

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1035
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1035

СОДЕРЖАНИЕ

-
- | | |
|-----------|--|
| 2491-2499 | Сергей Яковлевич Парамонов (1894-1967) – орнитолог, энтомолог, историк (к 120-летию со дня рождения). Е. Э. ШЕРГАЛИН |
| 2499-2500 | К нахождению пятнистой кукушки <i>Clamator glandarius</i> в Бессарабии. С. Я. ПАРАМОНОВ |
| 2500-2503 | Происхождение фауны и флоры Крыма. С. Я. ПАРАМОНОВ |
| 2503-2513 | Эволюция на уровне экосистем. А. М. ГИЛЯРОВ |
| 2513-2519 | Пятнистая трёхперстка <i>Turnix tanki</i> в Южном Приморье. Н. Н. БАЛАЦКИЙ, Г. Н. БАЧУРИН, Ю. Б. ШИБНЕВ |
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных

Биолого-почвенный факультет

Санкт-Петербургский университет

Россия 199034 Санкт-Петербург

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

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

2014 № 1035

CONTENTS

- 2491-2499 Sergey Yakovlevich Paramonov (1894-1967) –
an ornithologist, entomologist, historian
(on the 120th anniversary of his birth).
E . E . S H E R G A L I N
- 2499-2500 The record of the great spotted cuckoo
Clamator glandarius in Bessarabia.
S . Y a . P A R A M O N O V
- 2500-2503 The origin of the fauna and flora of Crimea.
S . Y a . P A R A M O N O V
- 2503-2513 Evolution at the ecosystem level.
A . M . G H I L A R O V
- 2513-2519 The yellow-legged buttonquail *Turnix tanki*
in South Primorie. N . N . B A L A T S K Y ,
G . N . B A C H U R I N , Y u . B . S H I B N E V
-

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

Сергей Яковлевич Парамонов (1894-1967) – орнитолог, энтомолог, историк (к 120-летию со дня рождения)

Е.Э.Шергалин

Евгений Эдуардович Шергалин. Мензбировское орнитологическое общество. E-mail: zoolit@mail.ru

Поступила в редакцию 21 августа 2014

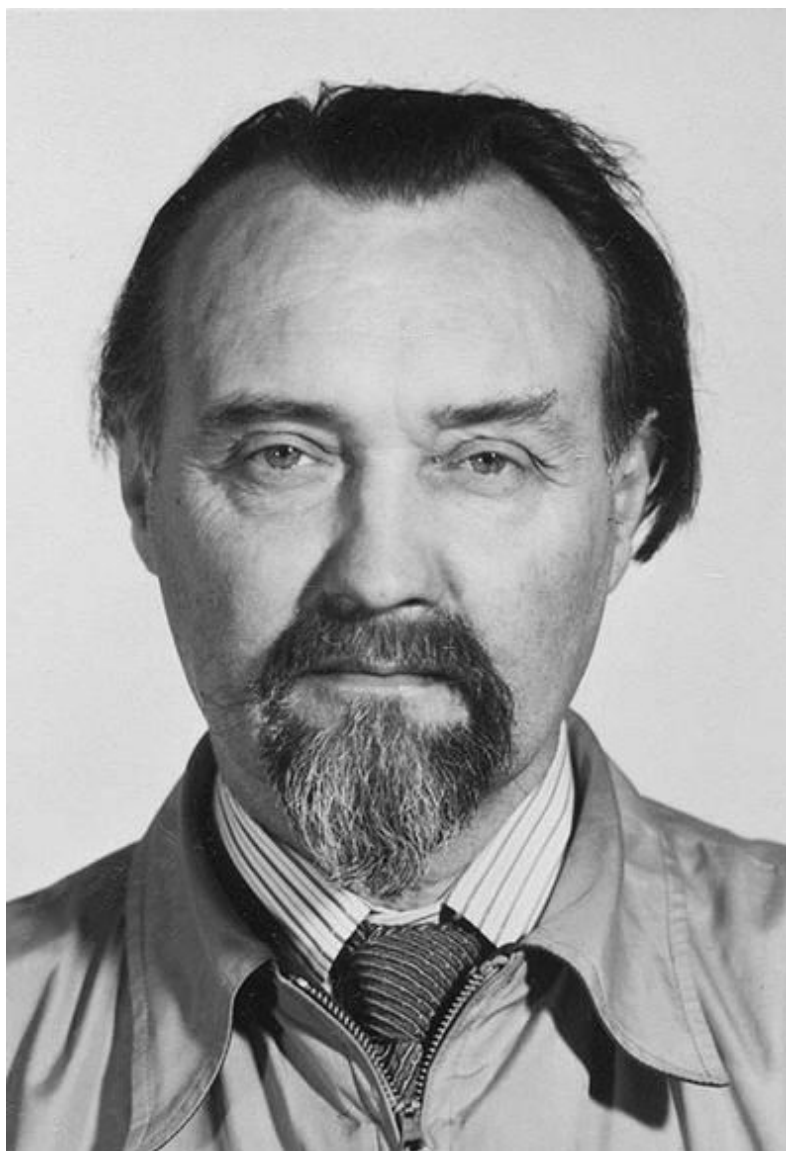
Судьба этого человека удивительна и трагична. Если сотни научных статей Сергея Яковлевича Парамонова по систематике паразитических мух-жужжал известны только узкому кругу специалистов энтомологов, то невозможно представить себе крупную библиотеку на территории бывшего СССР без книг Сергея Лесного. Сергей Лесной – это писательский псевдоним Сергея Яковлевича Парамонова. Многие годы на его Родине читатели и не подозревали, что это один и тот же человек, поскольку подробности его биографии оставались спрятанными за семью печатями.

Сергей Яковлевич родился 4 ноября 1894 года в Харькове в крестьянской семье лесника. Живая природа лесов Украины и Бессарабии, окружавшая мальчика с детства, повлияла на весь жизненный путь будущего зоолога и определила выбор будущего псевдонима – Сергей Лесной. «В 1912 году он окончил среднюю школу в Аккермане (Бессарабия) и поступил на физико-математический факультет (отделение естественных наук) Киевского университета, который с успехом окончил в 1917 г. Из-за октябрьского переворота он вернулся в Бессарабию в 1918-м. Затем в начале 1920-х годов переехал в Киев, где успешно работал в Академии наук. В 1914-1933 годах С.Я.Парамонов совершил около 10 экспедиций в южные области страны (Крым, Армения, Туркестан и Кавказ). В 1940-м получил докторскую степень в Киевском университете и работал директором Зоологического музея Украинской Академии Наук»*. Его научные интересы в те годы концентрировались, главным образом, на теоретических вопросах таксономии и разработке систематики двукрылых. Однако успешную карьеру полностью перечеркнула разразившаяся кровопролитная война, в результате которой он был позже обвинён в коллаборационизме и стал эмигрантом. В СССР он больше не вернулся, и его имя было надолго вычеркнуто из истории советской зоологии.

В 1941 году Парамонов не был эвакуирован и продолжал работу в Музее во время оккупации, желая спасти коллекции от разграбления

* <http://unification.com.au/articles/read/2118/#sthash.eazIVtsu.dpuf>

и занимаясь систематикой двукрылых. Сейчас трудно сказать, сам ли он не захотел уехать в эвакуацию или просто не успел. Как мы знаем из истории, оставление Киева Красной Армией, несмотря на героическое сопротивление, произошло в кратчайшие сроки и неожиданно для населения, так как большинство киевлян было уверено, что столица Украины сдана не будет. Два года С.Я.Парамонов проработал в музее в оккупированном немцами Киеве, а во время наступления советских войск осенью 1943 года ценные энтомологические коллекции музея были отправлены в качестве трофея в Германию.



Сергей Яковлевич Парамонов (1894-1967).
Из: http://kirsoft.com.ru/skb13/KSNews_86.htm

С.Я.Парамонов вместе с некоторыми другими украинскими энтомологами (С.Образцов, Павлицкий, Л.А.Шелюшко) и орнитологом и природоохранником Н.В.Шарлеманем также выехали вместе с немецким руководством Музея и Института зоологии. Коллекция оказалась в эшелоне, который так и не добрался до Кёнигсберга, а после окончания

войны она была найдена и возвращена в Киев, где хранится в Зоологическом музее Киевского национального университета имени Тараса Шевченко. Однако домой вернулась только часть коллекций Зоологического музея, другая безвозвратно пропала в огне всепожирающей войны. Перед уходом из города гитлеровцы взорвали и сожгли основное здание университета, где размещался музей. Погибли все выставочные и фондовые коллекции и богатая научная библиотека.

Со слов С.Я.Парамонова, в Германии он был заключён в концентрационный лагерь Мюнден, откуда его освободили части британской армии в 1945 году. Как известно, лояльных к себе европейцев нацисты в концлагеря не бросали. По непроверенным сведениям, Парамонова собирались даже расстрелять, но заступничество немецкого коллеги спасло его от казни. Тут мы сталкиваемся с серией противоречий и пересудов в биографии С.Я.Парамонова, в которых ещё предстоит тщательно и беспристрастно разобраться будущим историкам науки. «По окончании войны Парамонов переехал в Париж к родному брату Алексею. Некоторое время работал в Британском музее» (Кравцов 2014)*.



Профессор Сергей Яковлевич Парамонов.
Из: <http://unification.com.au/articles/read/2118/>

После двухлетних мытарств С.Я.Парамонову удалось наконец получить работу в Австралии. Это стало возможным благодаря содействию коллеги-эмигранта, сотрудника Британского музея естественной истории сэра Бориса Петровича Уварова (1888-1970), после войны возглавившего борьбу с саранчой во всем мире. В Австралию Парамонов

* <http://unification.com.au/articles/read/2118/#sthash.eazIVtsu.dpuf>

переехал в 1947 году. О том, как тяжело было найти работу в послевоенной Европе, как труден и долог был путь в Австралию, где британцы подозревали его в возможном сотрудничестве с немцами, попробовал разобраться Михаил Давидович Голубовский – историк биологии, доктор биологических наук, сотрудник Института истории естествознания и техники РАН в Санкт-Петербурге, опубликовавший интересную статью о С.Я.Парамонове в журнале «Природа» (Голубовский 1993).

