

ISSN 0869-4362

**Русский  
орнитологический  
журнал**

**2012  
XXI**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
**813**  
EXPRESS-ISSUE



Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2012 № 813

## СОДЕРЖАНИЕ

---

- 2757-2763 Николай Алексеевич Северцов (1827-1885).  
Г. П. ДЕМЕНТЬЕВ
- 2763-2773 Даниил Николаевич Кашкаров и развитие  
зоологии позвоночных в Ленинградском  
университете. А. С. МАЛЬЧЕВСКИЙ
- 2774-2780 Правило Сибома и вероятные причины  
распределения окрасочных морф самцов  
мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*  
по ареалу. А. Г. ЛЯХОВ,  
Е. А. БЕЛЬСКИЙ, А. В. ГИЛЕВ
- 2781 Средний кроншнеп *Numenius phaeopus*  
на Шульбинском водохранилище в бассейне  
Верхнего Иртыша. 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  
The Russian Journal of Ornithology  
*Published from 1992*

Volume XXI  
Express-issue

2012 № 813

CONTENTS

- 
- 2757-2763 Nikolai Alekseevich Severtsov (1827-1885).  
G. P. D E M E N T I E V
- 2763-2773 Daniil Nikolaevich Kashkarov and development  
of vertebrate zoology at the Leningrad University.  
A. S. M A L C H E V S K Y
- 2774-2780 The Seebohm rule and probable causes  
of distribution males with different plumage colour  
through the range in the pied flycatcher *Ficedula*  
*hypoleuca*. A. G. L Y A K H O V ,  
E. A. B E L S K Y , A. V. G I L E V
- 2781 The whimbrel *Numenius phaeopus* on Shulba  
reservoir in the basin of the Upper Irtysh.  
N. N. B E R E Z O V I K O V
- 

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

## Николай Алексеевич Северцов (1827-1885)

Г.П.Дементьев

*Второе издание. Первая публикация в 1963\**

В истории отечественной зоологии Николаю Алексеевичу Северцову принадлежит почётное место. Вместе со своим учителем Карлом Францевичем Рулье он является основоположником экологии животных, науки об образе жизни животных, которая в силу её большого теоретического и практического значения играет всё более важную роль в системе биологических наук. Если термин «экология» был введён в своё время Э.Геккелем, то содержание и основные принципы этой науки были впервые, и притом задолго до Геккеля, сформулированы и развиты К.Ф.Рулье и Н.А.Северцовым. К.Ф.Рулье называл экологию «общей зоологией». Как писал Северцов, курс общей зоологии Рулье «был изложением в общих чертах законов животной организации и животной жизни... В слышанном нами курсе общей зоологии профессор (К.Ф.Рулье – Г.Д.) обращал особое внимание на важность и современное положение исследований о связи животных явлений между собой и зависимости их от внешних условий, от среды и обстановки, в которой живёт животное. С тех пор эти исследования окончательно стали главным предметом моих занятий». Будучи ещё совсем молодым учёным, Н.А.Северцов мастерски развил взгляды своего учителя в первой большой работе о животных Воронежской губернии. Эта книга Н.А.Северцова, к которой мы ещё вернемся, представляет собою первый в зоологической литературе образец капитального экологического исследования.

Особенно много внимания Н.А.Северцов уделял изучению птиц – он был одним из крупнейших орнитологов своего времени.

В своих специальных и общих исследованиях Н.А.Северцов был одним из первых последователей Дарвина в России.

Николай Алексеевич Северцов родился 5 ноября 1827 года в селе Хвощеватово Землянского уезда Воронежской губернии, где жил его отец Алексей Петрович – отставной гвардейский офицер, участник Отечественной войны 1812 года, потерявший руку в Бородинском сражении. Природа тех мест в прошлом столетии была очень богатой и ещё в раннем детстве привлекла к себе внимание будущего натуралиста. Как писал сам Н.А.Северцов, первые более или менее созна-

---

\* Дементьев Г.П. 1963. Николай Алексеевич Северцов (1827-1885) // *Люди русской науки: Очерки о выдающихся деятелях естествознания и техники. Биология, медицина, сельскохозяйственные науки*. М.: 126-131.

тельные наблюдения над природой он начал ещё в десятилетнем возрасте. В детстве он зачитывался «Естественной историей» Бюффона. В детстве стал он и охотником. Дома Н.А.Северцов получил отличное образование, изучил несколько языков и приобрёл сведения и навыки, необходимые для натуралиста: умение наблюдать и разбираться в виденном, охотничий опыт, умение рисовать и т.д.

Н.А.Северцову не было ещё шестнадцати лет, когда он поступил в Московский университет на второе отделение философского факультета, соответствующее имевшимся впоследствии естественным отделениям физико-математических факультетов. Университетские занятия Н.А.Северцова были очень плодотворны. Летние каникулы он посвящал изучению природы родной Воронежской губернии, а в учебные семестры занимался под руководством одного из наиболее талантливых и оригинальных зоологов XIX столетия профессора К.Ф.Рулье.

Рулье, как мы уже говорили, был предшественником современного экологического направления изучения жизни природы – направления, в основе которого лежит стремление не только узнать, но и объяснить жизнь животных и растений в естественных условиях. Надо помнить, что не только в первой, но и во второй половине XIX века изучение природы в значительной мере, во всяком случае, в додарвиновский период, носило главным образом описательный характер, и вопросами, интересовавшими Рулье, занимались лишь немногие учёные. Н.А.Северцов был главным продолжателем дела Рулье. В 1854 году – через восемь лет после окончания университета – Н.А.Северцов защитил магистерскую диссертацию. Диссертация эта была посвящена глубокому разбору периодических явлений в жизни животных Воронежской губернии.

После защиты диссертации Н.А.Северцов несколько колебался в выборе дальнейшей деятельности. С одной стороны, его влекли путешествия и большие полевые исследования. С другой стороны, ему, по видимому, не хотелось порывать связи с университетом. Хотя педагогическая деятельность его не очень привлекала, да к тому же в глазах того общества, к которому Н.А.Северцов принадлежал, она считалась малореспектабельным занятием, всё же Н.А.Северцов в 1855 году обратился в университет с прошением о предоставлении ему должности доцента (без штатного оклада); по каким-то причинам назначение это не состоялось.

Весною 1857 года Н.А.Северцов отправился в первое путешествие в Туркестан. Его путешествия по Туркестану, закончившиеся в 1878 году, снискали Н.А.Северцову громкую славу пионера в изучении природы Средней Азии. В этих исследованиях талант Н.А.Северцова, его удивительная эрудиция, настойчивость, трудоспособность и преданность науке развернулись во всей широте. Путешествия Северцова

по Туркестану начались в то время, когда эта территория была совершенно неисследованной и на ней шли боевые действия. Научная работа Н.А.Северцова нередко протекала в условиях смертельной опасности. В Кокандском походе 1864 года под начальством генерала М.Г. Черныяева ему, по его словам, приходилось выполнять обязанности начальника штаба: делать топографические съёмки, водить отряд на приступ, изображать собой парламентаря, уже после того, как двое, фигурировавшие в этой роли до него, были посажены Якуб-ханом на кол. По отзыву современников, во всех этих ролях Н.А.Северцов был так же на месте, как и в то время, когда отдавался научным занятиям. Во время другого путешествия в центр Тянь-Шаня в 1867 году Северцову приходилось вести дипломатические переговоры и регулировать отношения между воевавшими там киргизскими народами и т.п.

При первой же поездке Н.А.Северцова в 1857-1858 годах с ним случилось событие, которое у многих других отбило бы охоту путешествовать по Туркестану. На экскурсии в окрестностях форта Перовского он попал в плен к кокандцам и был тяжело изранен; в схватке кокандцы пытались отсечь ему голову, разрубили шею, раскололи скуловую кость, отсекли ухо, нанесли три раны пикой – в грудь, подмышку и руку. Только вследствие энергичного вмешательства и военной демонстрации начальника Сыр-Дарьинской линии генерала Данзаса Северцов был освобождён, пробыв в плену месяц.

Происшествие это создало Н.А.Северцову большую популярность в петербургском обществе; история его плена была у всех на устах, все искали знакомства с ним. Несмотря на пережитое, Н.А.Северцов продолжал работать в Туркестане, и работать напряжённо и плодотворно, по выработанной им обширной программе. В центре его внимания были зоологические исследования, но он собирал и ботанический материал; много занимался географией и геологией, производил метеорологические и климатические наблюдения, розыски полезных ископаемых. Можно только удивляться, как один человек успешно справлялся со столь сложными и многообразными задачами.

