, то есть географического ландшафта (Беклемишев 1960; Шварц 1967, 1969). Однако выделение той группы особей, которая заслуживает названия «популяция», встречает практические затруднения. Так, Дубровский и Кучерук (1971), рассматривая структуру ареала большой песчанки *Rhombomys opimus* и декларировав, что «популяцией следует считать вполне определённую совокупность особей одного вида, которая обладает способностью к самостоятельному воспроизведению в течение неограниченно долгого времени, ... тогда как объединения соседних популяций или части одной из них теряют ряд типичных свойств популяции», на деле предложили сложную систему соподчинённых внутривидовых группировок, называя их то частями, то группами популяций. К сожалению, они не пытались на примере этого хорошо изученного вида показать взаимоотношения группировок разного ранга и их роль в жизни вида как целого.

Наумов (1963, 1967, 1971), Исаков (1963), Попов (1958), Пантелеев (1968), Майр (1968) и многие другие рассматривают вид как сложную совокупность иерархически соподчинённых популяций разного ранга, связанных между собой обменом особями: постоянным между популяциями низшего уровня, периодическим или эпизодическим между по-

* Наумов Н.П. 1975. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц) // Зоол. журн. 54, 6: 832-847.

пуляциями высших уровней. На всех уровнях популяции представляют самоорганизующиеся объединения особей, связанные с определённой территорией, и все они способны к самовоспроизведению, но различаются стойкостью. На низшем уровне (элементарные популяции) только немногие существуют неопределённо долгое время, занимая станции переживания, или «резервации»; другие представляют временные, иногда только сезонные поселения. На среднем уровне (местные или экологические популяции) большая часть поселений устойчива, а на высшем (независимые или географические популяции и их комплексы) временные поселения представляют редкие исключения, возникающие лишь при общем подъёме численности и пульсации границ ареала.

Противоречивость взглядов исследователей на популяционную структуру вида у животных в значительной степени кажущаяся и в ряде случаев объясняется различием целей и методов изучения популяций. К сожалению, малое внимание уделяется выявлению реальной картины внутривидовой структуры: размещению особей, их территориальным группировкам и особенно межгрупповым связям. Между тем лишь детальное «микроскопическое» исследование «функциональной морфологии вида» позволило бы установить принципы его экологической организации. К этому же имеются необходимые методические предпосылки – развитие мечения и картографирования поселений, изучение поведения, сигнализации, общения, связей и ориентации. Для отдельных видов млекопитающих и птиц уже собраны материалы, позволяющие осветить некоторые из поставленных вопросов.

Популяции оседлых млекопитающих

Среди них можно назвать обыкновенную белку *Sciurus vulgaris*, широко распространённую в лесах Евразии, где она сохранила специализированное питание предков (семеноед) и удерживается, ежегодно перераспределяясь по территории соответственно размещению урожая древесных пород.

Белка ведёт одиночно-семейный образ жизни. Пары сохраняются иногда пожизненно. В период гона молодые самцы и самки, собираясь группами до 10-12 зверьков, образуют новые пары; однако вследствие более высокой гибели самцов взрослые зверьки обычно объединяются в более сложные группы из 2-3 самцов и нескольких (4-5) самок, живущих в близком соседстве и не проявляющих враждебности друг к другу. Весенние выводки распадаются в конце лета, а летние – осенью, но молодые держатся недалеко от родного гнезда. Осенью достигается годовой пик численности; к этому же времени определяется урожай семян древесных пород и грибов и начинаются осенние миграции,

представляющие собой расселение молодняка и принимающие особенно большой размах при неурожае кормов и высокой численности белок; при этом зверьки могут проходить до сотни километров и более. Так, меченая в Приморье белка (Дальний Восток) прошла за 5 месяцев 400 км (Салмин 1938). Такие кочёвки часто принимают направленный характер и приводят к перемешиванию населения даже отдалённых районов. Ещё Паллас (1773) и Миддендорф (1869) отмечали появление при кочёвках зверьков с не свойственными местным белкам особенностями (Формозов 1936; Кирис 1973). Кочующие зверьки почти целиком (на 95% и более) состоят из молодых белок, тогда как размножавшиеся в большей части, видимо, остаются на месте (Тимофеев 1947). Миграцию останавливают сильные морозы, и зиму белки живут оседло. В малокормные годы, особенно при высокой численности зверьков, белки ночуют по 2-3 особи (иногда до 6) в одном гнезде (гайне).

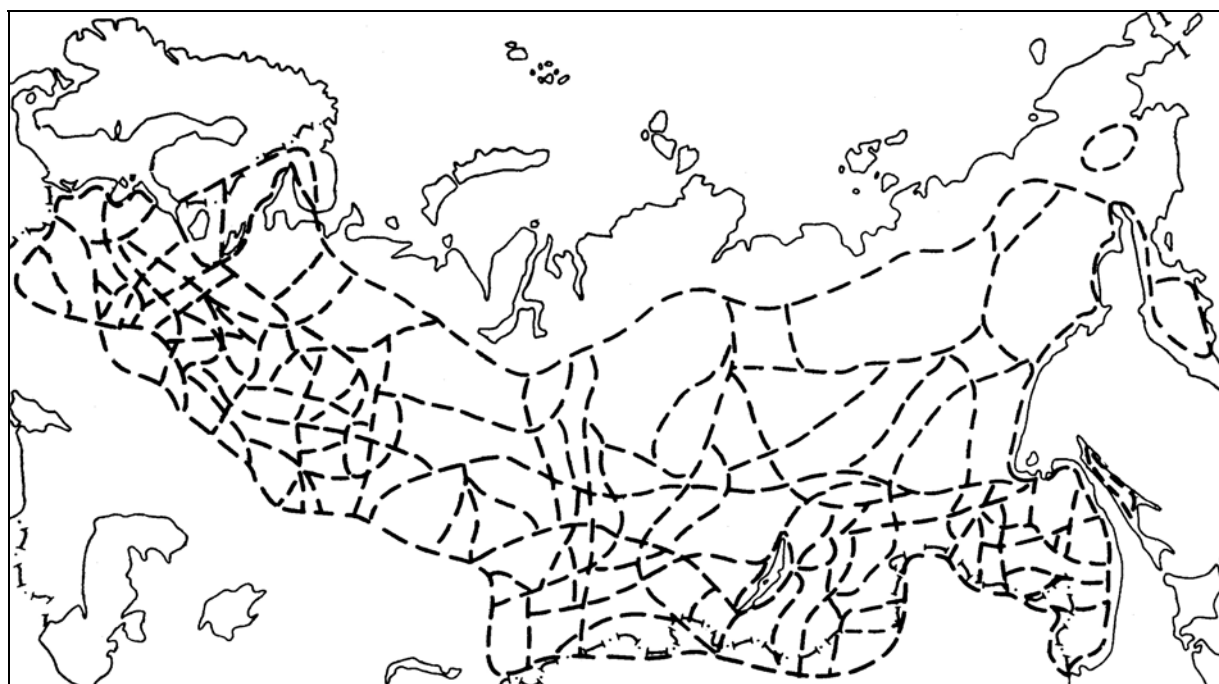


Рис. 1. Региональные популяционные комплексы обыкновенной белки *Sciurus vulgaris* в СССР, выделенные путём совмещения карт «урожайности белки», опубликованных И.Д.Кирисом (1973)

Постоянные поселения белок в тайге существуют только в немногих благоприятных биотопах, чаще в густых и сложных насаждениях по речным террасам, представляющих «станции переживания». Это наиболее оседлые и устойчивые элементарные популяции. В благоприятные годы молодые белки широко расселяются из таких мест по разным типам лесов соответственно распределению кормов. Новые поселения белок сохраняются в зависимости от урожайности кормов в течение ряда лет, но при минимуме численности обычно исчезают. Особенно неустойчивы поселения белок в однообразных лесных массивах,

тогда как мозаичные и смешанные леса имеют более постоянное население. Ход изменений численности белок в каждой из таких местных «биотопических» или «экологических» популяций имеет свои особенности, свидетельствуя об их известной самостоятельности. Однако большие подъёмы и падения численности обычно захватывают более крупные территории в пределах географических зон, ландшафтных районов, что указывает на существование более высокого ранга популяций – географических или независимых. Анализируя географические изменения «урожайности» белок, показанные Кирисом (1973), можно провизорно выделить такие региональные популяционные комплексы. На рисунке 1 можно заметить, что размеры региональных популяций белки в среднем значительно больше в северной и восточной половине ареала по сравнению с его южной и западной частями. Это совпадает с общей подвижностью населения, особенно высокой на севере и востоке. Сопоставляя эту картину с географической изменчивостью белок, легко убедиться, что размеры ареалов подвиговых форм подчиняются той же закономерности (Огнев 1940).

Даже из такого краткого обзора можно видеть, что население белок представляет сложную систему соподчинённых популяций разного ранга. Трудно определить число звеньев в этой системе: по-видимому, оно неодинаково в разных частях ареала.

Характерно наличие на каждом уровне постоянных и временных поселений. На низшей ступени постоянные элементарные популяции занимают обычно менее 5-10% территории. На высшем уровне доля временных поселений минимальна; к ним можно отнести лишь территории, временно заселяемые белками, чаще за границами ареала, при подъёмах численности. Устойчивость популяций и средний уровень численности зависят от доли постоянных поселений и, как правило, находятся в обратном отношении к подвижности зверьков (интенсивности «миграций») и изменчивости их размножения.

Временные поселения, как показывают данные мечения, образуются молодыми зверьками при их расселении и служат соединительными звеньями, своеобразным «запасным фондом», пополняющим постоянные поселения. Документированные многочисленными наблюдателями высокая подвижность белок и клинальный характер изменчивости ряда их признаков окраски служат доказательством существования непрерывных связей эстафетного порядка, объединяющих ареал с его населением в одно целое.