Специально птицами С.Я.Парамонов почти не занимался и нам известны только три его научные статьи по орнитологии. Ещё будучи студентом университета в 1915 году, то есть в возрасте 21 года, он публикует в «Орнитологическом вестнике» маленькую заметку о нахождении пятнистой кукушки *Coccytes glandarius* (Linn.) в Бессарабии с примечаниями В.М.Артоболевского. В настоящее время имя этой птицы – хохлатая кукушка *Clamator glandarius* Linnaeus, 1758. Любопытно, что Владимир Михайлович Артоболевский (1874-1952) возглавил Зоологический музей после освобождения Киева Красной Армией в 1944 году, то есть стал преемником С.Я.Парамонова. Также примечательно, что первая публикация Сергея Яковлевича посвящена именно птицам; «его первая статья по систематике была посвящена систематике южнорусских бомбилид и опубликована в 1921 г., а последняя статья, вышедшая незадолго до смерти, в 1967 г., была обзором австралийских бомбилид рода *Ligura*» (Голубовский 1993). В 1924 году в сборнике «Природа и охота на Украине» выходит небольшая статья Парамонова «Об исчезающих птицах плавень Днестра». Во время войны в 1944 году на немецком языке в трудах Венгерского музея природы выходит его 23-страничная работа о происхождении фауны Крыма. Через 18 лет эта интереснейшая статья в сокращённом виде публикуется на русском языке в журнале «Природа» (Парамонов 1962). В обзоре коллекций Зоологического музея УАН в 1926 году В.Караваев сообщает, что 64 экземпляра птиц из 7862 шкурок его орнитологической части были собраны С.Я.Парамоновым, а А. и О. Парамоновы (возможно, его родственники) упомянуты среди коллег этого учреждения, при этом А.Парамонов указан как внештатный научный сотрудник музея, а об О.Парамонове сообщается, что он участвовал в орнитологических и нидологических сборах. Из той же работы следует, что часть птичьих яиц и гнёзд, а также рептилий Закаспийского края, комаров Бессарабии и большая коллекция двукрылых (12 тыс. экз.) были также собраны Сергеем Яковлевичем. В этой статье перечислены и 20 печатных работ С.Я.Парамонова, опубликованные до 1926 года (Караваев 1926).

Прибыв в Австралию пароходом «Астуриос» в 1947 году по приглашению CSIRO (The Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation) – эквивалента нашей Академии наук, С.Я.Парамонов до самой смерти жил в Канберре. Приезд такого крупного учёного в эту

далёкую страну не остался незамеченным. В тот же день газета «The Herald» написала о нём: «Родом из России учёный с мировой репутацией прибыл сегодня в Мельбурн на борту «Астуриас» для работы на Совет по Науке и Промышленным Исследованиям...».

**RUSSIAN EXPERT
HERE FOR CSIR**

Standing on the deck of the Asturias—and not saying very much—when the ship berthed at Melbourne today was a Russian-born scientist of world reputation who has come to Australia to work for the Council for Scientific and Industrial Research.

For one thing, he hasn't much English. (He told some of his story later in German). But the main thing that kept him silent was probably Melbourne's bright sunshine and all it meant to him.

When the Nazis overran Kiev, in the Ukraine, he was taken prisoner, torn away from his museum and library, and put on to a long series of tasks assigned to him with ingenious brutality.

The war years were a long nightmare for him. Since the war he has been doing scientific research in Paris and trying to regain his health. Today he is practically back to normal. He finds it hard to believe the promise that Melbourne's sunshine offered him.

He is Professor S. F. Paramonov, 52-year-old zoologist and world authority on flies, which will be one of his main fields of inquiry for the CSIR. Professor Paramonov is a Doctor of Science and has a row of European degrees. He has written more than 10 scientific works in Russian, French, German and Ukrainian.

The Germans used him at first for quasi-scientific work — cataloguing scientific collections which they looted from the Ukraine and sent westward to Germany. But Professor Paramonov was unreliable. He didn't like Nazis.

So they put him in concentration camps. He went from one camp to another, mainly in Poland, living for the day when the Nazis would be defeated. He did every kind of work, including the hardest manual labor, but he never gave in.

NAZI TORTURES

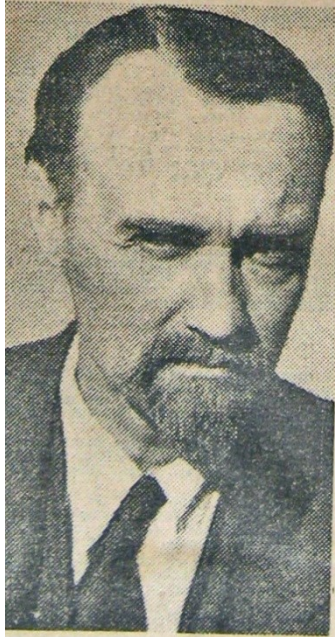
Because of his scientific knowledge, he was a good man to act secretly as distributor of medical supplies to people who would pass them on to the underground army of partisans. He got rid of a lot of supplies in this way, until he was finally caught.

The Germans rewarded him with 20 days of the most grotesque tortures they could devise. But they left him a thin thread of life. They thought, perhaps, that he might still be useful to them.

Just as the war was ending he escaped and moved westward. Finally he found his way to Paris after the armistice. He had work to do in Paris, so he got down to it. In his spare time he tried to discover what had happened to his family. So far he has been able to trace only one brother.

When he considers the food, climate and opportunity here, he becomes silent again—even in German.

"Here there is life again," he says.



Professor S. F. Paramonov

Фрагмент газетной статьи, посвящённой прибытию
в Австралию в 1947 году профессора С.Я.Парамонова.
Из: <http://unification.com.au/articles/read/2118/>

Следующие 20 лет своей жизни С.А.Парамонов посвятил изучению своих любимых насекомых, занимаясь их биологией в поле и систематикой в кабинете в отделе энтомологии CSIRO и Австралийском национальном университете, где получил должность профессора. «До выхода

на пенсию в 1959 г. изучал систематику двукрылых Австралии, в особенности некоторых паразитических, экономически важных семейств среди высших двукрылых. После выхода на пенсию продолжал работать в отделе как научный консультант и закончил монографическое описание ряда семейств. В области энтомологии он опубликовал около 185 работ, треть из них посвящена австралийским видам» (Rick 1968).

Сергей Яковлевич быстро снискал уважение коллег на далёком зелёном континенте. Владея несколькими языками, он заказывал литературу со всего света для своей научной работы и вёл переписку с учёными из многих стран и континентов. Ещё живя в Киеве, он «в свои ранние годы был членом многих научных обществ. В течение ряда лет курировал библиотеку Украинской Академии наук. В 1926 г. основал периодическое издание “Труды Музея зоологии (Travaux du Musee Zoologique)” и был редактором первых выпусков» (Голубовский 1993).

Помимо занятий энтомологией, С.Я.Парамонов писал стихи и прозу. Опубликовал два сборника стихотворений. Пройдя пытки и ужасы жизни в концлагере и живя в эмиграции, в окружении чужой культуры, он серьёзно увлёкся изучением древнерусской истории и литературы. На эту тему он написал несколько интересных книг, которые издал на свои средства во Франции, Канаде и Австралии. Зарплата его была небольшой, но поскольку он жил один, то отказывая себе во многом, смог собрать суммы на типографские расходы. В этих трудах автор, полный патриотизма и протестных настроений, отстаивал самоценность и независимость восточноевропейской цивилизации и славянского мира. Работая с увлечением, он всё своё свободное время отдавал исследованиям, посвящённым древнерусской истории и литературе, среди которых особенно известны работы по изданию и переводу «Велесовой книги» – летописи языческой Руси. Автор выстраивает концепцию истинно славянской государственности и культуры Древней Руси, доказывает несостоятельность норманской и других теорий. Об этой книге, вызвавшей жаростные споры среди историков и филологов, написаны десятки статей (Творогов 1990), есть много информации в Интернете. Страсти не утихают до сих пор (Что думают учёные о «Велесовой книге» 2004). Любопытно, что «Велесова книга» Сергея Лесного вызвала жаростный отзыв другого украинского орнитолога, также интересовавшегося происхождением славян Киевской Руси и «Слова о полку Игореве» – его бывшего коллеги по работе в киевском Зоологическом музее Николая Васильевича Шарлеманя (1887-1970) (Шарлемань 1960). Сотрудничал С.Я.Парамонов и с известным в эмигрантских кругах парижским журналом «Возрождение». В выпуске № 135 за март 1963 года он опубликовал «Записки натуралиста в Австралии» о птицефлейте, а в выпуске № 165 за сентябрь 1965 года поделился воспоминаниями о своих встречах со знаменитым исследователем Центральной

Азии Петром Кузьмичом Козловым (1863-1935) в очерке под названием «Академик-путешественник П.К.Козлов».

Не осталась без внимания критиков и книга Сергея Лесного «Русь, откуда ты?». Она вышла в 1962 году в Виннипеге в Канаде тиражом всего 2000 экземпляров. В советской историографии существование её долго замалчивалось, а спустя какое-то время её содержание подверглось бездоказательной критике. Работа посвящена исследованию малоизученного периода истории Древней Руси – доолеговскому времени. Также Сергей Лесной подготовил Тезисы для Пятого Международного съезда славистов, опубликованные в научном сборнике «Славянская филология». Несмотря на последовавшую критику и бурные споры, часть трудов Сергея Лесного (но пока ещё не все) к настоящему времени переизданы в России.

Сергей Яковлевич Парамонов скончался в больнице от болезни 22 сентября 1967 года в Канберре и похоронен там же на местном кладбище. В этом году исполняется 120 лет со дня его рождения и скоро пройдёт полвека, как он оставил наш мир, а его изданные труды все ещё находятся на пути домой.