Н.А.Северцов совершил шесть поездок в Туркестан: в 1857-1858 годах – на Аральское море, на Сыр-Дарью; в 1864 – в Семиречье, Западный Тянь-Шань и Ташкентский оазис; в 1867 – на Сыр-Дарью, в Ташкентский оазис и в Центральный Тянь-Шань; в 1874 – на Аму-Дарью; в 1877-1878 годах – на Памир; в 1879 году – в Семиречье. В промежутках между экспедициями Северцов работал на Урале и Волге в качестве члена комитета по устройству Уральского казачьего войска (1860-1862 годы); занимался интересовавшими его научными вопросами в Москве, Петербурге и в селе Петровском Воронежской губернии; несколько раз ездил за границу, где занимался в различных научных учреждениях (Вена, Париж, Лондон, Берлин).

Научные работы Н.А.Северцова привлекли к себе большое внимание. Московский университет присудил ему степень доктора зоологии *honoris causa*. Н.А.Северцову удалось связать в одно целое работы своих предшественников по изучению животного мира Передней и Южной Азии с собранными русскими учеными сведениями по Восточной Европе и Западной Сибири и дать связную картину общего облика животного мира Северной и Средней Азии. Работы Северцова по изменчивости птиц обратили на себя внимание Ч.Дарвина, горячим сторонником теории которого Н.А.Северцов стал в числе первых крупных европейских зоологов.



Николай Алексеевич Северцов (1827-1885)

После окончания туркестанских путешествий Н.А.Северцов приступил к окончательной обработке собранных им обширных материалов (в туркестанский период он опубликовал несколько крупных исследований, но они носили всё же предварительный характер). Северцов поставил себе задачей дать физико-географическое описание Туркестана; критически обработать все собранные им и имевшиеся у других авторов сведения по зоологической географии Палеарктической области (Северной Азии, Европы и Северной Африки); написать книгу о птицах Туркестана и сопредельных стран; описать фауну птиц России – птицы всегда были любимым предметом его научных исследований. За время туркестанских поездок Н.А.Северцов собрал их до 12 тыс. экземпляров (эта коллекция хранится теперь в Зоологическом институте Академии наук СССР); наконец, обработать в духе дарвиновской теории несколько групп европейско-азиатских видов животных; на фоне условий их существования дать образцы изучения географических изменений видов (в одной из своих ранних работ он называл это «зоологической этнографией»).

Эти обширные исследования подвигались довольно медленно. Объяснялось это и сложностью задач, и обширностью материалов, и некоторыми личными свойствами автора: Н.А.Северцов весьма критически подходил к своим работам. Это задерживало появление в печати его исследований. Как писал ученик Северцова М.А.Мензбир, «в печать из-под его пера всё шло туго: он много раз обсуждал и взвешивал фактический материал, прежде нежели решался окончательно оформить какой-нибудь вывод и сделать его общим достоянием».

Н.А.Северцову не удалось довести до конца всего задуманного и начатого. 7 февраля 1885 года его постигла неожиданная смерть. Экипаж, в котором Н.А.Северцов ехал по льду Дона, провалился в воду; Северцов едва не утонул; немного отойдя от берега, умер от кровоизлияния в мозг.

Так погиб один из самых талантливых и энергичных представителей русской науки. Смерть Николая Алексеевича Северцова произвела глубокое впечатление на широкие круги русского общества.

Н.А.Северцов не успел довести до конца главных своих трудов. Но и то, что он сделал, является громадным вкладом в науку.

Как Пржевальский открыл для современной науки Центральную Азию, так Северцов открыл для науки природу Туркестана. В работах Н.А.Северцова содержится описание географии, геологии и главным образом животных Туркестана. Многие из этих работ – как описание Центрального Тянь-Шаня (1873 год), анализ распространения и полный список фауны позвоночных Туркестана (1872) – были переведены на английский, немецкий и французский языки.

Как зоолог Н.А.Северцов до сих пор остается крупнейшей фигурой среди орнитологов и зоогеографов. Впрочем, деятельность его была и в этом отношении весьма разнообразна. Он много сделал и для изучения других групп животного мира, в частности – зверей. Н.А.Северцов один из первых дал глубокий анализ закономерностей распространения животных во внетропических частях Азии и в Европе (1877); позднейшие исследования подтвердили правильность его выводов. Он много сделал для выяснения истории фауны нашей страны, в особенности Азии.

Исключительное значение имеет первая большая работа Николая Алексеевича Северцова – его магистерская диссертация (1855). В ней Н.А.Северцов выступил как предшественник наиболее современных и важных отраслей биологического исследования – экологии, пытаясь выяснить глубокие связи, существующие между животным организмом и средой, условиями существования. На примере изучавшейся им в течение многих лет природы Воронежской губернии Н.А.Северцову удалось вскрыть и показать те зависимости, которые определяют периодические явления в жизни животных – миграции и перемещения,

размножение, смену покровов (линьку) и т.д. Об этой работе Северцова писали, что она открывает новые пути в науке. Подобных работ не было во времена Н.А.Северцова ни у нас, ни за границей; не было их и долгое время впоследствии. Только XX столетие принесло, наконец, дальнейшее развитие идей и работ Н.А.Северцова в области экологии.

Как орнитолог Н.А.Северцов оставил глубокий след в науке. Его зоогеографические работы в значительной мере построены на орнитологических фактах. Им собран был громадный материал по распространению, систематике, образу жизни птиц в России и в Туркестане. Он много дал для изучения одного из кардинальных вопросов биологии – вопроса об изменениях видов. Первоначально Северцов считал, что эволюция организмов ограничена, а изменения видов вызываются лишь внешними, главным образом климатическими факторами. Глубокое изучение птиц в природных условиях и в музеях обратило внимание Н.А.Северцова на другие стороны явления, ранее им недооценивавшиеся, и с 1870-х годов он становится убеждённым сторонником Дарвина. Он едва ли не первый из зоологов читал в Петербурге публичные лекции о дарвиновской теории. Н.А.Северцовым заложены основы развития отечественной орнитологии, неразрывно связанного с Московским университетом.

Н.А.Северцов создал русскую школу зоогеографов, которая позднее группировалась вокруг его ближайшего ученика и друга М.А.Мензбира. Взгляды Северцова и его труды в значительной мере определили развитие у нас зоогеографии на ряд последующих десятилетий.

Николай Алексеевич Северцов как человек производил глубокое впечатление. Лицам, плохо знавшим его, он мог казаться странным. Он славился своей необычайной рассеянностью. Речь его, часто отрывистая и с долгими паузами, с применением вывезенных из туркестанских экспедиций «азиатских» слов, была весьма своеобразной. Такой же была и наружность Н.А.Северцова – со взглядом исподлобья через очки, с рубцами от полученных ран на лице.

В большом обществе Н.А.Северцов чувствовал себя неловко, и, быть может, оригинальность его скрывала природную застенчивость. Это, впрочем, не мешало Николаю Алексеевичу быть весьма интересным собеседником, живым и остроумным. Писал Северцов превосходно. Он обладал прекрасной памятью и феноменальной эрудицией.

Н.А.Северцов никогда не пренебрегал кропотливой мелкой черновой работой. Он глубоко критически подходил к самому себе, не считая себя вправе – до всесторонней и долгой проверки – переходить к обобщениям и тем более публиковать их. Это чувство долга соединялось в Северцове с глубокой справедливостью и объективностью как в жизни, так и в науке. Он обладал большой прямолинейностью и смелостью, в нём было много благородства, чуткости и истинной доброты.

*Главнейшие труды Н.А.Северцова:* Периодические явления в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской губернии (магистерская диссертация), М., 1855; О многосерийной классификации хищных (1857-1858, на французском языке). Русский перевод см. в книге «Избранные произведения русских естествоиспытателей первой половины XIX в.», М., 1959; Зоологическая этнография. Исследования о видоизменениях зверей и птиц, «Русское слово», апрель 1860; Архары (горные бараны), «Природа», кн. 1, 1873; Вертикальное и горизонтальное распространение туркестанских животных, «Изв. общ-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии», вып. 2, 1873; Путешествия по Туркестанскому краю и исследование горной страны Тянь-Шаня, СПб., 1873; О зоологических (преимущественно орнитологических) областях внетропических частей нашего материка, «Изв. Русск. геогр. общ-ва», т. 13, 1877; Заметки о фауне позвоночных Памира, «Изв. Туркестанского отд. общ-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии», т. 1, Ташкент, 1879; Об орографическом образовании Высокой Азии и его значении для распространения животных, «Речи и протоколы 6-го съезда естествоиспытателей и врачей в СПб.», СПб., 1880; Орографический очерк Памирской горной системы, «Зап. Рус. геогр. общ-ва», отд. общей географии, т. 13, 1886.