Сурки *Marmota* – наземные представители семейства беличьих Sciuridae – резко отличаются от белок образом жизни. Оседлые, малоподвижные норовые обитатели, они образуют так называемые «колоннальные поселения», основная единица которых – сложная семья сурков, состоящая из 4-24 зверьков разного возраста и пола, зани-

мающих комплекс гнездовых и защитных нор, с территории которых «чужаки» активно изгоняются (Бибиков 1967). Такая «популяционная парцелла» (Наумов 1967) зимует обычно в одной норе, а после пробуждения расселяется, сохраняя внутренние связи. Самки с выводками занимают отдельные норы, а кругом расселяются не размножающиеся члены парцеллы. Осенью, перед залеганием в спячку, они присоединяются к самкам с выводком. Величина парцеллы зависит от численности, сокращаясь при её минимуме до 3-6 и возрастая при максимуме до 8-14 животных (в среднем). При сохранении основного ядра состав парцеллы ежегодно меняется в результате гибели или ухода зверьков и присоединения новых сочленов со стороны, преимущественно из числа молодых.

Подвижность сурков ограничена немногими километрами. При смене зимних нор на летние и обратно они перемещаются на расстояния до 1-3 км. Расселение созревающего молодняка имеет важное значение при перестройках парцеллы, а при росте общей численности сурков приводит к заселению этими зверьками не занятых и, как правило, менее пригодных территорий, где возникают временные поселения. В них образуются маломощные нестойкие парцеллы, преимущественно из молодых, слабо связанных между собой зверей. При снижении численности такие поселения исчезают первыми.

Несмотря на существенные отличия в морфо-физиологической организации и образе жизни сурков и белок, их популяционная организация имеет много общего. Здесь также (при минимуме численности) выделяются станции переживания, отличающиеся сложно устроенными норами, близким соседством зимовочных и летних нор и обильными запасами корма. После естественного вымирания или истребления зверьков именно сюда собираются сохранившиеся одиночки, здесь заново образуются парцеллы и отсюда начинается восстановление численности (см. Бибиков 1967, с. 123, рис. 44). Менее пригодные для обитания места между относительно устойчивыми местными популяциями заняты временными, обычно редкими поселениями со слабо организованным населением. Комплексы постоянных и временных местных популяций образуют географические или независимые популяции, обмен между которыми возможен лишь по их периферии и захватывает относительно небольшую зону; обычно он происходит весной.

Меньшей подвижности и межпопуляционному обмену особями отвечает характер географической изменчивости сурков. Ареалы подвида серого сурка *Marmota baibacina* примерно в 5 раз меньше территории, в среднем занимаемой подвидами белки.

Малые суслики *Citellus pygmaeus* образуют такие же колониальные поселения, как и сурки, но ведут в них более одиночный образ жизни. Зверьки имеют индивидуальные участки с системой гнездовых и кор-

мовых нор на каждом, но не строго охраняют их от вторжения чужаков. Зимуют, в отличие от сурков, в норах поодиночке. Наиболее благоприятные места для залегания в спячку – «курганчики», или сусликовины, немногочисленны и создаются длительной работой ряда поколений зверьков. Разновременность залегания взрослых самцов, самок и молодых позволяет использовать один курганчик нескольким животным. После просыпания они образуют группу, в некотором отношении близкую к парцелле (большой семье) сурков. Лишь после спаривания зверьки поселяются на индивидуальных участках, неоднократно меняя норы (Слудский и др. 1969).

Подобно суркам, у сусликов существует общая аудио-визуальная сигнализация, предупреждающая сочленов населения о приближении опасности. Однако она эффективно действует лишь в плотных поселениях, где зверьки видят друг друга. В редких поселениях зверьки молчаливы и по образу жизни напоминают настоящих одиночников.

Подвижность сусликов невелика, но расселение молодняка происходит не весной на третий год жизни, как у сурков, а в год рождения и поэтому имеет более массовый характер и сжатые сроки. Как правило, молодёжь выходит за пределы своего поселения, связывая разные популяции. Сезонные перемещения обычно не превышают 1-2 км (по данным мечения – максимум 5 км).

Система популяций сходна с таковой сурков. Стации переживания, занятые постоянными элементарными популяциями, приурочены на юге ареала к депрессиям рельефа с относительно богатым и сложным растительным покровом, а севернее – к шлейфам песков и речным долинам с солонцовыми участками и полупустынными комплексами растений. Они окружены редкими поселениями. Комплексы поселений обоих типов образуют местные популяции, в свою очередь входящие в состав популяций более высокого ранга.

Большая песчанка *Rhombomys opimus* заслуженно может считаться одним из наилучше изученных видов семейства Cricetidae (подсемейства Gerbillinae). Её экологии в разных частях ареала посвящены многие сотни публикаций. Это даёт возможность более детально рассмотреть её популяционную организацию. Большая песчанка обладает, как сурки и суслики, голосом, но её акустическая сигнализация рассчитана на связи в пределах парцелл. Песчанки образуют более разреженные колониальные поселения, в которых легко выделяются группы зверьков с более или менее постоянным общением и согласованным поведением – популяционные парцеллы. Они складываются ещё с осени как зимующие в одной норе сложные семьи, но весной, не теряя связей, распадаются на самостоятельные пары. Однако вследствие усиленной гибели самцов их остатки опять объединяются в более сложную группировку, в которой самки с выводками сохраняют из-

вестную самостоятельность, но могут жить и в одной норе. Члены парцеллы используют несколько сложных нор, но часто меняют их, переселяясь из одной в другую, или занимают новые. Норы больших песчанок – это сложные, иногда многоэтажные системы подземных галерей с сотней и более выходов и с камерами для гнёзд и запасов пищи. Прямые наблюдения показывают, что такие норы могут существовать десятки, а может быть, сотни и тысячи лет. Постоянно обновляемые и переделываемые сменяющимися поколениями, они мало меняют свой облик и строение, так как используются периодически (посменно).

Размеры парцелл в зависимости от уровня численности и удобства мест обитания колеблются от 3-5 до 40-50 зверьков. Парцелла держится на определённой территории, которую охраняет от чужаков. В ней существует определённая иерархия особей, преимущественно среди самцов и взрослых самок. Парцелла песчанок – динамичное образование, меняющее состав за счёт размножения, гибели, выселения одних и вселения других зверьков. Зимой зверьки практически не меняют мест обитания.

Сезонные перемещения взрослых оседлых зверьков летом и осенью ограничиваются сотнями метров, редко более 1 км. В то же время расселение молодняка и весенняя перегруппировка особей перед размножением сопровождается большими передвижениями: зарегистрированы переходы меченых песчанок за 1-3 месяца на расстояния от 3 до 17 км. Эти величины в несколько раз превышают территории не только элементарных, но и местных популяций.

Популяционная система у больших песчанок изучена детальнее многих других видов, и для значительных территорий составлены подробные карты поселений этих зверьков (Наумов 1954; Наумов и др. 1972; Варшавский, Шилов 1956; Ротшильд 1966; Смирин 1962; Дубровский, Кучерук 1971). Условия существования зверьков определяются возможностями сооружения прочных и сложных нор и обилием кормов. Наилучшее сочетание этих условий имеется в комплексном ландшафте древних и современных долин, где аллювиальные супеси с богатым растительным покровом чередуются с участками зарастающих песков, такырами и глинистыми понижениями с полынно-солянковым покровом. По супесчаным грядам древнего аллювия норы глубоки, сложны и прочны, а запасы кормов обильны и разнообразны (Дубянский 1963). Там успешно зимуют зверьки, тогда как в тёплое время года они находят пригодные для размножения условия также в песках и на глинистых равнинах. К первому биотопу приурочены стойкие поселения, где численность песчанок почти постоянно высока, почему эти места заслуживают название «стаций переживания». Другие поселения менее устойчивы; средний уровень численности и её коле-

бания в них зависят от соседних поселений. Мечением песчанок показано, что имеет место значительный обмен особями между разными поселениями. На местах зимовок приносятся первые выводки, после чего часть взрослых, а позднее и подросшая молодежь выселяются в соседние биотопы, образуя там своеобразные сезонные поселения (рис. 2) (см. также: Наумов и др. 1972, с. 125, рис. 22).

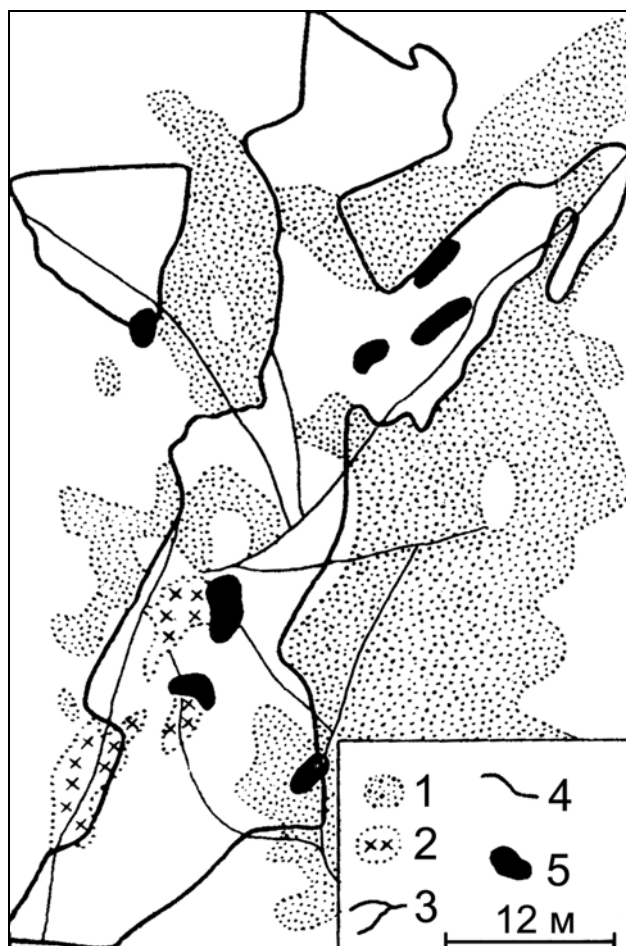


Рис. 2. Стойкая местная популяция (поселение) большой песчанки *Rhombomys opimus* в Приаральских Каракумах (Наумов и др. 1972).