Могила сергея Яковлевича Парамонова
на кладбище в столице Австралии Канберре.
Из: http://kirsoft.com.ru/skb13/KSNews_86.htm

И в заключение — одно из стихотворений Сергея Лесного.

Я знаю: за стихи начнут бранить меня.
Что нового, мол, нет; что техника хромает;
Что не чеканен стих; что повторяюсь я;
Что выбор наконец и темы удивляет.

Где-ж формы новые, изысканность стиха,
Сравнения яркие и образность поэта?
И с рифмой у меня совсем не без греха,
За подражание, мол, следует к ответу...

Надрыва-ж вовсе нет, ни бурного волненья,
Литаврных звонких слов, туманности порой.
Что слишком просто всё. Нет страстного движенья.
Ну, словом, убедят, что я поэт плохой.

На всё это скажу, что я не соловей,
А только серенький и скромный воробей.

Но орнитологи согласны все вполне:
Считают воробья бесспорно певчей птицей.
А если это так, — то можно петь и мне.
Пусть скромен голос мой, мне нечего стыдиться,
Средь истинных певцов хоть выступаю я, —
В симфонии лесной и голос воробья
Какой-то ноткою наверно пригодится.

Автор благодарен канд. биол. наук Татьяне Андреевне Атемасовой (Харьков) за помощь в поиске серии публикаций про Зоологический музей АН Украины.

Труды С.Я.Парамонова по орнитологии

- Парамонов С.Я. 1915. К нахождению пятнистой кукушки [*Coccytes glandarius* (Linn.)] в Бессарабии // *Орнитол. вестн.* 6, 2: 150-151.
- Парамонов С.Я. 1924. Об исчезающих птицах плавень Днестра // *Природа и охота на Украине* 2, 1/2: 171-173.
- Парамонов С.Я. 1962. Происхождение фауны и флоры Крыма // *Природа* 3: 56-57.
- Парамонов С.Я. 1963. Записки натуралиста в Австралии (о птице флейте) // *Возрождение* 135: 75-77.
- Парамонов С.Я. 1965. Академик-путешественник П.К.Козлов // *Возрождение* 165: 94-102.
- Paramonow S.J. 1944. Die Entstehung der Fauna auf der Halbinsel Krim // *Ann. historico-naturales musei nationalis hungarici. Pars zool.* (Budapest) 37: 131-151.

Труды Сергея Лесного по истории славян

- Слово о Полку Игореве. Исследование в четырёх томах. К 150-летию со дня опубликования (Париж, 1950-1953).
- Чертовщина под Лысой горой (Париж, 1952).
- История «руссов» в неизвращённом виде (Париж; Мюнхен, 1953-1960).
- Пересмотр основ истории славян (Мельбурн, 1956).
- Кто создал древнюю Русь: Славяне или германцы? (Париж, 1960, «Возрождение» № 108).
- Русь, откуда ты? (Виннипег, 1962; переиздано: Ростов на Дону, 1995).
- Велесова Книга (Виннипег, 1966; переиздано: Москва 2002).
- Из далёкого прошлого славян (Мельбурн, 1967).
- Сборник публикаций 1960-1967 (Санкт-Петербург, Страницы Мировой Истории, 2012).
- Сборник статей, опубликованных в русском эмигрантском журнале «Возрождение».

Сергей Лесной. Академик-путешественник П.К.Козлов (3/15.10.1863-25.9.1935). Из личных воспоминаний. http://kirsoft.com.ru/mir/KSNews_431.htm

Л и т е р а т у р а

Голубовский М.Д. 1993. Русские биологи в Австралии. Часть II. С.Я.Парамонов // *Природа* 4: 92-98.

Караваев В. 1926. Короткий нарис розвитку й сучасного стану Зоологічного музею У.А.Н. // *Збірник праць Зоол. Музею* 1: 3-12.

Творогов О.В. 1990. Велесова книга // *Тр. Отд. древнерус. лит.* 43: 170-254.

Что думают учёные о «Велесовой книге». 2004. Спб.: 1-228.

Шарлемань Н.В. 1960. Сергей Парамонов о «Слове о полку Игореве» // *Тр. Отд. древнерус. лит.* 16: 611-616.

Rick E.F. 1968. A tribute to S.Y.Paramonov // *J. Ent. Soc. Austr.* (N.S.W) 4.

<https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%9B%D0%B5%D1%81%D0%BD%D0%BE%D0%B9,%D0%A1%D0%B5%D1%80%D0%B3%D0%B5%D0%B9>

https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%92%D0%B5%D0%BB%D0%B5%D1%81%D0%BE%D0%B2%D0%B0_%D0%BA%D0%BD%D0%B8%D0%B3%D0%B0

http://kirsoft.com.ru/mir/KSNews_432.htm

<http://unification.com.au/articles/read/2118/>

http://kirsoft.com.ru/skb13/KSNews_86.htm



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1035: 2499-2500

К нахождению пятнистой кукушки *Clamator glandarius* в Бессарабии

С.Я.Парамонов

Второе издание. Первая публикация в 1915*

14 июня 1914 в Аккерманском уезде Бессарабской губернии, в 3 вёрстах от села Чобруг Бессарабских, в казённом лесу мною была убита пятнистая кукушка *Coccystes glandarius* [хохлатая кукушка *Clamator glandarius* (Linnaeus, 1759)]. Найдена она была в одной из типичных степных балок (поросших мелким лесом, разбросанным группами перемежку с засеянными полянками), вблизи большой колонии грачей *Corvus frugilegus*, галок *C. monedula* и ворон *C. cornix*. Экземпляр оказался очень жирной самкой в изношенном пере. Размеры её следующие, см: длина тела 39.9, крыла — 22.2 и хвоста — 22. Посадкой на дереве и полётом птица напоминала обыкновенную кукушку *Cuculus canorus* и ястреба-перепелятника *Accipiter nisus*. Бурь и ураганов до нахождения её не было.

* Парамонов С.Я. 1915. К нахождению пятнистой кукушки [*Coccystes glandarius* (Linn.)] в Бессарабии // *Орнитол. вестн.* 6, 2: 150-151.

Примечание. Птица оказалась самкой по второму году. Для России единственное точное указание на нахождение пятнистой кукушки принадлежит Нордманну (Nordmann), который говорит, что однажды эта птица была добыта в Бессарабии. М.А.Мензбир (1895, с. 337), приводя это показание, подчёркивает, что «во всяком случае, в южной России это может быть только исключительно редкая случайно залётная птица». В новейшей литературе подтверждений указания Нордманна на нахождение её в Бессарабии не было до последнего времени. Не находили пёстрой кукушки и в смежной с Бессарабией Румынии. По крайней мере Dombrowski (1912) в своей капитальной сводке по орнитофауне этого района пёстрой кукушки не называет. Таким образом, находка С.Я.Парамонова представляет выдающийся интерес, так как, с одной стороны, подтверждается старое указание Нордманна, а с другой, закрепляет этот вид в списке русской орнитофауны.

Экземпляр передан С.Я.Парамоновым в Музей Киевского орнитологического общества. – В.М.Артоболевский.

Л и т е р а т у р а

Мензбир М.А. 1895. *Птицы России*. М., 1: I-CXXII, 1-836; 2: I-XV, 837-1120.
Dombrowski R.R. 1912. *Ornis Romaniae*. Bukarest.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1035: 2500-2503

Происхождение фауны и флоры Крыма

С.Я.Парамонов

Второе издание. Первая публикация в 1962*

В журнале «Природа»[†] были опубликованы две статьи, в которых излагаются два противоположных взгляда на происхождение фауны и флоры Крыма. Те же, в сущности, взгляды были предметом широкого обсуждения в феврале 1959 года в Симферополе на тему «Была ли Понтида?».

К сожалению, участники дискуссии упустили из виду существование третьей теории, принадлежащей автору этой статьи, которая может внести значительные коррективы во взгляды высказывавшихся[‡].

Фауна и флора Крыма неоднородны, они состоят в основном из элемента, который можно назвать «среднеевропейским», на который наложались два других элемента: холодолюбивых, бореальных форм, пришедших во время ледникового периода, и теплолюбивых, пришедших в послеледниковый период. Обычно именно последний элемент обра-

* Парамонов С.Я. 1962. Происхождение фауны и флоры Крыма // *Природа* 3: 56-57.

† См.: «Природа», 1960, № 6, с. 57-64; № 8, с. 83-85.

‡ Paramonow S.J. 1944. Die Entstehung der Fauna auf der Halbinsel Krim
// *Annales Historico-naturales Musei nationalis hungarici*. Pars zool. (Budapest) 37: 131-151.

щает на себя особое внимание натуралистов, и именно теплолюбивые формы считаются типично «крымскими». Правильно решить вопрос может только анализ истории всех этих трёх элементов.

Мы обращаем внимание на следующие бесспорные факты. Эндемизм фауны и флоры Крыма и качественно, и количественно весьма низок. Вся история изучения показывает неуклонное и катастрофическое падение процента эндемичных форм. Чем подробней изучали фауну и флору, тем яснее становилось, что эндемизм на деле весьма незначителен и вовсе не соответствует тому, что принималось первыми исследователями. История изучения – это история развенчивания эндемизма Крыма.

Слабый эндемизм Крыма показывает, что изоляция Крыма как с севера, так и с юга не была ни в коем случае длительной. Для выработки собственных форм просто не было достаточно времени. Всё, что мы имеем эндемичного, в сущности не выше подвида, и число «эндемиков» неуклонно продолжает падать как в соответствии с изучением соседних фаун и флор, так и вообще с прогрессом систематики. Это означает, что Крым не может быть частью Понтиды, её так сказать островом, оторванным от Малой Азии на целые геологические эпохи. Присутствие эндемиков со времён, скажем, плиоцена, приходится отрицать самым решительным образом. Эндемизм в Крыму – явление совершенно новое, относящееся уже к голоцену.

