

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1037
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Т о м ХХІІІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 1037

СОДЕРЖАНИЕ

-
- | | |
|-----------|--|
| 2555-2571 | Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции. В. В. ХЛЕБОВИЧ |
| 2571-2573 | Первая регистрация корольковой пеночки <i>Phylloscopus proregulus</i> в районе Новосибирска. В. С. ЖУКОВ |
| 2573-2574 | Состав и формирование авифауны Якутии. Ю. В. ЛАБУТИН |
| 2575-2580 | Биотопическое размещение и состав кормов чибиса <i>Vanellus vanellus</i> в Кургальджинском заповеднике (Центральный Казахстан). В. В. ХРОКОВ |
| 2580-2581 | Серая цапля <i>Ardea cinerea</i> в Минусинской котловине и на сопредельных территориях. Е. М. КОРОВИЦКИЙ, В. В. ЛАПТЕНКО, А. Н. БАЙКАЛОВ |
-

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 № 1037

CONTENTS

- 2555-2571 Adaptations in individual and clone: mechanisms
and role in evolution. V . V . K H L E B O V I C H
- 2571-2573 First registration of the Pallas's leaf warbler
Phylloscopus proregulus near Novosibirsk.
V . S . Z H U K O V
- 2573-2574 Composition and formation of the avifauna
of Yakutia. Y u . V . L A B U T I N
- 2575-2580 Habitat distribution and diet of the Lapwing
Vanellus vanellus in the Kurgaldzhin Reserve,
Central Kazakhstan. V . V . K H R O K O V
- 2580-2581 The grey heron *Ardea cinerea* in Minusinsk
Basin and adjacent territories.
E . M . K O R O V I T S K Y ,
V . V . L A P T E N O K , A . N . B A I K A L O V
-

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

Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции

В.В.Хлебович

*Второе издание. Первая публикация в 2002**

Среди многочисленных объектов биологии центральное место принадлежит особи (синонимы – индивидуум и организм). С одной стороны, в соответствии с парадигмой монофилии органического мира (Медников 1985), особь должна считаться итогом эволюции, конечным звеном непрерывной цепи предков. В этой роли она же оказывается и условием дальнейшей эволюции: по её свойствам естественный отбор или человек (в случае отбора искусственного) оценивают, допустить ли её к производству потомков. С другой стороны, в экологических системах именно особь – самый конкретный субъект взаимодействий. Остальные объекты – семьи, популяции и биоценозы – взаимодействуют друг с другом и со средой только через особь. Таким образом, особь находится на пересечении двух главных плоскостей биологии – эволюционной и экологической.

Учитывая сложность строения генома и бесконечность перестроек его при рекомбинациях, следует считать вероятность образования при половом процессе абсолютно одинаковых генотипов исчезающе малой.

Оставив пока в стороне клоны, можно говорить об исключительной индивидуальности каждого генотипа. Полагаю, что не вступит в противоречие с современным и представлениями науки следующее рабочее определение особи – *особь есть фенотипическое проявление уникального генома, самостоятельно (автономно) устанавливающее отношения с внешней средой*.

С точки зрения этого определения, отдельными особями следует считать гаплоидные и диплоидные стадии, в частности, отдельные яйцеклетки и сперматозоиды, а также проростки папоротников и плаунов. Отдельными организмами следует признать не только высоко интегрированные колонии, как у сифонофор, или стробилы цестод, по мнению Марфенина (1993), любая, даже мало интегрированная колония (например, гидроидов), может считаться организмом. С другой стороны, карликовых самцов, приросших к самкам и действующих с ними казалось бы едино следует рассматривать как отдельные организмы, поскольку у них разные генотипы. Теснейший симбиоз различных эле-

* Хлебович В.В. 2002. Адаптации особи и клона: механизмы и роли в эволюции // *Успехи соврем. биол.* **122**, 1: 16-25.

ментов, составляющих тело лишайника, не привёл к образованию полностью интегрированного организма (Голубкова 1993). Необходимо признать, что не совсем вписываются в наше определение организма цветковые растения с их двойным оплодотворением: триплоидный эндосперм имеет иной геном, чем все остальные части цветковых.

Отдельный организм обычно начинается с зиготы, безотносительно к тому, развивается она далее в истинной внешней среде или в утробе матери, а завершается – его смертью.

Нашему определению особи полностью соответствуют все унитарные и большая часть модульных организмов. Среди последних бывают случаи, когда отдельные модули реагируют на внешние факторы более или менее автономно. Например, побеги на одном и том же растении могут в зависимости от освещения одновременно производить разные формы листьев. В этом отношении такой модульный организм близок понятию клона.

Клон может быть определён как собрание отдельных фенотипических носителей одного и того же уникального генома, каждый из которых автономно устанавливает связи с внешней средой. Это получается в результате вегетативного размножения или партеногенеза.

Задача настоящего исследования – выяснить, какими путями сложившаяся, имеющаяся в наличии особь (или клон) устанавливает связь с внешней средой, обращая в первую очередь внимание на феноменологию, механизмы и эволюционную роль соответствующих адаптаций.

Исследования реакций особи оказываются не такими простыми, как может показаться на первый взгляд. Получить соответствующие данные на одном и том же индивидууме возможно лишь в крайне редких случаях. Как правило, оказывается некорректным многократное тестирование одной и той же особи, а результаты одного теста – явно недостаточны для оценок реагирования.

В этой связи за реакцию особи, например, при определении устойчивости (по доле выживших или, наоборот, погибших особей) или толерантного диапазона (фактических границ устойчивости) принимают усреднённые показатели группы, выборки. Очевидно, что это фактически будет характеристикой популяции или её части, а не особи. Поэтому в этих случаях предпочтительно работать с клонами – тогда показатели жизнедеятельности, полученные на группе, будут ближе к характеристике особи.

То, что здесь названо общим понятием адаптации особей можно считать идентичным понятию фенотипических адаптаций (Хлебович, Бергер 1975) или экологии особи (Бигон и др. 1989). Следует заметить, что представления об адаптации индивидуума столь же необходимы для экологических построений, как главы о сопротивлении материалов нужны любой технической науке. При этом совершенно ясно, что

все аспекты адаптации особей и клона не могут быть оценены в рамках только физиологических понятий.

АДАПТАЦИИ ОСОБИ

Широкому понятию адаптации особи соответствуют явления поведения выживания, физиологических регуляций, акклимации, дискретных адаптивных норм и анабиоза. Оправданием попытки проанализировать всё логическое поле этого предмета послужили собственные исследования явления акклимации, до сих пор мало изученного.

Поведение выживания

При изменении среды возникает градиент соответствующего фактора. При достижении пороговых доз организм обычно начинает искать более комфортную среду и перемещается туда. По мнению Громова (Громов 1997), именно перемещение в пространстве является показателем поведения. Убежать, уплыть, улететь, зарыться – вот обычная адаптивная реакция особи на некомфортное воздействие среды. Реализуется она практически немедленно и у имеющих нервную систему животных связана с её оперативной деятельностью. Поведение выживания широко распространено в виде таксисов – фото- и гео-, особенно ярко выраженных у личинок морских организмов. Исследуются эти реакции обычно в градиент-приборах, на которых устанавливаются зоны (дозы) выбранного фактора («преферендум»), которые считаются экологическим оптимумом (Ивлев, Лейзерович 1960; Хлебович, Львова 1975). Имеющиеся случаи выбора животными доз, явно не соответствующих представлениям об оптимуме (Кауфман 1995), я объясняю незавершённостью происходящей при этом акклимации (см. ниже). Помимо адаптивного перемещения в пространстве, к элементам поведения выживания можно отнести имеющуюся у некоторых животных способность механически изолироваться от вредного воздействия окружения – смыкание створок у двустворчатых моллюсков и усоногих ракообразных, закрывание крышечкой и у брюхоногих моллюсков. Такого рода реакции рассматривались А.Г. Гинецинским (1963) как «изолирующий рефлекс».

К поведению выживания можно отнести также различные формы адаптивной каталепсии – полного обездвижения в ответ на присутствие хищника (например, как у жуков-щелкунов или опоссумов).

