ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2012
XXI

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

753

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XXI

Экспресс-выпуск • Express-issue

2012 № 753

СОДЕРЖАНИЕ

987-996 Динамика численности белобровика *Turdus iliacus* и степень возврата птиц на места предыдущего гнездования в Карелии (по данным индивидуального мечения). Т.Ю.ХОХЛОВА, М.В.ЯКОВЛЕВА

996-997 Способы охоты сапсана *Falco peregrinus* в Южном Приморье. Ю.Н.НАЗАРОВ

998-1010 Жизненные формы и биологическое разнообразие животных. Д.А.КРИВОЛУЦКИЙ

1011 Первая встреча земляного дрозда *Zoothera dauma* в Алакольской котловине. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ

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

© Русский орнитологический журнал, 2012
Дата опубликования: 30 апреля 2012

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXI
Express-issue

2012 № 753

CONTENTS

987-996 Changes in the number and return rate in the redwing *Turdus iliacus* in Karelia (according to individual tagging). T.Yu.KHOKHLOVA, M.V.YAKOVLEVA

996-997 Hunting methods used by the peregrine falcon *Falco peregrinus* in southern Primorye. Yu.N.NAZAROV

998-1010 Life forms and animal diversity. D.A.KRIVOLUTSKIY

1011 First record of the scaly thrush *Zoothera dauma* in Alakol depression. N.N.BEREZOVIKOV

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2012

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **753**: 987-996*

Динамика численности белобровика *Turdus iliacus* и степень возврата птиц на места предыдущего гнездования в Карелии (по данным индивидуального мечения)

Т.Ю.Хохлова, М.В.Яковлева

Татьяна Юрьевна Хохлова. Институт биологии УРАН КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910, Россия. E-mail: hokhlova@karelia.ru
Марина Владимировна Яковлева. Государственный заповедник «Кивач», посёлок Кивач, Кондопожский район, Республика Карелия, 186220, Россия

Поступила в редакцию 18 апреля 2012

Несмотря на наличие у многих видов птиц выраженной тенденции к возврату взрослых особей на места предыдущего гнездования (Мальчевский 1974; Соколов 1991; Бардин 1993; Паевский 2008; и др.), часть особей и пар занимают в следующем году новые участки, даже если старые остаются свободными. Многолетние исследования в Карелии в заповеднике «Кивач» в 1979-2003 годах и на стационаре Института биологии КарНЦ РАН «Маячино» в 1979-1997 годах позволили проверить, насколько качество биотопов влияет на постоянство гнездовых территорий у белобровика *Turdus iliacus* – северного вида с полицикличным размножением.

Работы проводили на контрольных площадях с разным уровнем численности белобровиков, отражающим степень их привлекательности для данного вида, с использованием различных методов отлова и индивидуального мечения гнездящихся дроздов (Хохлова 2009). В «Киваче» контрольная площадка (24 га) была заложена вблизи жилой зоны на участке смешанного леса с высокой плотностью белобровика; поиск гнёзд с целью обнаружения окольцованных птиц, вёлся на расстоянии до 1.5 км от неё. На стационаре «Маячино» в восточном Приладожье работы проводили в субоптимальных для вида условиях, где численность белобровика была на порядок ниже, чем в «Киваче». Здесь под контролем находилась прибрежная полоса лесов (135 га), в пределах которой сухие вырубки, зарастающие хвойно-лиственными молодняками, перемежались с участками не вырубленного старого хвойного леса и небольшими влажными участками в поймах ручьёв и мелиоративных канав. На рубеже 1970-1980-х годов высота подроста на вырубках не превышала 1 м, в 2000-х годах эти насаждения превратились в «жердняки» 35-40-летнего возраста, полностью потеряв свою привлекательность для белобровика.

Белобровик – обитатель светлых разреженных лесов, приопушечной и прибрежной полос, кустарниковых зарослей, соседствующих с открытым ландшафтом. Повсеместно избегает густых спелых хвойных массивов и охотно поселяется в садах и городских парках. В Карелии этот дрозд обычен. На оптимальных по условиям площадках его плот-

ность доходит до 3-4 пар/га. В субоптимальных местообитаниях отдельные пары могут поселяться в нескольких километрах друг от друга. В Карелии, как правило, небольшие участки, плотно заселённые белобровиком, окружены большими массивами, где он отсутствует или имеет низкую гнездовую плотность. В результате её средние показатели для больших территорий, включающих разные биотопы, относительно невысоки. Так, по учётам в «Киваче», где старовозрастные леса слабо изменились на протяжении последних десятилетий, они колебались по годам от 0.4 до 2.6 пар на 1 км маршрута по (рис. 1 А, Б), составляя при пересчёте на площадь в среднем 15 пар/км². Средние показатели плотности для мозаичных лесов островного Заонежья составили 28-30 пар/км². В хвойно-лиственных молодняках Прионежья они колебались от 9 до 26 (Зимин, 1976). В парках Петрозаводска средняя плотность 5.4, г. Сортавалы – 25.1 км² (Сазонов, 1990). В северной Карелии средняя гнездовая плотность – 9.5 пар/км², хотя в оптимальных местообитаниях (заросли кустарников) даже на Кольском полуострове она может достигать 120 пар/км² (Шутова и др. 1993).

А *Б*

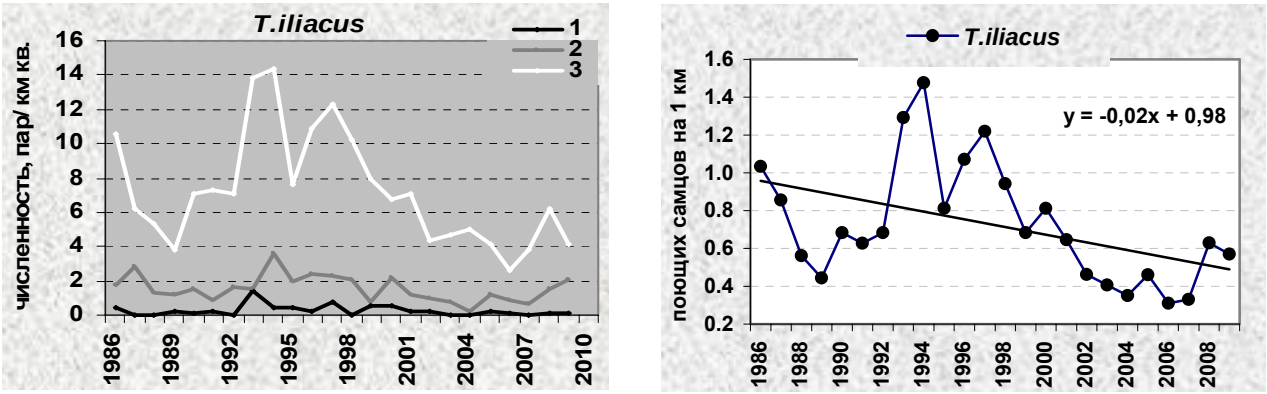

Рис. 1. Численность белобровика *Turdus iliacus* в лесах разного типа в заповеднике «Кивач». *А:* 1 – сосняки, 2 – ельники, 3 – лиственные и смешанные леса; *Б:* все биотопы

В период наших исследований гнездовая плотность белобровика в Карелии, в том числе в оптимальных местообитаниях заповедника «Кивач» (Яковлева 2011), была подвержена большим колебаниям с общей тенденцией к её понижению. Её динамика полностью соответствовала общему ходу изменений численности европейской популяции вида (European… 2010). Максимальные показатели зарегистрированы на рубеже 1970-х и 1980-х годов (рис. 2). На контролируемой площади в «Киваче» они доходили до 112.5 пар/км² (1982), в «Маячино» – до 34.0 пар/км² (1979). Потом началось снижение численности с отдельными небольшими и несинхронными подъёмами, которое с 1985 года перешло в затяжную депрессию, спровоцированную экстремальной обстановкой на зимовках в Европе (Väisanen *et al.* 1989). Несколько лет

подряд неудачные зимовки сочетались с неблагоприятными условиями в гнездовое время (холодная дождливая погода, бедная кормовая база), что усугубило ситуацию. В 1988 году гнездовая плотность белобровика в Карелии достигла минимума, опустившись до 20.8 пар/км^2 на площадке в «Киваче» и 2.3 пар/км^2 – в «Маячино». Аналогичная картина с незначительными отклонениями наблюдалась в 1980-е годы и на соседних территориях Финляндии (Väisanen, Routasuo 1992), а также в Псковской области (Бардин 2008). После этого европейская популяция стала восстанавливаться, но пока так и не достигла первоначального уровня. Процесс восстановления шёл с подъёмами и спадами. В «Киваче» резкие повышения численности отмечены в 1990 и 1993 годах, небольшие падения – в 1991 и 1992 и более глубокое (до уровня предыдущей депрессии) – в 1995 и 1999 годах. В «Маячино» аналогичные колебания показателей происходили на фоне постепенного снижения уровня численности, вызванного лесной сукцессией и обезвоживанием площадей. В 1997 году в окрестностях стационара найдена всего одна гнездящаяся пара, со следующего года здесь регистрировали только проходящих птиц (рис. 2).