Во время ледникового периода похолодание было настолько значительно, что в Крыму попадались северный олень, песец, заяц-беляк, тундряная куропатка, т.е. целый комплекс бореальных форм. Встречались там альпийские галки и иные холодолюбивые формы. Подсчёты показывают, что годовая средняя температура в Крыму была почти на 7° ниже современной. В этих условиях говорить о сохранении теплолюбивых форм на Южном берегу Крыма не приходится, все теплолюбивые формы начисто исчезли. Если в более тёплые межледниковые эпохи и проникали в Крым более теплолюбивые формы, то это были те, которые можно назвать «среднеевропейским» элементом.

Анализ углей различных древесных пород и кустарников в Румынии, на Украине и в Крыму показывает, что приблизительно за 10 тыс. лет до настоящего момента (2-3 тыс. лет в ту или иную сторону для наших целей не имеют значения) существовал гораздо более тёплый климат, чем теперь. На широте Хотина (48°31' с.ш.) росли вечнозелёные растения, а также породы южного типа: каштаны, самшит (буксус), южные дубы, и в то же время отсутствовали типичные северные хвойные деревья.

Вот именно в эту эпоху в Крым, главным образом с севера (когда перешеек был гораздо шире), проникли все теплолюбивые растения и животные. Затем, ближе к нашему времени, произошло значительное

похолодание; теплолюбивые формы постепенно откатились к югу; на западе – на Балканы, на востоке – на Кавказ, на юге же они были прижаты к северному побережью Чёрного моря и здесь уничтожены, однако часть их оттеснена на Южный берег Крыма, где и удержалась в узкой тепловой нише. Конечно, местами на Украине, в особенно благоприятных условиях, тоже удерживались редкие теплолюбивые формы, но это не реликты третичного периода, а остатки более теплолюбивых форм голоцена.

Вследствие всего этого произошёл разрыв ареалов: Крым оказался изолированным и от Кавказа, и от Балкан, хотя до того он был соединён с ними широкой полосой Южной Украины, где господствовали теплолюбивые формы. Таким образом, теплолюбивая фауна и флора Крыма – явление в геологическом понимании совершенно недавнее: эти элементы в Крыму вряд ли насчитывают более 10 тыс. лет, – отсюда слабый эндемизм Крыма.

На вопрос – почему существуют животные и растения, характерные только для Балкан и Крыма, можно ответить: потому что приблизительно 10 тыс. лет тому назад существовал более тёплый климат, позволивший некоторым балканским формам через Украину пробраться в Крым, но эти формы до Кавказа не распространились.

Аналогичный ответ может быть дан и в отношении Кавказа; таким образом «балканская» и «кавказская» теории могут быть совершенно примирены. Что же касается вопроса о связи Крыма только с Малой Азией, то ответ таков: общие формы существовали и гораздо севернее, но к настоящему времени либо на Балканах, либо на Кавказе вымерли. Почему это случилось, точно ответить нельзя, как нельзя ответить и на десятки подобных же вопросов о разъединённых ареалах многих животных и растений. Для этого просто нет достаточных данных из истории их распространения.

Заслуживает также особого внимания то обстоятельство, что от комплекса гиппарионово-жирафной фауны третичной эпохи мы не находим в Крыму никаких следов, нет также дикобраза и т.д. Всё это говорит о том, что в Крым попали теплолюбивые формы более северного типа. Мы намеренно умалчиваем о деталях геологии, палеоклиматологии, палеонтологии, зоологии и ботаники, равно как и о деталях истории Чёрного моря, ибо не желаем повторять того, что уже было сказано в более ранних работах.

Итак, мы приходим к следующим выводам: данные биогеографии для своего объяснения вовсе не нуждаются в теории Понтиды; теплолюбивую фауну и флору Крым получил главным образом с севера через Украину; случилось это приблизительно всего 10 тыс. лет тому назад; теплолюбивая фауна и флора принадлежали к более умеренно-тёплому комплексу, чем гиппарионово-жирафная.

Думается, что в свете вышеизложенного, многое в биогеографии Крыма придётся пересмотреть.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1035: 2503-2513

Эволюция на уровне экосистем

А.М.Гиляров

Второе издание. Первая публикация в 1973*

Известный американский эколог и лимнолог Дж.Э.Хатчинсон назвал одну из своих последних книг «Экологический театр и эволюционная пьеса» (Hutchinson 1965). Название очень точное. Эволюция организмов действительно всегда разыгрывается на каком-то экологическом фоне, более того, она просто немыслима без этого фона – вне окружающей среды. Экологический театр не постоянен, он сам предмет эволюции, но скорость изменения экологического театра (= экосистем) значительно медленнее, нежели скорость течения эволюционной пьесы (= эволюции организмов).

Восстановить эволюцию экологического театра на основе ископаемых остатков так, как это делается для отдельных групп растений и животных, обычно не представляется возможным. Здесь необходимо внести некоторые уточнения. Используя богатейший материал, накопленный современной палеонтологией, мы можем примерно представить себе видовой состав некоторых мезозойских, а возможно, даже и палеозойских биоценозов. Однако подобные исследования вряд ли прольют много света на проблему эволюции структуры экосистем. Почему? Да потому, что экосистемы того времени, для которого мы можем располагать достаточным палеонтологическим материалом, должны были обладать уже вполне развитой структурой, существенно не уступающей по своей сложности структуре современных экосистем.

Что касается определения структуры экосистемы, то в данном случае под этим термином подразумевается сеть взаимосвязей между отдельными элементами (= популяциями), позволяющая этим элементам совместно использовать ресурсы абиотической среды (включая сюда энергию).

Появление хотя бы двух трофических уровней – продуцентов и редуцентов, а есть все основания полагать, что жизнь возникла именно

* Гиляров А.М. 1973. Эволюция на уровне экосистем // Журн. общ. биол. 34, 1: 13-20.

как такой простой биоценоз (Камшилов 1966), уже требует экологического механизма, регулирующего их соотношение. Появление добавочных (или иначе вставочных) трофических уровней – различных консументов, а также увеличение видового разнообразия в пределах каждого трофического уровня сопровождалось усложнением структуры экосистем. Подобное усложнение и есть процесс эволюционного развития экосистем. Скорость этого процесса существенно замедлилась, когда были достигнуты: 1) максимально возможное число трофических уровней и 2) максимально возможное разнообразие в пределах каждого трофического уровня.

Согласно современным представлениям экологии, число трофических уровней не может превышать шести (Lindeman 1942) (а обычно оно меньше). Видовое разнообразие изучено ещё крайне недостаточно, хотя для некоторых сообществ, например для фито- и зоопланктона, накоплено довольно много данных (Margalef 1968). Разнообразие их, оценённое способами, заимствованными из теории информации, по-видимому, не превышает 3.5-4.5 бит/индивидуум. Для достижения такой величины разнообразия не обязательно, чтобы сообщество насчитывало сотни видов, достаточно 20-30 видов даже в том случае, если сохраняется то крайне неравномерное распределение численности, которое обычно наблюдается в природных пробах.

Чем можно объяснить наличие пороговых величин для этих двух важнейших экологических характеристик – количества трофических уровней и видового разнообразия? Ограниченность числа трофических уровней вполне понятна. Она связана с большими энергетическими тратами на обмен в пределах каждого уровня и, следовательно, с возможностью передачи на последующий уровень только малой доли энергии (10-20%) (Woodwell 1962). Причины ограниченности величины видового разнообразия менее ясны, но, по-видимому, они также связаны с энергетическим балансом. Во всяком случае, как показано Паттеном (1966), фитопланктонное сообщество в перемешиваемой среде тратит некоторую долю энергии на поддержание определённой оптимальной структуры, позволяющей наилучшим образом использовать солнечную радиацию. Наличие энергетических ограничений, накладываемых на экосистемы, позволяет трактовать эволюцию их структуры как процесс асимптотический или во всяком случае как процесс, идущий с неравномерной скоростью.

При попытках восстановить эволюционное становление экосистем оказывается очень полезным предложенное Маргалефом (1968) понятие о трёх каналах, по которым информация передаётся из поколения в поколения. Это, во-первых, генетический канал, по которому передаётся информация, заключённая в веществе наследственности – в ДНК; во вторых, экологический канал, передающаяся по которому инфор-

мация проявляется в постоянстве численностей популяции или в регулярном характере изменений, которым подвержены эти популяции; и, в-третьих, этологический (или «культурный») канал, куда входит информация, фиксированная в памяти, и та информация, которую накапливает человечество благодаря чисто человеческим средствам информации (таким как речь, письменность и др.). В связи с появлением и развитием человека культурный канал достиг колоссальных размеров. Значение генетического канала возрастало более равномерно, а что касается канала экологического, то он, по мнению Маргалефа, наиболее древний и наиболее постоянный.

Небезынтересно сопоставить экологическую и генетическую эволюции. Структура наследственного вещества оказывается поразительно сходной во всех группах растений и животных, что свидетельствует, во-первых, о её значительной древности и стабильности и, во-вторых, о её пригодности в качестве кодирующей системы, позволяющей осуществлять необычайное множество комбинаций и позволяющей видам эволюционировать на базе того же наследственного вещества. Структура древнейших биоценозов также должна была обладать достаточной стабильностью, позволяющей этим биоценозам противостоять резко меняющейся абиотической среде. В то же время структура эта должна быть довольно лабильной – чтобы позволить замещение одних видов другими и эволюцию видов в пределах той же экосистемы. Возможность замены отдельных утраченных элементов другими, примерно сходными с ними – важнейшее свойство экосистем. Именно это свойство позволяет экосистемам сравнительно быстро восстанавливаться при различных нарушениях, и именно на это свойство опирается вся современная синэкология, пытающаяся выявить общие закономерности поведения экосистем и уделяющая всё больше внимания не видовому составу, а таким суммарным характеристикам, как биомасса, продукция, деструкция, видовое разнообразие.