*О Н.А.Северцове:* Мензбир М.А. Николай Алексеевич Северцов, «Зап. Рус. геогр. общ-ва», отд. геогр., т. 13, 1886; Материалы о Н.А.Северцове и полный список трудов, «Бюл. Моск. общ-ва испытателей природы», отд. биол., нов. сер., т.47, 1938; Огнев С.И. Н.А.Северцов и его значение для русской зоологии, там же; Дементьев Г.П. Н.А.Северцов, зоолог и путешественник (1827-1885), М., 1940; 2-е изд., дополненное, М., 1948; Северцова Л.Б. Алексей Николаевич Северцов (гл. I—V), М.; Л., 1946; Золотницкая Р.Л. Николай Алексеевич Северцов, в кн.: Н.А.Северцов «Путешествие по Туркестанскому краю», М, 1947; Соболев С.Л. Ранние эволюционные воззрения Н.А.Северцова, «Труды совещания по истории естествознания 24-26 декабря 1946 г.», М.; Л., 1948; История естествознания в России, т. 1, ч. 2, М., 1957; Райков Б.Е. Н.А.Северцов, в кн.: «Русские биологи-эволюционисты до Дарвина», т. 4, М.; Л. 1959.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 813: 2763-2773

## **Даниил Николаевич Кашкаров и развитие зоологии позвоночных в Ленинградском университете**

**А.С.Мальчевский**

*Второе издание. Первая публикация в 1979\**

Основатель советской школы экологов профессор Даниил Николаевич Кашкаров начал работать в Ленинградском университете в 1933 году. До этого он 13 лет возглавлял кафедру зоологии в Среднеазиат-

---

\* Мальчевский А.С. 1979. Д.Н.Кашкаров и развитие зоологии позвоночных в Ленинградском университете // *Вестн. Ленингр. ун-та* 3: 5-13. В основу написания статьи были положены материалы доклада, прочитанного 14 апреля 1978 на расширенном заседании Учёного совета биолого-почвенного факультета и научного семинара кафедры зоологии позвоночных, посвящённого 100-летию со дня рождения Д.Н.Кашкарова (1878-1941).

ском университете, в котором им была воспитана целая плеяда зоологов-экологов, продолжающих развивать его идеи и в настоящее время. В Ленинградском университете Д.Н.Кашкаров заведовал кафедрой зоологии позвоночных до своей кончины 26 ноября 1941 года.

Несмотря на сравнительно короткий период пребывания на кафедре, Д.Н.Кашкаров сделал для Ленинградского университета, факультета и кафедры чрезвычайно много. Без преувеличения можно сказать, что деятельность его была выдающейся. Она на многие годы определила характер и направление развития преподавательской и научно-исследовательской работы кафедры. Прямым или косвенным образом она отразилась на развитии взглядов и характере деятельности зоологов других учреждений Ленинграда (ЗИН АН СССР, ВИЗР, ВНИИОЗ, Сельхозинститут и др.), а также университетов и институтов других городов страны – Москвы, Свердловска, Саратова, Астрахани, Ташкента, Душанбе, Алма-Аты, Ашхабада, – где работали или работают ученики Даниила Николаевича.

С приходом Д.Н.Кашкарова в Ленинградский университет на кафедре зоологии позвоночных происходят принципиальные изменения, касающиеся по существу всей деятельности кафедры: направления научной работы, характера учебного процесса, организации учебной и воспитательной работы. В повышении уровня зоологического образования особое значение имел новый учебный план. Понимая, что развитие зоологической науки определяется достижениями в её специальных ветвях, Д.Н.Кашкаров в качестве основных специальных курсов кафедры вводит териологию, герпетологию и орнитологию. Последняя, хотя и читалась ранее, но лишь во времена С.С.Куторги, К.Ф.Кесслера и М.Н.Богданова. Для чтения специальных курсов Д.Н.Кашкаров приглашает видных учёных, каждый из которых, будучи крупным знатоком в своей области, ведёт интенсивную научную работу. Это обусловило возможность специализации студентов по основным ветвям зоологии позвоночных. Орнитологическое направление при Кашкарове возглавлял Л.М.Шульпин, герпетологическое – П.В.Терентьев, а отдельные разделы териологии читали профессора Б.С.Виноградов, Н.А.Смирнов и Г.Г.Доппельмаир. Они же руководили и студентами, специализировавшимися в области териологии.

Именно с этого времени кафедра начала планомерно готовить специалистов – орнитологов, териологов и герпетологов, что соответствовало требованиям зоологической науки и запросам практики того времени. Эта традиция в подготовке кадров на кафедре полностью сохранена. В связи с введением в учебный план курсов частной орнитологии и териологии расширился лишь круг специалистов, обслуживающих разные направления. Орнитологические курсы в послевоенные годы читал и читает А.С.Мальчевский, и в этом ему существенно помогают

Г.А.Носков, Ю.Б.Пукинский и А.В.Бардин. Териологию преподавали сначала Б.С.Виноградов, затем Г.А.Новиков и О.В.Петров, а в настоящее время А.Э.Айрапетьянц и Т.Г.Аксёнова. Для чтения курса герпетологии в настоящее время приглашён И.С.Даревский (ЗИН АН СССР).

Подготовка по профилирующим специальностям при Д.Н.Кашкарове предусматривала одновременное прохождение ряда общих кафедральных курсов, дающих студентам на примере позвоночных животных широкие общебиологические знания и возможность подхода к изучению видов и фаун в их историческом развитии и во взаимоотношении с окружающей средой. Из них прежде всего следует указать на созданный Д.Н.Кашкаровым ещё в Ташкенте курс экологии животных, который читал он сам, причём с большим увлечением, постоянно вводя в него новые самобытные разделы. В качестве учебного пособия этот курс издавался три раза. Первоначально он имел название «Среда и сообщество» (1933), а затем «Основы экологии животных» (1938, 1945). Экологическое образование студентов дополнялось специальным курсом экспериментальной экологии, который сначала читал И.Д.Стрельников, а затем Н.Н.Калабухов. В настоящее время его читает П.К.Смирнов. Общее экологическое образование студентов факультета в последние годы значительно расширилось благодаря инициативе Г.А.Новикова, создавшего общефакультетский курс «Основы экологии и охраны природы», осуществляющийся на 4-м курсе. Из других курсов кафедры, имеющих общеобразовательное значение, укажем на зоогеографию, сравнительную анатомию и палеозоологию. При Д.Н.Кашкарове зоогеографию читал Л.М.Шульпин, сравнительную анатомию – крупный анатом А.А.Гавриленко, а палеозоологию – Ю.А.Орлов, впоследствии действительный член Академии наук СССР. В дальнейшем по мере накопления научных знаний все эти курсы совершенствовались и содержание их изменялось. Тем не менее все они сохранились и продолжают выполнять свою общебиологическую функцию. Курс палеозоологии в первые годы после войны вёл А.П.Быстров, затем Л.И.Хозацкий, которые читает его и сейчас, руководя также студентами-палеозологами вместе со своим основным помощником Л.А.Несовым. Сравнительно-анатомическое направление в последнее время тоже пополнилось новыми преподавательскими и научно-исследовательскими кадрами. Помимо Л.И.Хозацкого, в этой области теперь активно работает В.Г.Борхвардт. Таким образом, как и во времена Д.Н.Кашкарова, студенты кафедры имеют возможность специализироваться в области морфологии и палеозоологии.

Несомненной исторической вехой в развитии зоологии позвоночных и подготовке зоологических кадров явилось созданное Д.Н.Кашкаровым совместно с В.В.Станчинским прекрасное учебное пособие «Курс зоологии позвоночных», выдержавшее несколько изданий. Этот курс

до сих пор не потерял своего значения, несмотря на несколько устаревшую систематику и громоздкость. Огромное достоинство его состоит в ярком изложении и строгом эволюционном плане. При этом важно отметить, что курс зоологии позвоночных стал общефакультетским лишь при Д.Н.Кашкарове. До этого студенты биологического факультета слушали общий курс зоологии, в котором позвоночным животным отводилось всего несколько лекций. Такое изменение учебного плана, несомненно, способствовало повышению уровня общебиологической подготовки студентов всего факультета. Особенно оно оказалось нужным физиологам, с которыми Д.Н.Кашкаров всегда поддерживал тесный научный контакт.