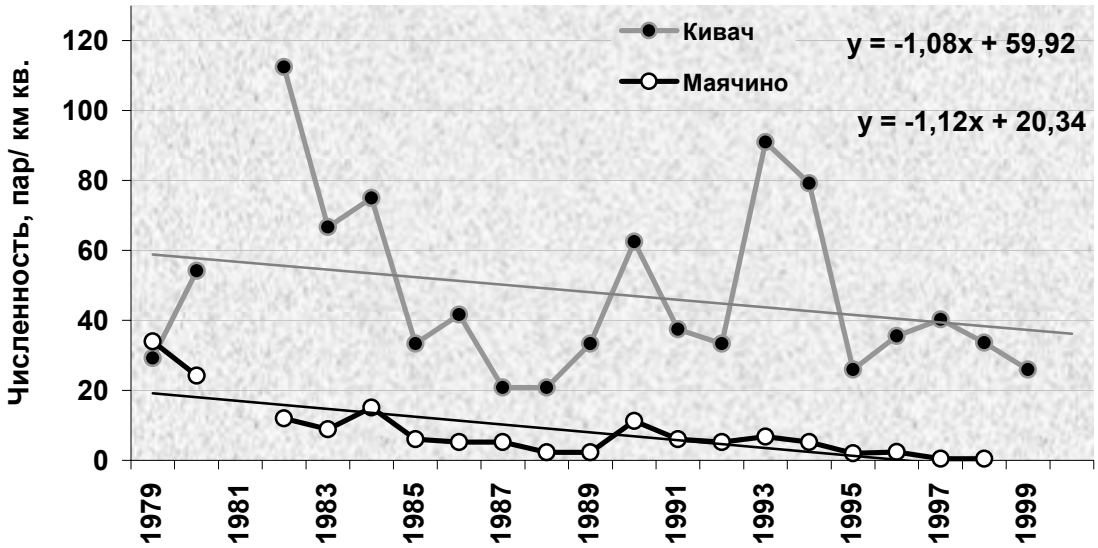

Рис. 2. Численность белобровика *Turdus iliacus* на контролируемых площадях в заповеднике «Кивач» (24 га) и субоптимальных биотопах в Маячино (135 га).

Размещение гнездящихся пар даже при высокой численности вида очень неравномерно из-за склонности белобровиков к парцеллярному распределению (Tiainen 1977; Данилов и др. 1984; Рябицев 1993; и др.). На контролируемой площади в «Киваче» гнёзда некоторых пар в парцеллах располагались всего в 10-20 м друг от друга. Самцы регулярно устраивали соревновательное пение, однако большой агрессивности к соседям не проявляли, поддерживали их тревогу при опасности и в случае необходимости вместе атаковали приближающегося врага.

На контролируемой территории в Приладожье с низкой плотностью населения белобровика, составившей в годы его регулярного гнездования (1979-1994) в среднем 9.6 пар/км², картина была несколько иной (рис. 3). Внутри площади выделялся участок сырого черноольшаника (25 га) с густым травяным покровом, который заселялся с более высокой средней плотностью – 14.4 пар/км², что втрое ниже, чем в те же годы на контрольной площадке в «Киваче» (52.8 пар/км²). На остальной территории, где белобровики занимали относительно удобные места, расположенные далеко друг от друга, преимущественно в годы подъёмов численности этот показатель составил всего 5.6 пар/км² (Хохлова, Яковлева 1995).

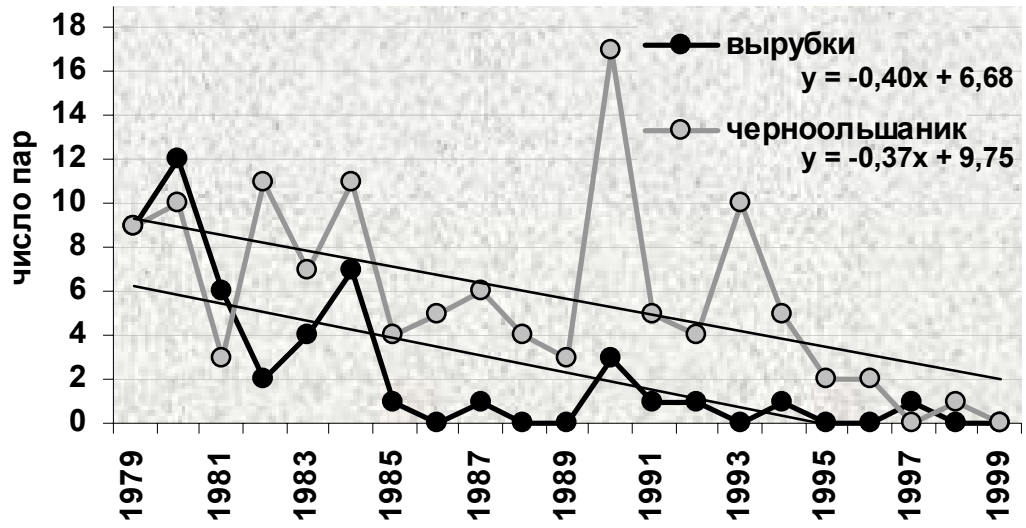

Рис. 3. Число гнездящихся пар белобровика *Turdus iliacus* на контролируемых площадях в «Маячино» в ежегодно (черноольшаник, 25 га) и не ежегодно (вырубки, 110 га) заселяемых биотопах

Качество участка, занимаемого парой, от которого зависело, в том числе, наличие или отсутствие близких соседей, накладывало отпечаток на многие стороны жизни и поведение белобровиков. Прежде всего, оно сказывалось на широте их перемещений как при добывании корма и вождении выводка, так и при поисках нового партнера в случае потери старого, что особенно значимо для видов с полицикличным размножением.

Размеры территории, которую белобровики посещали во время выкармливания птенцов, зависели от расположения ближайших кормовых угодий. Если гнёзда располагались внутри или вблизи них, родители, избегавшие собирать корм у самого гнезда, летали относительно недалеко – за 100-150 м. При скудной кормовой базе или пересыхании почв в середине лета (особенно на вырубках) они могли улетать в поисках червей за 300-500 м и далее. Сюда же родители уводили слёт-

ков, которые иногда задерживались здесь ещё на 2-3 недели. О первых выводках заботились в основном самцы. Самки же сразу приступали ко второму гнездованию (табл. 1), нередко начиная постройку нового гнезда, длящуюся 4-7 дней, а иногда и откладку яиц ещё до вылета птенцов первых выводков (Захарова, Хохлова 1987).

Таблица 1. Продолжительность одного репродуктивного цикла и интервала между началом первых и вторых кладок у белобровика *Turdus iliacus*

Интервал между:	Число пар	Продолжительность, сут		
		Min	Max	*M* ± *m*
Началом кладки и вылетом птенцов	153	22	31	25.7+0.13
Началом кладок первого и второго цикла	63	24	55	33.3+0.82

Расстояние между первым и вторым гнёздами зависело от качества территории. Там, где на протяжении всего сезона сохранялись хорошие кормовые условия (прежде всего обилие дождевых червей), вторые гнёзда обычно располагались недалеко от первых. В случаях, когда кормовые угодья оказываются слишком далеко, птицы, переместившись туда вместе с первым выводком, оставались там для второго размножения. Поэтому расстояние между гнёздами двух репродуктивных циклов одной пары в оптимальных местообитаниях «Кивача» меньше, чем в субоптимальных в «Маячино» (табл. 2). Различия статистически значимы ($\chi^2 = 12.16$, df = 2, $P < 0.01$).