Процесс эволюционного развития экосистем не следует путать с экологической сукцессией – повторяющимся процессом исторического развития экосистем. Обширный материал, накопленный разными исследователями, позволил Е.Одуму (Odum 1969) составить обобщающую табличную модель сукцессии. Согласно этой модели, по ходу сукцессии растёт общая биомасса, усложняется пищевая сеть, уменьшается отношение первичной продукции к общему дыханию, растёт (а на поздних стадиях иногда уменьшается) видовое разнообразие.

Как бы по разному не менялись в течение сукцессии отдельные характеристики сообщества, скорость для всех этих изменений постепенно уменьшается по мере приближения к устойчивой стадии климакса. Это свойство хорошо отражено в определении, данном Маргалефом (Margalef 1968): сукцессия – асимптотический процесс.

Анализируя возможный ход эволюции экосистем, нельзя избежать вопроса о высоте организации экосистем, к которому можно подходить с двух сторон. С одной стороны, высоту организации экосистемы можно рассматривать как достижение определённого этапа сукцессии. В таком случае критерий степени организации – это критерий зрелости данной системы. С другой стороны, можно рассматривать высоту организации только тех экосистем, которые находятся в состоянии климакса. Показатель степени организации в таком случае должен определять эволюционный уровень, достигнутый данной системой. Если употребить аналогию с развитием и эволюцией организмов, то в первом случае оценивается этап онтогенеза экосистем, а во втором – филогенеза.

Некоторые авторы считают, что климакс недостижим в ряде случаев, когда абиотические условия подвержены сильным колебаниям. Согласно их мнению, экосистемы высоких широт (Dunbar 1968) или перемещиваемых вод (Margalef 1968) всё время находятся в начальных стадиях сукцессии. Однако даже в постоянных условиях влажного тропического леса Борнео, где суточные колебания температуры и влажности крайне малы, а сезонность почти не выражена, оказывается, есть фактор, катастрофически снижающий разнообразие сообществ амфибий. Фактор этот – мощные тропические ливни, губящие в большом количестве молодь земноводных (Lloyd *et al.* 1968).

Если быть до конца последовательным, то трудно провести границу между экосистемами, где климакс возможен, а где невозможен. Наибольшее постоянство условий наблюдается в пещерах и на океанических глубинах, однако в обоих случаях сообщества, населяющие данные биотопы, не представляют самостоятельных экосистем, а зависят целиком от приноса органического вещества извне, из продуцирующей зоны, где всегда действуют факторы, нарушающие полное равновесие.

Процессы регуляции в простых и подверженных сильным колебаниям экосистемах высоких широт кажутся несовершенными по сравнению со сложной регуляцией в тропических экосистемах. Но несовершенство это может оказаться мнимым. Энергетически невыгодная регуляция простых экосистем, происходящая часто за счёт гибели громадного числа особей, может иметь одно крупное преимущество, а именно, значительно больший диапазон величин, в пределах которого регуляция вообще возможна. Указанное обстоятельство, подчёркнутое недавно Маргалефом (1968), ещё недостаточно, как нам кажется, осознано многими экологами.

При попытках сравнительного анализа всех экосистем, составляющих биосферу, исследователь сталкивается в первую очередь с проблемой сопоставления водных и наземных экосистем. В чем различия между двумя этими классами экосистем? Каково значение промежу-

точных, пограничных экосистем? Наблюдается ли параллелизм в развитии водных и наземных экосистем? Сейчас накопилось уже достаточно данных для того, чтобы однозначно ответить на поставленные вопросы.

Говоря о различиях между наземными и водными экосистемами, исследователи (Odum 1962; Зенкевич 1967; Винберг 1967) не раз указывали на различное соотношение эуфотической (= трофогенной) зоны и зоны, где происходит только деструкция органического вещества, на различный характер абиотических ограничений, на разницу в основных продуцентах (фитопланктон в воде и высшие сосудистые растения на суше) и т.д. Однако, как нам кажется, ещё недостаточно внимания обращается на различия в биогеохимических циклах суши и водной среды, хотя основоположник биогеохимии В.И.Вернадский неоднократно подчёркивал эти различия.

Вся гидросфера Земли – накапливающая система, причём наряду с громадным количеством терригенного материала (продуктов эрозии литосферы), которое отлагается ежегодно в морях и озёрах, большое значение имеет и накопление вещества, связанное с деятельностью организмов. Как ещё указывалось В.И.Вернадским (1926), в образовании отложений биогенного происхождения основное значение имеют не открытые части океана, а прибрежные области – «прибрежные сгущения жизни» – по терминологии В.И.Вернадского. Результаты недавних исследований (Осадкообразование в Тихом океане 1970) блестяще подтверждают мысли В.И.Вернадского: количество органического углерода в осадках центральных частей океана не превышает 0.1%, а все повышенные концентрации (более 1.0%) приурочены к так называемым эвтрофным районам – районам повышенной биологической продуктивности. Подчёркивая замкнутость, полноту биогеохимических циклов, В.И.Вернадский трактует её как одно из проявлений «закона бережливости», установленного для организмов русским натуралистом Карлом Бэрм. Закон этот, по В.И.Вернадскому, выражается в том, что «...жизнь бережлива в своих тратах захваченного вещества, с трудом и неохотой отдаёт его назад. Нормально она его назад надолго или совсем не выпускает» (разрядка В.И.Вернадского).

Полнота круговорота в наземных экосистемах особенно удивительна, если учесть полученные за последние годы данные об их громадной продуктивности по сравнению с водными экосистемами (Whittaker 1970). Сочетание высокой продуктивности наземных экосистем с полнотой круговорота или, иначе говоря, мощности потока энергии с экономичностью (= бережливостью) использования этой энергии позволяет рассматривать наземные экосистемы как более высокоорганизованные, нежели водные. Но как бы ни были велики различия между водными и наземными экосистемами, в поведении их и становлении по

ходу сукцессии наблюдается ряд принципиальных сходств. Для выяснения как сходства, так и различий между ними необходимо рассмотреть статус пресноводных озёр – геологически обычно недолговечных водных экосистем, превращающихся в наземные.

Всё многообразие пресноводных озёр можно классифицировать по «трофической» классификации, которую в лимнологию впервые ввёл Науманн, заимствовав её у болотоведов. Трофическая классификация, несмотря на неоднократную суровую критику, в общих чертах выдержала испытание временем и хорошо связывается с общей моделью экологической сукцессии (Гиляров 1972). Термины: олиготрофный и эвтрофный стали всё чаще употребляться не только по отношению к озёрам, но и морям (Beklemischev 1970), а некоторые авторы (Hutchinson 1969) говорят об эвтрофных и олиготрофных системах. Основные черты эвтрофного озера и эвтрофной системы следующие: 1) обильное снабжение биогенными элементами и высокий уровень продуцирования фитопланктона (часто «цветение» воды); 2) пониженное видовое разнообразие как фито-, так и зоопланктона, доминирование немногих видов; 3) резкое преобладание процессов продукции над процессами деструкции; 4) усиленное осадкообразование и богатство осадков органическим веществом, которое не успело минерализоваться в толще воды; 5) у дна часто дефицит кислорода, вызванный интенсивной минерализацией; 6) как правило, мелководность (в озёрах малый объём гипolimниона в сравнении с объёмом эпилимниона).

Суммируя всё вышесказанное, можно охарактеризовать эвтрофные водоёмы или участки водоёмов как системы с неполным круговоротом, продуцирующие массу органического вещества, но обычно недостаточно эффективно его перерабатывающие. Обычно эвтрофные условия возникают в связи с возросшим притоком биогенных элементов и с нарушениями сложившейся структуры сообществ. Чрезвычайное распространение эвтрофикации в последнее время связано с интенсификацией сельского хозяйства и промышленности и вызвана возросшим стоком химических веществ, в первую очередь удобрений.

Среди олиготрофных озёр, глубоких, с мощным гипolimнионом можно выявить два типа: озёра с крайне слабым поступлением питательных солей, которое ограничивает всё развитие жизни в таких водоёмах. Вода в них очень слабо минерализована и распространены они обычно на крайнем севере, или высоко в горах. Второй тип олиготрофных озёр – также глубокие озёра с резким преобладанием гипolimниона над эпилимнионом, но в отличие от предыдущего типа это озёра с высоким уровнем продуцирования органического вещества. Классическое озеро подобного типа – Байкал, где одновременно наблюдается и значительная первичная продукция, и необычайно полная переработка этой продукции. Донные отложения Байкала крайне бед-

ны органическим веществом (Дмитриев, Колокольцева 1970), причём в толще его вод происходит полная минерализация не только всего автотонного органического вещества, но и аллохтонного, принесённого притоками (Вотинцев 1967). Байкал – водоём с отрицательным балансом, деструкция здесь преобладает над продукцией.

Сравнение различных типов озёр с отдельными этапами сукцессии свидетельствует в пользу того, что общее её направление от эвтрофного состояния к олиготрофному (Margalef 1958; Odum 1969). Однако в природе часто наблюдается обратный ход – превращение олиготрофных озёр в эвтрофные, что связано с неизбежным накоплением терригенного материала (даже при полных биогеохимических циклах) и постепенным обмелением водоёма. На противоположное направление сукцессии всего водоёма (к эвтрофности) и сукцессии планктонного сообщества (к олиготрофности) указывалось в литературе (Margalef 1958; Гиляров 1967).

Интересно, что в мелких зарастающих эвтрофных водоёмах наряду с уменьшением разнообразия пелагического планктонного сообщества наблюдается увеличение общего числа видов, связанное с тем богатством местообитаний, которое представляют макрофиты. Однако использование водными животными макрофитов в качестве непосредственной пищи очень незначительно и ограничено только группой вторичноводных животных (Кашкин 1961).