Из других учебников и руководств, созданных по инициативе Кашкарова и сыгравших важную роль в подготовке зоологических кадров страны, следует указать в первую очередь на учебник Л.М.Шульпина «Орнитология», являющийся до сих пор основным руководством по этому предмету, а также на «Практикум зоологии позвоночных» П.В.Терентьева, выдержавший три издания. Позднее серия учебников и учебных руководств, выполненных в этом же плане, пополнилась «Полевыми исследованиями по экологии наземных позвоночных» (Г.А.Новиков), «Определителем пресмыкающихся и земноводных» (П.В.Терентьев), «Герпетологией» (П.В.Терентьев) и «Биологией лесных птиц и зверей» (Г.Г.Доппельмаир, А.С.Мальчевский, Г.А.Новиков, Б.Ю.Фалькенштейн).

Вся деятельность Д.Н.Кашкарова, связанная с совершенствованием учебного плана кафедры, была направлена на достижение единства преподавательского и научно-исследовательского процесса. Этой идее были подчинены также задачи учебной и производственной практик. При Д.Н.Кашкарове впервые организуется комплексная учебная практика студентов («Лес на Ворскле»). Производственная практика тоже приобретает комплексный экспедиционный характер. Студенты старших курсов участвуют в экспедициях в Среднюю Азию, Заволжье и другие районы страны. Организуя экспедиции, Д.Н.Кашкаров привлекал к руководству практикой не только преподавателей, но и аспирантов: Н.В.Минина, В.А.Стальмакову и др. Направление экспедиционных работ было эколого-фаунистическим. Эффективность такой практики была чрезвычайно высокой. Выезжали подчас почти всем курсом в какой-то малоисследованный район. Каждый студент, имея свою тему по орнитологии, териологии или герпетологии, участвовал также в общем эколого-фаунистическом описании района. Материалы экспедиций публиковались. Такая практика воспитывала студентов в духе коллективизма, приобщала к задачам народного хозяйства, давала гармоническое образование полевого зоолога и оставляла на всю жизнь лучшие воспоминания.

Широта натуры и интересов Д.Н.Кашкарова по существу определила и направление его научной деятельности. Для него был характерен комплексный подход к изучению объектов зоологии, заключающийся в синтезе данных экологии, физиологии и морфологии при анализе характера адаптаций животных. В настоящее время такой подход получил широкое распространение и может считаться основным в зоологии, но в то время он был новым. В этом отношении чрезвычайно большой методологический интерес представляет статья Д.Н. Кашкарова «Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки?», опубликованная в «Зоологическом журнале» в 1939 году. Она имела большой научный резонанс и определила направление исследований многих его учеников. Комплексный метод Д.Н.Кашкарова выражался также в сочетании обязательных полевых наблюдений с лабораторным и полевым экспериментом. При этом Д.Н.Кашкаров всегда обращал внимание на то, что не только эксперимент проверяет результаты наблюдений в природе, но и наблюдения должны вновь и вновь проверять результаты экспериментов. Природа – великий экспериментатор, – говорил Д.Н.Кашкаров, – и экологи, изучая эколого-физиологические адаптации животных в различных условиях, по существу наблюдают эксперименты Природы, которая контролирует справедливость наших выводов. Вот почему изучению животных в естественной обстановке и во взаимоотношении с окружающей средой уделялось на кафедре основное внимание. Уже при Д.Н.Кашкарове возникло три направления полевых экологических исследований: эколого-фаунистическое, аутэкологическое и биоценологическое. В частности, биоценологические исследования заключались в изучении межвидовых отношений животных через цепи питания и в оценке деятельности грызунов на пастбищах (А.М.Андрушко), насекомоядных птиц в лесу и ползающих насекомых на лесовозобновление (О.В.Петров, Е.К.Тимофеева и др.); в анализе различных биотопов как среды обитания животных (Г.А.Новиков и др.); в изучении структуры и развития биоценозов пустыни (Д.Н.Кашкаров), ползающих насекомых на лесовозобновление (Д.Н.Кашкаров, А.С.Мальчевский) и леса (А.К.Крень, а также Г.А.Новиков, в работах которого биоценологическое направление, в разных его аспектах, было развито наиболее полно).

Аутэкологическим работам – всестороннему экологическому изучению видов в пределах их ареалов – Д.Н.Кашкаров придавал очень большое значение. Он считал, что лишь после подробного изучения экологии отдельных видов животных можно вскрыть общие закономерности биоценологических отношений, понять структуру биоценоза и определить его естественные границы. При Д.Н.Кашкарове аутэкологические исследования были очень распространены. Они, как правило,

были связаны с вопросами акклиматизации и реакклиматизации животных и имели непосредственное отношение к охотничьим хозяйствам, связь с которыми постоянно поддерживалась благодаря Г.Г.Доппельмаиру. В последующий период жизни кафедры этот вид работ стал ещё более распространённым. В последние десятилетия всестороннему изучению подверглись некоторые виды копытных: лось, кабан, косуля (Г.А.Новиков, Е.К.Тимофеева), редкие и исчезающие виды птиц (Ю.Б.Пукинский), а также полевой воробей, который в рамках Международной биологической программы и программы «Человек и биосфера» был определён как один из модельных видов для разработки проблемы «Вид и его продуктивность в пределах ареала». В созданной под руководством сотрудника кафедры Г.А.Носкова монографии «Полевой воробей» прослеживаются изменения экологии, морфологии, поведения, численности и биологической продуктивности этого вида на всём пространстве ареала. В создании этой монографии принимали участие сотрудники и аспиранты кафедры (С.А.Фетисов, А.Р. Гагинская, Н.В.Соловьёва, Н.П.Иовченко), а также многие учёные Советского Союза и зарубежных стран – Польши, Венгрии, Чехословакии, Болгарии.

Особое значение Д.Н.Кашкаров придавал эколого-фаунистическому направлению, считая его фундаментом учебной и научной работы зоолога. Это направление предусматривает и широкое знакомство с фауной, что необходимо каждому зоологу, и детальное ознакомление с различными сторонами жизнедеятельности животных – питанием, размножением, миграциями, зимним образом жизни и т.п. В целях разработки этого направления и изучения фауны отдельных регионов нашей страны Д.Н.Кашкаров организует ряд крупных комплексных экспедиций. Идёт планомерное обследование пустынных и горных районов Средней Азии: Ферганы, Тянь-Шаня, Памира, изучаются различные фаунистические комплексы, явление зональности, закономерности вертикального распределения млекопитающих и птиц, ведутся исследования по экологии отдельных видов, выясняется адаптация животных к пустынным и горным условиям. Результаты экспедиционных исследований публикуются в серии работ самого Д.Н.Кашкарова, а также его учеников А.М.Андрушко, М.В.Минина, А.С.Мальчевского, О.В.Петрова и других.

В послевоенные годы эколого-фаунистические интересы кафедры были перенесены в основном на Северо-Запад России. Здесь проводятся планомерные фаунистические исследования и изучаются годовые жизненные циклы представителей различных систематических групп млекопитающих и птиц. Результаты этих работ обобщены в сводке «Звери Ленинградской области», написанной коллективом авторов при участии и под руководством Г.А.Новикова. Идёт подготовка к изданию

монографии «Птицы Ленинградской области», в которой будет дана характеристика динамики орнитофауны за последние десятилетия. Многолетние исследования орнитофауны Дальнего Востока (бассейна реки Бикин) проводятся Ю.Б.Пукинским и И.В.Ильинским, уделяющим особое внимание изучению экологии редких и исчезающих видов птиц: чёрного журавля, дикуши, трёхпёрстки, рыбного филина, иглоногой совы и др.