Таблица 2. Расстояние между гнёздами первого и второго циклов размножения у белобровиков *Turdus iliacus* в оптимальных («Кивач») и субоптимальных («Маячино») местообитаниях

Расстояние между гнёздами, м	Число пар			
	«Кивач»		«Маячино»	
	Абс.	%	Абс.	%
0–50	27	71.1	7	26.9
51–100	4	10.5	8	30.8
101–200	6	15.8	5	19.2
201–300	1	2.6	2	7.7
301–500	–	–	2	7.7
501–1000	–	–	2	7.7
Всего:	38	100.0	26	100.0

Дальность перемещений птиц между циклами, по-видимому, может быть значительно больше приведённой в таблице 2, на что указывают регистрируемые вплоть до начала июля факты появления на площадях новых активно поющих самцов и пар, сразу приступающих

к размножению. Высказывают предположение, что миграции в репродуктивный период предпринимают в первую очередь птицы, потерявшие свои гнёзда или выводки (Большаков, Резвый 1981; Рябицев 1993; Резвый, Большаков 1987; Зимин 1988). Однако так ведут себя не все особи: в Карелии многие пары белобровиков, у которых первый цикл закончился неудачей, повторно гнездились на том же участке или недалеко от него (Хохлова, Яковлева 2009). В Псковской области на стационаре «Осыно» в оптимальных для вида стациях белобровики даже в случае гибели кладки или выводка строили новое гнездо обычно в пределах 10-30 м от разорённого. Максимальная дистанция составила 130 м при том, что метод проведения исследования позволял обнаруживать меченых птиц на расстоянии до 3.5 км (Головань 1996). Прослеживание судеб отдельных меченых особей также подтвердило сильную привязанность белобровиков, особенно самцов, к выбранному гнездовому участку в оптимальных биотопах (Головань 1997). Не исключено, что уходят, прежде всего, дрозды, потерявшие партнёра до завершения гнездового сезона и не нашедшие нового поблизости. Во всяком случае, в 1993 году годовалый самец, самка которого погибла незадолго до вылета птенцов из майского гнезда, докормив выводок, навсегда покинул окрестности стационара «Маячино». Это подтверждает также и очень малое число регистраций (2) гнездования на площадях одной самки с разными партнёрами в течение одного сезона. Однако более вероятно, что у белобровика в этом плане нет жёсткого поведенческого стереотипа, что, как и высокая пластичность гнездостроения (Хохлова, Яковлева 2009), способствует поддержанию их популяций в высоких широтах с коротким северным летом.

В последующие сезоны не все птицы появляются на местах прошлогоднего гнездования. Детальный анализ ситуации с белобровиком в «Маячино» показал, что на сухие вырубки они возвращаются вдвое реже, чем на участок влажного черноольшаника и в пойму ручья, несмотря на то, что контролируемая площадь вырубок в 3 раза больше. Различия долей вернувшихся птиц статистически значимы (критерий Фишера с φ -преобразованием исходных данных $F = 5.85$, df = 1, 127, $P < 0.05$). Это касалось как впервые гнездящихся особей, так и птиц, пришедших сюда в старшем возрасте (табл. 3). При этом на свои участки в черноольшанике некоторые птицы прилетали до 4 лет подряд, тогда как на вырубку дважды вернулся лишь один самец.

На самых «неудобных» участках, заселяемых не ежегодно, обычно оказывались пришлые особи, не знакомые с данной территорией, среди которых преобладали впервые гнездящиеся птицы. Вследствие этого процент взрослых опытных особей был выше в биотопах с лучшими условиями. Различия в возрастной структуре населения местообитаний разного качества демонстрируют и другие виды птиц в разных

регионах, включая Карелию (Зимин 1978, 1988; Grüll 1981; Шутов 1989; Хохлова, Яковлева 1995; Артемьев 2008; и др.). Это послужило основанием для «буферной» гипотезы, согласно которой весной при распределении гнездовых участков молодые птицы вытесняются из лучших угодий конкурирующими с ними старыми особями (Kluyver, Tinbergen 1953; Verbeek 1984). Внутривидовой конкуренцией объясняют в том числе и особенности территориального распределения другого вида семейства Turdidae – каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina*, у которой оптимальные местообитания занимают двухлетние, а субоптимальные – годовалые особи (Иваницкий 1981).

Таблица 3. Возврат белобровиков *Turdus iliacus* в «Маячино» на участки разной привлекательности для вида

Возраст	Число особей (возвратов)			
	Черноольшаник и пойма ручья (35 га)		Вырубки (100 га)	
	Отловлено	Из них возвращалось	Отловлено	Из них возвращалось
		Самцы		
Ad1	20	4 (8)	12	1 (2)
Ad2 новые	20	8 (8)	5	0
Ad2 кольц. пришлые	2	0	2	2 (2)
Всего	42	12 (16)	19	3 (4)
		Самки		
Ad1	29	5 (8)	11	1 (1)
Ad2 новые	16	3 (5)	8	1 (1)
Ad2 кольц. пришлые	1	0	3	1 (1)
Всего	46	8 (13)	22	3 (3)

Таблица 4. Расстояние между гнёздами окольцованных белобровиков *Turdus iliacus* в смежные годы

Расстояние между гнездами в смежные годы, м	Число птиц данного возраста при первом отлове					
	Первогодки			Старше 1 года		
	Самцы	Самки	Всего	Самцы	Самки	Всего
0–50	7	1	8	7	1	8
51–100	6	2	8	11	8	19
101–200	3	5	8	12	3	15
201–300	2	4	6	6	3	9
301–500	6	5	11	2	1	3
501–1000	2	3	5	2	1	3
Более 1000	1	1	2	1	–	1
Всего	27	21	48	41	17	58

Однако при крайне низкой плотности гнездового населения белобровика на стационаре «Маячино» и склонности этого вида к парцеллярному распределению, наблюдаемые различия вряд ли можно связать с конкурентными отношениями особей. Более вероятно, что первогодки заселяют участки с недостаточными кормовыми и защитными условиями из-за отсутствия опыта. Ориентируясь в основном по весенней ситуации, они оседают на рано вытаявших прогалинах на вырубках, болотах, лесных полянах, и только после вылупления птенцов обнаруживают, что летом такие стации бедны их основным кормом – дождевыми червями. На такие участки птицы на следующий год уже не возвращаются, из-за чего оказываются на большем расстоянии от места гнездования в предыдущем году (первого в своей жизни), чем птицы более старших возрастов (табл. 4); различия статистически значимы ($\chi^2 = 11.21$, df = 4, $P < 0.05$).

Перемещение молодых белобровиков на лучшие участки после первого гнездового сезона приводит к снижению доли вернувшихся птиц и особей старших возрастов в гнездовом населении субоптимальных местообитаний. В результате, величина популяционных показателей, полученных по результатам изучения локального населения соседних участков, может заметно отличаться и друг от друга, и от средних значений, характеризующих данную популяцию. Исходя из этого, при расчётах основных популяционных параметров, зависящих от этих характеристик, целесообразно, наряду с уровнем контроля и величиной контролируемой площади (Соколов 1991; Паевский 2008), по возможности, принимать во внимание и степень её привлекательности для данного вида.

Авторы выражают свою искреннюю признательность В.Б.Зимину, А.В.Артемьеву, Н.В.Лапшину, Л.С.Захаровой, А.В.Сухову, всем коллегам, аспирантам и студентам, принимавшим участие в сборе материалов в течение столь длительного периода.

Литература

Артемьев А.В. 2008. *Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала*. М.: 1-267.

Бардин А.В. 1993. Филопатрия, дисперсия и процент возврата // *Рус. орнитол. журн.* **2**, 1: 109-118.

Бардин А.В. 2008. О резком сокращении численности белобровика *Turdus iliacus* в окрестностях города Печоры // *Рус. орнитол. журн.* **17** (414): 634-636.

Большаков К.В., Резвый С.П. (1981) 2010. Ночная миграция птиц в июле на территории Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **19** (577): 1045-1047.

Головань В.И. 1996. Территориальное поведение дрозда-белобровика *Turdus iliacus* в репродуктивный период // *Рус. орнитол. журн.* **5** (1): 12-15.

Головань В.И. 1997. Биографический метод в изучении биологии дрозда-белобровика *Turdus iliacus* // *Рус. орнитол. журн.* **6** (11): 14-18.

Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. *Птицы Ямала*. М.: 1-332.

Захарова Л.С., Хохлова Т.Ю. 1987. Сезонные изменения в репродуктивном цикле дрозда-белобровика в южной Карелии // *Орнитология* **22**: 76-83.