Трофические связи между продуцентами и консументами как в водных, так и в наземных экосистемах могут быть двух типов (Odum 1962). Во-первых, первичные консументы могут непосредственно выедать живое вещество продуцентов и в свою очередь служить пищей хищникам. Это так называемые цепи выедания (*grazing food chains*). Во-вторых, консументы могут потреблять уже мёртвое органическое вещество или же поедать микроорганизмы, которые осуществляют минерализацию этого вещества, образуя цепи разложения (*decay food chains*). Как показано недавно работами польских гидробиологов (Hillbricht-Ilkowska *et al.* 1966; Gliwicz 1967), в олиготрофных озёрах большее значение имеет непосредственное выедание зоопланктоном мелкого фитопланктона, в то время как в эвтрофных водоёмах колоссальную роль в пище зоопланктона играют бактерии, осуществляющие минерализацию отмирающего фитопланктона. Пищевые цепи разложения менее эффективны и короче, так как очень велики потери на дыхание в звене бактерий, в результате чего до конечных звеньев доходит меньше энергии, чем при цепях выедания.

На суше непосредственное выедание животными зелёной массы растений обычно (не в случае экологических катастроф, в которых часто повинен человек) ничтожно по сравнению с тем количеством органического вещества, которое поступает в цепи разложения (Hairston *et al.*

1960). Соотношение биомассы групп животных, различающихся по питанию (Чернов и др. 1967) также свидетельствует о преобладании животных-сапрофагов.

Особенности прохождения потока энергии позволяют сближать между собой наземные экосистемы и экосистемы эвтрофных озёр. Другим таким сближающим обстоятельством было наличие множества местообитаний (а следовательно, и ниш), создаваемых высшими растениями. Можно ли рассматривать эвтрофные озёра, в силу некоторого сходства с наземными экосистемами, как прогрессивные экосистемы? Всё зависит от точки зрения, а точнее, от принципов классификации экосистем. Поскольку обычно возрастание эвтрофности приближает превращение водной системы в наземную, то, постулировав более высокий эволюционный уровень наземных экосистем, мы вынуждены признать эвтрофные озёра (и вообще эвтрофную стадию в развитии любой водной экосистемы) прогрессивными по сравнению с олиготрофными. Однако в пределах класса водных экосистем эвтрофную стадию вряд ли можно считать прогрессивной, так как она характеризуется низким видовым разнообразием, неполнотой круговорота, короткой пищевой цепью и малой стабильностью. Изменение всех этих характеристик в процессе сукцессии связано с переходом от эвтрофии к олиготрофии. Возможно, правильной будет трактовка олиготрофных* систем как эволюционно более высокоорганизованных, но вместе с тем и как более «специализированных, более константных, не способных к крупным перестройкам – к ароморфозам. Термин «ароморфоз» применяется обычно по отношению к организмам, но то сближение между организмом и сообществом, которое не раз предлагалось, потом критиковалось, а теперь опять возможно в рамках системного подхода, позволяет распространить его и на экосистемы. Крупнейшим ароморфозом в эволюции экологических систем, безусловно, был шаг от водных экосистем к наземным.

Общие закономерности хода сукцессии на суше сходны с таковыми; в воде. Так же здесь растёт биомасса, отношение первичной продуктивности к суммарному дыханию стремится к единице, растёт видовое разнообразие и полнота круговоротов. Интересно, что первые наземные экосистемы – болота, характеризуются максимальным накоплением мёртвого органического вещества, значительно обгоняя в этом эвтрофные озёра. По данным, собранным Л.Е.Родиным и Н.И.Базилевич (1965), очень велики запасы мёртвого органического вещества в форме подстилки в кустарничковых тундрах (835 ц/га), в 2 раза меньше (300-400 ц/га) в хвойных лесах тайги, ещё меньше (100-150 ц/га) в

* Вданном случае, как и во всех последующих рассуждениях, имеется в виду вторичная (-морфометрическая) олиготрофия.

широколиственных и субтропических лесах. Минимальным накоплением мёртвого органического вещества характеризуются влажные тропические леса (около 20 ц/га) и саванны (13 ц/га). В некоторых тропических лесах подстилка часто полностью отсутствует, несмотря на громадную первичную продукцию. Всё дело в том, что переработка отмершего органического вещества в цепях разложения осуществляется здесь чрезвычайно быстро и слой из отмирающего органического вещества не успевает образовываться. Экосистемы влажных тропических лесов во многом сходны с экосистемами морфометрически олиготрофных озёр: и те и другие характеризуются высоким темпом продуцирования органического вещества и вместе с тем очень полной его переработкой, высоким видовым разнообразием и значительной стабильностью. Для иллюстрации последнего положения достаточно вспомнить, что олиготрофным озерам несвойственно «цветение» фитопланктона, а во влажных тропических лесах не наблюдаются вспышки численности насекомых (Элтон 1960).

Интересно, что оба эти типа экосистем наряду с большими возможностями внутреннего гомеостаза, связанного с совершенной регуляцией, не способны переносить резких перемен во внешних воздействиях: тропические леса очень плохо восстанавливаются, а чаще и вовсе не восстанавливаются после вырубок*, а олиготрофные озёра быстро превращаются в эвтрофные под влиянием деятельности человека и значительно медленнее и труднее претерпевают обратное превращение. Явно напрашивается аналогия с регенерацией животных, способность к которой в общем связана с эволюционным этапом их развития.

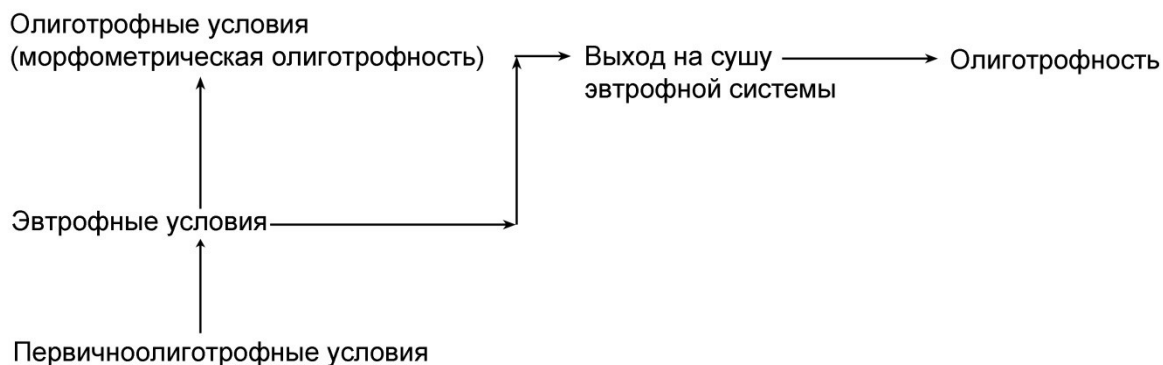
Даже выяснив основные закономерности сукцессии на суше и в воде и установив идентичность основных её этапов в этих двух основных классах экосистем, мы не знаем, насколько можно переносить закономерности индивидуального развития экосистем на их эволюционное развитие. Рекапитуляция филогенеза организмов в их эмбриональном развитии — главный довод за правомочность такого сопоставления.

Распространяя термин «олиготрофная и эвтрофная» система на наземные биоценозы и считая, что эволюция в пределах разных групп экосистем (наряду с ростом продукции) ведёт к большей эффективности использования солнечной энергии (проявление закона бережливости К.М.Бэра), мы предлагаем следующую возможную схему смены состояний экологических систем (см. рисунок). Приведённую схему мы не привязываем к временной шкале, полагая, что она в общих чертах справедлива при различных возможных датах возникновения жизни на Земле и перехода жизни в наземную среду.

* Запасы элементов минерального питания растений в почвах влажных тропических лесов очень невелики (Walter 1962).

В ВОДНОЙ СРЕДЕ

НА СУШЕ



Возможная схема смены состояний экологических систем

Итак, согласно выдвинутой гипотезе, возникновение структуры экосистем восходит к тому времени, о котором мы не можем судить по палеонтологическим находкам. Общее направление эволюции как в пределах водных, так и наземных экосистем идёт от эвтрофии к олиготрофии, к более полным и замкнутым круговоротам. Выход на сушу связан с эвтрофным состоянием экосистем.

Литература

- Вернадский В.И. 1926. *Биосфера*. Л.: 1-146.
- Винберг Г.Г. 1967 // *Журн. общ. биол.* **28**, 5, 538.
- Вотинцев К.К. 1967 // *Круговорот вещества и энергии в озёрных водоёмах*. М.: 87-95.
- Гиляров А.М. 1967 // *Успехи соврем. биол.* **64**, 4: 107-115.
- Гиляров А.М. 1972 // *Гидробиол. журн.* **8**, 2: 5-13.
- Дмитриев Г.А., Колокольцева Э.М. 1970 // *Донные отложения Байкала*. М.: 69-80.
- Зенкевич Л.А. 1967 // *Журн. общ. биол.* **28**, 5: 523-537.
- Камшилов М.М. 1966 // *Журн. общ. биол.* **27**, 3: 282-289.
- Кашкин Н.И. 1961 // *Тр. Мурманск. мор. биол. ин-та* **3** (7): 170-184.
- Осадкообразование в Тихом океане. Тихий океан*, **6**, 2. 1970. Ин-т океанологии АН СССР.
- Паттен Б. 1966 // *Концепция информации и биологические системы*. М.
- Редин Л.Е., Базилевич Н.И. 1965. *Динамика органического вещества и круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара*. Л.: 1-251.
- Чернов Ю.И., Хадашова К.С., Злотин Р.И. 1967 // *Журн. общ. биол.* **28**, 2: 188.
- Элтон Ч. 1960. *Экология насествий животных и растений*. М.
- Beklemishev K.W. 1970 // *The micropalaeontology of oceans*. Cambridge Univ. Press: 75-87.
- Dunbar M.J. 1968. *Ecological development in polar regions. A study in evolution*. Engelwood Cliffs. Prentice Hall.
- Gliwicz Z.M. 1967 // *Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol.* **15**, 6: 343-347.
- Hairston N. G., Smith F.E., Slobodkin L.B. 1960 // *Amer. Naturalist* **94** (879): 421-425.
- Hillbricht-Ilkowska A., Gliwicz Z., Spodniewska I. 1966 // *Verh. Inter. Verein. Limnol.* **16**, 1: 432-440.
- Hutchinson G.E. 1965. *The ecological theater and evolutionary play*. Yale Univ. Press: 1-139.
- Hutchinson G.E. 1969 // *Eutrophication, past and present. Proc. of sympos. «Eutrophication: causes, consequences, correctives»*. Nat. Acad. Sci. Washington: 17-26.