1 – бугристые пески (редкие поселения песчанок); 2 – такыры; 3 – дороги и тропы; 4 – границы плотного поселения; 5 – очаги восстановления численности зверьков (после её падения) – станции переживания (элементарные очаги чумы).

В совокупности временные и постоянные элементарные популяции составляют местную (экологическую) популяцию. Они образуют так называемое «ядро поселения» (устойчивую часть местной популяции), окружённое слабо и непостоянно заселёнными территориями (периферия поселения – Наумов, Касаткин 1963). Соотношение площадей, занятых станциями переживания, ядрами поселений и редкими периферийными поселениями, определяет устойчивость популяции и характер её динамики. Наименее устойчивы сплошные недифференцированные поселения, периодически почти нацело вымирающие (см. Наумов и др. 1972, рис. 64, с. 80, с. 321).

Регионы с разными типами ландшафта заняты географическими (независимыми) популяциями, отличающимися структурой и общим характером динамики численности. Многократные попытки выделения ещё более крупных единиц (Варшавский, Шилов 1973; Бурделов, Касаткин 1958; Дубровский, Кучерук 1971) пока в значительной степени субъективны.

Важно подчеркнуть объективно существующую непрерывность поселений больших песчанок на огромных территориях, выражающуюся в связях основных поселений через их периферийные части и временные поселения. Высокая подвижность – характерное свойство пустынных животных – обеспечивает постоянный или эпизодический обмен между всеми основными поселениями, особенно в годы подъёмов численности и интенсивного расселения молодых зверьков.

Полёвки (*Microtus*, *Clethrionomys*) и мыши (*Apodemus*, *Mus*) обладают многими сходными чертами образа жизни и внутривидовой организации. Для них также характерна «парцеллярная» структура популяций, приобретающая иногда характер ещё более тесных «общезитий» до рождения несколькими самками выводков в одной норе и даже в одном гнезде и их совместного выращивания. Именно у этих видов давно известно существование стадий переживания и временных поселений с разной устойчивостью. Поэтому здесь возникает та же сложная мозаика популяций, позволяющая выделить среди них устойчивые, служащие основой поселения, и неустойчивые, выполняющие функцию связи между ними. Здесь также легко выделяются и географические популяции, различающиеся структурой и типом динамики численности (Наумов 1948; Карасёва 1960; Кошкина 1957; Большаков 1972; и мн. др.).

Существование межпопуляционных связей на всех уровнях у этих грызунов также очевидно. Оно достигает особенно большого размаха и интенсивности у леммингов *Lemmus lemmus*, не только совершающих регулярные сезонные миграции и размножающихся как на летних, так и на зимних местах обитания, но при больших подъёмах численности массами выселяющихся за пределы основных мест обитания и образующих временные, существующие несколько лет поселения (Насимович и др. 1948; Kalela 1963; Кошкина 1970; и др.).

Популяционная структура у видов со стадным (номадным) образом жизни внешне резко отлична. Но в то же время нельзя не видеть в ней и много общих черт.

Популяции кочующих млекопитающих

Наиболее подвижный и высоко стадный образ жизни ведут северные олени *Rangifer tarandus* в Старом и Новом свете. Характерной его чертой служат резкие изменения популяционной организации по се-

зонам. Её единицей весной является группа самок, составлявшая предшествующей осенью «гарем». После отёла эти самки вместе с телётами и ещё не зрелыми молодыми предыдущих лет образуют летние стада до нескольких десятков голов (в тундре такие стада крупнее, в лесной зоне – мельче). Взрослые самцы держатся отдельно, небольшими группами. Стада объединяются в более крупные к периоду «гнуса» (лёта кровососущих двукрылых), но к осени вновь распадаются. К этому времени взрослые самцы подходят к стадам самок с молодыми и образуют отдельные гаремы по 15-20 оленей (самец-доминант, 2-3 других самца, 10-13 самок и несколько молодых оленей).

После гона гаремные группы сливаются, и в тундре образуются огромные мигрирующие стада северных оленей до нескольких тысяч голов. Впереди идут самки с молодыми и полувзрослыми, проникая в лесотундру и в лес дальше самцов. Там они могут контактировать с лесными популяциями.

Однако даже в самых северных частях ареала, на Новосибирских островах, северном Таймыре, Ямале и Новой Земле на зиму остаются группы оседлых оленей. После резкого сокращения численности северных оленей на материке в результате истребления, летние миграции на север прекратились, но оседлые популяции на Новосибирских островах и севере Ямала продолжали существовать (Друри 1949).

На местах зимовок стада опять разбиваются на группы. Весенние миграции совершаются также крупными стадами, которые на местах отёла вновь распадаются на мелкие «гаремные» группировки. Как видим, последние близки к парцеллам оседлых млекопитающих, но не занимают постоянной территории, меняя места обитания по сезонам, а при миграциях сливаясь в крупные стада. Стадность северных оленей неодинакова: у тундровых популяций она выше, а у лесных оленей заметно меньше.

Если гаремные группы можно считать аналогами парцелл оседлых животных, то их стада на местах отёла, а также летние объединения, видимо, представляют собой местные, а крупные мигрирующие стада, идущие по одному пути, – географические популяции. Совокупность же таких стад, заселяющих крупные географические районы (Таймыр, Обский север, Ленский север и т.п.), образует региональные комплексы популяций (см. Насимович 1955, рис. 24, с. 261). Иными словами, и здесь существует иерархическая популяционная система, но популяции подвижны, закономерно меняют места обитания в разные сезоны. При этом изменения численности выражаются преимущественно в увеличении величины стад, а не их числа.

Как и у других мигрирующих животных, движение стад и их распадение на элементарные группировки и последующее объединение создают возможности обмена особями. Особенно энергичен он при рас-

селении созревающего молодняка, приходящемся обычно на август, когда до 77% встреч приходится на долю одиночек, которые вместе с группами не более 5 особей составляют до 80% зверей (Kelsall 1968).

Важным средством обмена особями между популяциями высоких рангов становятся далеко не редкие изменения мест обитания и путей миграций в разные годы, хорошо прослеженные у канадских карibu *R. t. groenlandicus* (рис. 3). Видимо, в межпопуляционном взаимодействии ещё значительнее роль «необычных миграций», когда довольно большие стада в течение 1-3 лет движутся перпендикулярно постоянным путям сезонных кочёвок.

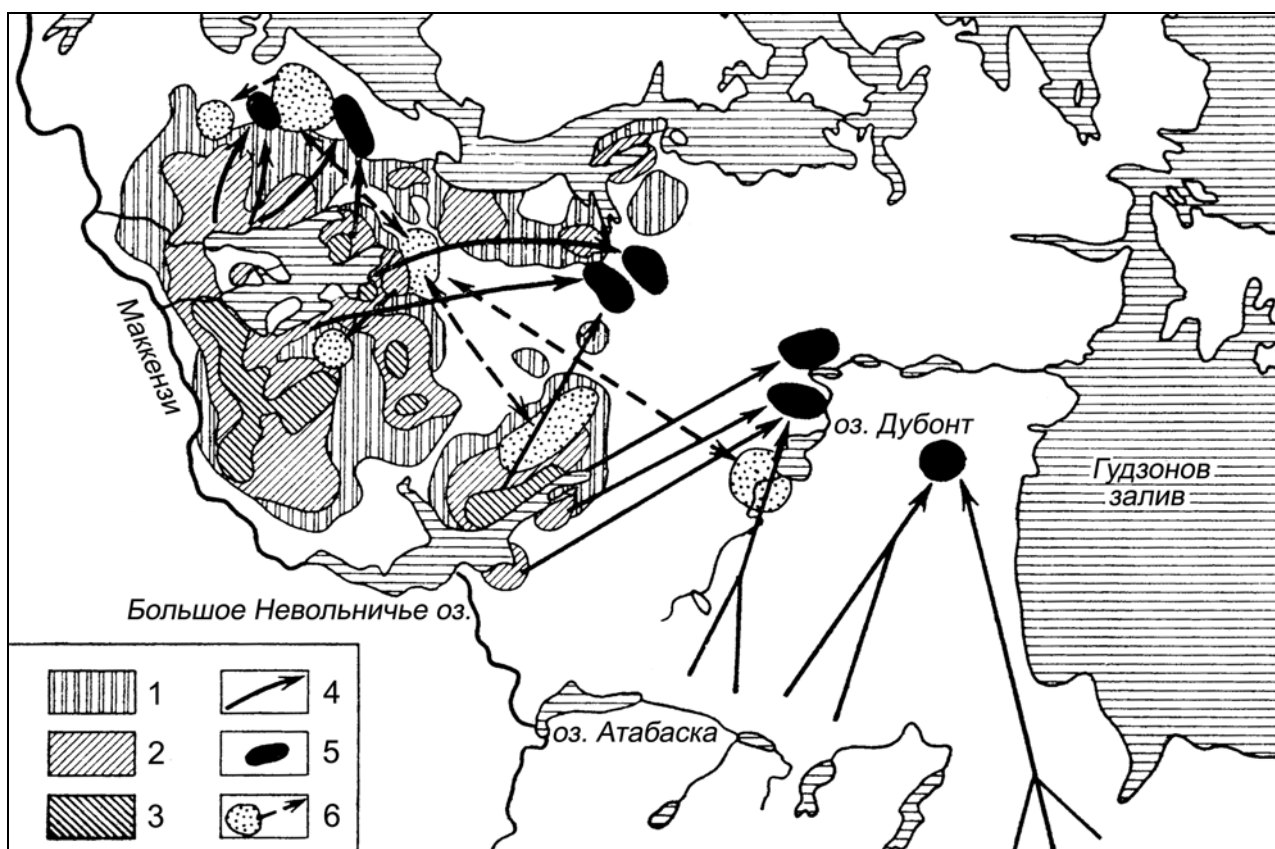


Рис. 3. Зимовки и пути весенних миграций популяций карibu *Rangifer tarandus groenlandicus* в Канаде (Kelsall 1968).