Зимин В.Б. 1976. Орнитофауна хвойно-лиственных молодняков южной Карелии // *Экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР*. Петрозаводск: 38-44.

Зимин В.Б. 1978. Материалы по гнездованию большой синицы (*Parus major* L.) в Карелии // *Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР*. Петрозаводск: 17-31.

Зимин В.Б. 1988. *Экология воробьиных птиц северо-запада СССР*. Л.: 1-184.

Иваницкий В.В. (1981) 2012. Влияние территориального поведения и климатических факторов на структуру популяции каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina* в Бадхызе // *Рус. орнитол. журн.* **21** (725): 247-249.

Мальчевский А.С. (1974) 2001. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // *Рус. орнитол. журн.* **10** (150): 564-575.

Паевский В.А. 2008. *Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц.* СПб.; М.: 1-235.

Резвый С.П., Большаков К.В. 1987. Летние миграции в годовом цикле дроздов (*Turdus* spp.) Ленинградской области // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **163**: 77-94.

Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.

Сазонов С.В. 1990. Птицы садово-парковых насаждений в городах южной Карелии // *Озеленение и садоводство Карелии*. Петрозаводск: 75-88.

Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **230**: 1-232.

Хохлова Т.Ю. 2009. Результативность применения разных методов отлова для маркирования гнездового населения дендрофильных птиц (на примере дроздов р. *Turdus)* // *Зоол. журн.* **88**, 8: 1001-1009.

Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. 1995. Динамика возрастной структуры популяции дрозда-белобровика *Turdus iliacus* L. в Южной Карелии // *Экология популяций: структура и динамика*. М., **2**: 278-287.

Хохлова Т.Ю., Яковлева М.В. 2009. Экологическая пластичность гнездостроительного поведения белобровика *Turdus iliacus* L. в Карелии (по данным индивидуального мечения) // *Экология* 2: 133-139.

Шутов С.В. 1989. Динамика возрастной структуры населения веснички и таловки в различных биотопах Приполярного Урала // *Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах*. Сыктывкар: 167-168.

Шутова Е.В., Бианки В.В., Коханов В.Д., Ладыжев Л.С. 1982. К экологии дрозда-белобровика (*Turdus iliacus* L.) на северо-западе СССР // *Экология и морфология птиц на крайнем северо-западе СССР*. М.: 109-123.

Яковлева М.В. 2011. Многолетняя динамика численности птиц в лесах заповедника «Кивач» // *Тр. заповедника «Кивач»* **5**.

European Bird Census Counsil. 2010. http://www.ebcc.info/index.php?ID=389

Grüll A. 1981. Untersuchungen uber Revier der Nachtigall *(Luscinia megarhinchos)* // *J. Ornithol.* **122**, 3: 259-284.

Kluyver H.N., Tinbergen L. 1953. Territory and the regulation of density in titmice // *Arch Neerl Zool.* **10**, 3: 265-289.

Tiainen J. 1977. Punakylkirastaskolonia Savonlinnassa // *Ornis fenn.* **54**, 2: 95.

Väisänen R.A., Hilden O., Pulliainen E. 1989. Suomen pesiva maalinnusto 1979-88 piste-ja linjalaskentojen valossa // *Lintumies* **24**, 2: 60-67.
Väisänen R., Routasuo P. 1992. Maalintulaskennat paljastavat atlasvuuosien 1986-89 poikkeuksellisuoden // *Lintumies* **27**, 3: 101-103.
Verbeek N.A.M. 1984. Altitudinal distribution of first-year male black redstarts *(Phoenicurus ochropus)* in the western Pyrenees // *J. Ornithol.* **125**, 3: 333-334.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **753**: 996-997*

Способы охоты сапсана *Falco peregrinus* в Южном Приморье

Ю.Н.Назаров

*Второе издание. Первая публикация в 1991**

Наблюдения за гнездящимися и пролётными сапсанами *Falco peregrinus* на островах и побережье залива Петра Великого проводили с мая по сентябрь.

В весенне-летний период в заливе условия для охоты сапсана крайне изменчивы, что связано с непостоянной погодой, колебанием числа видов и общего обилия птиц. Существенное значение имеет геоморфология береговой полосы в пределах охотничьего участка. Поэтому сапсан вынужден применять различные способы добывания корма, нередко чередуя их даже в течение дня. В августе-сентябре погодные условия более стабильны, а способы охоты разнообразнее.

Подкарауливание применяется при охоте на летящих наземных мигрантов и бродячих птиц, реже – на очковых чистиков *Cepphus carbo*, подлетающих к своим гнёздам у верхнего края скал. Сапсан сидит на вершине или на уступе скалы и обозревает подступы к острову или материковому побережью; заметив приближающуюся добычу, он летит ей навстречу, обычно за 500 м и более набирает необходимую высоту и делает ставку. При неудаче сапсан преследует жертву; ослабевшего мигранта хватает, а местные гнездящиеся птицы обычно благополучно уходят. Охота успешна на одиночек. Попытки ловить птиц низко над водой наблюдаются редко. Пользуясь туманом и безветрием, сапсан подкарауливает чернохвостых чаек *Larus crassirostris*, сидя на небольшом возвышении в 30-40 м от их постоянного места отдыха или

* Назаров Ю.Н. 1991. Способы охоты сапсана в Южном Приморье // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, **2**, 2: 108-109.

купания; пролетающая в нескольких метрах птица становится жертвой после резкого броска хищника.

Патрулирование удобно в различных ситуациях и применяется чаще. В штормовую погоду сапсан летит против ветра вдоль верхней кромки скал в районе гнезда или в 50-100 м над песчаным пляжем в местах скопления мигрантов; через несколько минут он возвращается к исходной точке; нападает на вспугнутую им подлетающую к берегу птицу. В тихую погоду сапсан парит на высоте 100-250 м над заливом или проливом, высматривая пролетающих сухопутных птиц и сидящих на воде водоплавающих. Заметив последних, он снижается и пролетает у самой поверхности воды, примерно в 500 м; птица обычно не замечает его вовремя и не успевает нырнуть. Сапсан хватает её или подцепляет задним когтем, моментально умерщвляя, затем подбирает жертву с воды; так добывает ста́риков *Synthliboramphus antiquus* и очковых чистиков. Иногда он пикирует несколько раз подряд на поганок, чистиковых, сидящих на воде, но всегда безрезультатно.

Молодой сапсан из нераспавшегося ещё выводка начинает охоту с патрулирования. Нередко он преследует взрослую большеклювую ворону *Corvus macrorhynchos*, чернохвостую или тихоокеанскую *Larus schistisagus* чайку и пытается схватить отчаянно кричащую птицу. В последний момент ворона опрокидывается на спину и выставляет лапы навстречу хищнику; после нескольких попыток последний удаляется. Чайка поступает иначе: резко разворачивается и сама бросается на сапсана, который с жалобным писком спасается бегством.

В августе-сентябре в тихую солнечную погоду сапсан, подобно чеглоку *Falco subbuteo*, охотится на крупных стрекоз: медленно парит на высоте 50-100 м, время от время внезапно «падая» на 1-2 м, хватает добычу, поднимается на исходную высоту и поедает насекомое. В июне-июле при плотном тумане сапсан охотится на нелётных птенцов чаек, подобно ястребу: внезапно появляется низко над уступом скалы, каменистой осыпью или низкотравным крутым склоном; полёт его быстрый и маневренный, хищник успевает подхватить жертву и скрыться. В ясную погоду этот способ не пригоден, так как чайки заранее замечают опасность, с криком поднимаются в воздух и срывают охоту.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **753**: 998-1010*

Жизненные формы и биологическое разнообразие животных

Д.А.Криволуцкий

*Второе издание. Первая публикация в 1999**

Отмечая 100-летие замечательного натуралиста, художника, зоолога, эколога и биогеографа А.Н.Формозова, нельзя не остановиться на его работах в области изучения жизненных форм животных, которые с большим интересом были встречены его современниками (см., в частности, Насимович 1969) и выдержали испытание временем. По проблеме жизненных форм он опубликовал несколько работ, широко известных специалистам (Формозов 1929, 1948, 1956, 1964), выступал на эту тему на многих совещаниях с блестящими докладами, на некоторых из них довелось присутствовать и автору настоящей статьи. Особенно мне запомнилось его яркое выступление с анализом параллельной эволюции и образования отдельных сходных жизненных форм у птиц Палеарктики и Южной Америки.