Физиологическая регуляция

О регуляции внутренней среды организма, наверное, лучше всех сказал Клод Бернар (1878): «Все физиологические механизмы, сколь бы различны они не были, имеют одну цель – сохранение постоянства условий жизни во внутренней фазе» (по: Гинецинский 1963). Физиологическая регуляция совершается в виде работы против физического

или химического градиента фактора, чем этот вид адаптации принципиально отличается от простой изоляции при поведении выживания. Механизмы термо- и осморегуляции, регуляции содержания в крови различных веществ и др. оперативно запускаются нервной или нервно-гуморальной системой в ответ на возмущения во внутренней среде, пришедшие из среды внешней.

Акклимация

Многие биологические исследования требуют сравнения выборок организмов по функциональным показателям – устойчивости, диапазону толерантности, уровню метаболизма и др. Часто эти выборки характеризуются существенными различиями в условиях среды, например, мидии из морей разной солёности. В ходе исследований определилось два методических подхода. При первом – соответствующие данные получали для каждой выборки, непосредственно взятой в её изначальной среде (в остром опыте). При втором подходе эксперименту предшествовало выдерживание всех сравниваемых выборок в течение некоторого времени при некоторых стандартных условиях. Такая процедура предварительного выдерживания сравниваемых по физиологическим показателям организмов при стандартных условиях получила название *акклимации* и стала широко применяться в лабораториях немногим более полувека назад. При этом сроки и дозы акклимации избирались практически интуитивно. Стало ясно, что при акклимации происходит «компенсаторное изменение, возникающее в организме в ответ на длительное отклонение какого-то одного фактора внешней среды (обычно в лабораторных условиях) от первоначального уровня» (Проссер 1977, с. 19).

Следующим логическим шагом было специальное исследование акклимации уже не как методического приёма, а как биологического явления, имеющегося в природе и характеризующегося специфическими свойствами и механизмами (Хлебович 1981). До настоящего времени остаётся в силе наше определение акклимации: «акклимация – функциональная адаптивная модификация, свойственная организмам с эукариотной организацией, реализуемая в сроки от нескольких суток до 3-4 недель (обычно за 10-15 суток) и имеющая в своей основе адаптивную смену биосинтезов на базе регуляции генной активности всех клеток или клеток регуляторных структур» (Там же, с. 111). Регуляция активности генов при акклимации доказывается специфическим подавлением этого типа адаптации особи нетоксичными дозами актиномицина D. Будучи ингибитором ДНК-зависимой РНК-полимеразы (Ашмарин, Ключарев 1975; Гэйл и др. 1975; Дудник 1977), актиномицин D подавляет синтезы РНК *de novo*, и тем самым его угнетающий эффект соответствующего процесса служит показателем генорегуляторной при-

роды последнего. В работе (Хлебович 1981) это отмечено для солёностной и температурной акклимации некоторых беспозвоночных и рыб. З.И.Успенская и А.Л.Юдин (1996) исследовали влияние актиномицина D на трансформацию серотипа кортекса инфузории *Dileptus anser*, наблюдая завершение специфических синтезов РНК в первые двое суток воздействия, а синтезов белка *de novo* – через неделю. То, что стимулом служило изменение температуры в толерантном диапазоне с 17 до 23°C и сходство динамики синтезов с таковой, описанной ранее для многоклеточных (Хлебович, Луканин 1980), даёт основание считать описанный авторами процесс температурной акклимацией. В работе (Хлебович и др. 2004) нами была показана такая же динамика подавления синтезов при воздействии актиномицином D на солёностную акклимацию другой инфузории – *Paramecium calkinsi*. Ранее на этом виде и инфузориях *Fabrea salina* и *Condylostoma arenarium* были определены характерные для акклимации при перенесении в другую солёность сроки стабилизации скорости размножения, частоты пульсации сократительной вакуоли и интенсивности фагоцитоза (Хлебович, Селеннова 1999; Хлебович, Фокин, Селеннова 1999). Таким образом, этот тип адаптации может быть окончательно распространён и на простейших с той только разницей, что у простейших, индивидуальная жизнь которых много короче недели, акклимируется не особь, а клон как целое.

Обращалось внимание на то, что ряд таких биологических явлений, как индукция дифференцировки и образование стадийспецифических белков, течение инфекционного процесса (образование антител и интерферонов, компенсация хирургического вмешательства или травмы, некоторые последствия радиационного поражения, консолидация нейрологической памяти и др.) оказываются по феноменологии и механизмам близкими акклимации (Хлебович 1981). В 2000 году Нобелевская премия по физиологии и медицине за открытия в области передачи сигналов в нервной системе была присуждена А.Карлссону, П. Грингарду и Э.Кенделу (Анохин 2001). К нашему предмету имеют особое отношение исследования Эрика Кендела с сотрудниками, изучивших в деталях защитный рефлекс втягивания жабры и ноги у брюхоногого моллюска *Aplysia californica*. Они показали, что в основе кратковременной памяти (привыкания к серии периодических раздражений) лежат процессы фосфорилирования имеющих в синапсах белков. Долговременное привыкание (1-3 недели после менее чем полусуточных раздражений) формируется путём воздействия некоторых фосфорилированных при кратковременной памяти белков на ядерный аппарат нервной клетки, в котором в результате этого меняется экспрессия определённых генов, и, как следствие, в синапсах исчезают одни и появляются другие (новые) белки (Kandel 1976; Kandel, Schwartz 1985).

Так как по существу все эти явления – суть адаптация особи на изменения во внешней среде, они могут считаться частными проявлениями акклимации, подпадая под определение последней.

В природе акклимация (в отличие от краткосрочных поведения и физиологических регуляций, актуальных для приспособления к изменениям фактора в суточной или приливо-отливной ритмике) чаще всего может быть встречена как многодневная адаптация, обычно – сезонная (Хлебович 1981).

То, что в основе механизмов акклимации лежит регуляция активности генов, позволяет сделать вывод, что процесс происходит на клеточном уровне. Очевидно, первичным сигналом клетке для включения механизмов этой адаптации может быть или сам фактор, к которому осуществляется приспособление, или же выброс предварительно накопленного нейросекреторного продукта, имеющего для клеток сигнальное значение. Что же касается нейросекреторных структур, то логически здесь могут быть две ситуации: а) во-первых, упомянутый выше выброс накопленного нейросекреторного продукта, б) во-вторых, под действием фактора внешней среды в самих нейросекреторных структурах могут запускаться акклимационные процессы, в результате которых через неделю-две будет качественно изменён белковый продукт нейросекреции. Судя по результатам экспериментов с полихетой *Micronephthys minuta* (Кулаковский 1976), реальны обе ситуации.

Дискретные адаптивные нормы

Экологические и эволюционные аспекты модификационной изменчивости исследуются более столетия. Разнообразие видов модификационной изменчивости определяет границы нормы реакции. Часть пространства нормы реакции занимают инадаптивные морфозы, вызываемые грубыми физическими или химическими воздействиями. Для нормы реакции, ограниченной только адаптивными модификациями, биологически целесообразными, полученными в результате длительного отбора в конкретных условиях, И.И.Шмальгаузен (1940) ввёл понятие *адаптивной нормы*. Б.М.Медников (1987) выделил адаптивные модификации, реализующиеся при достижении пороговых уровней фактора чётко и резко, в категорию «дискретных адаптивных норм» (ДАН). Адаптивные модификации, происходящие по мере изменения фактора постепенно, как в случае с теневыми формами побегов и листьев при разном освещении, или размерами и возрастом полового созревания у некоторых животных в зависимости от обеспеченности пищей (Stearn, Koella 1986), я выделил в качестве «градуальных адаптивных норм» (ГАН) (Хлебович 1999).

Особенно привлекают внимание резкой сменой среды и формы, в частности, следующие ДАН.