Эколого-фаунистические работы на кафедре зоологии позвоночных в настоящее время идут прежде всего в направлении разработки и совершенствования новых методов полевых наблюдений и экспериментов. Разрабатываются методики изучения питания птиц (А.С.Мальчевский и Н.П.Кадочников) и млекопитающих (Г.А.Новиков, Е.К.Тимофеева, А.Д.Миронов) в условиях их естественного обитания, входит в практику работы эколога методика изучения редких видов путём содержания их в неволе (А.Э.Айрапетьянц, Г.А.Носков, Ю.Б.Пукинский, П.К.Смирнов), изобретаются приборы для изучения активности грызунов в природе (А.Д.Миронов). В работе орнитологов в последнее десятилетие особое значение приобретает метод массового отлова птиц с помощью больших рыбачинских ловушек и паутиных сетей. Помимо индивидуального маркирования особей этот метод даёт возможность производить массовый прижизненный анализ птиц – регистрировать их жировые резервы, состояние оперения, дифференцировать их по полу и возрасту и т.п. Внедрением этого метода в практику орнитологических работ кафедра обязана в основном Г.А.Носкову, который со своими помощниками наладил регулярное обследование и мечение птиц во время их гнездования и миграций на побережье Ладожского озера. В настоящее время этот метод является основным в работе орнитологов Ленинградского университета. Он позволяет получать оригинальный материал по возрастной экологии и территориальному поведению птиц, имеющий непосредственное отношение к эволюционной теории. В этом плане на кафедре зоологии позвоночных выполнен целый ряд работ А.С.Мальчевским и его учениками: Г.А.Носковым, А.В.Бардиным, А.Р.Гагинской, С.А.Фетисовым и другими. Индивидуальное маркирование и наблюдения за определёнными особями в природе начинают применяться и к млекопитающим, например к грызунам (А.Д.Миронов, А.Э.Айрапетьянц).

Большую роль в развитии экологии позвоночных животных сыграло освоение и использование сотрудниками кафедры новейшей техники в научных целях как средства наблюдения и научной документации. Речь идёт о записях голосов животных, научном фотографировании и рапидной киносъёмке, существенно облегчающей изучение различных форм локомоции у млекопитающих (И.М.Фокин) и поведения птиц. Для изучения биологического смысла голосовых реакций и звукового

общения животных сотрудники кафедры (А.С.Мальчевский, Ю.Б.Пукинский, И.В.Ильинский) создали при Биологическом научно-исследовательском институте Ленинградского университета в Старом Петергофе фонотеку голосовых реакций животных, которая используется также и в учебном плане. Как известно, Д.Н.Кашкаров придавал большое значение изучению поведения животных и был первым, кто ещё в середине 1930-х годов опубликовал книгу «Современные успехи зоопсихологии». Таким образом, развивающиеся на кафедре направления исследований, связанные с изучением повадок, движений и звукового общения животных, были predeterminedены широкими научными интересами Д.Н.Кашкарова.

Проведение экологических работ невозможно без стационаров, которые позволяли бы изучать животных в течение многих лет подряд, подчас круглогодично. Даниил Николаевич придавал таким работам очень большое значение. Первым стационаром кафедры и факультета был заповедник, позднее учлесхоз «Лес на Ворскле». Он был организован Д.Н.Кашкаровым совместно с В.Н.Сукачёвым. Здесь в течение нескольких лет вела круглогодичные биоценологические наблюдения А.К.Крень. Позднее по более широкому плану проводил исследования Г.А.Новиков, опубликовавший впоследствии монографию «Экология птиц и зверей лесостепных дубрав». В последние десятилетия стационар «Лес на Ворскле» служит научной базой для проведения работ по изучению динамики орнитофауны (Н.П.Овчинникова), экологическому размещению и территориальному поведению грызунов (О.В.Петров, А.Д.Миронов) и исследованию биологии недавно появившегося там кабана (Е.К.Тимофеева). В 1950-е годы местом постоянного проведения студенческой орнитологической практики служил Савальский лесхоз (Воронежская область). Здесь выполнено большое количество дипломных работ, часть которых была опубликована (И.А.Нейфельдт, С.И.Божко, Т.А.Ардамацкой, Ю.К.Эйгелиса и других). По материалам, собранным в основном в Савальском лесхозе, была написана монография «Гнездовая жизнь певчих птиц» (А.С.Мальчевский). Активное участие в орнитологических работах на этом стационаре принял сотрудник Всесоюзного института защиты растений Н.П.Кадочников. Этот период исследований университетских орнитологов характеризуется тесными связями с энтомологами ВИЗРа, в частности, с крупнейшим лесным энтомологом В.Н.Старком.

В последнее десятилетие на кафедре возникает ещё три новых стационара, два териологических и один орнитологический. На териологическом стационаре «Шах-Сенем», расположенном в Заунгузских Каракумах, регулярно работают А.Э.Айрапетьянц, И.М.Фокин и студенты-практиканты. Здесь, продолжая традиции Д.Н.Кашкарова, питавшего особый интерес к экологии пустынных животных, работники кафедры

ведут многолетние исследования по изучению различных адаптаций млекопитающих к условиям пустыни. Особое внимание обращается на тушканчиков. Изучаются особенности их экологии, питания, спячки, биологии размножения, постэмбрионального развития, возрастной состав популяции. При работе с ними применяется метод индивидуального маркирования. Поддерживается тесный контакт с работниками противочумных организаций. Эти контакты, возникшие ещё при Кашкарове, не нарушаются по сей день. На другом териологическом стационаре «Шульгино» (в посёлке Шульгино на востоке Ленинградской области) по аналогичной программе работают те же лица, изучая экологию лесных зверей. При этом особое внимание обращается на биологию редких и малоизученных видов: лесной сони, северной мышовки, подземной полёвки, летяги и др.

Орнитологический стационар «Гумбарицы» (юго-восток Приладожья) функционирует уже более 10 лет. Здесь ведётся сравнительное изучение миграций, размножения, зимовок и других фаз годового жизненного цикла птиц. Материал собирается с целью использования его для реконструкции истории видов и определения систематической значимости экологических показателей. Главный организатор работ Г.А.Носков. Его помощниками в этом деле являются сотрудники, аспиранты и студенты кафедры С.П.Резвый, В.И.Головань, А.Р.Гагинская, Т.А.Рымкевич, И.Б.Савинич, В.М.Музаев, А.И.Кукиш и другие. Работа на стационаре идёт в тесном содружестве с сотрудниками Карельского филиала АН СССР В.Б.Зиминим, Н.В.Лапшиным и др.

С приходом Д.Н.Кашкарова на кафедру в Ленинградском университете возникает принципиально новое в зоологии эколого-физиологическое направление. Справедливо считая, что в эволюции животных первостепенное значение имеют их физиологические адаптации к среде обитания, Д.Н.Кашкаров организует при Петергофском биологическом институте лабораторию экспериментальной экологии, во главе которой становится Н.И.Калабухов. Его работы по сравнительной экологии близких видов грызунов, выполненные в лаборатории, получили широкую известность. В лаборатории велись также работы по изучению водного обмена у пустынных животных (А.И.Щеглова) и выяснению влияния света и низких температур на состояние и уровень обмена воробьиных птиц (П.С.Мальчевский). Было установлено, в частности, что у птиц даже при избытке пищи существуют значительные индивидуальные различия в способности переживать низкую температуру при коротком световом дне. Тем самым было показано, что в северных экстремальных условиях отсеивающим фактором может быть совокупность действия температуры и света.

Лаборатория экспериментальной экологии в тесном содружестве с университетскими физиологами вела также работу по экологии до-

машних животных – направлению, которое первым начал развивать в нашей стране Д.Н.Кашкаров. Оно предусматривало, в частности, разработку научных основ породного районирования. На примере пород домашних кур под руководством Д.Н.Кашкарова этим занималась сотрудник лаборатории К.П.Мальчевская.

Эколого-физиологическое направление исследований сохраняется и в наши дни; руководит этими исследованиями П.К.Смирнов. Его внимание обращено на выяснение физиологических приспособлений к условиям существования у различных млекопитающих, в частности, у малоизученной группы зайцеобразных – пищух.

В последнее время широкий размах приобрели орнитологические экспериментальные полевые исследования по выяснению роли светового фактора в регуляции отдельных фаз годового жизненного цикла птиц, в частности линьки (Г.А.Носков, Т.А.Рымкевич, А.Р.Гагинская). Эти работы по существу тоже начинались в 1930-е годы, когда Д.Н.Кашкаров с помощью аспирантов и сотрудников начал проводить экспериментальное изучение экологической роли светового фактора.

По замыслу Д.Н.Кашкарова экспериментальные эколого-физиологические исследования зоологов должны были вестись параллельно с полевыми наблюдениями. Начавшиеся в этом плане работы явились основой для развития так называемой «популяционной экологии». Эти работы предусматривали изучение морфофункциональных адаптаций животных к местным условиям существования в пределах их ареалов на индивидуальном, групповом и видовом уровнях, а также сравнение по этим показателям близких форм и видов.