Жизненная форма – это прежде всего биологический индикатор определенных природных условий. По набору жизненных форм, представленных на некоторой территории, можно довольно верно судить о степени разнообразия среды обитания и её «узких местах», вероятности успеха интродукции новых видов и т.п. Важным шагом вперёд в разработке проблемы жизненных форм в традициях А.Н.Формозова может служить переход к характеристике их определёнными количественными показателями – морфологическими, физиологическими и др. Эффективность подобного подхода показана в последнее время при анализе адаптаций животных в радиоактивно загрязненной среде (Криволуцкий 1996, 1997).

В своих представлениях А.Н.Формозов исходил из того, что вид в огромной мере несёт на себе отпечаток среды, в которой он жил и живёт и к которой, как правило, хорошо адаптирован. Отсюда возникновение в определенных ландшафтах специфических для них жизненных или биологических форм, причём в сходных ландшафтах разных материков могут существовать свои наборы форм, к тому же внешне и в своих повадках весьма сходных с первыми, хотя и очень далёких в систематическом отношении. В становлении биологических форм большую роль играет конвергентная эволюция – процесс сближения морфологических,

* Криволуцкий Д.А. 1999. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **104**, 5: 61-67.

физиологических и других признаков. Этот процесс может касаться не только отдельных видов, но и в известной мере целых фаун или даже биот. В пределах одной ландшафтной зоны, например пустынь, встречается ряд специфических жизненных форм животных, по-своему решающих задачу адаптации к пустынным ландшафтам, как это было показано А.Н.Формозовым (1929), А.К.Рустамовым (1955) и Н.Н.Дроздовым (1994, 1995). Впервые же формообразующее воздействие ландшафта на животных было показано Л.С.Бергом в 1922 году.

Как известно, Осборн в 1896 году назвал конвергенцией появление сходных признаков у неродственных животных и параллелизмом появление сходных признаков у родственных групп животных.

И.И.Шмальгаузен (1940) называет параллелизмом сходство признаков, обусловленное общей наследственной основой («развитие на базе сходств, унаследованных от общего предка»), а конвергенцией – сходство, возникшее заново, не опирающееся на общее происхождение. Как подчеркнул Б.Н.Шванвич (1948), одной из важнейших сторон эволюционного параллелизма является то, что ему предшествовала дивергенция.

Жизненные формы в экологии животных

Напомним, что термин «жизненная форма» был введён в науку А.Гумбольдтом в 1806 году. В течение XIX века он прочно завоевал права гражданства в ботанике, а затем получил и более широкое распространение. Значительной известностью пользуются работы Раункиера по жизненным формам растений, а из советских исследователей – В.В.Алехина, Б.А.Келлера, А.П.Шенникова, И.Г.Серебрякова и многих других. Ботаники Варминг и Гамс высказали предположение, что подобные растительным жизненным формам экологические группировки можно выделить и у животных.

В зоологии пропагандистами рассматриваемого понятия выступили К.Фридерикс (1930) и Д.Н.Кашкаров (1933, 1945); одна из первых работ, где термин «жизненная форма» (биологическая группа) был применён в современном значении, опубликована А.Н.Формозовым (1929). На первых порах изучение жизненных форм животных продвигалось медленно, показателем состояния проблемы в конце 1930-х годов может служить высказывание Д.Н.Кашкарова (1945): «У зоологов учение о “жизненной форме” совершенно не разрабатывалось. Нам не известно ни одной работы, специально этому вопросу посвященной».

Надо отметить, что успехи в изучении жизненных форм были достигнуты благодаря разработанности в зоологии за много десятилетий до рассматриваемого периода прочных основ в деле изучения процесса адаптаций к конкретной среде обитания, достаточно напомнить, в частности, о ставших классическими работах К.Бэра, К.Ф.Рулье, Н.А.Се-

верцова, М.А.Мензбира и их последователей. Адаптации животных к среде, пути и закономерности приспособительной эволюции вызывали всеобщий интерес; не случайно в определённый период сложилось мнение, что «экология есть наука о приспособлениях (адаптациях) животных и растений к условиям среды» (Парамонов 1933).

Натуралисты различали экологические группы животных, не называя их жизненными формами, очень давно. Как обратил внимание М.П.Акимов, это даже нашло отражение в существовании укоренившихся в обиходе названий, таких, как «нырцы», «норники», «землерои» и т.п., которые соответствуют «жизненным формам» некоторых классификационных схем. Важные выводы о формообразующем влиянии среды на животных были сделаны ещё в XVIII веке в отношении таких явлений, как белая окраска арктических птиц и зверей, отсутствие пигмента и глаз у пещерных и глубокопочвенных обитателей и т.п. В середине прошлого века установлены экологические правила Бергмана, Аллена, Глогера, чётко сформулированные в виде общих положений Реншем в 1930-е годы. Богатейший фактический материал накоплен в деле изучения конкретных адаптаций у разных животных, образования и закономерностей изменения аналогичных и гомологичных признаков.

В биологии моря жизненные формы животных с начала 1920-х годов широко использовались для описания экологической структуры сообществ морских животных, оценки кормовой базы морских промысловых рыб. В работах по экологии наземных животных в России термин стал применяться после выхода в свет сводок Д.Н.Кашкарова (1933, 1945), который называл жизненной формой «тип животного, находящегося в полном соответствии с окружающими условиями... в жизненной форме, как в зеркале, отражаются главнейшие доминирующие черты местообитания». Довольно близкие определения давали другие экологи. Например, Ремане (Remane 1943) называл так организмы, «которые в связи со сходным образом жизни вырабатывают комплекс сходных структур, так что по их строению можно судить об образе жизни». История вопроса рассмотрена в литературе достаточно подробно (Криволуцкий 1967, 1971; Алеев 1986).

Жизненные формы в иерархии жизни

Обратим внимание на то, что все удачные попытки выделения жизненных форм были сделаны или для ограниченных групп (классов, отрядов, подсемейств), где сходные приспособления развивались на основе одинаковой схемы организации, или же в них учтены конституциональные, филогенетические признаки. Сходные формы у представителей систематически далёких групп наблюдаются исключительно редко и касаются ничтожного числа видов. Конвергентное и

параллельное развитие обычно наблюдается у родственных форм. Объяснение этому дал, в частности, И.И.Шмальгаузен (1946), писавший, что «для несходных организмов среда никогда не может быть одинаковой, так как разные организмы занимают в ней разное положение, т.е. сами относятся к ней по-иному», следовательно, нельзя ожидать и глубокого сходства в приспособительных реакциях у таких организмов. Подавляющее большинство жизненных форм сходны в том, что они возникают на таком этапе адаптационной эволюции группы, когда организмы, выработав важные приспособления общего порядка, переходят к более полному использованию частных особенностей среды (идиоадаптации А.Н.Северцова, алломорфозы и теломорфозы И.И.Шмальгаузена, адаптивная радиация Осборна).

У животных жизненные формы – группы таксонов, обычно в пределах одного отряда или близких отрядов, которые обладают сходными морфо-экологическими приспособлениями для обитания в одной и той же среде. Типичным примером жизненных форм могут служить адаптивные экологические группы млекопитающих: плавающие, роющие, бегающие, прыгающие, летающие и т.п. (Osborn *et al.* 1903). Подобные же группы неоднократно описывали у птиц, насекомых, рыб, рептилий, клещей и других животных, так что можно говорить об универсальности явления адаптивного параллелизма животных, о своеобразном «четвёртом правиле» адаптивной эволюции в экологии животных наряду с известными правилами Бергмана, Аллена и Глогера.

Н.П.Дубинин (1966) предлагал различать мутационные и эволюционные параллелизмы. Параллелизмы в наследственной изменчивости, выраженные законом гомологичных рядов изменчивости Н.И. Вавилова, в основном описывают явления мутационного параллелизма. Что касается эволюционных параллелизмов, то здесь справедлива формулировка И.И.Шмальгаузена (1940) о том, что параллелизмы вызваны общей наследственной основой. Здесь мы встречаемся с проявлением ограниченности путей адаптивной эволюции в условиях данного типа функциональных структур. Наиболее выразительные результаты достигаются лишь при определённой перестройке системы, свойственной целой группе форм, дивергировавших по другим признакам, причём процесс этой перестройки может базироваться на разных генетических основах.