1. Сезонные (температурные) расы насекомых: *Arachnia levana* – *A. l. propa* – пример, приведённый И.И.Шмальгаузенем (1969).
2. Планктотрофные и лецитотрофные личинки – пецилогония некоторых полихет и голожаберных моллюсков (Levin 1984; Chia Fu-Shiang *et al.* 1996), индуцируемая, очевидно, температурой или фотопериодом.
3. Метаморфоз и пedomорфоз – у бокоплавов-талитрид и саламандр *Ambystoma* (Matsuda 1982; Semlitsch *et al.* 1990). Регуляция частотой контактов через гормональные перестройки.
4. Гиганты и карлики при использовании ресурсов канибализмом: мелкие более эффективно потребляют мелкую пищу, крупные поедают мелких собратьев (Полянский 1978; Wicklow 1988).
5. Защитные морфы – оборонительная реакция на присутствие хищника: изменение размеров и форм тела вплоть до образования защитных шипов инфузориями в ответ на появление хищных инфузорий или турбеллярий (Полянский, Стрелков 1938; Полянский 1978; Kuhlman, Heckman 1986), коловратками *Brachionus* и *Keratella* в ответ на присутствие хищных коловраток *Asplanchna* или циклопов (Gilbert 1980; Gilbert, Stemberger 1984a,b), дафниями в ответ на появление хищных личинок комаров *Chaoborus* или клопов *Notonecta* (Vuorinen *et al.* 1988; Luning 1992; Black 1993, мшанками как реакция на присутствие хищных голожаберных моллюсков (Harvell 1990, 1992, 1994). Имеются данные об изменении формы тела карасей в ответ на появление в водоёме щуки (Brönmark, Miner 1992; Brönmark, Pettersson 1994). Внешний индуктор – метаболиты хищника. В случае с коловратками это α-токоферол, или витамин Е.
6. Фазы насекомых, крылатых и бескрылых, в самых разных группах обычно как реакция на плотность популяции (Denno 1976; Harrison 1980; Roff 1986; Andersen 1993).
7. Касты насекомых – образование не участвующих в размножении особей-альтруистов, которые обеспечивают существование и размножение плодящихся самок: перепончатокрылые (муравьи, пчёлы), термиты (Harvell 1994). Описаны «солдаты» у некоторых тлей (Aoki, Miyazaki 1985; Fukatsu, Antonius 1998) и «оборонительные» личинки наездников, защищающих мощными жвалами своих однояйцовых близнецов (полиэмбриония) от конкурентов – тоже наездников, но других видов (Cruz 1981, 1986). Сигналы химические – с запахом или пищей (перепончатокрылые), возможно, через плотность клона.
8. Образование водных, воздушных и плавающих листьев стрелолистами и водными лютиками (Bradshaw 1965).
9. Имеющийся почти в каждом учебнике зоологии пример фенотипического определения пола у эхиуриды *Bonnelia*: самки образуются из личинок, осевших на грунт, карликовые самцы – из личинок, осевших на хобот самок; сигнал, очевидно, химический. У некоторых реп-

тилий описано определение пола температурой (Bull 1980).

10. Дуализм дрожжи-гифы у грибов, как реакция на пищевые ресурсы (Orlowski 1994).

По существу, разновидностью дискретной адаптивной нормы ДАН можно считать и акклимацию, которая отличается от адаптивных модификаций лишь отсутствием морфологических преобразований при явных функциональных перестройках, соответствующих потребностям приспособления к изменениям внешней среды.

Несмотря на широкую распространённость ДАН, в отношении лежащих в их основе механизмов остаётся много неясного. В англоязычной литературе адаптивные модификации интенсивно исследуются в последние годы под названием фенотипическая пластичность (phenotypic plasticity), введённом Гаузе (Gause 1947). Начиная с работы Бредшона (Bradshaw 1965), предположившего генорегуляторную природу адаптивных модификаций у водных лютиков, эта гипотеза всё чаще находит подтверждение (Moran 1992; Scheiner 1993; Schlichtung, Pigliucci 1993; Gotthard, Nylin 1995; Schlichtung 1995; Pigliucci 1996), хотя приводятся и опровергающие аргументы (Via, Lange 1985; Via 1993a,b). Трудно сказать, какие механизмы лежат в основе ГАН, но я полагаю, что способность образовывать ДАН связана, как и в случае с акклимацией, с регуляцией активности генов. Факты прямого подавления образования ДАН актиномицином D, как это имеет место в отношении акклимации (см. выше) мне неизвестны. В пользу признания генорегуляторной природы этого процесса свидетельствуют следующие соображения и факты. Регуляция активности генов скорее всего подразумевает наличие двух генетических программ. Если актиномицин D при акклимации подавляет синтезы *de novo*, то можно предполагать, что при этом виде адаптации происходит не просто включение-выключение одной программы, а реализуется возможность переключения двух альтернативных программ. Работы З.И.Успенской и А.Л.Юдина (1996) по изменению серотипа при температурной акклимации инфузорий прямо указывают на существование такой возможности. И если менее сложная в силу морфологической невыраженности и обратимости акклимация основана на альтернативных наследственных программах, то, скорее всего, это же будет характерно и для ДАН.

Существование альтернативных генетических программ подразумевает соответствующее обогащение генома у способных к акклимациям и ДАН форм. Косвенным, но убедительным подтверждением этого в отношении ДАН служит существование в природе своеобразных наследственных триад из одной формы, способной к образованию ДАН, и двух других, соответствующих наследственно закреплённым каждой из этих ДАН. Ю.И.Полянским и А.А.Стрелковым (1938) было показано, что обитающие в желудке коз инфузории *Enthodinium caudatum*

имеют две адаптивные модификации – бесшипную форму и образующуюся в том же клоне в ответ на появление инфузории-хищника оборонительную шиповатую. Оказалось, что кроме этих переходящих друг в друга форм, всегда есть шиповатые формы и бесшипные.

Некоторые коловратки рода *Asplanchna* способны образовывать в клоне мелкие и крупные особи, что позволяет более эффективно использовать пищевые ресурсы. Кроме того, имеются близкие формы (виды), дающие во всех случаях только мелкие или только крупные формы (Gilbert, Confer 1986).

У некоторых видов тлей кроме двудомных форм имеются формы с неполным циклом, завершающие развитие на одном из соответствующих растений (Шапошников 1987, 1990).

Плотва *Rutilus rutilus* существует в виде двух форм – собственно плотвы и тарани. В некоторых случаях они, очевидно в зависимости от условий, легко переходят друг в друга, т.е. являются типичными ДАН. Однако есть популяции, которые всегда устойчиво сохраняют признаки лишь одной формы (Кожара 1997).

У амбистомы *Ambystoma talpodeum* есть формы, способные адаптивно (по отношению к размерам водоёма) размножаться или на стадии личинки, или на стадии прошедшей метаморфоз особи. Помимо того, имеются особи с наследственно фиксированной стадией размножения (той или иной) (Matsuda 1982; Semlitsch et al. 1990).

Среди лютиков описаны виды, постоянно наземные или водные, а также очень близкие им с переключением соответствующих ДАН (Bradshaw 1965).

Одна триада была создана нами экспериментально (Михайлова и др. 1976). Как известно, дрожжи *Saccharomyces creryisiae* имеют два «фенотипических окна генома» (Серебровский 1973) – аэробное и анаэробное. Исходный штамм мутантов этих дрожжей CrpR характеризовался устойчивостью к аминозину (хлорпромазину), ингибитору флавиновых ферментов, причём это свойство проявлялось как в аэробной, так и в анаэробной фазе. После длительного культивирования дрожжей (частый половой процесс!) только в аэробных (или только в анаэробных условиях) мы получили триаду наследственных форм – одну исходную, проявляющую свойства во всех случаях, и две других, одна из которых характеризовалась устойчивостью к аминозину только в аэробной фазе а другая – в анаэробной.

Такого рода триады наследственных групп, одна из которых способна к образованию ДАН, а две других соответствуют фиксированным флангам этих ДАН, по моему мнению (Хлебович 1999), служат доказательством наличия у ДАН-образующих двух альтернативных генетических программ, а наследственная фиксация признака у других связана с выпадением (иммобилизацией) альтернативной программы в

условиях более стабильной среды. Таким образом, очевидно, что в основе механизмов ДАН, так же как и при акклимациях, лежат процессы, связанные с регуляцией активности генов.

Эволюционные аспекты акклимации и ДАН

Рассмотрев ситуацию с ракообразными (Khlebovich, Abramova 2000), мы пришли к выводу, что по отношению к солёности многие из них также формируют своеобразные триады, зачастую не испытывая при этом морфологических преобразований. Это, в частности, формы, имеющие отношение к так называемым ледниковым реликтам. Своеобразным водоразделом между ними является «критическая солёность» около 5-8‰, разделяющая более или менее резко биотические и абиотические процессы, характерные для пресных и морских вод (Хлебович 1974; Khlebovich 1990). Среди ракообразных ледниковых реликтов обнаруживаются триады форм: широкоэвригалинные, обитающие от морских до пресных вод, преимущественно пресноводные и преимущественно морские формы, разделённые критической солёностью. Такие же триады есть и среди черноморских бокоплавов и тропических креветок (Khlebovich, Abramova 2000). Морфологическая невыраженность таких триад очевидно предполагает их акклимационную природу.