Исходная точка зрения Д.Н.Кашкарова заключалась в том, что при всяких изменениях условий существования животные приспособляются к среде путём изменения прежде всего поведения и физиологии. Эта идея Д.Н.Кашкарова, изложенная в статье «Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки?» (1939), оказавшаяся созвучной взгляду А.Н.Северцова, независимо высказанному в работе «Психика и эволюция» (1940), получила своё существенное развитие в трудах его учеников и последователей. Н.И.Калабухов развивал её на видовом уровне, изучая в сравнительном плане экологию и физиологию близких видов млекопитающих, С.С.Шварц и И.Я.Поляков – на внутривидовом. Из них С.С.Шварц – выпускник и аспирант кафедры, ставший впоследствии действительным членом Академии наук СССР, – обращал особое внимание на необходимость изучения степени обратимости популяционных морфофизиологических изменений, совершенно справедливо вкладывая в понятие «популяция» генетический смысл. И.Я.Поляков пришёл к заключению, что основные адаптивные значения имеют фенотипические популяционные признаки.

Ученики Д.Н.Кашкарова, продолжавшие в послевоенные годы

работать на кафедре, долгие годы проводили исследования на птицах, широко применяя метод индивидуального маркирования особей и интересуясь такой стороной биологии животных, как степень их территориальной подвижности и соответственно экологической пластичности. В частности было установлено, что колоссальное эволюционное значение имеет не только консервативное поведение особей, но и явление дисперсии – разлёт от мест рождения, – характерное главным образом для молодых птиц, благодаря которому в природе происходит постоянное генетическое смешение особей из разных биотопов и регионов. Таким образом, экологические условия не всегда определяют границы естественных популяций, но часто создают их видимость. В этом отношении, однако, виды с различной историей могут вести себя по-разному, и изучение популяционной структуры вида необходимо проводить с учётом видовых особенностей территориального поведения (А.С.Мальчевский, Г.А.Носков).

Огромный вклад, который внёс Д.Н.Кашкаров в университетское образование и развитие зоологии, является лишь частичным отражением его деятельного характера и разностороннего таланта. Он был одним из инициаторов создания при Ленинградском обществе естествоиспытателей Экологического комитета, организатор Первого экологического совещания и издания серии сборников «Вопросы экологии и биоценологии».

Даниил Николаевич при первом же знакомстве с ним поражал своей значительностью. Проницательный взгляд лучисто-голубых глаз и порывистость движений производили впечатление необычайно динамичной натуры. Он был взыскателен и строг, отходчив и великодушен и чрезвычайно щедр на идеи. Он страстно спорил, делился своими новыми мыслями, даже со студентами, увлекал и вёл за собой. Всех, кто его знал, покоряла гармоничность и художественность его натуры. В нём всегда чувствовался мыслитель и художник. Даниил Николаевич глубоко понимал поэзию, музыку, живопись, писал стихи, играл на рояле, рисовал. Мне вспоминается его прелестная картина – университетский коридор, залитый весенним солнцем. Им написанные пейзажи и теперь украшают стены кафедры.

Широта взглядов и интересов Д.Н.Кашкарова, его художественный подход к объектам зоологии имели огромное воспитательное значение. Он воздействовал не только на наше сознание, но и на воображение. Он приучал не только понимать, но и любить, чувствовать науку сердцем. Естественно, что он имел много последователей и вокруг него всегда было много молодёжи.



## Правило Сибома и вероятные причины распределения окрасочных морф самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* по ареалу

А.Г.Ляхов, Е.А.Бельский, А.В.Гилев

Андрей Георгиевич Ляхов, E-mail: lyakhov56@yandex.ru; Евгений Анатольевич Бельский, E-mail: belskii@ipae.uran.ru; Алексей Валерьевич Гилев, E-mail: gilev123@yandex.ru.  
Институт экологии растений и животных Уро РАН, ул. Марта, д. 202, Екатеринбург, 620144, Россия

Поступила в редакцию 31 октября 2012

Благодаря широкому распространению, лёгкости привлечения в искусственные гнездовья и хорошей изученности мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca* является удобным модельным объектом для изучения самых разнообразных вопросов популяционной биологии и морфологии птиц. Самцы этого вида обладают уникальной изменчивостью брачной окраски, которая на спинной стороне тела варьирует от контрастной чёрно-белой (1-й балл по шкале Р.Дроста) до светло-бурой (7-й балл), практически не отличимой от криптической окраски самок (Drost 1936).

Область гнездования мухоловки-пеструшки простирается от Западной Европы до Енисея. Соотношение частот цветовых морф довольно стабильно во времени и специфично в разных частях ареала. На севере Европы преобладают тёмные самцы: в Скандинавии и Фенноскандии средний балл окраски варьирует от 3.2 до 3.9 (Naartman 1985; Røskaft *et al.* 1986). Светлые самцы преобладают в Центральной Европе, средний балл 5.5-6.1 (Røskaft *et al.* 1986), на Урале – 5.1 (Бельский, Ляхов 2004) и в Западной Сибири – 5.2 (Гашков 1998). В Европейской части России этот показатель имеет промежуточные значения – от 3.9 до 4.9 (Анорова 1977; Высоцкий 1993; Иванкина и др. 2007; Керимов и др. 1994, 1995; Шишкин и др. 1991). Таким образом, если в североевропейских популяциях мухоловки-пеструшки основную массу составляют самцы тёмных вариантов окраски, то особенностью восточных популяций этого вида является устойчивое преобладание светлых фенотипов и практически полное отсутствие самых тёмных (1-й и 2-й баллы) самцов.

Соотношение частот цветовых морф в разных частях ареала в какой-то степени отражает историю расселения вида в послеледниковый период, а также различные экологические условия региона обитания. В частности, преобладание светлых самцов в популяциях мухоловки-

пеструшки в Центральной Европе связывают с перекрытием здесь её ареала с ареалом мухоловки-белошейки *Ficedula albicollis*, самцы которой имеют контрастную чёрно-белую окраску. Мимикрия под самку позволяет пеструшке избегать агрессии со стороны белошейки. Существует ещё немало гипотез относительно механизмов поддержания полиморфизма в популяциях мухоловки-пеструшки (Гриньков, Керимов 1998; Järvi *et al.* 1987; и др.). Однако эти гипотезы не объясняют устойчивое преобладание светлоокрашенных самцов на востоке ареала мухоловки-пеструшки, где белошейка не гнездится.

Мухоловка-пеструшка является дальним мигрантом. Маршрут перелёта на места зимовок в западной Африке и обратно пролегает через Западную Европу как у европейских птиц, так и у гнездящихся в Сибири (Chernetsov *et al.* 2008). Таким образом, особи восточных популяций совершают гораздо более дальние перелёты по сравнению с европейскими. Известно, что форма крыла птицы и его вершины зависит от дальности миграционного пути и особенностей экологии различных подвидов и популяций (Штегман 1961; Потапов 1967; Цвелых, Дядичева 1986; Павлова 1988; Lockwood *et al.* 1998; Mönkkönen 1995; Perez-Tris *et al.* 2000). Закономерность увеличения остроты крыла у подвидов и популяций, совершающих более протяженные миграции, известна как правило Сибоба.

Нами предпринята попытка применить правило Сибоба для объяснения повышенной встречаемости светлых морф самцов мухоловки-пеструшки в восточной части ареала. Мы предположили, что светлые особи имеют более острое крыло, чем тёмные, что позволяет им эффективнее преодолевать миграционные маршруты. Вследствие этого наблюдается устойчивое преобладание светлых фенотипов в восточных популяциях вида и неравномерное распределение частот фенотипов в других частях ареала.

#### Материал и методы

Материал собран в 2003-2011 годах на юге Свердловской области. Площадки с искусственными гнездовьями были заложены в основных типах леса (елово-пихтовый и осиново-березовый) между городом Ревда (56°51' с.ш., 59°53' в.д.) и посёлком Дружинино (56°48' с.ш., 59°28' в.д.). Большинство птиц отловлено на гнёздах с помощью бойков в период выкармливания птенцов.

Окраску самцов оценивали по 7-балльной шкале, принимая во внимание окраску оперения верхней стороны тела (шапочка, мантия, спина и поясница). Окраску лопаток и кроющих крыла не учитывали. Использовали следующее словесное описание типов окраски (Drost 1936):

**I.** Чёрный. **II.** Чёрный, но поясница слегка белесо-серая или белесо-коричневая. **III.** В основном чёрный, но на некоторых перьях коричневые, серые или тускло-чёрные пятна. **IV.** Наполовину чёрный и наполовину коричневый или серый. С некоторого расстояния птица выглядит черноватой. **V.** В основном серый или коричневый, но есть отчётливые чёрные, черноватые или коричневато-чёрные участки.