Места зимовок, использованные на протяжении 10 лет: 1 – 1 год; 2 – 2-3 года; 3 – 4 года и более; 4 – основные направления весенних миграций; 5 – места отёла; 6 – необычные миграции в 1956-1958 гг.

Меньшие, но также регулярные передвижения совершают лесные северные олени, после отёла летом расходящиеся относительно широко, но зимующие и приносящие телят на определённых, обычно более ограниченных территориях. У лесных северных оленей, как и тундровых, наравне с кочующими стадами наблюдаются и оседлые группировки, передвигающиеся в пределах ограниченного пастбищного участка (Наумов 1933). Наконец, возможности обмена между двумя крупными зональными комплексами лесных и тундровых оленей возни-

кают при заходе последних в лесную зону. На Ямале такой обмен прекратился лишь после резкого снижения численности, когда популяции лесных и тундровых оленей оказались разделёнными промежутком в 400-500 км.

Благородные олени *Cervus elaphus* отличаются от северных меньшей стадностью и большей оседлостью. Величина их стад и ранее редко достигала сотен зверей, в настоящее же время обычно ограничивается 1-2 десятками. В Кавказском заповеднике лишь в начале XX века встречались стада до 70 (самки) и 50 (самцы) голов. Крупные стада нестойки и разбиваются на относительно мелкие группы (в среднем 6-15 – Lowe 1966). Величина гаремных групп колеблется от 1 до 6-7 взрослых самцов и 3-15 самок. После гона самцы держатся отдельно, но недалеко от самок с молодыми, занимая более или менее определённый пастбищный семейно-групповой участок (Darling 1937). Сезонные миграции невелики, обычно не выходят за пределы одного биотопа и не сопровождаются образованием крупных мигрирующих стад. Межпопуляционное взаимодействие осуществляется преимущественно покидающими родительские группы (стада) подростками молодыми. Более многочисленные (по сравнению с северными оленями) географические формы обязаны меньшей подвижности этих оленей и соответственно – большей автономности их популяций.

Лось *Alces alces* ведёт не менее оседлый образ жизни с отчётливо выраженными сезонными миграциями только в северной (таёжной) части ареала. Стадность выражена слабо, но возрастает при росте численности и увеличивается в худших условиях. Летом в Сихотэ-Алинском заповеднике на одном солонце собиралось, например, до 28 зверей одновременно (Капланов 1948). Гаремные группы заменены парами, но самцы часто меняют самок; молодые быки в это время широко бродят, занимая отдельные участки. К началу зимы после гона к паре присоединяются молодые, обычно двух поколений. Иногда с самкой в это время ходят 5-6 быков. Зимой лоси собираются в наиболее кормных местах, а при выпадении глубокого снега образуют смешанные стада из 10-30 зверей. Эти стада, однако, нестойки и быстро распадаются. Летом, после отёла самки ходят с телятами, а быки и подрастающие молодые держатся отдельно. В это время лоси почти оседлы. Сезон гона совпадает с расселением молодняка и образованием новых пар. При этом происходит обмен особями между разными популяциями. Он же имеет место и при сезонных миграциях, иногда достигающих сотен километров. Звери идут поодиночке или группами по 3-4 (Капланов 1935). Обмен особями вероятен на местах зимовок, куда собираются звери, живущие летом в далёких друг от друга местах (см. Насимович 1955, рис. 17, с. 174). Как и у северных оленей, у лосей известно существование кочевых и оседлых групп в одном и том же

районе. По реке Малая Сосьва часть зверей живёт оседло, а другие на зиму переходят из низовий в верховья. Из бассейна реки Демьянка лоси на зиму уходят к югу на 300 км (до Иртыша), а часть остаётся на месте. Зимовавшие на реке Туртас лоси встречались здесь с местной популяцией. Это создаёт ещё одну возможность межпопуляционного обмена особями (Капланов 1935; Насимович 1955).

Сайга *Saiga tatarica* имеет высокоразвитую стадность и широкие сезонные миграции. Однако в благоприятные (влажные и малоснежные) годы по крайней мере часть зверей живёт оседло. В период гона и спаривания сайги держатся гаремами в 5-50 голов. Молодые в это время ходят отдельными стадами в десятки и сотни голов. После гона самки с присоединившимися молодыми образуют крупные стада, а самцы держатся около них группами по 5-10 голов. К концу марта – апрелю сайги идут на определённые места родов. Иногда самки рожают разобщено и в разных местах, но большинство образует группы, иногда крупные, и родит телят на определённых участках – обычно на равнинах с западинами. Плотность рожающих самок при этом может достигать 3-30 на 1 га, а общее число – нескольких тысяч (низовья Волги). В Казахстане родовые скопления меньше: от 15-20 до 150-200 самок на одном месте. Иногда места родов меняются, перемещаясь на десятки километров.

После родов звери начинают кочёвку; иногда она совершается огромными стадами. На Правобережье низовьев Волги в засушливом 1957 году около 150-200 тыс. сайгаков (самки с молодыми и новорождёнными) с мест родов пошли к юго-западу, занимая площадь 300 км², и передвинулись за 8 дней на 200-250 км. Позднее в этом же направлении прошли несколько тысяч преимущественно самцов. Достигнув Маныча и Егреньей, звери ненадолго задержались и продолжали передвигаться на запад, а позднее – на северо-восток. При этом на местах родов остались отдельные стада по несколько сот голов. Другая группа стад сайгаков в 1957 году с мест родов ушла к Сарпинским озёрам, образовав там скопление примерно в 100-120 тыс. голов. После дождей в июле такие скопления распались на мелкие стада и рассеялись по всей степи. Скопление в 100-150 тыс. голов на северо-западе уже к концу мая перешло к югу от Сарпинских озёр, продвинулось южнее до Холхуты, где и держалось всё лето на площади 20 тыс. км². Скопление в 30-40 тыс. сайгаков паслось на Чёрных Землях, к востоку от Адыко. На правом берегу Кумы всё лето держались небольшие стада сайгаков (Банников и др. 1961). Влажным же летом 1958 года в Прикаспии повсеместно встречались одиночные самки с молодыми и небольшие стада по 5-10 (редко более) особей.

Сложная картина популяционной структуры этого вида отчётливо вырисовывается в этом описании. Недостаток удобных для родов мест

в северо-западном Прикаспии при высокой численности привёл к огромной концентрации сайгаков. Эти нестойкие объединения при первой возможности распадались на более мелкие стада и отдельные группы, вновь объединявшиеся лишь при дальних переходах. Интересно, что рядом с кочующими существуют и оседлые группы, держащиеся на тех же территориях.

Такая картина во многих деталях близка к существующей у других копытных, например, у северных оленей. Основной обмен между популяциями и здесь происходит при сезонных миграциях, но не менее важное значение, видимо, имеет и расселение молодняка при его подрастании. Как показало мечение телят в Казахстане, они расходятся во всех направлениях, «перемешивая» разные географические популяции настолько интенсивно, что их разграничение ставится под сомнение (А.А.Слудский, устн. сообщ.). Между тем, взрослые сайгаки, как правило, совершают упорядоченные передвижения по более или менее определённым маршрутам.

Популяции птиц

Некоторые виды врановых птиц *Corvidae*, сравнительно хорошо изученные в отношении внутривидовой структуры, показывают далеко идущее сходство с разобранными выше примерами разных млекопитающих. Колониальные гнездовья грачей *Corvus frugilegus* – «грачевники» с прилежащими кормовыми участками как правило используются только местными птицами (элементарной популяцией). Однако строгой изоляции не существует, и по периферии кормовые участки соседних колоний могут налегать друг на друга. После вывода птенцов обитатели разных грачевников объединяются в стаи из сотен и даже тысяч птиц (особенно в богатых запасами корма долинах крупных рек). Такие стаи ночуют совместно, т.е. представляют достаточно тесные объединения, и, помимо грачей, часто включают ворон *Corvus corone*, галок *Corvus monedula* и некоторых других птиц. В отдельных случаях в такие стаи объединяется население очень крупных территорий, и они должны рассматриваться как популяции крупных рангов (рис. 4). Возможности межпопуляционного обмена особями существуют на всех уровнях популяционной организации. Они связаны как с образованием общих стай и ночёвок, так и с сезонными миграциями, в ходе которых стаи то распадаются на местах остановок, то вновь объединяются при перелётах.

Одиночно гнездящиеся обыкновенные вороны *Corvus corone cornix* после вылета молодых образуют группы по 7-15 (реже 20-25) птиц из нескольких, гнездовавших по соседству семей. По поведению среди них легко различить отдельные выводки. При возникновении более крупных стай во время перелёта такие группы сохраняют свою отно-

сительную самостоятельность, и их можно рассматривать как популяционные парцеллы (парцеллярные группировки).