Можно утверждать, что сам факт регуляции активности генов, безотносительно к подробностям лежащих в его основе механизмов, служит показателем того, что способные к регуляции организмы будут обладать соответственно более богатой генетической программой.

Если А и В – генетические программы, то триада состоит из форм, несущих $A \leftrightarrow B$, А и В. Исходная форма $A \leftrightarrow B$ – скорее всего результат предшествующей дупликации и последующей дивергенции дупликантов (Полянский, Стрелков 1938). Такой путь представляется очень логичным с учётом резкой смены сред при реализации ДАН, поскольку различия в условиях жизни, обычно характеризующие крупные таксоны, здесь формируются внутри одного вида. Переходить в новую, резко отличающуюся среду можно только при условии сохранения проверенных связей с прежней средой. Н.К.Кольцов писал, что наследственные преобразования чаще всего происходят «под прикрытием удвойки». Очевидно, таким образом образовывались и эпигены – наследственные единицы, имеющие не менее двух режимов подчинённых ей генов (Голубовский, Чураев 1997).

Нужно отметить, что ДАН могут формироваться на разных этапах онтогенеза в потоке морфогенетических эстафетных событий. Одно из следствий этого – обратимость или необратимость ДАН на протяжении жизни особи. Очевидно, выбор пути в начале онтогенеза будет связан с необратимостью морфологических преобразований. Всегда обратима акклимация, имеющая в этом отношении анаболический характер.

В отношении эволюционной роли модификационной изменчивости и, в частности, ДАН до последнего времени имелись две противоположные точки зрения. Согласно первой, адаптивная модификация, реализуясь на основе одного и того же генома, не обладает селективной ценностью и оказывается своего рода тормозом эволюции (Дубинин 1970; Грант 1980). Вторая точка зрения разделялась большинством эволюционистов ушедшего века (Шмальгаузен 1940, 1966, 1969; Кирпичников 1940, 1992; Лукин 1942; Камшилов 1974, 1976; Полянский 1978; Шишкин 1984). Она чётко изложена Г.Ф.Гаузе (1984): «Адаптивная модификация, будучи продуктом естественного отбора, уже в силу своей адаптивности указывает на то, что случайно возникшая похожая на неё мутация будет подхвачена отбором и будет эволюционно закреплена». Это происходит в результате отбора, получившего в разное время название: совпадающего отбора, косвенного отбора (Кирпичников 1940, 1944), генетической ассимиляции (Waddington 1961), стабилизирующего отбора (Шмальгаузен 1966, 1969), изменения порога реагирования (Камшилов 1974, 1976; Roff 1996).

Исходя из генорегуляторной природы акклимаций и ДАН, можно предложить иной взгляд на их происхождение и эволюционную роль (Хлебович 1999):

1. За каждой ДАН и акклимацией стоит соответствующая включаемая средой генетическая программа.

2. Формы, обладающие способностью смены адаптивных норм, имеют отвечающую этому более богатую генетическую программу.

3. Прогрессивным моментом эволюции нужно считать не фиксацию ДАН в виде наследственно закреплённого признака, а само приобретение способности к образованию адаптивных модификаций, к смене адаптивных норм. Происходит это, скорее всего, на основании дубликаций (Оно 1973), когда один из дубликантов гарантирует оправданное историей прежнее отношение со старой средой, а другой дубликант под этим прикрытием «генетически ассимилирует» новую среду. Это может быть результатом отбора, вызванным изменением порога реагирования (Камшилов 1974, 1976; Roff 1996), или же осуществляться за счёт перехода дубликанта в другую генорегуляторную группу (Михайлова и др. 1976), связанную с новым «фенотипическим окном генома» (Голубовский, Чураев 1997). Именно преобразование дубликанта имеет важнейшее эволюционное значение и лежит в основе эпигенетической теории эволюции, о которой убедительно пишет Д.Л.Гродницкий (2001). Это преобразование в условиях резко изменённой среды будет существенно облегчаться фенотипической супрессией – повышением неоднозначности трансляции и супрессии нонсенов (Инге-Вечтомов 1996). В отношении исходного дубликанта с учётом его консервативной роли при образовании ДАН должен действовать истинный

стабилизирующий отбор. Очевидно, именно в результате формирования альтернативных генорегуляторных групп и образуются эпигены – наследственные единицы, имеющие не менее двух режимов работы подчинённых им генов (Голубовский, Чураев 1997).

4. Наследственное закрепление адаптивной модификации представляется как выпадение наследственной альтернативной программы в условиях длительной неизменности среды. Такая стабилизация признака, связанная с обеднением соответствующей части генетической программы, никак не может считаться эволюционно прогрессивным моментом.

5. В конкретном материальном проявлении адаптивные модификации и наследственно фиксированные на их основе безальтернативные адаптивные нормы тождественны.

Имеются указания на то, что через формирование внутри мономорфного вида диморфных групп с последующей наследственной фиксацией флангов этой триады и дальнейших повторений этого цикла происходит эволюция больших таксонов. Согласно данным Андерсена (Andersen 1993), так через циклы образования триад (постоянно крылатых, постоянно бескрылых особей и особей с соответствующими ДАН) шла эволюция в родах клопов-водомеров семейства Gerridae.

В.В.Барсуков (1981), исследовавший пути эволюции в подсемействе морских окуней Sebastinae, показал, что на больших пространствах северных районов Атлантического и Тихого океанов было 7 синхронных циклов видообразования, связанных не с географической, а с биотопической изоляцией. В каждом из циклов видообразования один старый вид, обычно характерный для средних глубин, сохраняя себя, образовывал два новых вида – мелководный и глубоководный. Так формировались своеобразные тройки близких видов. Очевидно, нарисованная В.В.Барсуковым картина видообразования морских окуней полностью соответствует изложенным выше представлениям об эволюции от мономорфных организмов к диморфным с альтернативными ДАН и последующей фиксацией флангов с образованием наследственных триад. Длительная изоляция форм внутри триады, вероятно, может поднять их ранг до видового.

Можно предположить, что именно через формирование ДАН произошли многие, если не все формы метаморфоза и метабенеза. Выпадение или преобразование при активном участии отбора регулируемой средой переключением привело затем не к открытию-закрытию двух фенотипических окон, а к их обязательному последовательному включению. Действительно, резкая смена облика (соответственно, поведения) и среды при метаморфозе и метабенезе отличаются от ДАН только своей безальтернативностью (необходимостью пройти все стадии для завершения цикла). Трудно представить, что переход в новую среду

эволюционно возник сразу без гарантий хотя бы временного переживания в среде прежней. Можно говорить о принципе эволюционного основания новой среды с подстраховкой – сохранением прежних связей через ДАН.

Анабиоз

Адаптация к переживанию в экстремальных условиях (обычно сезонных) осуществляется путём снижения и/или преобразования метаболизма. Наиболее обычные ситуации – зимняя или летняя спячка. Здесь чётко реализуется принцип опережающего реагирования, так как обычно к ситуации организмы готовятся «загодя». При адаптации к зимней спячке заранее образуются энергетические запасы жира, а также клеточные и тканевые антифризы. В условиях предельно угнетённого метаболизма в качестве антифризов обычно выступают низкомолекулярные вещества – сахара, аминокислоты и глицериды. Было обращено внимание (Khlebovich 1996) на то, что эти вещества, являясь одновременно продуктами катаболизма и анаболизма, постоянно транспортируемыми через клеточные мембраны, в условиях активного организма оказываются объектами особенно тщательного регулирования (например – при диабете). В этих условиях использование их в качестве антифризов было бы столь же опасным, как охлаждение двигателя бензином. И только при максимальном угнетении энергетического обмена при спячке становится возможным и выгодным их использование в качестве веществ, препятствующих промерзанию тканей. Показательно в этом отношении, что антифризы полярных рыб, ведущих активный образ жизни при температурах ниже точки замерзания их крови, оказываются сложными белками или мукополисахаридами, действующими по другому принципу, чем простейшие мономеры белкового, углеводородного и жирового обмена (Там же).