VI. Почти чисто серый или коричневый, но на некоторых участках есть маленькие тёмные пятна или тёмный оттенок. Тёмный цвет виден только тогда, когда птица находится в руках. VII. Чисто коричневый или серый. У этих самцов может отсутствовать лобное пятно.

В районе наших исследований отмечены самцы только III-VII цветовых морф (Бельский, Ляхов 2004).

Возраст особей, отловленных впервые, определяли по обношенности рулевых и первостепенных маховых, а также по характеристикам кроющих второстепенных маховых (Karlsson *et al.* 1986; Jenni, Winkler 1994).

У случайным образом выбранных самцов измеряли длину крыла и дистальных первостепенных маховых (ПМ). У мухоловки-пеструшки вершину крыла образуют 7-е и 8-е ПМ, обычно 8-е перо длиннее 7-го на 0.5-1.0 мм, либо эти перья равны. Длину 6-го – 9-го ПМ (счёт от проксимальных к дистальным) измеряли линейкой с упором от кистевого сгиба до вершины с точностью 0.5 мм. Для оценки остроты крыла птиц был рассчитан индекс, предложенный А.Н.Цвелых (1983):

$$Ind = \frac{a-b}{A} 100\%,$$

где  $A$  – длина крыла;  $a$  – длина пера, находящегося дистальнее самого длинного, измеренная от кистевого сгиба (у мухоловки-пеструшки в большинстве случаев это 9-е ПМ);  $b$  – длина пера, находящегося проксимальнее самого длинного (у пеструшки обычно 7-е ПМ). Чем больше индекс, тем острее крыло.

Для увеличения объёма выборок мы объединили самцов в три группы: тёмные (3-я и 4-я цветовые морфы), светлые (6-я и 7-я) и промежуточные (5-я). Значимость различий между выборками по остроте крыла проверяли с помощью дисперсионного анализа, поскольку первичные данные отвечают необходимым требованиям. Расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Ink., 1984-2001).

## Результаты

На первом этапе мы проверили значимость влияния трёх факторов на остроту крыла: год, возраст (годовалые и в возрасте 2 и более лет) и группа морф (тёмные, промежуточные, светлые). Трёхфакторный ANOVA (анализ главных эффектов) показал незначимое влияние года исследований ( $P = 0.18$ ), поэтому мы объединили данные по годам. Двухфакторный ANOVA выявил значимое влияние на остроту крыла самцов мухоловки-пеструшки группы морф и взаимодействия факторов (см. таблицу).

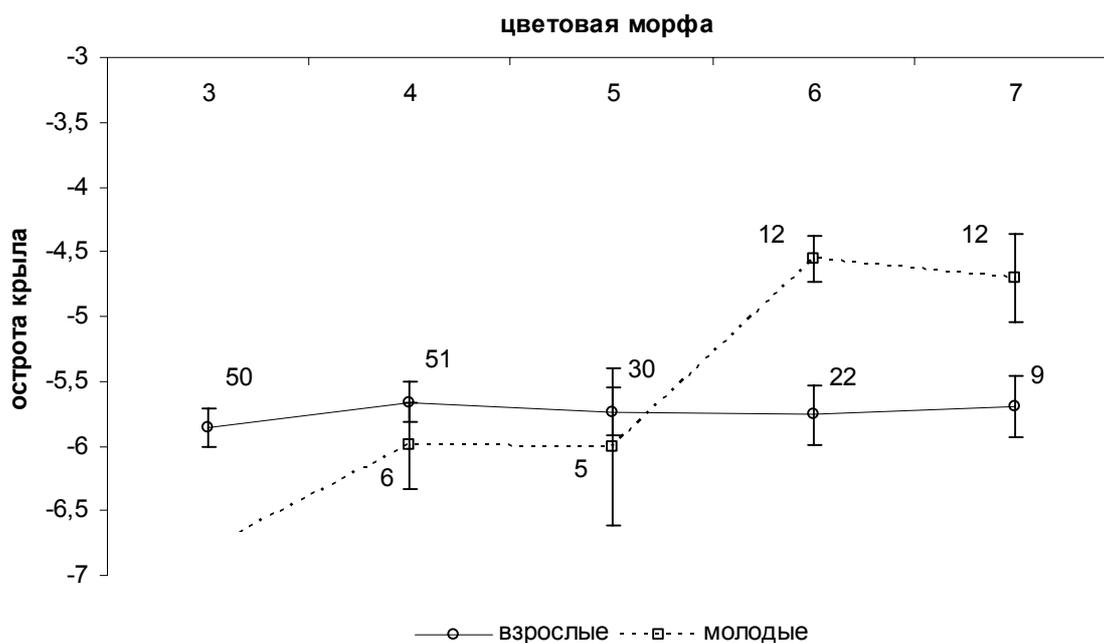
Попарное сравнение разных групп (тест Тьюки) показало значимое отличие ( $P = 0.00004 \div 0.011$ ) группы светлых годовалых самцов от всех групп взрослых самцов и тёмных годовалых особей, отличия от годовалых самцов 5-й морфы незначимы ( $P = 0.072$ ). Различия между остальными группами незначимы ( $P = 0.95 \div 1.00$ ).

Взаимодействие факторов проявляется в разном наклоне линий тренда, соединяющих крайние варианты у сравниваемых возрастных групп (см. рисунок). Различия между группами морф у взрослых самцов не наблюдаются (линия тренда почти параллельна оси абсцисс),

тогда как у годовалых особей отмечается увеличение индекса длины крыла по мере посветления окраски.

Значимость различий между возрастными группами и группами морф самцов мухоловки-пеструшки по остроте крыла

Факторы	df	F	P
Возраст	1	0.475	0.492
Группа морф	2	5.916	0.003
Возраст * группа морф	2	5.798	0.004



Индекс остроты крыла у самцов мухоловки-пеструшки разного возраста и разных цветовых морф в районе исследований.

Числа рядом с точками данных означают количество измеренных особей.

## Обсуждение

Полученные нами данные отчасти подтверждают гипотезу о связи территориального распределения самцов мухоловки-пеструшки разных цветовых морф с заострённостью крыла. В группе молодых самцов, гнездящихся впервые, светлые особи отличаются большей остротой крыла, и, по-видимому, способны к более дальним перелётам. Это, в принципе, может объяснять наблюдаемое распределение морф в ареале мухоловки-пеструшки с преобладанием светлых самцов в восточных популяциях, наиболее удаленных от мест зимовок в Западной Африке. Однако механизм реализации обнаруженной закономерности пока не очень понятен.

Явление возрастных различий в форме вершины крыла описано для зяблика *Fringilla coelebs*, сороки *Pica pica* и некоторых других ви-

дов (Цвелых, Дядичева 1986, Цвелых 1989) и объясняется либо различиями в экологии возрастных групп, либо более протяжёнными миграционными путями молодых птиц. В нашем же случае более острым крылом обладает только часть годовалых самцов, а не вся возрастная группа, что пока трудно интерпретировать.

Распределение цветовых морф мухоловки-пеструшки в Европе как будто противоречит нашей гипотезе: светлые самцы преобладают в центральной её части, тогда как в северных популяциях больше тёмных особей (Lundberg, Alatalo 1992; Røskoft *et al.* 1986). Однако в Центральной Европе, в области симпатрии с близкородственным ярко окрашенным видом – мухоловкой-белошейкой – селективное преимущество имеют светлые самцы пеструшек, избегающие агрессивных столкновений. На севере Европы, в областях с более холодным климатом, складываются более благоприятные условия для тёмных самцов. В силу более высокого уровня энергетического обмена (Гаврилов и др. 1996), тёмные самцы проявляют песенную активность при более низких температурах, чем светлые (Plyina, Ivankina 2001), что особенно важно в северных частях ареала.

Различия в остроте крыла могут быть следствием и внутривидовых конкурентных отношений в западных частях ареала, когда тёмные самцы раньше находят и успешнее защищают гнездовые дупла. При этом птицы светлых фенотипов вынуждены заселять субоптимальные местообитания, либо перемещаться на периферию ареала. С возрастом различия в остроте крыла нивелируются у птиц разных морф, но это, по-видимому, уже не играет существенной роли в распределении особей разной окраски по ареалу, поскольку для самцов мухоловки-пеструшки характерен относительно высокий территориальный консерватизм (Соколов и др. 1989; Lundberg, Alatalo 1992). Кроме того, для Западной Сибири известно, что потомки светлых самцов обладают более высокими показателями возврата в район рождения (Гашков 2003), что также можно объяснить большей остротой крыла этой группы птиц.