По-видимому, основным механизмом, обеспечивающим образование жизненных форм и адаптивную радиацию, является генетический полиморфизм, который создаёт предпосылки для эволюции стратегий адаптации организмов на всех стадиях жизненного цикла (Dobzhansky 1937; Айала 1984; Симкин 1988). В современных программах изучения биологического разнообразия рассмотрению жизненных форм уделяется немало внимания как среди основных особенностей иерархии форм

жизни (Global biodiversity 1992), так и среди механизмов, которые обеспечивают географическое разнообразие биот (Криволуцкий и др. 1998). В явлении образования жизненных форм наглядно можно видеть переход от уровня стохастических, случайностных процессов, свойственных изменениям генотипа на популяционном уровне, к направленным процессам формирования адаптированного к конкретной экологической среде фенотипа. Механизмы этого явления были предметом обсуждения в генетике развития (Уоддинггон 1964; Arthur 1984), в том числе на специальном Нобелевском симпозиуме «Иерархия жизни. Молекулы и морфология в филогенетическом анализе» (1989).

Для многих организмов, хотя далеко не для всех, фактором, направляющим отбор в генетически полиморфных популяциях, выступает географический ландшафт. Первым, кто впервые чётко и определённо писал о формообразующем влиянии ландшафта и приводил множество примеров групп с аналогичными признаками, которые теперь были бы названы жизненными формами, был Л.С.Берг (1922). Затем эти представления отстаивали многие зоологи, в том числе М.А.Мензбир, Г.П. Дементьев, А.К.Рустамов. Так появились представления о ландшафтных или ландшафтно-зональных, зональных жизненных формах. Подобное явление хорошо прослежено у многих наземных позвоночных, но для большинства беспозвоночных его обнаружить крайне трудно: одни из них не контактируют с ландшафтными факторами среды (многие простейшие, паразиты, обитатели толщи почвы), а другие изменяются слишком медленно, чтобы в их морфологии можно было обнаружить отклик на эфемерные в масштабах геологического времени изменения ландшафтной сферы. Например, некоторые виды панцирных клещей неизменны с миоцена, роды – с юры (Криволуцкий и др. 1990), а за время их жизни ландшафты, где они обитают, радикально изменялись десятки раз.

Жизненные формы как «пусковой механизм» макроэволюции

Дифференциация географических популяций в процессе адаптации к конкретной среде обитания вида нередко приводит к образованию чётко различающихся по набору морфологических приспособлений экоформ у животных и растений. Тем самым выявляется связь образования жизненных форм с процессами микроэволюции. В недавнее время, по крайней мере дважды, на примере дождевых червей (Викторов 1989) и рыб (Дгебуадзе 1982) была убедительно продемонстрирована возможность образования резко различных типичных жизненных форм в пределах одного и того же биологического вида. Полагаю, что и среди ранее опубликованных данных можно найти подобные факты,

о чём свидетельствует, например, известная работа Л.С.Берга о яровых и озимых расах рыб, а также работа А.Н.Формозова (1927), касающаяся цветовых форм песца.

В то же время, на мой взгляд, не было уделено достаточного внимания связи образования жизненных форм животных с процессами макроэволюции, а также с явлениями направленности эволюционных преобразований, давно изучаемыми морфологами (Северцов 1990). Палеонтологически направленность прослеживается при изучении эволюции родов, семейств и отрядов. В 1875 году В.О.Ковалевский, описывая адаптивную дивергенцию, говорил об «иррадиации линий копытных». Значительно позже, в 1899 году, Осборн для обозначения тех же явлений адаптивной дивергентной эволюции предложил термин «адаптивная радиация», получивший широкое распространение.

Как известно, Ю.А.Филипченко (1929) настаивал на полном разрыве между эволюцией видов, опирающейся, по его мнению, на действие обычных факторов: изменчивости, наследственности и естественного отбора, и эволюцией родов, семейств, отрядов, классов и типов, которая совершается по другим законам. Родоначальником такого рода представлений считают Копа, который в 1868 году впервые выдвинул подобную идею, хотя зачатки её можно найти ещё в высказываниях Ламарка. Ю.А.Филипченко предложил для этих двух независимых, по его мнению, потоков эволюции термины «микроэволюция» и «макроэволюция». Эти выразительные термины ныне общеприняты.

Вполне правомочно говорить о макроэволюции как о самостоятельном этапе эволюционного развития, когда микроэволюционные процессы, накапливаясь, получают внешнее выражение в форме морфологически выраженных адаптаций к конкретной среде обитания. Полагают, что только на уровне макроэволюции обнаруживаются общие тенденции, направления и закономерности (в том числе адаптивные параллелизмы), которые не поддаются наблюдению на микроэволюционном уровне.

К макроэволюции относят и эволюцию основных особенностей в организации жизни, некоторые из которых закладываются в процессе образования жизненных форм, когда затрагиваются изменения не только эктосоматических, но и эвдосоматических органов, по терминологии А.Н.Северцова. По мнению Н.П.Дубинина (1966), явления микроэволюции совершаются на протяжении ограниченного времени, они идут как бы на плоскости, внутри целой сети взаимосвязанных популяций. Изолирующие механизмы отчленяют неспециализированную популяцию, которая исходно была такой или стала ею в порядке обратимой эволюции. Через эту фазу процессы эволюции от уровня микроэволюции могут перейти на уровень макроэволюции, особенно в тех случаях, когда изменения претерпевают качественные особенности,

появление которых было переломным моментом в морфологической эволюции определенной группы. Первопричиной же того или иного типа эволюции остаются взаимоотношения организма с постоянно изменяющейся средой.

Смена экологической зоны жизни оказывает коренное влияние на эволюцию общих систем в строении животных. В.А.Догель, рассматривая вопрос об эволюции половой системы у беспозвоночных, пришёл к выводу, что в строении полового аппарата коренные перестройки типа ароморфозов очень редки. Однако причины наиболее серьёзных изменений половой системы по большей части носят явно адаптивный характер. Так, переход к наземному образу жизни оказался одним из самых мощных стимулов к выработке копулятивного аппарата внутреннего оплодотворения, а вместе с тем и более сложного строения всей половой системы, вызванного выработкой приспособлений к наземному развитию в виде скорлупы яйца и т.д. Эти преобразования коснулись всех крупных групп животных, вышедших на сушу. Л.А.Зенкевич пришел к подобным же заключениям, рассматривая адаптивные изменения двигательной системы. Не останавливаясь подробнее на истории вопроса, обстоятельно изложенной В.И.Назаровым (1991), отмечу только, что в работах многих отечественных биологов, отличавшихся широкой эрудицией и критическим складом ума, можно найти утверждения о различии факторов микроэволюции и макрогенеза высших таксонов. К их числу относился, например, А.А.Любищев (1973), выступавший против постулата о монистичности факторов на всех уровнях эволюции, принятого в синтетической теории эволюции, а также против сводимости макро- к микроэволюции. Особо важное значение он придавал педоморфозу в макроэволюции, позволяющему быстро и радикально менять судьбу филума и направления адаптивной радиации.

Действительно, обсуждение реальности различий макро- и микроэволюции с неизбежностью должно свестись к анализу различий в факторах, регулирующих эти явления. Речь идёт и о факторах, которые приводят к формированию различных жизненных форм в пределах крупного таксона. Какие же механизмы здесь известны? Это в первую очередь те преобразования, экологические «маневры», которые возможны для организма в пределах его жизненного цикла. Они позволяют выйти за пределы сложившихся трофических связей для имагинальной фазы в экосистеме и занять новую экологическую нишу, зачастую свободную от врагов и конкурентов. Особенно большие возможности здесь, как и говорил А.А.Любищев, дает педоморфоз, позволяющий занять новую экологическую нишу несколькими способами. Один из них – укорочение жизненного цикла и переход к размножению на всё более ранних стадиях развития, к неотении. Такие изменения в

далеко зашедших случаях сопровождаются изменениями тагмозиса, направления осей дробления в эмбриогенезе, общей архитектоники, строения нервной системы, перестройкам и топологии при морфогенезе, т.е. приводят именно к таким различиям, которые учитываются при выделении таксонов высшего ранга.

Возможны и другие стратегии преобразований, например отношения животных с «микробным звеном» трофической цепи, развитие «внутренних трофических цепей» у жвачных, моллюсков, коралловых полипов и многих других животных (Криволуцкий, Покаржевский 1988), что на начальном этапе трофической дивергенции связано с образованием жизненных форм. Ещё один из хорошо изученных путей – изменение размеров тела, которое сразу же переводит организм в другую размерную категорию, новую систему экологических отношений, на что впервые обратил внимание М.С.Гиляров (1944). При этом измельчание, переход в категорию микрофауны, что является весьма обычным путём образования жизненных форм у почвенных обитателей, может обеспечить животным преимущества общего характера, исходя из термодинамических представлений (Зотин, Зотина 1969; Зотин, Криволуцкий 1982; и др.).