Интересно, что глубокие преобразования обмена при анабиозе (и диапаузе) относительно легко утрачиваются, когда потребность в них исчезает. Это особенно заметно при формировании так называемых лабораторных культур, условием которых является непрерывность воспроизводства (у ряда инфузорий, листоногих и вествистоусых ракообразных) (Khlebovich 1996).

АДАПТАЦИИ КЛОНА

Так как акклимация у эукариот завершается в срок около недели, а время индивидуальной жизни одноклеточных даже у крупных инфузорий обычно не превышает суток (частота деления клеток), то признано, что простейшие акклимируются в клоне как в целом (Хлебович 1981; Хлебович, Селеннова 1999; Хлебович и др. 1999, 2004). Дисперсные клетки клона при этом фактически ведут себя как клетки, интегрированные в акклимирующийся многоклеточный организм.

Клон у животных может быть образован или вегетативным размножением, или в результате партеногенеза (Гребельный 1997). В первом случае возникает полная копия гено типа, во втором возможны некоторые перестройки начального генома, происходящие в значительно меньшей степени, чем при истинном половом процессе. Перестройки генома в клоне при партеногенезе происходят только с одним исходным геномом – праматери.

Биологический смысл создания клона – размножение одинаковых геномов, когда природа производит отбор не случайно подвернувшихся, а прошедших всестороннюю проверку различными факторами многочисленных особей с одним геномом. Как показано на дафниях, появляющихся весной из оплодотворённых осенью яиц и всё лето размножающихся партеногенетически, к осени в популяции в водоёме оказываются лишь немного наиболее успешных, прошедших испытания клонов. Именно эти наиболее успешные клоны образуют самцов и самок, которые в значительной степени несут признаки, отобранные в клоне. Очевидно, благодаря отбору клонов (разновидности внутрисемейного отбора) внутри их чаще всего возникают такие адаптации группы, как альтруистичное поведение вплоть до образования не дающих потомства особей-камикадзе или адаптивных для клона в целом каннибалов (см. выше: виды ДАН). Показательно, что единственный известный для рыб случай оборонительной ДАН относится к карасям (Brönmark, Miner 1992; Brönmark, Pettersson 1994) с их клональностью партеногенетической природы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди главных форм адаптации особи к изменению факторов среды выделяются приспособления, базирующиеся на оперативных нервных и нейрогуморальных реакциях (адаптивное поведение и физиологические регуляции) и адаптации, в основе которых лежит регуляция активности генов (акклимация, дискретные адаптивные нормы). Взаимоотношения между ними неоднозначны. Иногда они могут выступать как эшелонированные последовательные процессы. Если не удаётся уйти в более комфортную температуру, приходится включать терморегуляцию, а в случае малой эффективности последней, путём смены биосинтезов на основе изменений экспрессии генов запускать акклимацию. Акклимированные к новым условиям особи будут иметь иные границы адаптивного поведения и физиологических регуляций. Поэтому совершенно недопустимо проведение любых сравнительных исследований в остром опыте без проведения процедуры акклимации.

Отметим, что поведение и физиологические регуляции будут эффективны там, где требуются быстрые реакции – немедленные в ответ на неожиданные воздействия или как отклик на факторы, действующие

щие с приливо-отливной или суточной периодикой – обычно выходящие за пределы толерантного диапазона. Акклимации и дискретные адаптивные нормы используются организмами при длительных изменениях действия факторов в пределах толерантного диапазона. Для них типична сезонная периодика. Процессы эти изучаются ботаниками под названием медленных биологических ответов (Лутова и др. 2000).

Признание генорегуляторной природы акклимаций и дискретных адаптивных норм даёт основание по-новому оценить роль определённой изменчивости в эволюции.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 99-04-49669).

Л и т е р а т у р а

- Анохин К.В. 2001 // *Природа* 1: 10.
- Ашмарин И.П., Ключарев Л.А. 1975. *Ингибиторы синтеза белка*. Л.: 1-208.
- Барсуков В.В. 1981 // *Вопр. ихтиол.* **21**, 1: 3.
- Берг Р.Л. 1993. *Генетика и эволюция*. Новосибирск: 1-283.
- Бергер В.Я., Луканин В.В., Хлебович В.В. 1970 // *Журн. эвол. биохим. и физиол.* **6**, 6: 636.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. *Экология. Особи, популяции и сообщества*. М., 1: 1-667, 2: 1-447.
- Гаузе Г.Ф. 1984. Экология и некоторые проблемы происхождения видов // *Экология и эволюционная теория*. Л.: 5-108.
- Гинецинский А.Г. 1963. *Физиологические механизмы водно-солевого равновесия*. М.; Л.: 1-427 с.
- Голубкова Н.С. 1993 // *Новости систематики низших растений* **29**: 84.
- Голубовский М.Д., Чураев Р.Н. 1997 // *Природа* 4: 16.
- Грант В. 1980. *Эволюция организмов*. М.: 1-407.
- Гребельный С.Д. 1997 // *Отчёт. науч. сес. Зоол. ин-та РАН по итогам 1996 г.* СПб.: 13.
- Гродницкий Д.Л. 2001 // *Журн. общ. биол.* **62**, 2: 99.
- Громов Б.В. 1997 // *Сорос. образоват. журн.* 6: 28.
- Гэйл Э., Кандлифф Э., Рейнолдс П., Ричмонд М., Уоринг М. 1975. *Молекулярные основы действия антибиотиков*. М.: 1-500.
- Дубинин Н.П. 1970. *Общая генетика*. М.: 1-487.
- Дудник Ю.В. 1977 // *Внешняя среда и развивающийся организм*. М.: 336.
- Ивлев В.С., Лейзерович Х.А. 1960 // *Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та* **1 (5)**: 3.
- Инге-Вечтомов С.Г. 1996 // *Сорос. образоват. журн.* 12: 2.
- Камшилов М.М. 1974 // *История и теория эволюционного учения*. Л., **2**: 57.
- Камшилов М.М. 1976 // *Вестн. АН СССР* 8: 77.
- Кауфман Б.З. 1995. *Преферентное поведение беспозвоночных*. Петрозаводск: 1-205.
- Кирпичников В.С. 1940 // *Журн. общ. биол.* **1**, 1: 121.
- Кирпичников В.С. 1944 // *Успехи соврем. биол.* **18**, 3: 314.
- Кирпичников В.С. 1992 // *Цитология* **34**, 3: 112.
- Кожара А.В. 1997 // *Журн. общ. биол.* **58**, 3: 17.
- Кулаковский Э.Е. 1976 // *Докл. АН СССР* **229**, 4: 998-1000.
- Лабас Ю.А., Хлебович В.В. 1976 // *Солёностные адаптации водных организмов*. Л.: 4.
- Лукин Е.И. 1942 // *Журн. общ. биол.* **3**, 4: 235.
- Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О. 2000. *Генетика развития растений*. СПб.: 1-539.
- Марфенин Н.Н. 1993. *Феномен колониальности*. М.: 1-237.