У многих видов мелких воробьиных птиц основу гнездового населения (не менее 60%) составляют годовалые особи. Случаи иного соотношения возрастных групп в популяции описываются как исключительные (Гриньков 1998). Особенностью гнездового населения мухоловки-пеструшки в нашем регионе является преобладание птиц старших возрастных групп (2 года и старше) неизвестного происхождения. Доля гнездящихся годовалых птиц невелика и в разные годы варьирует от 10 до 30%. Молодые самцы проигрывают в конкуренции взрослым и в условиях дефицита пригодных для гнездования дупел могут оставаться в составе популяционного резерва (Стернберг и др. 2001). Годовалые самцы светлых фенотипов, обладая более острым крылом,

способны дальше перемещаться в поисках подходящих условий и находить незанятые территории.

Ввиду отсутствия у нас данных по наиболее тёмным самцам (морфы 1-я и 2-я), мы не можем утверждать, что их крылья менее острые, чем у самцов 6-й – 7-й морф. Однако, высокое сходство 3-й – 5-й морф по этому признаку может свидетельствовать о том, что и самцы 1-й и 2-й морф будут иметь близкий к 3-й – 5-й морфам индекс остроты крыла. Кроме того, данный признак может сильно варьировать по всему ареалу и не быть тесно связанным с окраской мухоловок.

В этой связи нам представляется очевидной необходимость дальнейших исследований изменчивости как окраски, так и остроты крыла мухоловки-пеструшки на всём пространстве её ареала.

### Литература

- Анорова Н.С. 1977. Цветовые формы самцов мухоловки-пеструшки, гнездящейся на юге Московской области // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **82**, 4: 10-18.
- Бельский Е.А., Ляхов А.Г. 2004. Окраска брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Среднем Урале // *Зоол. журн.* **83**, 12: 1468-1475.
- Высоцкий В.Г. 1993. Размеры и окраска оперения самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // *Рус. орнитол. журн.* **2**, 2: 149-162.
- Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Александров Л.И., Голубева Т.В. и др. 1996. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у птиц. II. Энергетика, морфофизиологическая разнокачественность особей и структура популяций у мухоловки-пеструшки // *Орнитология* **27**: 74-97.
- Гашков С.И. 1998. Морфотипы мухоловки-пеструшки и некоторые репродуктивные характеристики ее популяционной группировки г. Томска и ближайших окрестностей // *Биологическое разнообразие животных Сибири*. Томск: 130-131.
- Гашков С.И. 2003. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на восточной периферии ареала // *Вестн. Томск. ун-та*. Прил. **8**: 35-40.
- Гриньков В.Г., Керимов А.Б. 1998. Стратегии размножения и полиморфизм по окраске брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*): возможные механизмы поддержания фенотипической структуры популяции // *Зоол. журн.* **77**, 7: 825-837.
- Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Гриньков В.Г., Бушуев А.В. 2007. Структурные и функциональные аспекты изменчивости орнаментации брачного наряда самцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Aves: Passeriformes) // *Журн. общей биол.* **68**, 4: 278-295.
- Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С. 1994. Неустойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки // *Орнитология* **26**: 13-27.
- Павлова Е.А. 1988. Зависимость формы крыла от степени оседлости у белых и тундряных куропаток // *Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера*. Владивосток: 158-162.

- Потапов Р.Л. 1967. Зависимость формы крыла от дальности перелёта // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **40**: 218-230.
- Соколов Л.В., Высоцкий В.Г., Бардин А.В. 1989. Верность гнездовой территории и дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **197**: 121-134.
- Стернберг Х., Гриньков В.Г., Иванкина Е.В., Ильина Т.А., Шварц А., Керимов А.Б. 2001. Экспериментальное изучение популяционного резерва у мухоловки-пеструшки в России и в Германии // *Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России*. М.: 150-152.
- Цвелых А.Н. 1983. Форма вершины крыла птиц и её оценка // *Вестн. зоол.* **6**: 54-58.
- Цвелых А.Н., Дядичева Е.А. 1986. Правило Сибоба и поло-возрастные различия в форме вершины крыла у зяблика // *Вестн. зоол.* **2**: 50-54.
- Цвелых А.Н. 1989. Изменение формы вершины крыла в онтогенезе у сороки (проверка двух гипотез) // *Журн. общей биол.* **50**, 4: 541-544.
- Штегман Б.К. 1961. Рудимент дистального махового в крыле птиц // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **29**: 227-256.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Gashkov S., Kosarev V., Bolshakov C.V. 2008. Migratory programme of juvenile pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia // *Animal Behav.* **75**: 539-545.
- Drost R. 1936. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenschnäpper, *Muscicapa hypoleuca* // *Vogelzug* **6**: 179-186.
- Ilyina T.A., Ivankina E.V. 2001. Seasonal variation of singing activity and relative effect of the advertising behaviour of males with different plumage colour in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *Acta ornithol.* **36**, 1: 85-89.
- Järvi T., Røskaft E., Bakken M., Zumsteg B. 1987. Evolution of variation in male secondary sexual characteristics. A test of eight hypotheses applied to pied flycatchers // *Behav. Ecol. Sociobiol.* **20**: 161-169.
- Jenni L, Winkler R. 1994. *Moult and ageing of european passerines*. London: 1-225.
- Karlsson L., Persson K., Walinder G. 1986. Ålders- och könsbestämning av svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca* // *Vår Fågelvärld* **45**: 131-146.
- Lockwood R., Swaddle J.P., Rayner J.M.V. 1998. Avian wingtip shape reconsidered: wingtip shape indices and morphological adaptations to migration // *J. Avian Biol.* **29**: 273-292.
- Lundberg A., Alatalo R.V. 1992. *The Pied Flycatcher*. T. & A.D. Poyser Ltd.: 1-267.
- Mönkkönen M. 1995. Do migrant birds have more pointed wings?: a comparative study // *Evol. Ecol.* **9**: 520-528.
- Perez-Tris J., Carbonell R., Telleria J.L. 2000. Abundance distribution, morphological variation and juvenile condition of robins, *Erithacus rubecula* (L.), in their Mediterranean range boundary // *J. Biogeogr.* **27**, 4: 879-888.
- Røskaft E., Järvi T., Nyholm N.E.I., Virolainen M. et al. 1986. Geographic variation in secondary sexual plumage colour characteristics of the male pied flycatcher // *Ornis scand.* **17**: 293-298.



## Средний кроншнеп *Nimenius phaeopus* на Шульбинском водохранилище в бассейне Верхнего Иртыша

Н.Н.Березовиков

Николай Николаевич Березовиков. Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан.  
E-mail: berezovikov\_n@mail.ru

Поступила в редакцию 28 сентября 2012

Средний кроншнеп *Nimenius phaeopus* (Linnaeus, 1758) – исключительно редкий пролётный вид в верхнем течении Иртыша между Семипалатинском и Усть-Каменогорском. Достаточно отметить, что в XX столетии была известна лишь одна достоверная находка этого кулика – в октябре 1958 года на окраине Усть-Каменогорска (Хроков, Самусев 1990). В верхней части Шульбинского водохранилища у впадения в него Иртыша, в 1 км ниже села Азово (50°14′53″с.ш., 81°44′46″в.д.), вечером 8 августа 2012 на илистом мелководье мной наблюдались два средних кроншнепа, кормящихся среди озёрных чаек *Larus ridibundus*. Эта встреча дополняет перечень из 4 известных регистраций этого вида на востоке Казахстана, включая Зайсан и Южный Алтай (Долгушин 1962; Хроков, Самусев 1990; Березовиков 2012) и подтверждает его пролёт на этом участке Иртыша.

### Литература

- Березовиков Н.Н. 2012. Первая встреча среднего кроншнепа *Nimenius phaeopus* на Южном Алтае // *Рус. орнитол. журн.* **21** (788): 2057-2058.  
Долгушин И.А. 1962. Род Кроншнеп – *Nimenius* // *Птицы Казахстана*. Алматы, **2**: 127-140.  
Хроков В.В., Самусев И.Ф. 1990 (2009). О куликах поймы Иртыша в окрестностях Усть-Каменогорска // *Рус. орнитол. журн.* **18** (529): 2106-2107.