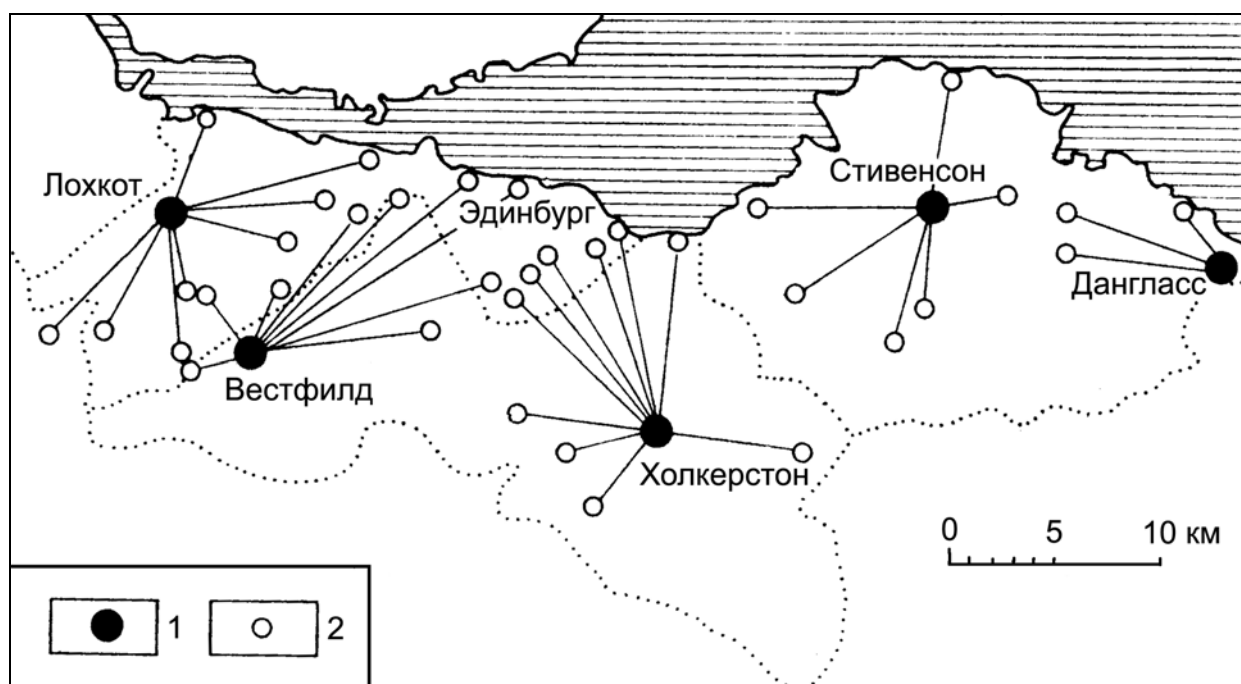


Рис. 4. Места объединённых ночёвок (1) грачей *Corvus frugilegus* из разных грачевников (2). Пример объединения элементарных популяций в местные. Шотландия, 1946/47 г. (по: Munro 1948).

Мигрирующие серые вороны при сезонных перелётах образуют ещё более крупные стаи в сотни и тысячи птиц. При достижении мест зимовок она обычно распадается на свои составные части – местные популяции, рассеиваясь при этом на значительной территории и перемешиваясь с местным оседлым населением ворон. Сложившиеся внутривидовые связи и различия стереотипов поведения, так же как и особенности звуковой и другой сигнализации, препятствуют распадению популяционных группировок и изолируют популяции друг от друга, но не исключают, видимо, присоединения к чужим группам отбившихся одиночек. Такие возможности иллюстрируют наши наблюдения за динамикой зимующих под Москвой (Ленинские Горы) популяций серых ворон (рис. 5).

Ранней осенью в оседлой популяции имелись только относительно мелкие группировки – преимущественно выводки и парцеллы, но значительная доля принадлежала и одиночкам. С октября появились крупные стаи прилетевших с севера птиц, резко отличавшихся поведением (крикливостью и суетливостью). В конце ноября – декабре крупные стаи разбились на более мелкие. Большинство из них совершали регулярные перелёты с мест ночёвок на места кормёжек. В то же время мелкие группы местных ворон продолжали занимать свои территории, ведя почти оседлый образ жизни. Доля таких групп увеличивалась, тогда как доля стай средней величины сокращалась. Всё

это можно объяснить не только распадением прилётных стай на составные части, но и частичным перемешиванием оседлых и прилётных ворон. Разумеется, строгое доказательство этого может быть получено лишь путём мечения птиц, но его вероятность доказывается существованием многочисленных гибридов, легко наблюдаемых, например, в Приаралье (Казахстан), где на места обитания чёрной формы осенью и зимой прилетают с севера серые вороны.

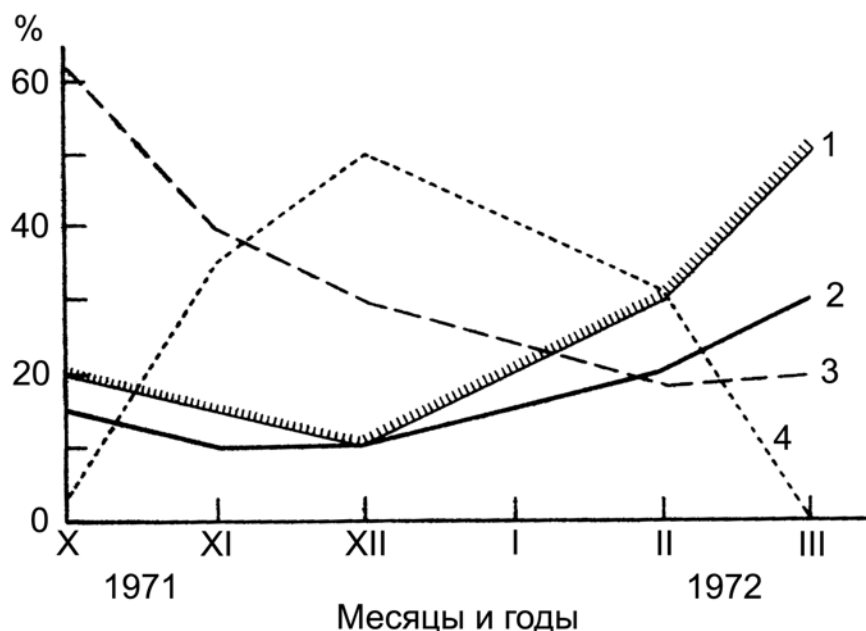


Рис. 5. Изменение характера группировок ворон *Corvus corone cornix* под Москвой (Ленинские Горы) в осенне-зимне-весенние месяцы. Оригинал.
1 — пары, 2 — одиночки, 3 — группы в 3-20 птиц, 4 — группы из 20 и более птиц.

Таким образом, оба вида врановых с резко отличным образом жизни и популяционной организацией имеют общие черты внутривидовой структуры — существование сложной иерархии соподчинённых популяций и наличие закономерных межпопуляционных связей, обслуживаемых механизмами, имеющими много общего с межпопуляционными связями млекопитающих. Можно думать, что изучение аналогичных явлений в других группах млекопитающих и в разных отрядах птиц даст новые подтверждения существования общих принципов внутривидовой организации и механизмов, обеспечивающих целостность вида у высших позвоночных.

Заключение

Проведённый обзор показывает, что внутривидовая структура определяется образом жизни, преимущественно характером питания и способом использования пищи. Она специфична для вида и соответствует занимаемой им экологической ниши. Но есть общие особенности у видов, живущих одиночно, колониально и стадами, у оседлых, номадов

и мигрантов. Есть, наконец, единая основа внутривидовой структуры — её системная организация: вид как целостная система распадается на иерархически соподчинённые подсистемы. Характерной особенностью высших позвоночных служит сложность этой иерархии.

В ней принято различать этологический и пространственный аспекты структуры. Выражением первого служит так называемая «социальная организация» популяции, объединение особей на основе общения в пары, семьи, парцеллы, колонии и колониальные поселения, стаи, стада. Территориальные объединения называют популяциями; они могут быть разных рангов и находиться в иерархической зависимости, последовательно объединяясь во всё более крупные единицы, до вида включительно, являющегося популяцией высшего ранга (Allee *et al.* 1949; Майр 1968). Нетрудно показать, что различия этологического и популяционного аспектов структуры в значительной степени условны. Элементарные объединения (семьи и популяционные парцеллы) часто привязаны к определённым территориям, тогда как некоторые популяции меняют места обитания по ходу жизненного цикла (мигрирующие виды рыб, птиц, млекопитающих) и в связи с изменениями условий существования (особенно пустынные саранчовые). В то же время крупные стада и стаи мигрирующих рыб, птиц и млекопитающих, в которых согласованность поведения животных высока, включают население обширных территорий и, в сущности, представляют независимые географические популяции. С другой стороны, колониальные поселения пищух *Ochotona*, сусликов и сурков, как и колониальные гнездовья многих птиц, состоящие подчас из тысяч особей, с отчётливыми аудио-визуальными связями и согласованным поведением, связаны с определённой территорией. В конечном счёте, нет принципиальных различий между поселениями постоянно оседлых животных, ведущих одиночный образ жизни, колониальными поселениями с высоким уровнем общения сочленов и стадами или стаями регулярно мигрирующих животных. Это лишь разные способы освоения территории и обеспечения размножения.

Системная организация вида — это основа подвижности видовых структур, способности приспосабливаться к меняющимся условиям существования. Лежащие в её основе механизмы противоречивы. Образование группировок особей расчленяет вид на части — относительно самостоятельные группы, а их приспособление к местным условиям неизбежно усиливает изоляцию. Подвижность и перемещения животных нарушают эту изоляцию. Обмен особей между популяциями обеспечивает своеобразное «соревнование популяций», превращающее обычно узко адаптивные «микроэволюционные» процессы в выработку адаптаций широкого значения — «макроэволюцию» (Шмальгаузен 1968).

Основой образования группировок служит сигнализация животных, их общение. Установление связей между индивидами – основа группирования и механизм поддержания целостности группировки. Последняя укрепляется вырабатываемыми в ходе общения специфическими особенностями сигнализации и стереотипа поведения. Важным элементом устойчивости служит образование «сигнального поля» группы (Наумов 1973). Химическое поле группы «закрепляет» за ней определённую территорию; оно состоит из складывающегося при общении «группового» запаха, территориальной системы пахучих меток и следов. Оптическое поле представлено визуальными метками, тропами и другими оптическими сигналами; акустическое поле – системой звуковых сигналов. Накладываясь одно на другое, эти поля образуют общее сигнальное поле группы (Наумов, Гольцман 1972). Сигнальное поле и непосредственное общение сочленов обеспечивает гомеостаз и укрепляет целостность группы, но одновременно разобщает соседние группы.

Изолирующие механизмы развиваются и на других уровнях – между популяциями разного ранга. Они также представлены особенностями общения (различиями в ольфакторной, оптической, акустической и других видах сигнализации) и образованием сигнальных биологических полей на территории каждой популяции. Популяционные различия в химической, акустической, оптической и других видах сигнализации в виде так называемых «говоров», «наречий» и «диалектов», развивающихся в разных «языках» животных (акустическом, оптическом, химическом) достаточно известны (Marler, Hamilton 1967; Eibl-Eibesfeldt 1970; Ильичёв 1972; Наумов и др. 1967; Шовен 1972; Наумов 1973). Складываются и популяционные стереотипы поведения, на низших уровнях препятствующие, а на высоких даже исключаящие общение животных (Майр 1968). Нет сомнения, что такая изоляция имеет адаптивное значение, закрепляя приспособления к местным условиям, но она же снижает возможности аккумуляции адаптивных приобретений разных популяций.