Эти и другие изменения, наблюдаемые при выделении жизненных форм, не только позволяют организмам освоить новые пищевые ресурсы, избежать неблагоприятных абиотических воздействий, занять свободное от врагов и конкурентов экологическое пространство, но и приводят к усложнению, структурированности биогеоценозов и биосферы в целом, что подчеркнул Г.Н.Симкин (1969).

Именно наличие подобных морфологических преобразований при дифференциации жизненных форм в самых разных группах животных позволяет говорить о них как о «пусковом механизме» макроэволюции. Примеры подобного рода можно обнаружить при рассмотрении зоологической макросистемы.

Жизненные формы в макросистематике

Адаптивные изменения организмов, которые находят отражение в их морфологии, так или иначе всегда учитываются при построении системы. Многие биологи в течение более чем столетия обращали внимание на то, что таксономические группы организмов ранга отряда (порядка), семейства, а нередко и рода являются самостоятельными жизненными формами. Это стало очевидным ещё при анализе «основных форм» растений А.Гумбольдта, описанных им в 1806 году, а в наше время при рассмотрении макросистем микроорганизмов (Заварзин 1974, 1990), растений (Красилов 1973) и животных (Орлов 1965; Криволуцкий 1969; Северцов 1984). В.Н.Беклемишев, обсуждая в 1928 году методологию систематики (Беклемишев 1994), приводит относящееся к

началу XX века высказывание Г.Дриша о том, что методы построения системы относятся к области фундаментальной методологии науки. Сам В.Н.Беклемишев видел в систематике возможность решения двух задач: морфологического описания объекта и систематического описания морфопроцессов, что в полной мере требуется и при выделении жизненных форм.

Корни подобных представлений содержатся в идеях Кювье о «планах строения» и Гёте об «архетипе» применительно к живым организмам. Развивая взгляды на организм как морфопроцесс, А.А.Любищев (1923) предлагал рассматривать морфологический признак (а именно такие признаки характеризуют жизненныё формы) как проявление закона, управляющего органической формой, что не может не найти отражение в их систематике.

Процессы образования жизненных форм очень ярко проявляются при радиации таксонов внутри классов и других высших категорий. И.И.Шмальгаузен указывает, например, что класс млекопитающих дивергентно распался на отряды вследствие того, что разные группы этого класса попали в разные условия обитания, приобрели различную трофическую специализацию (хищные, насекомоядные, копытные, китообразные, грызуны и т.д.). Отряды распались на семейства и подсемейства, которые характеризуются как морфологическими, так и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие и т.д.). Наконец, роды и виды также биологически различаются в первую очередь по образу жизни, объектам питания и. т.д.

И.И.Шмальгаузен (1940) всю эту группу эволюционных процессов, соответствующих идиоадаптациям А.Н.Северцова, называет алломорфозом. При алломорфозах организмы не претерпевают ни значительного усложнения, ни заметных упрощений в организации. В этих случаях эволюция отрядов, семейств и родов вызывается тем, что одни условия среды заменяются другими, равноценными в смысле глубины требуемого приспособления, в результате чего происходит замена одних приспособлений другими.

Интересно отметить, что выделяемые по набору адаптаций таксоны, например отряды млекопитающих, различаются по энергетическому метаболизму, т.е. обладают определённой спецификой основного обмена (Коноплев и др. 1975), отражающего фундаментальные физиологические различия между группами. Адаптивные типы как единицы естественной классификации могут быть рассмотрены на примере даже самых высших таксонов животного мира – типов. Нельзя не обратить внимание на явное противоречие: относительное (к числу классов и отрядов) число типов в протерозое и кембрии было явно бóльшим, чем в периоды бурного формообразования в мезозое и кайнозое.

Была высказана даже гипотеза «адаптивного калейдоскопа» (Valentine 1980), согласно которой радиация метазоа в позднем докембрии и раннем кембрии была, по сути, радиацией типов из-за большого количества свободных экологических ниш, по мере заполнения которых возможности для формообразования фундаментального характера сокращались.

Однако подойти к интерпретации наблюдаемых изменений можно и иначе, поставив вопрос: насколько методологически обоснованно, корректно выделяют и описывают таксоны далекого прошлого? Очевидно, что их разнообразие и ранг могут быть объективно оценены при сравнении современных им форм, а не докембрийских с ныне живущими. Ограничимся несколькими примерами. Так, Зейлахер (Seilacher 1989), рассматривая разнообразие эдиакарских бесскелетных беспозвоночных венда (650-570 млн. лет назад), относимых палеонтологами к группе классов и даже типов, вымерших ещё в докембрии и палеозое, предполагает простое и однообразное их строение. Тело этих организмов, возможно, состояло из многочисленных однотипных камер или «пневм» с тонкой эластичной оболочкой и прочными проницаемыми перегородками, в совокупности дававшими конструкцию, напоминающую надувной матрас или стёганое одеяло, что позволяло легко трансформировать конструкцию в разнообразные жёсткие объёмы (Федонкин, 1987, 1990). Но можно оценить эти изменения и как адаптивную радиацию, возникновение разнообразных жизненных форм на основе одного архетипа. Тогда сразу же возникает вопрос: почему вендские жизненные формы возводят в ранг типов и классов, а, по существу, аналогичным адаптивным типам на базе общей конструкции тела кайнозойских млекопитающих (рукокрылым, китам и дельфинам, кротам, копытным и т.п.) или мезозойских рептилий присваивается ранг отряда или даже семейства? Во всех подобных случаях речь идёт об одном явлении – оценке таксономического ранга алломорфных образований, ветвей первого и второго ранга, эволюировавших на единой устойчивой морфологической основе.

Ещё один пример подобного рода просматривается в эволюции членистых, где недавно сделаны фундаментальные открытия в палеонтологии кембрийских и докембрийских организмов: описаны многочисленные промежуточные между червями и членистоногими червеобразные животные с мягкими, несклеротизированными конечностями, новый тип членистоногих Schizoramnia Bergstrom, 1976 и несколько новых классов (Bergstrom 1992; Xianguang, Bergstrom 1995, 1997). И естественно, при их описании встаёт вопрос о таксономическом ранге, который следует придать этим группам, демонстрирующим показательную адаптивную радиацию от исходных членистых мягконогих форм в нижнем кембрии: получается, что любое отклонение от хорошо

известных нам современных членистоногих должно быть оценено рангом типа или как минимум класса (Briggs 1990; Campbell 1990). Обсуждая эту проблему, Бергстрем (Bergstrom 1994, 1997) приводит убедительные данные о значительных генетических различиях между этими формами, но является ли это решающим аргументом? Ведь генетические расстояния, данные геносистематики свидетельствуют только о возрасте той или иной ветви филогенетического древа, но не о её таксономическом ранге. В этом случае мы опять сталкиваемся с тем, что высочайший таксономический ранг присваивается древним группам, в своё время сформировавшимся как жизненные формы на базе единого морфотипа.

В заключение можно предположить, что при всей очевидности установленных филогенетических связей между разными группами животных по морфологическим, палеонтологическим, генетическим, биохимическим данным построение их макросистемы, определение ранга таксонов возможно на базе разной методологии, включая не только морфологические, генетические, фенетические системы, но и системы фенотипические (Заварзин 1974), экологические (по адаптивным морфопроцессам), что может открыть новый путь познания разнообразия жизни.

Литература

Айала Ф. 1984. *Введение в популяционную и эволюционную генетику*. М.: 1-230.

Алеев Ю.Г. 1986. *Экоморфология*. Киев: 1-423.

Беклемишев В.Н. 1994. *Методология систематики*. М.: 1-250.

Берг Л.С. (1922) 1977. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // *Труды по теории эволюции* / Л.С.Берг. Л.: 95-311.

Викторов А.Г. 1989. *Экология, кариология и радиочувствительность разноплодных рас дождевых червей*. Автореф. дис. … канд. биол. наук. М.: 1-23.

Гиляров М.С. 1944. Соотношение размеров и численности почвенных беспозвоночных // *Докл. АН СССР* **43**, 6: 283-285.