- Медников Б.М. 1985 // *Журн. общ. биол.* **46**, 4: 462.
- Медников Б.М. 1987 // *Журн. общ. биол.* **43**, 1: 15-26.
- Михайлова Н.П., Лабас Ю.А., Сойдла Т.Р., Хлебович В.В. 1976 // *Солёностные адаптации водных организмов*. Л.: 232.
- Оно С. 1973. *Генетические механизмы прогрессивной эволюции*. М.: 1-227.
- Полянский Ю.И. 1978 // *Вопросы экологии простейших. Протозоология*. Л., **3**: 5.
- Полянский Ю.И., Стрелков А.А. 1938 // *Тр. Петергоф. биол. ин-та* **16**: 44.
- Проссер Л. 1977. *Сравнительная физиология животных*. М., **2**: 1-571.
- Серебровский А.С. 1973. *Некоторые проблемы органической эволюции*. М.: 1-135.
- Успенская З.И., Юдин А.Л. 1996 // *Генетика* **32**, 3: 329.
- Хлебович В.В. 1974. *Критическая солёность биологических процессов*. Л.: 1-235.
- Хлебович В.В. 1981. *Акклимация животных организмов*. Л.: 1-135.
- Хлебович В.В. 1999 // *Эволюционная биология: история и теория*. СПб.: 93-101.
- Хлебович В.В., Бергер В.Я. 1975 // *Журн. общ. биол.* **36**, 1: 11.
- Хлебович В.В., Кулангиева Л.В., Дегтярев А.В. 2004 // *Изв. РАН. Сер. биол.* 1: 5-7.
- Хлебович В.В., Луканин В.В. 1980 // *Теоретическое и практическое значение кишечнораотовых*. Л.: 123-130.
- Хлебович В.В., Львова Т.Г. 1975 // *Зоол. журн.* **54**, 2: 75.
- Хлебович В.В., Селеннова Т.В. 1999 // *Зоол. журн.* **78**, 2: 142-145.
- Хлебович В.В., Фокин С.И., Селеннова Т.В. 1999 // *Зоол. журн.* **78**, 4: 421-425.
- Шапошников Г.Х. 1987 // *Зоол. журн.* **66**, 8: 1196.
- Шапошников Г.Х. 1990 // *Энтомолог. обозрение* **69**, 2: 264.
- Шишкин М.А. 1984 // *Экология и эволюционная теория*. Л.: 196.
- Шмальгаузен И.И. 1940 // *Журн. общ. биол.* **1**, 4: 509-528.
- Шмальгаузен И.И. 1966 // *Философские проблемы современной биологии*. М.; Л.: 14.
- Шмальгаузен И.И. 1969. *Проблемы дарвинизма*. Л.: 1-493.
- Andersen N.M. 1993 // *Oikos* **67**, 3: 433.
- Aoki S., Miyazaki M. 1985 // *Evolution and Biosystematics of Aphids*. Wroclaw etc.: 337.
- Black A.R. 1993 // *Limnol. and Oceanogr.* **38**, 5: 986.
- Bradshaw A.D. 1965 // *Adv. in Genetics* **13**: 115.
- Brönmark C., Miner J.G. 1992 // *Science* **258**: 1348.
- Brönmark C., Pettersson L. 1994 // *Oikos* **70**, 3: 369.
- Bull J.J. 1980 // *Quart. Rev. Biol.* **55**: 3-21.
- Chia Fu-Shiang, Gibson G, Qian Pei-Yuan 1996 // *Acta oecologica* **19**, 3/4: 203.
- Cruz Y.P. 1981 // *Nature* **194** (5840): 446.
- Cruz Y.P. 1986 // *Ann. Entomol. Soc. America* **70**, 1: 121.
- Denno R.F. 1976 // *Ecol. Entomol.* **1**, 4: 257.
- Fukatsu T., Antonius S. 1998 // *Aphids in Natural and Managed Ecosystems*. Leon: 179.
- Gause G.F. 1947 // *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.* **37**: 17.
- Gilbert J.J. 1980 // *Freshwater Biol.* **10**: 281.
- Gilbert J.J., Stemberger R.S. 1984a // *Limnol. and Oceanogr.* **29**: 1309.
- Gilbert J.J., Stemberger R.S. 1984b // *Freshwater Biol.* **14**: 639.
- Gilbert J.J., Confer J.L. 1986 // *Oecologia* **70**, 4: 549.
- Gotthard K., Nylin S. 1995 // *Oikos* **74**, 1: 3.
- Harrison R.G. 1980 // *Annual. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 95-118.
- Harvell C.D. 1990 // *Quart. Rev. Biol.* **65**: 323.
- Harvell C.D. 1992 // *Ecology* **73**, 5: 1567.
- Harvell C.D. 1994 // *Quart. Rev. Biol.* **69**, 2: 155.
- Kandel E.R. 1976. *Cellular Basis of Behaviour. An Introduction to Behavioral Neurobiology*. San Francisco: 1-727.

- Kandel E.R., Schwartz J.H. (Eds). 1985. *Principles of Neural Science*. N.Y. etc: 1-979.
- Khlebovich V.V. 1990 // *Limnologica* (Berlin) **20**: 5.
- Khlebovich V.V. 1996a // *Hydrobiologia* (Belgium) **320**: 81.
- Khlebovich V.V. 1996b // *Hydrobiologia* (Belgium) **320**: 83.
- Khlebovich V.V., Abramova E.N. 2000 // *Hydrobiologia* (Belgium) **417**: 109.
- Kuhlman H.W., Heckman K. 1986 // *Science* **227**: 1347.
- Levin L.A. 1984 // *Biol. Bull.* **166**, 3: 494.
- Luning J. 1992 // *Oecologia* **92**: 383.
- Matsuda R. 1982 // *Can. J. Zool.* **60**: 733.
- Moran N.A. 1992 // *Amer. Naturalist* **139**, 5: 971.
- Orlowski M. 1994 // *The Mycota. Growth, Differentiation and Sexuality*. Berlin: 143.
- Pigliucci M. 1996 // *Trends Ecol. Evol.* **11**, 4: 168.
- Roff D.A. 1986 // *Evolution* **40**, 5: 1009.
- Roff D.A. 1996 // *Quart. Rev. Biol.* **71**, 1: 3.
- Scheiner S.M. 1993 // *Amer. Naturalist* **142**, 2: 371.
- Schlichtung C.D. 1995 // *Evol. Ecol.* **9**: 154.
- Schlichtung C.D., Pigliucci M. 1993 // *Amer. Naturalist* **142**, 2: 366.
- Semlitsch R.D., Harris R.N., Wilbur H.M. 1990 // *Evolution* **44**, 6: 1604.
- Stearns S.C., Koella J.C. 1986 // *Evolution* **40**, 5: 893.
- Via S. 1993a // *Amer. Naturalist* **142**, 2: 352.
- Via S. 1993b // *Amer. Naturalist* **142**, 2: 374.
- Via S., Lange R. 1985 // *Evolution* **39**, 3: 352.
- Vuorinen I., Ketola M., Walls M. 1988 // *Limnol. and Oceanogr.* **34**: 245.
- Waddington C.H. 1961 // *Adv. Genet.* **10**: 257.
- Wicklow B.J. 1988 // *J. Protozool.* **35**: 137.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1037: 2571-2573

Первая регистрация корольковой пеночки *Phylloscopus proregulus* в районе Новосибирска

В.С. Жуков

Виктор Семёнович Жуков. Институт систематики и экологии животных СО РАН,
ул. Фрунзе, д. 11, Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: vszhukov1955@mail.ru

Поступила в редакцию 27 августа 2014

Корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus* (Pallas, 1811) ранее в районе Новосибирска никем не регистрировалась. В книгах С.М.Цыбулина (1985) и Н.А.Козлова (1988), в статьях И.Ф.Жимулёва с соавторами (2006-2012), а также в других публикациях по птицам этого района (Вартапетов и др. 1987; Жуков 1997, 2003; Жуков, Николаев 1997; Юдкин 2009; и др.) какие-либо сведения об этом виде отсутствуют.

22 сентября 2008 около окраины Затулинского жилого массива (юго-запад левобережной части города Новосибирска) одна корольковая

пеночка летела на юго-запад на высоте около 10 м, затем села на ветвь клёна, что и позволило её рассмотреть и опознать. От других видов пеночек она отличается мелкими размерами и более светлой, чем спина, поясницей (Рябицев 2008).

На территории Новосибирской области корольковая пеночка лишь однажды была отмечена (поймана паутинной сетью) в районе озера Чаны в 1982 году, что интересно, тоже 22 сентября (Чернышов, Юрлов 1986).