Противовесом служит развитие межгрупповых и межпопуляционных связей. В отличие от механизмов изоляции, работающих непрерывно, межпопуляционные связи возникают, как правило, периодически, а для популяций высокого ранга даже эпизодически, что и даёт право называть такие популяции независимыми (относительно).

Основная форма межгрупповых связей – расселение созревающей молоди, принимающее разные формы и размеры, а в годы подъёмов численности превращающееся в выселения масс животных на большие расстояния (налёты саджи *Syrrhaptes paradoxus* и кедровок *Nucifraga caryocatactes*, миграции леммингов и белок). Расселение обычно сопровождается возникновением в менее благоприятных биотопах

временных поселений, пополняемых при очередном расселении и существующих за счёт такого механизма подчас длительное время. Эти разреженные поселения, обычно слабо организованные, играют, однако, важную роль соединительных звеньев между устойчивыми (основными) поселениями. По преимуществу образованные молодёжью, они не только связывают мелкие популяции в более крупные поселения и служат их резервом, но одновременно являются ареной особенно напряжённой работы естественного отбора. Именно там могут встречаться особи разных популяций, образовывать смешанные пары и обеспечивать обмен генами. К сожалению, изучению этих поселений и их динамики уделяется незаслуженно малое внимание, хотя, видимо, именно здесь происходит сопоставление адаптивных приобретений соседних популяций, ведущее к обогащению генофонда вида.

Обмен особями между популяциями сезонно мигрирующих животных (перелётных птиц, многих копытных, ластоногих и китов) происходит преимущественно во время сезонных миграций. И здесь можно отметить изменения его интенсивности соответственно колебаниям численности животных. Для копытных и ластоногих показано уменьшение протяжённости миграций и даже их полное прекращение при прогрессирующем снижении численности. Это сопровождается пространственным разобщением, а иногда и изоляцией отдельных популяций, подчас завершающейся их вымиранием (см. выше).

Особенно интенсивное перемешивание популяций происходит при изменениях маршрутов миграций. Они могут быть вызваны истощением пастбищ или какими-то экзогенными факторами (наводнениями, пожарами, засухой и т.п.). Подобные события вызывают массовые переселения оседлых видов, усиливая их межпопуляционный обмен. Последний ведёт не только к «соревнованию популяций» и «макроэволюции», но и к аккумуляции этологических особенностей, характеризующих популяции высоких рангов. Ежегодное взаимодействие на уровне элементарных и местных популяций ведёт к выработке специфического для них стереотипа поведения, формирования популяционных особенностей сигнализации и образованию соответственного биологического сигнального поля. Последнее включает территориальную систему убежищ, следов и троп, визуальных и ольфакторных меток и той общей «звуковой сети», на которых базируется система общения в популяции данного ранга (Наумов 1971, 1973).

Периодический или эпизодический межпопуляционный обмен на уровне независимых популяций способствует формированию особенностей сигнализации и соответственно сигнальных полей, отличающих популяции этого ранга. Благодаря тому, что теснота связей и общения внутри каждой такой популяции гораздо интенсивнее межпопуляционного общения, различия популяций на этом уровне часто достигают

размеров, тормозящих общение особей. Конкретное изучение «функциональной морфологии вида»: его популяционной структуры и организации, механизмов изоляции и средств связи, обуславливающих взаимодействие популяций (механизмов целостности вида), имеет не только теоретический, но и практический интерес. Оно может открыть новые возможности и средства воздействия на популяции.

Литература

- Банников А.Г., Жирнов Л.В., Лебедева Л.С., Фандеев А.А. 1961. *Биология сайгака*. М.: 36-141.
- Беклемишев В.Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **65**, 2: 41-50.
- Бибииков Д.И. 1967. *Горные сурки Средней Азии и Казахстана*. М.: 1-182.
- Большаков В.Н. 1972. *Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям*. М.: 9-159.
- Бурделов А.С., Касаткин Б.М. 1958. Основные предпосылки к прогнозированию численности больших песчанок // *Тр. Среднеазиат. противочумн. ин-та* **4**: 181-188.
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н. 1956. Эколого-географические особенности распространения и территориального распределения большой песчанки в северном Приаралье // *Тр. Среднеазиат. противочумн. ин-та* **3**: 3-28.
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н. 1973. Многолетняя динамика численности большой песчанки в Северном Приаралье // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **78**, 1: 17-34.
- Друри Н.В. 1949. *Дикий северный олень*. Л.: 1-79.
- Дубинин Н.П. 1966. *Эволюция популяций и радиация*. М.: 1-707.
- Дубровский Ю.А., Кучерук В.В. 1971. Пространственная структура среднеазиатско-казахстанской части ареала большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // *Зоол. журн.* **50**, 2: 173-183.
- Дубянский М.А. 1963. Типы поселений большой песчанки и их эпидемиологическое значение в Приаральских Каракумах // *Зоол. журн.* **42**, 1: 151-159.
- Ильичёв В.Л. 1972. *Биоакустика птиц*. М.: 1-253.
- Исаков Ю.А. 1963. *Ареал и популяции у птиц и млекопитающих*. Автореф. дис. док. биол. наук. М.: 1-36.
- Капланов Л.Г. 1936. Биология и промысел лося в бассейне р. Демьянки // *Лось и его промысел*. М.: 103-124.
- Капланов Л.Г. 1948. Тигр, изюбрь, лось // *Материалы к познанию фауны и флоры СССР* **14** (29): 1-128.
- Карасёва Е.В. 1960. Особенности стациального распределения обыкновенной полёвки и значение различных стаций в её жизни в центральных областях РСФСР // *Фауна и экология грызунов*. М., **6**: 27-54.
- Кирис И.Д. 1973. *Белка*. Киров: 1-447.
- Кошкина Т.В. 1957. Сравнительная экология рыжих полёвок в северной тайге // *Фауна и экология грызунов*. М., **5**: 3-64.
- Кошкина Т.В. 1970. О факторах динамики численности леммингов // *Фауна и экология грызунов*. М., **9**: 11-55.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.
- Миддендорф А.Ф. 1869. *Путешествие на север и восток Сибири*. СПб, **2**, 5.

- Насимович А.А. 1955. *Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР*. М., 1-383.
- Насимович А.А., Новиков Г.А., Семёнов-Тян-Шанский О.И. 1948. Норвежский лемминг // *Фауна и экология грызунов*. М., 3: 203-260.
- Наумов Н.П. 1933. *Дикий северный олень*. М.: 1-72.
- Наумов Н.П. 1948. *Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов*. М.: 1-204.
- Наумов Н.П. 1954. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // *Зоол. журн.* 33,2: 268-289.
- Наумов Н.П. 1963. *Экология животных*. 2-е изд. М.: 1-618.
- Наумов Н.П. 1965. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // *Журн. общ. биол.* 26, 6: 625-633.
- Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // *Зоол. журн.* 46, 10: 1470-1485.
- Наумов Н.П. 1971. Пространственные структуры вида млекопитающих // *Зоол. журн.* 50, 7: 965-980.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // *Журн. общ. биол.* 34, 5: 808-817.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е. 1972. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // *Успехи совр. биол.* 73, 3: 427-443.
- Наумов Н.П., Касаткин Т.М. 1963. *Организационно-методические указания по истреблению больших песчанок с целью оздоровления территории от чумы*. М.: 1-19.
- Наумов Н.П., Лобачёв В.С., Смирин В.М. 1972. *Рекомендации по оздоровлению среднеазиатского равнинного (пустынного) очага чумы*. М.: 1-100.
- Наумов Н.П., Лобачёв В.С., Смирин В.М., Дмитриев П.П. 1972. *Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах*. М.: 1-404.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д., Протасов В.Р. 1967. Средства общения у животных и их моделирование // *Вопр. бионики*. М.: 419-445.
- Огнев С.И. 1940. *Звери СССР и сопредельных стран*. М.; Л., 4.
- Паллас П.С. 1773. *Путешествие по разным провинциям Российской Империи*. СПб.
- Пантелеев П.А. 1968. *Популяционная экология водяной полёвки и меры борьбы*. М.: 1-236.
- Попов В.А. 1968. К вопросу о биотопических популяциях // *Природные ресурсы Волжско-Камского края*. Казань: 5-15.
- Ротшильд Е.В. 1966. Методика среднемасштабного картирования поселений больших песчанок при изучении природной очаговости чумы // *Зоол. журн.* 45, 5: 751-763.
- Ротшильд Е.В. 1968. География поселений больших песчанок и природная очаговость чумы в северном Приаралье // *Грызуны и эктопаразиты*. Саратов: 173-181.
- Салмин Ю.А. 1938. К экологии маньчжурской или уссурийской белки // *Тр. Сихотэ-Алинского заповедника* 2.
- Слудский А.А., Варшавский С.Н., Исмагилов К., Капитонов В.И., Шубин И.Г. 1969. *Млекопитающие Казахстана*. Алма-Ата, 1, 1.