Дгебуадзе Ю.Ю. 1982. Механизм формообразования и систематика рыб рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae, Pisces) // *Зоологические исследования в МНР*. М.: 81-92.

Дроздов Н.Н. 1994. Биологическое разнообразие, структура животного населения и процессы формообразования в очагах аридности // *Вестн. Моск. ун-та*. Сер. 5. Геогр. 6: 52-58.

Дроздов Н.Н. 1995. Проблемы экологической классификации аридных биоценозов // *Вестн. Моск. ун-та*. Сер. 5. Геогр. 6: 40-47.

Дубинин Н.П. 1966. *Эволюция популяций и радиация*. М.: 1-743.

Заварзин Г.А. 1974. *Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей*. М.: 1-142.

Заварзин Г.А. 1990. Протеобактерии: экологический принцип в систематике прокариот // *Природа* 5: 8-18.

Зотин А.И., Зотина Р.С. 1969. Термодинамический подход к проблемам развития, роста, старения // *Журн. общ. биол.* **30**, 1: 94-110.

Зотин А.И., Криволуцкий Д.А. 1982. Скорость и направление эволюционного процесса организмов // *Журн. общ. биол.* **43**, 1: 3-13.

Кашкаров Д.Н. 1933. *Среда и сообщество*. М.: 1-244.

Кашкаров Д.Н. 1945. *Основы экологии животных*. Л.: 1-383.

Коноплев В.А., Соколов В.Е., Зотин А.И. 1975. Классификация животных по энергетическому метаболизму // *Зоол. журн.* **54**, 10: 1429-1441.

Красилов В.А. 1973. Адаптивные типы как единицы естественной классификации // *Материалы эволюционного семинара*. Владивосток: 50-60.

Криволуцкий Д.А. 1967. Понятие «жизненная форма» в экологии животных // *Журн. общ. биол.* **28**, 2: 153-162.

Криволуцкий Д.А. 1971. Современные представления о жизненных формах животных // *Экология* 3: 19-25.

Криволуцкий Д.А. 1996. Стратегии выживания популяций животных в условиях радиоактивного загрязнения // *Докл. РАН* **349**, 4: 568-570.

Криволуцкий Д.А. 1997. Многолетняя динамика жизненных форм почвенных животных в условиях радиоактивного загрязнения среды // *Динамика биоразнообразия животных*. М.: 74-78.

Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н. 1989. География биологического разнообразия // *Вестн. Моск. ун-та*. Сер. 5. Геогр. 4.

Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. 1988. Микробиальное звено в трофических цепях // *Экология* 5: 10-20.

Криволуцкий Д.А., Друк А.Я., Эйтминавичюте И.С. и др. 1990. *Ископаемые панцирные клещи*. Вильнюс: 1-109.

Любищев А.А. 1923. О форме естественной системы организмов // *Изв. биол. НИИ при Перм. ун-те* **2**, 3: 99-110.

Любищев А.А. 1973. О постулатах современного селектогенеза // *Проблемы эволюции*. Новосибирск, **3**: 31-56.

Любищев А.А. 1982. *Проблемы формы, систематики и эволюции организмов*. М.: 1-276.

Назаров В.И. 1991. *Учение о макроэволюции*. М.: 1-287.

Насимович А.А. 1969. Значение научной и общественной деятельности А.Н. Формозова для развития отечественной экологии и биогеографии // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **74**, 1: 150-155.

Орлов В.Н. 1965. Высшие таксономические категории как меры эволюционной дивергенции видов // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **70**, 6: 162-163.

Парамонов А.А. 1933. Экология // *Общая биология. Ч. II*. М.

Рустамов А.К. 1964. Ещё раз о понятии жизненная форма в экологии животных // *Проблемы орнитологии*. Львов: 18-29.

Северцов А.С. 1984. Специализация как основа происхождения таксонов надвидового ранга // *Журн. общ. биол.* **45**, 5: 586-595.

Северцов А.С. 1990. *Направленность эволюции*. М.: 1-272.

Симкин Г.Н. 1969. Явление жизни и функциональная организация биологических макросистем // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **74**, 3: 158-160.

Симкин Г.Н. 1988. На пути к разработке новых стратегий охраны природы и оптимизации природной среды // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **93**, 1: 11-23.

Уоддингтон К. 1964. *Морфология и генетика*. М.: 1-259.

Федонкин М.А. 1987. *Бесскелетная фауна Венда и её место в эволюции Метазоа*. М.: 1-174.

Федонкин М.А. 1990. Новый взгляд на древнейших животных // *Природа* 5: 116-117.

Филипченко Ю.А. 1929. *Генетика*. М.;Л.: 1-379.

Формозов А.Н. 1927. Песцы острова Кильдина // *Охотник* 11: 10-11.

Формозов А.Н. 1929. *Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 г.* М.: 1-144.

Формозов А.Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. // *Материалы по грызунам* **3**: 3-110.

Формозов А.Н. 1956. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии // *Вопросы географии*. М.; Л.: 238-248.

Формозов А.Н. 1964. Конвергенция у наземных позвоночных животных и географическая среда // *Современные проблемы географии*. М.: 215-219.

Фридерикс К. 1932. *Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии*. М.; Л.: 1-672.

Шмальгаузен И.И. 1940. *Пути и закономерности эволюционного процесса*. М.; Л.: 1-231.

Шмальгаузен И.И. 1946. *Факторы эволюции*. М.: 1-396.

Arthur W. 1984. *Mechanisms of morphological evolution*. Wiley Chichester: 1-275.

Bergstrom J. 1992. The oldest arthropods and the origin of the Crustacea // *Acta zool*. (Stockholm) **73**, 5: 287-291.

Bergstrom J. 1994. Ideas on early animal evolution // *Early Life on Earth: Nobel Symp. № 84*. Columbia Univ. Press, **4**: 460-468.

Bergstrom J. 1997. Origin of high-rank groups of organisms // *Paleontol. Res*. **1**, 1: 1-14.

Briggs D.E.G. 1990. Early arthropods: dampening the Cambrian evolution // *Arthropod paleobiology*. The Paleontol. Soc. Lawrence, Konsas: 24-43.

Dobzhansky Th. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Press: 1-364.

Global biodiversity. 1992. London: 1-585.

Osburn R.C., Dublin L.I., Sgimer Al.W., Lull R.S. 1903. Adaptation to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals // *Amer. Natur*. **37**: 651-655, 731-736, 819-825.

Remane A. 1943. Die Bedeutung der Lebensformentypen fur die Okologie // *Biol. Gen*. **17**: 164-182.

Seilacher A. 1989. Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere // *Lethaia* **22**: 229-239.

Valentine J.W. 1980. Determinants of diversity in higher taxonomic categories // *Paleobiology* 6: 444-450.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **753**: 1011*

Первая встреча земляного дрозда *Zoothera dauma* в Алакольской котловине

Н.Н.Березовиков

*Второе издание. Первая публикация в 2004**

Для равнинной части Алакольской котловины до настоящего времени земляной дрозд *Zoothera dauma* не был известен (Гаврилов 1970, 1999). Лишь в одном из ущелий северо-восточных отрогов Джунгарского Алатау, выходящих к Алакольской равнине, летом 1914 года препаратор С.Абдыбеков наблюдал птицу, похожую за земляного дрозда (Шнитников 1949). Судя по срокам и местам работы экспедиции (Шнитников 1916), эта встреча произошла в горах Кайкан, ограничивающих озеро Алаколь в его юго-западной части.

В западной же части Алакольской котловины, на территории центральной усадьбы Алакольского заповедника в городе Ушарал 7 октября 2003 найдена разбившаяся об оконное стекло молодая птица. Размеры экземпляра, мм: крыло 172, клюв 25.8, плюсна 36.5, хвост 123. Птица находилась в состоянии линьки контурного пера в нижней части тела: верхние кроющие рулевых были в пеньках с кисточками. Экземпляр хранится в коллекции Музея природы Алакольского заповедника.

Литература

Гаврилов Э.И. 1970. Род Земляной дрозд – *Zoothera* // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **3**: 456-458.

Гаврилов Э.И. 1999. *Фауна и распространение птиц Казахстана*. Алматы: 1-198.

Шнитников В.Н. 1916. Маршруты поездок по Семиреченской области 1907-1915 гг. // *Ежегодник Зоол. музея Импер. Акад. наук* **21**: 64-72.

Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-666.

* Березовиков Н.Н. 2004. Первая встреча земляного дрозда в Алакольской котловине // *Каз. орнитол. бюл. 2004:* 185.