- Lindeman R.L. 1942 // *Ecology* **23**, 4: 399-418.
 Lloyd M., Inger R.F., King F.W. 1968 // *Amer. Naturalist* **102** (923): 497-515.
 Margalef R. 1958 // *Verh. Inter. Verein. Limnol.* **13**, 1: 339-349.
 Margalef R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago Press: 1-111.
 Odum E.P. 1962 // *Japan. J. Ecol.* **12**: 108-118.
 Odum E.P. 1969 // *Science* **164**: 262-270.
 Slobodkin L.B. 1962 // *Advances Ecol. Res.* **1**: 69-101.
 Walter H. 1962. *Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung*. Jena.
 Whittaker R.H. 1970. *Communities and ecosystems*. Toronto.
 Woodwell G.M. 1970 // *Scientific American* **223**, 3.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1035: 2513-2519

Пятнистая трёхперстка *Turnix tanki* в Южном Приморье

Н.Н.Балацкий, Г.Н.Бачурин, Ю.Б.Шибнев

Второе издание. Первая публикация в 1994*

Пятнистая трёхперстка *Turnix tanki* широко распространена в Индокитае и Юго-Восточной Азии, а северо-восточная граница ареала охватывает юг Дальнего Востока России (Степанян 1990). Биология размножения трёхперстки в России отражена в ряде публикаций (см., например: Бибиков 1952; Кисленко 1967; Панов 1973; Нейфельдт, Панькин 1974; Нечаев 1976), в которых приведены описания нескольких гнёзд, но оологические характеристики вида остаются неизученными. Из литературы известно, что для трёхперстки характерна полиандрия. Более крупная и яркая самка токует и поочерёдно ищет одиноких самцов, чтобы отложить им в гнёзда яйца, переложив, таким образом, всю заботу о потомстве на самца.

Во время орнитологических исследований на крайнем юге Приморья в 1990-1993 годах нами проведены интересные наблюдения за размножением трёхперстки и обнаружено 8 гнёзд с кладками. В 7 кладках были измерены яйца (см. таблицу). Наблюдения проводились в окрестностях посёлка Хасан (Н.Н.Балацкий, Г.Н.Бачурин) и на сопредельной территории заповедника Кедровая Падь (Ю.Б.Шибнев).

В окрестностях Хасана трёхперстка придерживалась сухих открытых пространств и гарей с редкой растительностью и кустиками леспеды — от заболоченных низин до пологих склонов в верхних частях

* Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н., Шибнев Ю.Б. 1994. Пятнистая трёхперстка в Южном Приморье России // *Беркут* **3**, 2: 112-116.

сопок, включая сопку Приозёрную (283 м н.у.м.) у озера Тальми. По нашим ориентировочным оценкам, наибольшая плотность трёхперстки наблюдалась на песчаных дюнах заболоченной приморской равнины, на гарях среди дубового криволесья озера Дорицени (Лотосовое), вдоль автотрассы и железнодорожного полотна, где с одного места можно было слышать гудение до 3-5 самок. Судя по встречам и вокальной активности самок, в 1991 году трёхперстки здесь встречались существенно реже, чем в другие годы наблюдений. В 1993 году численность вида заметно возросла не только у посёлка Хасан, но и севернее – в окрестностях заповедника Кедровая Падь (железнодорожная станция Приморская) на образовавшихся гарях. Здесь в 1993 году в районе железнодорожного полотна (от моста через речку до сопки) на участке длиной 300 м и шириной 150 м (4.5 га) держалось и токовало 7 самок трёхперстки, а на луговине в устье реки Кедровки – 10 самок на участке 400×130 м (5.2 га), то есть размеры индивидуального участка самки составляли 0.5-0.6 га. Высокой плотностью вида, очевидно, и объясняются наши находки гнёзд преимущественно в 1993 году, так как целенаправленный их поиск в окрестностях посёлка Хасан не проводился. Насиживающие самцы, как правило, вылетали из-под ног идущего человека, реже гнездо трёхперстки обнаруживалось визуально.

Гнездовой участок самки, вероятно, несколько меньше 0.5-0.6 га. Это связано прежде всего с тем, что подходящих мест для устройства гнёзд немного. Заметна концентрация трёхперсток в одних местах и отсутствие их в других. На территории поселений имеются общие для всех особей участки, где расположены маленькие и большие земляные купальни этих птиц (эти купальни охотно посещали и жаворонки). 15 купален было обнаружено только на одной луговине. У Хасана измеренный нами гнездовой участок (№ 2) трёхперстки составил четверть гектара, в центре его находилось гнездо. Самка с тревожным гудением перемещалась по периферии участка. Сходные размеры также имел гнездовой участок № 6, за которым проводились наблюдения. Самка с характерным гудением перемещалась в пределах 10-30 м от гнезда.

Расположение гнёзд трёхперстки в окрестностях посёлка Хасан было следующим (см. таблицу). Гнездо № 1 располагалось открыто под чахлым кустиком леспедецы на пологом южном склоне увала с редкой растительностью. Гнездовая ямка была слабо выстлана сухими растениями, из-за чего оно внешне напоминало типичное гнездо малого зуйка *Charadris dubius*, а черноватая окраска скорлупы яиц хорошо сливалась с почвой. Гнездо № 2 обнаружено возле обгоревшего кустика леспедецы с молодой порослью на гари. Гнездовая ямка была выложена растительными остатками и имела следующие размеры: диаметр – 74, глубина – 18 мм. Гнездо № 3 располагалось среди редкой травы на дюнообразной плешине заболоченного луга и имело скудную

Характеристика яиц трёхперстки *Turnix tanki* в Южном Приморье

№ гнезда	Дата обнаружения	Размеры яйца, мм – масса скорлупы, г	Место находки (в скобках день инкубации)
1	29.06.1992	25.2 × 21.1 - 0.33 25.6 × 21.2 - 0.33 25.2 × 21.1 - 0.33 24.4 × 20.3 - 0.31 В среднем 25.10 × 20.93 – 0.325	2 км северо-западнее Хасана (8)
2	16.06.1993	25.0 × 20.3 - 0.35 26.5 × 21.4 - 0.35 26.0 × 21.2 - 0.34 25.4 × 20.9 - 0.29 В среднем 25.73 × 20.95 – 0.333	2 км северо-западнее Хасана (9)
3	5.06.1993	25.8 × 21.6 - 0.36 26.4 × 21.3 - 0.36 25.5 × 21.0 - 0.36 24.5 × 20.4 - 0.33 В среднем 25.55 × 21.08 – 0.353	4 км восточнее Хасана (1)
4	14.06.1993	25.9 × 21.4 - 0.39 26.8 × 21.6 - 0.40 26.1 × 21.4 - 0.39 26.0 × 20.9 - 0.34 В среднем 26.20 × 21.33 – 0.380	5 км северо- западнее Хасана (5)
5	21.06.1993	26.6 × 21.4 - 0.42 26.9 × 21.8 - 0.41 27.0 × 21.6 - 0.41 26.8 × 21.5 - 0.39 В среднем 26.83 × 21.58 – 0.407	11 км севернее Хасана, сопка Приозёрная (1)
6	2.07.1993	26.1 × 21.6 - ? 26.9 × 21.6 - ? 26.2 × 21.6 - ? 26.1 × 20.7 - ? В среднем 26.33 × 21.37 – ?	Устье р. Кедровки, луг (5)
7	2.07.1993	27.0 × 21.5 - ? 27.3 × 21.9 - ? 27.2 × 21.1 - ? 25.5 × 21.6 - ? В среднем 26.75 × 21.52 – ?	Устье р. Кедровки, луг (3)
8	24.07.1968	27.0 × 21.0 - 0.46 27.0 × 22.0 - 0.47 27.0 × 22.0 - 0.46 26.0 × 21.5 - 0.43 В среднем 26.75 × 21.62 – 0.455	0.5 км западнее озера Ханка, окрестности с. Платоновка (Нечаев 1976)

выстилку лотка. Одно яйцо лежало в 15 см от гнезда, возможно, отброшенное слетевшей птицей. Гнездо № 4 было найдено при установке ловушек-стаканов для насекомых. Четыре яйца по одному лежали в 0,2-0,5 м от гнездовой ямки на песке (кладка оказалась брошенной несколько суток назад). Гнездо № 5 найдено по слетевшей птице под маленьким кустиком леспедецы, растущем среди редких дубков на пологом склоне южной экспозиции. Гнездовая выстилка тоже очень скудна.

Расположение гнёзд трёхперстки в окрестностях станции Приморская мало отличалось от описанных выше находок. Так, одно гнездо размещалось на горелом месте среди папоротника и кустов вейника, а выстилка лотка состояла из кусочков обгоревшей травы. В этом гнезде 17 июня находилась кладка из 4 насиженных яиц, из которых через сутки вылупились птенцы. В гнезде остались пустые яйца, аккуратно проклёванные снаружи (самцом?) по окружности тупого конца, а «крышечки» лежали рядом или держались одним краем за основную часть яйца, причём 3 пустых яйца находились в гнезде, а последнее – возле гнезда. Следующие два гнезда (№ 6-7) располагались в 250 м друг от друга на лугу с невысокой травой под кустиками чертополоха. В одном из них, находившимся под наблюдением, 15 июля произошло вылупление, после чего в лотке осталась скорлупа от 3 яиц, причём тоже с открытыми «крышечками» на тупом конце, предварительно аккуратно кем-то обклёванными по окружности снаружи.