- Смирин В.М. 1962. Поселения больших песчанок на древнеаллювиальных равнинах Северных Каракумов // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **67**: 159.
- Тимофеев В.В. 1947. *Белка и беличий промысел*. Иркутск: 1-57.
- Формозов А.Н. 1936. Миграции обыкновенной белки в СССР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **3**: 97-164.
- Шварц С.С. 1967. Популяционная структура вида // *Зоол. журн.* **46**, 10: 1456-1469.
- Шварц С.С. 1969. *Эволюционная экология животных*. Свердловск: 1-198.
- Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции*. М.: 1-417.
- Шовен Р. 1972. *Поведение животных*. М.: 1-481.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Schmidt K.P. 1949. *Principles of Animal Ecology*. Philadelphia; London: 1-837.
- Darling F. 1937. *A Herd of Red Deer: a Study of Behaviour*. London.
- Eibl-Eibesfeldt L. 1970. *Ethology: the Biology of Behaviour*. Winston: 1-464.
- Kalela O. 1963. Zum Vergleich der Wanderungen die Wald- und Berglemmings // *Arch. Soc. Vanamo* **18**. Suppl.
- Kelsall J.P. 1968. *The Migratory Barren-ground Caribou of Canada*. Ottawa: 1-325.
- Dove V.P. 1966. Observation of the dispersal of red deer on Rhum // *Symp. Zool. Soc. London* **18**, AP: 211-228.
- Marler P., Hamilton W.J. 1967. *Mechanisms of Animal Behaviour*. New York: 1-772.
- Munro J.H.B. 1948. Rook roosts in Lothians, winter 1946/47 // *Scot. Nat.* **60**.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск **576**: 1024-1027

Долговременные наблюдения за распределением и встречаемостью белой куропатки *Lagopus lagopus* в Нижнесвирском заповеднике зимой

В.А.Ковалёв

Нижнесвирский государственный природный заповедник,
Лодейное Поле, Ленинградская область, 187700, Россия

Поступила в редакцию 18 июня 2010

После существенного снижения численности в 1950-1970-х годах белая куропатка *Lagopus lagopus* стала в Ленинградской области достаточно редкой птицей (Мальчевский, Пукинский 1983). Обитающий у нас среднерусский подвид *L. l. rossicus* Serebrowski 1926 занесён в Красные книги Российской Федерации и Ленинградской области.

В начале второй половины XX столетия зимние стаи белых куропаток на правобережье нижнего течения Свири насчитывали обычно 20-30 птиц (Носков и др. 1981). В настоящее время в Нижнесвирском

заповеднике белая куропатка немногочисленна (Ковалёв и др. 1996). Учитывая продолжающуюся депрессию численности вида в регионе, в 1986-2010 годах были собраны материалы по зимнему распределению и численности белой куропатки на территории заповедника, где исключена всякая хозяйственная деятельность, а действие антропогенного фактора сведено к минимуму. Данные собирались с начала декабря по конец марта. Помимо наблюдений автора, для оценки величины зимних стай использованы карточки встреч белых куропаток за период с 1980 по 2009 год, заполняемые службой охраны заповедника для «Летописи природы».

Таблица 1. Динамика встречаемости белой куропатки в 1991-2010 годах в Нижнесвирском заповеднике по данным зимних маршрутных учётов

Год	Число встреч на 10 км маршрута	Год	Число встреч на 10 км маршрута
1991	0.4	2001	0.7
1992	1.5	2002	0.5
1993	0.3	2003	0.3
1994	0.5	2004	0.5
1995	Нет данных	2005	0.3
1996	1.3	2006	0.1
1997	0.4	2007	Нет данных
1998	0.3	2008	Нет данных
1999	0.9	2009	0.6
2000	0.4	2010	0.5

С установлением постоянного снежного покрова белые куропатки смещаются на окраины обширных верховых болот, начинают появляться на полянах, оставшихся на местах бывших деревень, на заброшенных полях, по берегам Свири и Ладожского озера. Начиная со второй половины декабря подавляющее большинство встреч куропаток приходится на участки с зарослями ив *Salix* spp. Обширных открытых болот в северной и южной части заповедника эти птицы избегают. Остающиеся в редколесье по краю болот особи на протяжении зимы широко перемещаются и не придерживаются определённых мест. В то же время белые куропатки, перекочевавшие на поляны, к берегу Ладоги или Свири, часто всю зиму проводят на достаточно ограниченных территориях, которые используются птицами в качестве места зимовки из года в год, иногда на протяжении десятилетий. Как правило, на локальных участках на протяжении зимы держится одна стая куропаток, но когда птицы начинают концентрироваться в наиболее кормных местах, то две или более стай могут объединяться. Так, в ивняках на месте деревни Гнильно в 1986 году весь январь и первую половину февраля держалось 6 белых куропаток, а 17 февраля стая увеличилась

до 11 птиц. В начале апреля сборная стая распалась, и на месте зимовки осталось 2 птицы.

Количество белых куропаток, зимующих в одном месте, сильно колеблется из года в год. Так, на поляне в районе бывшей деревни Гумбарицы в 2002 году всю зиму держалось 14 куропаток, в 2003 году их здесь вовсе не было, а в 2004 году зимовало 3 птицы. Зимние маршрутные учёты показали, что встречаемость куропаток на 10 км маршрута в заповеднике в целом не отличается от данных, полученных для юга Карелии (Данилов и др. 2002). Отмечены существенные межгодовые колебания встречаемости (табл. 1). В 2001-2010 годах число встреч белых куропаток при проведении зимних маршрутных учётов в целом несколько снизилось по сравнению с периодом 1991-2000 годов. Уменьшилась в 2000-2009 годах и средняя величина зимующих стай куропаток (табл. 2).

Таблица 2. Изменение средней величины зимующей стаи белых куропаток за период с 1980 по 2009

Период наблюдений	Число встреченных стай	Средняя величина стаи	Пределы числа птиц в стае
1980-1989	169	5.1	1-30
1990-1999	71	5.7	1-40
2000-2009	67	3.9	1-15

Со временем часть территорий может утрачивать свое значение как места зимовки белой куропатки. К 2009 году эти птицы перестали зимовать на берегу Свири в районе залива Гатрома, на части побережья Ладоги, на полях в окрестностях деревень Ковкиницы и Горка. Не каждый год отдельные особи остаются на зимовку на лугах в верхней части Лахтинского залива и в районе Гумбариц. Причины тому разные. Ивняки, протянувшиеся узкой полосой по берегу Свири, выросли, и их почки и молодые побеги стали недоступными для куропаток. Берег Ладоги в северной и южной части заповедника быстро зарастает густым тростником, зарослей которого белые куропатки избегают. Сокращение зимней численности куропаток в южной части заповедника и в окрестностях Горки и Ковкиниц совпало с увеличением поголовья лося *Alces alces*, мигрирующего сюда на зимовку в основном из соседних районов Карелии. Лоси, попадая в места, где не ведётся рубка леса и нет зарастающих вырубок, сильно объедают иву и, вероятно, существенно снижают запасы зимнего корма белой куропатки.

Многолетние учёты в Нижнесвирском заповеднике показывают, что встречаемость белой куропатки в зимний период продолжает оставаться на низком уровне. Сокращается число мест постоянных зимовок белых куропаток на правобережье нижнего течения Свири.

Литература

- Данилов П.И., Хелле П., Белкин В.В., Викман М., Ермолаев В.Т., Якимов А.В., Блюдник Л.В., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. 2002. *Распределение и численность охотничьих зверей и тетеревиных птиц в Восточной Фенноскандии*. Петрозаводск: 1-18.
- Ковалёв В.А., Кудашкин С.И., Олигер Т.И. 1996. *Кадастр позвоночных животных Нижнесвирского заповедника (аннотированные списки видов)*. СПб: 1-46.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана*. Л., 1: 1-480.
- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И. 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // *Экология птиц Приладожья*. Л.: 3-86.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск 576: 1027-1030

Варакушка *Luscinia svecica* на Западном Алтае

Б.В.Щербаков, Л.И.Щербакова

Союз охраны птиц Казахстана, проспект Ушанова, д. 64, кв. 221,
Усть-Каменогорск, 492024, Казахстан. E-mail: biosfera_npk@mail.ru

Поступила в редакцию 29 мая 2010

Варакушка *Luscinia svecica* – обычный гнездящийся вид, спорадически распространённый как в предгорной, так и в горной части Западного Алтая (Кузьмина 1948, 1953, 1970; Щербаков, Березовиков 2005; Березовиков и др. 2007). Для гнездования избирает сырые кустарниковые луга в пойме Иртыша и Убы. В поясе предгорных степей вдоль речек и ручьёв, где для этого вида вполне подходящие условия, варакушка не найдена. Как исключение, 25 июня 1969 самка варакушки была замечена в зарослях у небольшого ручья в старом саду в западных отрогах Ульбинского хребта восточнее Усть-Каменогорска (сад Вистениуса-Панкратьева, 500 м над уровнем моря). В верхнем течении Чёрной Убы наблюдалось гнездование по пойменным болотам и кочкарниковым лугам с ивняками в горно-таёжном поясе на высоте 1500-1600 м н.у.м. (Щербаков, Березовиков 2005). Более обычна варакушка у верхней границы леса по кустарниковым тундрам из карликовых берёзок и ив, мозаично покрывающих массивами водоразделы алтайских хребтов, где заходит до 2000-2100 м н.у.м.

Весной варакушки прилетают во второй половине апреля. Первыми появляются самцы, отмеченные в окрестностях Усть-Каменогорска 14 апреля 1974, 17 апреля 1969, 21 апреля 1966, 26 апреля 1968. Пер-

вых самок здесь же встречали 5 мая 1955, 13 мая 1973 и 14 мая 1963. В горно-таёжном поясе у Лениногорска (Риддера) их прилёт зарегистрирован 21 апреля 1970. В альпийском поясе появляются позднее, в мае, по мере таяния снегов. Замечено, что в высоких поясах гор варакушки появляются парами, которые, видимо, они образуют находясь в нижних поясах гор, то есть до времени, когда на водоразделах устанавливаются подходящие температуры. Так, 26 мая 1972 в высокогорном поясе Ивановского хребта, когда ущелья и северные склоны гор были ещё забиты снегом, а проталины появились только по склонам южной экспозиции, варакушки встречались уже парами; 12-13 июня 1975 в условиях поздно наступившей весны в высокогорье варакушки вообще не встречались. У добытого 12 июня 1971 самца в урочище «Медвежья тропа» на северном склоне Ивановского хребта (2100 м н.у.м.) Семенники имели размеры 6×4 и 5×5 мм.