Литература

- Вартапетов Л.Г., Блинов В.Н., Жуков В.С. 1987. Пространственно-временная динамика летнего населения птиц Новосибирского Академгородка и его лесопарковой зоны // *Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц*. Новосибирск: 141-170.
- Жимулёв И.Ф., Равкин Ю.С., Костерин О.Э., Ананько Н.Г. 2006. О встречах некоторых птиц в Новосибирском Академгородке и его окрестностях // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 11: 101-109.
- Жимулёв И.Ф., Ананько Н.Г., Равкин Ю.С., Костерин О.Э., Андреенков О.В., Филиппов И.В., Жимулёв Е.И., Колесникова Т.Д. 2007. Новые данные о птицах Новосибирского Академгородка и его окрестностей // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 12: 93-98.
- Жимулёв И.Ф., Колесникова Т.Д., Костерин О.Э., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Шнайдер Е.П., Цыбулин С.М., Равкин Ю.С., Жимулёв Ф.И., Николенко Э.Г. 2008. Материалы к распространению птиц в окрестностях Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 13: 44-49.
- Жимулёв И.Ф., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Шнайдер Е.П., Костерин О.Э., Штоль Д.А., Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Филиппов И.В., Синьков К.О., Жимулёв Е.И., Чепуров А.А., Копыл С.А., Прийдак Н.В., Жуков В.С., Вартапетов Л.Г., Колесников П.С. 2009. Новые данные о птицах окрестностей Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 14: 45-53.
- Жимулёв И.Ф., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Шнайдер Е.П., Штоль Д.А., Равкин Ю.С., Николенко Э.Г., Копыл С.А., Бульонкова Т.М., Синьков К.О. 2011. К изучению птиц окрестностей Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 16: 48-54.
- Жимулёв И.Ф., Шнайдер Е.П., Штоль Д.А., Андреенкова Н.Г., Андреенков О.В., Цыбулин С.М., Равкин Ю.С. 2012. Заметки по орнитофауне окрестностей Новосибирского Академгородка // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 17: 60-66.
- Жуков В.С. 1997. Материалы по птицам Новосибирска и его окрестностей // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 2: 62-68.
- Жуков В.С., Николаев В.В. 1997. Редкие птицы Новосибирской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 2: 68-70.
- Жуков В.С. 2003. Материалы по редким птицам Новосибирской области // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 8: 92-101.
- Козлов Н.А. 1988. *Птицы Новосибирска*. Новосибирск: 1-158.
- Рябицев В.К. 2008. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-634.
- Цыбулин С.М. 1985. *Птицы диффузного города (на примере Новосибирского Академгородка)*. Новосибирск: 1-168.

- Чернышов В.М., Юрлов А.К. 1986. Новые и редкие виды птиц причановского участка Барабы // *Миграции птиц в Азии*. Новосибирск: 260-262.
- Юдкин В.А. 2009. *Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии*. Новосибирск: 1-416.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1037: 2573-2574

Состав и формирование авифауны Якутии

Ю.В.Лабутин

Второе издание. Первая публикация в 1995*

Третий век назад в Якутии, крупном регионе северо-восточной России, было установлено обитание 250 видов птиц (Воробьев 1963). Современный обзор орнитофауны (Лабутин, Гермогенов 1990) выявил изменения, вызванные появлением новых видов и существенным изменением статуса некоторых, ранее известных. Отмеченные ранее на основе единичных наблюдений мохноногий курганник *Buteo hemilaisius*, поручейник *Tringa stagnatilis*, дальневосточный кроншнеп *Numenius madagascariensis* и обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris* теперь гнездятся, занимая значительные ареалы, пеганка *Tadorna tadorna* стала обычной во время залётов. В обзорный период появилось 28 видов (11.2% от известных ранее). Из них восемь (чёрная кряква *Anas roesilornhyncha*, чибис *Vanellus vanellus*, белокрылая крачка *Chlidonias leucopterus*, удод *Upupa epops*, толстоклювая камышевка *Phragmaticola aedon*, обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, певчий дрозд *Turdus philomelos*, большая синица *Parus major*) получили статус гнездящихся.

Происходит интенсивное заселение Якутии новыми видами, преимущественно с запада и юго-запада (15 видов), юга (10 видов), тогда как с севера (1) и востока (2) наблюдаются только единичные залёты (моёвка *Rissa tridactyla*, длинноклювый пыжик *Brachyramphus marmoratus*, американская чернеть *Aythya americana*).

Значительная часть новых видов достигает центральной части Якутии между притоками Лены – Вилюем и Алданом. Залёты некоторых видов связаны с заметным изменением направления пролётных путей и носят алогичный характер. К числу таких птиц относится фламинго *Phoenicopterus roseus*. Осенние перемещения этих птиц ока-

* Лабутин Ю.В.1995. Состав и формирование авифауны Якутии // *Вопросы орнитологии: Тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири*. Барнаул: 113-114.

зались направленными не на юг, а на северо-восток, где они неминуемо гибнут. Массовое появление молодых фламинго осенью 1976 года (ширина фронта разлёта достигла 250 км), затем осенью 1988 года, не может быть объяснено обычным разлётом и, очевидно, спровоцировано изменением условий жизни в районе размножения, скорее всего в Казахстане. Интенсивное расселение к востоку и северо-востоку характерно для чибиса, поручейника, белокрылой крачки, обыкновенного скворца. Первые три вида заняли почти все подходящие территории центральной Якутии, не уступая по численности аборигенным видам. Их натурализация здесь близка к завершению. Скворец осваивает долины Лены и Вилюя, гнездясь в дуплах берёзы и лиственницы. Явную тенденцию к расселению имеют обыкновенная горихвостка, проникающая по Лене и Вилюю до его устья, певчий дрозд – до среднего течения Лены, где держится еловых и лиственнично-еловых лесов, а также большая синица, первые осенне-зимние стаи которой появились в начале 1960-х годов. Сейчас она обычна в долине средней Лены и верхний Вилюя. Очевидно, эти виды в Якутии нашли подходящие условия для летовок и гнездования.

Заметное изменение ареала наблюдается и у видов-старожилов. Спорадически проникают к северу по долине Лены (ниже устья Вилюя) вальдшнеп *Scolopax rusticola*, серая цапля *Ardea cinerea*, до широты Якутска – сойка *Garrulus glandarius*.

Три пары полевого воробья *Passer montanus*, завезённые в середине 1980-х годов в Среднеколымск, явились основателями колымской популяции, заселившей практически все населённые пункты средней Колымы. Отсутствие здесь полевых воробьёв было связано не столько с трудностью преодоления хребтов Верхоянского и Черского, сколько с протяжённостью не освоенных человеком северотаёжных лесов.

Следует отметить тенденцию к расселению ряда охраняемых видов: к западу и востоку у розовой чайки *Rhodostethia rosea*, к северо-востоку у кроншнепа-малютки *Numenius minutus*. Последний, возможно, и раньше занимал более широкий ареал.

Таким образом, птицы Якутия представлены 280 видами 17 отрядов, 89.3% которых гнездится. Сказанное говорит об интенсивном формировании авифауны региона и требует экологического объяснения этого явления.



Биотопическое размещение и состав кормов чибиса *Vanellus vanellus* в Кургальджинском заповеднике (Центральный Казахстан)

В.В.Хроков

Валерий Васильевич Хроков. Общество любителей птиц «Ремез», Алматы, 050031, Казахстан.
E-mail: vkh.remez@mail.ru

Второе издание. Первая публикация в 1998*

Стационарные исследования проводились мною на территории Кургальджинского государственного заповедника в 1969-1972 и 1977 годах. Учёты численности куликов (пешие или с мотоцикла на скорости 10-20 км/ч) проводились на постоянных или разовых маршрутах, охватывающих основные биотопы, в полосе шириной 100 м близ уреза воды. Полученные данные затем пересчитывались на 1 га (табл. 1). Общая длина маршрутов составила 573 км. Было замечено некоторое возрастание численности популяции в 1971 и 1972 годах, что объясняется максимальным наполнением озёр в эти годы и образованием многочисленных временных прибрежных островков, благоприятных для размножения (Хроков 2002).

Таблица 1. Численность чибиса *Vanellus vanellus* в различных биотопах (число особей на 1 га)

Время наблюдения	Солончаковые берега	Травянистые берега	Временные разливы	Степь
Весенний пролёт	1.0	0.4	0.4	–
Гнездование	4.6	3.2	–	0.6
Послегнездовые кочёвки	10.2	2.1	70.0	0.3
Осенний пролёт	44.5	5.1	1.2	0.5
Площадь, га	54438	2293	1000	39652

В течение всего периода пребывания чибисов *Vanellus vanellus* на Кургальджине (март-октябрь) они используют несколько биотопов. Наибольшее значение имеют открытые солончаковые и грязевые берега озёр (встречаемость составляет 39.4%) и сухая степь (35.5%). Только прилетевшие птицы держатся на мелководных разливах и многочисленных от таяния снега лужах, где корм наиболее доступен. В пору послегнездовых кочёвок (июль) значение этого биотопа вновь возрас-

* Khrokov V.V. 1998. Habitat distribution and diet of Lapwings *Vanellus vanellus* in the Kurgaldzhinskiy Nature Reserve, Central Kazakhstan // *Migration and International Conservation of Waders. International Wader Studies* 10: 337-341.