Во всех кладках было по 4 яйца. При полиандрии очень вероятна откладка яиц в гнездо самца разными самками. Произведённый нами оологический анализ показал, что яйца в каждое гнездо были отложены, скорее всего, одной самкой. Возможно, это связано с охраной гнезда образовавшейся в период кладки парой. Кладки разных самок хорошо различались размерами и формой яиц, окраской, рисунком и массой скорлупы. Детальное изучение яиц из 5 кладок трёхперстки позволило выявить закономерности внутрикладковой изменчивости оологических параметров и определить порядок откладки яиц самкой. В таблице для гнёзд № 1-5 размеры яиц даны в порядке их откладки.

Внутрикладковая изменчивость оологических характеристик меньше, чем межкладковая и затрагивает преимущественно окраску и массу скорлупы, в меньшей степени – размеры яиц. По окраске скорлупы яйца в одной кладке хорошо различаются первое и четвёртое яйца, а второе и третье более сходны между собой. Первое яйцо наиболее тёмное, как правило, грязное с неясным в очертаниях густым рисунком, состоящим из крапин разной величины, а четвёртое яйцо – наиболее светлое и чистое с резким в очертаниях редким рисунком, состоящим из мелких крапин более или менее одинаковой величины. По массе скорлупы наиболее заметны различия между четвёртым и тремя первыми яйцами. Скорлупа четвёртого яйца во всех случаях ве-

сила на 0.02-0.06 г меньше, чем скорлупа любого другого яйца в кладке, причём у первых трёх яиц масса скорлупы почти одинакова. По изменению размеров чёткой закономерности не наблюдается, хотя более крупное в кладке второе, затем третье яйцо. Четвёртое в 3 кладках оказалось меньше первого, а в 2 кладках – наоборот.

По окраске скорлупы яиц у трёхперстки можно выделить тёмную и светлую морфы. В обоих случаях скорлупа очень плотная, гладкая и блестящая, а на просвет в овоскопе – густо-розовая. Тёмная морфа: фон скорлупы охристо-серый, по которому равномерно распределён двухцветный рисунок из многочисленных точек, крапинок и пятнышек неправильной формы грязно-серой и коричневой окраски. Рисунок занимает 90% поверхности скорлупы, причём коричневые элементы рисунка (70%) преобладают над серыми (30%). Светлая морфа: фон скорлупы голубовато-белый, по которому равномерно распределён двухцветный рисунок из многочисленных точек, крапинок и пятнышек неправильной формы грязно-серой и коричневой окраски. Рисунок занимает 50% поверхности скорлупы, причём серые элементы рисунка (70%) преобладают над коричневыми (30%). Соотношение окрасочных морф в природе пока остаётся неясным из-за отсутствия достаточного материала. Из 5 исследованных кладок трёхперстки в окрестностях Хасана только одна (№ 4) содержала яйца светлой морфы.

Сравнительный анализ размеров и массы скорлупы яиц в кладках выявляет тенденцию к увеличению этих параметров по направлению к северной части ареала вида. Размеры яиц трёхперстки ($n = 32$), мм: 24.4-27.3×20.3-22.0, в среднем 26.15×21.29. Масса скорлупы ($n = 24$), г: 0.29-0.47, в среднем 0.376. Форма яиц овально-грушевидная, чем яйца трёхперстки очень напоминают яйца куликов.

В связи с фотосъёмкой в течение трёх дней проводились наблюдения за одним гнездом (№ 6) трёхперстки на лугу. В первый день наблюдений (3 июля, с 16 до 20 ч, солнечно) самец так и не сел на кладку, боясь скрадок фотографа и опасаясь выдать гнездо, а бегал рядом. Самку это беспокоило, и она заметно волновалась, часто и подолгу гудела не далее 15 м от гнезда. Иногда самец и самка кричали в такт. Многообразный крик самки с одного места состоял из серии отдельных гудящих позывов, вроде «гууу... гууу.. гууу...» от 1 до 12, в среднем 5-6, после чего меняла позицию. Голос самца – писк, на который самка часто отвечала гудением. В другой день наблюдений (5 июля с 10 до 20 ч, пасмурно) боязнь трёхперсток к человеку в скрадке ощущалась уже меньше. Во время отсутствия самца на гнезде самка подавала голос через каждые 5-10 мин, перемещаясь по участку в 5-30 м от гнезда (73 раза в течение 2 ч). Во время присутствия самца у гнезда голос самки раздавался значительно реже (36 раз в течение 2 ч). Насиживал самец весьма своеобразно: на кладке он оставался от 5 с до 2-3 мин, реже

дольше, периодически возвращаясь к гнезду через 3-10 мин. Таким образом, общая продолжительность обогрева кладки с 15 до 20 ч составила $11+23+11+12+4 = 61$ мин за 43 прихода к гнезду. Самец уходил с гнезда очень спокойно, молча. Нередко он делал вид, что кормится за гнездом, копаясь в земле (смещённое поведение). Временами он не садился на гнездо, а лишь поворачивал яйца в кладке. В последний день наблюдений (7 июля с 14 до 18 ч, туман и ветер) поведение трёхперсток оставалось прежним. За 2 ч (с 15 до 17 ч) самец посетил гнездо 25 раз, обогревая кладку яиц непродолжительное время. В 17 ч 43 мин он выкатил одно яйцо за гнездо в траву и сел его насиживать. Затем увидел кладку из остальных трёх яиц и вернулся в гнездо. Потом самец попытался закатить яйцо обратно в гнездо, но это не получилось, и он вновь сел на него. В 17 ч 49 мин наблюдатель вернул яйцо в кладку. Птенцы покинули это гнездо 15 июля.

Сроки размножения трёхперстки в Южном Приморье довольно растянуты (Нечаев 1976). Свежие кладки встречаются с начала июня по начало августа, но до сих пор не известно количество кладок за сезон у самки и скольким самцам она их откладывает. Складывается впечатление, что образовавшаяся пара трёхперсток держится совместно продолжительное время, хотя степень участия самки в воспитании птенцов совершенно не изучена. Например, 7 июля были вспугнуты молодые трёхперстки (величиной $1/3$ взрослых) в сопровождении двух взрослых птиц, одна из которых (очевидно, самец) отлетела с пискom «цвить-цвить-крру», села в траву и стала бегать в разные стороны с криками. Затем улетела, и молодые разлетелись в разные стороны. На лугу 21 июля встречены отдельные пары трёхперсток, как будто вновь собирающиеся загнеститься, оставив подростую молодёжь. Самки активно токовали с 26 июля по 2 августа (позже наблюдения нами не проводились). Гудение самки заметно усиливалось во время нахождения наблюдателя на её участке (предупреждает самца?). Таким образом, в наших исследованиях явно прослеживается, что каждая самка держит свой участок и токует вокруг насиживающего самца. Быть может, птенцов они водят вместе? Если брачные отношения у трёхперстки моногамные, то приходится удивляться, каким образом у них произошла реверсия функций полов при заботе о потомстве.

Положение трёхперсток в системе птиц до сих пор остаётся неясным (Дементьев 1941; Иванов 1976; Бёме 1987; Степанян 1990). Не углубляясь в историю этого вопроса, нужно отметить, что систематики мало внимания уделяли эколого-биологическим признакам и биологии размножения этих птиц. Если в первой половине XX века из-за отсутствия таких материалов исследователи справедливо размещали трёхперсток в отдельном отряде, то в настоящее время, когда получен материал по биологии трёхперсток, их очень странно видеть среди

журавлеобразных. Если провести соответствующий анализ прижизненных признаков рассматриваемого вида по отношению к другим таксонам системы птиц, то у трёхперсток оказывается много общего с настоящими куликами Charadriiformes: детерминированная кладка из 4 яиц, грушевидная форма яйца, пёстро окрашенные птенцы, реверсия функций полов в заботе о потомстве с возможной полиандрией в брачных отношениях. Экстерьерные отличия (форма клюва и тела) трёхперсток от типичных куликов, возможно, вызваны своеобразным образом жизни и питанием, так как в пище трёхперсток даже летом, в период обилия насекомых, преобладают семена трав (Нечаев 1976). По нашим наблюдениям, трёхперстки охотно разрывали муравейники в поисках куколок. Наиболее естественным нам кажется размещение трёхперсток в ранге подотряда в отряде настоящих куликов.

Для окончательного разрешения всех затронутых выше вопросов, связанных с биологией пятнистой трёхперстки и её положением в системе птиц, требуются целенаправленные исследования в природе.

Авторы признательны В.А.Нечаеву (Владивосток) за предоставление личных материалов и исправление опечаток в ранее опубликованных работах по пятнистой трёхперстке.

Л и т е р а т у р а

- Бёме Р.Л. 1987. Пятнистая трёхперстка // *Птицы СССР. Курообразные, Журавлеобразные*. Л.: 263-266.
- Бибииков Д.И. (1952) 2010. Некоторые наблюдения над трёхперсткой *Turnix tanki* в Приморском крае // *Рус. орнитол. журн.* **19** (549): 232-234.
- Дементьев Г.П. 1941. Список птиц СССР // *Полный определитель птиц СССР*. М.; Л., **5**: 95-164.
- Иванов А.И. 1976. *Каталог птиц Советского Союза*. Л.: 1-276.
- Кисленко Г.С. 1967. О распространении некоторых птиц на Дальнем Востоке // *Материалы 3-й зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР*. Волгоград: 417-418.
- Нейфельдт И.А., Панькин Н.С. 1974. Трёхперстка в Приамурье // *Орнитология* **11**: 227-232.
- Нечаев В.А. (1976) 2005. О биологии трёхперстки *Turnix tanki* в Приморье // *Рус. орнитол. журн.* **14** (281): 203-206.
- Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение)*. Новосибирск: 1-376.
- Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-728.