Гнёзда устраивают на земле в небольших углублениях – под нависающими кустиками травы, кустарников, в понижениях почвы и под кочками. Осмотренные 12 гнёзд варакушек были построены из сухих тонких стеблей и листьев злаков, листьев осок. В высокогорном поясе основным строительным материалом служат мох, кусочки коры кустарников. Размеры 3 гнезд, см: наружный диаметр 10-20 (в среднем 11.5), диаметр лотка 5.5-8.0 (6.6), глубина лотка 4-6 (6.1). Средняя величина кладки 5 яиц. Размеры 26 яиц, мм: 18-20×14-16, в среднем 21.6×14.0. Масса сильно насиженных яиц ($n = 4$) – 2 г.

Сроки гнездования заметно растянуты. У села Берёзовка на Иртыше 6 мая 1974 Н.Н.Березовиков отметил спаривание варакушек, а 1 июня около Усть-Каменогорска В.В.Хроков нашёл гнездо, в котором находился один птенец примерно недельного возраста и неоплодотворённое яйцо (Березовиков и др. 2007). У села Прапорщиково на Иртыше 3 июня 1972 в гнезде было 5 птенцов в возрасте 4-5 сут. Наиболее поздние сроки гнездования у Шемонаихи приводит М.А.Кузьмина (1948): 28 июля 1947 в гнезде было 5 хорошо оперённых птенцов.

В горно-таёжном и альпийском поясах (1700-2100 м н.у.м.) на хребтах Линейском, Ивановском, Ульбинском и Холзуне нами найдено в общей сложности 18 гнёзд варакушки. Наиболее ранние сроки гнездования пришлись на конец мая, то есть примерно на 3 недели позже, чем на степной окраине (400-500 м н.у.м.). Из трёх гнёзд, обнаруженных 4-6 июня 1974 у Верх-Берёзовского водохранилища на Ульбинском хребте (1700-1900 м), два содержали по 2 свежих яйца и в одном было 6 свежих яиц. В гнезде, найденном на Выше-Ивановском пике (Ивановский хребет, 2000 м), 10 июня 1968 было 5 слегка насиженных яиц. В Райской долине (1900 м) между истоками Барсука, Белой и Черной Убы 28 июня 1973 в гнезде было 5 слепых птенцов. На горе Крестовой (Ивановский хребет, 2000 м н.у.м.) 2 июня 1968 в гнезде

находились 5 хорошо оперённых птенцов. Наиболее позднее нахождение гнёзд с птенцами пришлось на 17 июля 1974 у восточной оконечности Линейского хребта (2000 м) в Райской долине (5 оперённых птенцов) и 20 июля 1973 там же, но у восточной оконечности Ивановского хребта (2100 м) – 5 хорошо оперённых птенцов. Взрослые, как было замечено, собирали корм для птенцов у кромок снежников. Наиболее позднее токование самцов в урочище «Медвежья тропа» (Ивановский хребет, 2000 м) наблюдалось ещё 11 и 12 июля 1970. На степной окраине Алтая первые слётки отмечались 18 июня 1974 в пойме Убы у села Убинское и 5 июля 1969 на Иртыше ниже Усть-Каменогорска. Молодой самец варакушки, приступивший к линьке, был добыт 10 июля 1973 в устье реки Убы. Семьи с молодыми отмечены 2 июля 1974 и 19 июля 1973 у истоков Белой и Черной Убы (1850-2000 м). Slётки, только что оставившие гнёзда, наблюдались на склонах у восточной оконечности Линейского хребта (2000 м) 20 июля 1974, а у восточной оконечности Ивановского хребта 6 августа 1972 в зарослях карликовой берёзки отмечен выводок, опекаемый взрослыми птицами (Щербаков, Березовиков 2005). Самостоятельные молодые 25 июля 1971 встречены в пойме Убы у села Верх-Уба, а 26 июля добыт уже полностью перелинявший молодой самец. На горе Синюхе (Убинский хребет, 1800 м) 10 июля 1971 близ Лениногорска (Риддер) был пойман слёток, хвост которого достигал длины 15 мм. Slётки постарше встречались 18 июля 1971 в районе вершин «Три брата» (Ивановский хребет, 2100 м). Здесь выводки варакушек держались в зарослях кедрового стланика среди обширных каменистых россыпей – «корумов». Линяющие молодые добыты 4-5 августа 1972 в верховьях речки Палевой (Ивановский хребет, 1800-1900 м). Уже перелинявшие молодые наблюдались 11 августа 1973 в предгорьях Ульбинского хребта (500-700 м) у посёлка Аблакетка, восточнее Усть-Каменогорска.

Осенние кочёвки варакушек, переходящие в отлёт, начинаются с конца августа и длятся весь сентябрь. Последние особи отмечены в октябре. В это время они держатся преимущественно по пойменным зарослям рек. Так, 6 сентября 1971 варакушки наблюдались в долине Хамира у села Столбоуха. Многочисленными эти птицы были 12 сентября 1971 по реке Ульбе у села Тарханка, с 15 по 29 сентября 1955 и с 31 августа по 23 сентября 1956 в пойме Иртыша на окраине Усть-Каменогорска. Во это время они были здесь самыми многочисленными из мелких насекомоядных птиц. Так, 25 сентября 1973 Н.Н.Березовиков (устн. сообщ.) у села Берёзовки отмечал до 10 особей на 400 м культурного ландшафта. Наиболее поздние встречи варакушек в окрестностях Усть-Каменогорска: 2 октября 1955 и 1968, 12 октября 1965, 13 октября 1967, 14 октября 1955, 28 октября 1961. Уже в зимних условиях запоздавшая варакушка отмечена 3 ноября 1964.

В заключение отметим, что за прошедшие 15 лет в пойме Иртыша у Усть-Каменогорска, где велись систематические наблюдения, варакушки вообще перестали встречаться на гнездовье, хотя в 1950-1980 годах были здесь обычными птицами. Подобное явление произошло и с рядом других воробьиных птиц.

Л и т е р а т у р а

- Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В., Егоров В.А. 2007. Воробьиные птицы поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 2 // *Рус. орнитол. журн.* **16** (372): 1063-1094.
- Кузьмина М.А. 1948. Материалы по авифауне предгорий Западного Алтая // *Изв. АН КазССР. Сер. зоол.* **7**: 84-84-106.
- Кузьмина М.А. 1953. Материалы по птицам Западного Алтая // *Тр. Ин-та зоол.* **2**: 80-104.
- Кузьмина М.А. 1970. Род Варакушка – *Cyanosylvia* // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **3**: 618-628.
- Щербаков Б.В., Березовиков Н.Н. 2005. Птицы Западно-Алтайского заповедника // *Рус. орнитол. журн.* **14** (290): 507-536.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2010, Том 19, Экспресс-выпуск 576: 1030-1031

К распространению чёрного дрозда *Turdus merula* в Предуралье

Н.Д.Нейфельд, В.В.Теплов

*Второе издание. Первая публикация в 2009**

В конце XX – начале XXI века зарегистрированы первые находки чёрного дрозда *Turdus merula* в Печорском Приуралье, далеко за пределами его современной области гнездования (Бешкарёв и др. 1992; Нейфельд, Теплов 2000; Селиванова, Естафьев 2003). К настоящему времени получены дополнительные свидетельства расселения вида к северу вдоль западного макросклона Урала, а также новые данные о характере пребывания птиц. В настоящем сообщении приведены сведения, накопленные в ходе мониторинга авифауны района Печоро-Илычского заповедника за последние два десятилетия (1989-2008).

Первые залёты чёрного дрозда в верховья Печоры отмечены в 1989 году. В устье Большой Шайтановки в предгорном районе 30 апреля встретили стайку из 8 особей, одного самца добыли для научной кол-

* Нейфельд Н.Д., Теплов В.В. 2009. К распространению чёрного дрозда в Предуралье // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 128-129.

лекции. В том же году на стыке предгорного и горного районов в устье Большой Порожной 10 августа поймана в паутинную сеть взрослая самка чёрного дрозда. В 1990-е годы в заповеднике и по его речным границам зафиксировали 3 встречи. 29 апреля 1993 одиночного чёрного дрозда вместе с зябликами *Fringilla coelebs* отметили на верхнепечорском кордоне Собинская. 7 июня 1998 пару дроздов, самца и самку, первый раз встретили в бассейне Илыча, в его среднем течении, на кордоне Усть-Ляга. 11 июля 1998 одиночного самца, собиравшего корм на приусадебном огороде, впервые наблюдали в равнинном участке заповедника в посёлке Якша.

В 2000-е годы одиночных чёрных дроздов трижды отмечали в предгорьях на кордоне Шежим-Печорский: 10 августа 2001, 18 мая 2007 и 7 мая 2008. В 2006 году в равнинном районе дважды видели одиночных самок на окраине посёлка Якша: 22 апреля – у подкормочной площадки для птиц; 8 июня здесь же наблюдали птицу, разыскивавшую дождевых червей в компостной куче и улетающую с кормом в сторону реки. По всей видимости, гнездо с птенцами располагалось где-то неподалёку в густых приречных зарослях елового подроста или кустарниковой ольхи, но найти его не удалось. В 2008 году 20 и 21 мая в посёлке видели одиночного самца, собиравшего корм на лужайке вместе с рябинниками *Turdus pilaris*.

Зимой 2007/08 года зарегистрирован первый случай зимовки чёрного дрозда на Печоре в посёлке Троицко-Печорск. О необычной птице, которую раньше в этих местах никогда не встречали, нам сообщили работники лесхоза. Они представили несколько фотоснимков, на которых был запечатлён старый оранжевоклювый самец в кронах плодоносящих рябин у домов посёлка. По словам очевидцев, дрозд появился здесь 8 января и держался до конца месяца. Данный сезон был относительно мягким и отличался обильным урожаем рябины, значительная часть которого сохранялась до окончания зимы.

Литература

- Бешкарёв А.Б., Нейфельд Н.Д., Теплов В.В. 1992. Птицы // *Позвоночные животные Печоро-Илычского заповедника*. М.: 8-31.
- Нейфельд Н.Д., Теплов В.В. 2000. Птицы юго-восточной части Республики Коми // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 132-154.
- Селиванова Н.П., Естафьев А.А. 2003. К фауне птиц Приполярного Урала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 161-164.