тает, так как прогреваемое солнцем травянистое мелководье обеспечивает выводкам хорошие кормовые и защитные условия. К началу размножения чибисы распределяются по гнездовым участкам, расположенным в основном на солончаковых и травянистых берегах водоёмов. Последний биотоп впоследствии мало используется, а значение солончаков увеличивается с июля до отлёта (в октябре там встречается до 79.3% птиц). В степном биотопе (целинная степь, дороги, тырла) кулики держатся с апреля до отлёта, но предпочтение ему отдаётся только в начале и конце осенней миграции. В конце августа – начале сентября наблюдаются хорошо выраженные кормовые перелёты чибисов с водоёмов на убранные поля и обратно (вместе с турухтанами *Philomachus pugnax*, утками и серыми гусями *Anser anser*).

Для характеристики питания исследовано содержимое 61 желудка чибисов. В 98.4% проб найдены насекомые и их личинки (табл. 2). Растительные компоненты найдены всего в 3 (5.0%) желудках в виде зёрен пшеницы, семян осоки и большого количества вегетативных частей рдестов.

Таблица 2. Состав кормов чибиса *Vanellus vanellus* на Кургальджинских озёрах

Вид корма	Количество желудков			Всего	
	III-IV (16)	V-VII (24)	VIII-X (21)	%	Экз.
Животная пища	16	24	21	100	787
Mollusca	3	4	7	22.9	30
Planorbidae, <i>Planorbis planorbis</i>	-	2	3	8.2	18
Mollusca sp.	4	2	5	16.4	12
Insecta	16	24	20	98.4	752
Orthoptera, Gryllidae sp.	-	1	-	1.6	1
<i>Gryllotalpa gryllotalpa</i>	-	1	-	1.6	1
Acrididae sp.	-	5	2	11.5	17
Hemiptera, Pentatomidae, <i>Aelia</i> sp.	1	-	-	1.6	1
Corixidae, <i>Corixa</i> sp.	-	1	-	1.6	1
<i>Sigara</i> sp.	-	1	-	1.6	1
Coleoptera	16	22	19	93.4	644
Carabidae sp.	5	7	6	28.0	33
Carabidae, larvae	-	1	-	1.6	4
<i>Bembidion</i> sp.	1	-	1	3.3	13
<i>Pogonus</i> sp.	-	-	1	1.6	2
<i>Agonum</i> sp.	1	-	-	1.6	2
<i>Amara</i> sp.	-	1	1	3.3	8
<i>Ophonus</i> sp.	1	-	-	1.6	1
<i>Pseudophonus pubescens</i>	-	1	-	1.6	6
<i>Harpalus</i> sp.	1	-	-	1.6	1
<i>Pterostichus</i> sp.	1	-	1	3.3	2
Dytiscidae sp.	-	1	1	3.3	2
Dytiscidae, larvae	-	-	3	5.0	26
<i>Dytiscus</i> sp., larvae	-	1	-	1.6	2
<i>Ilybius</i> sp.	1	-	-	1.6	2

Продолжение таблицы 2

Вид корма	Количество желудков			Всего	
	III-IV (16)	V-VII (24)	VIII-X (21)	%	Экз.
Staphylinidae sp.	-	-	1	1.6	2
Silphidae sp.	1	-	-	1.6	4
Elateridae, larvae	4	2	-	9.8	173
<i>Agriotes</i> sp.	1	-	-	1.6	1
Dermestidae, larvae	1	-	-	1.6	2
<i>Dermestes</i> sp.	1	-	-	1.6	1
Byrrhidae, <i>Pelochares versicolor</i>	-	-	1	1.6	1
Hydrophilidae sp.	-	1	-	1.6	1
Hydrophilidae, larvae	-	-	2	3.3	35
<i>Hydrobius fuscipes</i>	1	-	-	1.6	3
Tenebrionidae sp.	-	1	1	3.3	2
Tenebrionidae, larvae	2	-	3	8.2	24
<i>Tentyria nomas</i>	-	-	2	3.3	2
<i>Blaps</i> sp.	2	-	1	5.0	4
<i>Opatrum</i> sp.	6	1	-	11.5	88
<i>Opatrum sabulosum</i>	4	1	1	9.8	17
<i>Gonocephalum</i> sp.	3	-	1	6.6	7
<i>Penthicus dilectans</i>	1	1	-	3.3	3
Cerambycidae sp.	1	-	-	1.6	1
Cerambycidae, larvae	-	-	1	1.6	9
<i>Dorcadion</i> sp.	1	-	-	1.6	1
Chrysomelidae sp.	-	-	1	1.6	1
<i>Chrysomela</i> sp.	1	-	-	1.6	1
<i>Cassida</i> sp.	-	1	-	1.6	1
<i>Cassida</i> , larvae	-	1	-	1.6	5
Curculionidae sp.	3	4	3	16.4	28
<i>Otiorrhynchus</i> sp.	-	1	2	5.0	8
<i>Conorrhynchus</i> sp.	-	1	-	1.6	7
<i>Cleonus</i> sp.	1	-	-	1.6	2
<i>Bothynoderes</i> sp.	2	2	1	8.2	19
<i>Stephanophorus strabus</i>	-	1	1	3.3	6
<i>Phytonomus</i> sp.	-	2	-	3.3	2
<i>Ceuthorrhynchus</i> sp.	-	1	-	1.6	1
<i>Baris</i> sp.	-	-	1	1.6	1
<i>Sphenophorus</i> sp.	2	-	1	5.0	4
<i>Tychius</i> sp.	1	-	-	1.6	1
<i>Stephanocleonus</i> sp.	2	1	1	6.6	6
Scarabaeidae, larvae-	-	1	-	1.6	3
<i>Aphodius</i> sp.	-	-	1	1.6	2
<i>Onthophagus</i> sp.	-	-	1	1.6	3
Coleoptera sp.	6	7	7	34.4	58
Diptera, Stratiomyidae, larvae	-	1	-	1.6	17
Hymenoptera, Tenthredinidae sp.	1	1	-	3.3	много
Tenthredinidae, larvae	1	-	-	1.6	4
Sphecidae sp.	-	1	-	1.6	2
Formicidae sp.	1	-	-	1.6	1
Myrmicinae sp.	-	1	-	1.6	42
Lepidoptera, larvae	1	3	-	6.6	19

Вид корма	Количество желудков			Всего	
	III-IV (16)	V-VII (24)	VIII-X (21)	%	Экз.
Insecta sp.	-	-	1	1.6	1
Arachnida sp.	1	1	1	5.0	5
Растительная пища	-	2	1	5.0	+
Зёрна пшеницы	-	1	-	1.6	62
Cyperaceae, <i>Carex</i> sp., семена	-	-	1	1.6	1
<i>Potamogeton</i> sp., вегетативные части	-	1	-	1.6	много
Гастролиты	16	20	14	82.0	350

Из насекомых в исследованных желудках встречались преимущественно жуки (85.6% от общего числа встреченных насекомых), из которых доминируют личинки щелкунов – «проволочники» (173 экз.), чернотелки (147), долгоносики (85), жужелицы (72), личинки водолюбов (39), плавунцы (32). Меньшим числом представлены усачи, листоеды, пластинчатоусые, мертвоеды и др. Помимо жуков, чибисы едят муравьёв (43 экз.), гусениц (19), личинок мух-львинок и саранчовых (по 17). При случае кулики кормятся пауками и моллюсками (30 экз., в основном катушками). Значительную долю в рационе чибисов занимают наземные беспозвоночные животные (встречаемость 95.1%). Водные организмы найдены в 36% желудков. В некоторых пробах водные и сухопутные беспозвоночные присутствовали вместе, что говорит об использовании птицами нескольких биотопов в течение дня.

На Кургальджине и в других районах Центрального Казахстана в желудках чибисов находили также личинки толкунцов, слепней, стрекоз и других беспозвоночных, косточки лягушки (Владимирская, Меженный 1952; Долгушин 1962). В Наурзуме эти кулики питаются жужелицами, долгоносиками, плавунцами, личинками жуков (Долгушин 1962). В долине реки Чу и в Оренбургских степях в конце лета чибисы ловят прямокрылых, в основном кобылок (Зарудный 1888; Шнитников 1949).

Максимальное количество насекомых в исследованных мной желудках чибисов: 17 личинок мух-львинок (самец от 11 июня), 35 личинок водолюбов (самец от 6 сентября), 31, 48 и 72 «проволочника» (самка от 21 апреля, 2 самца от 16 апреля и 16 июля), 42 муравья (самец от 5 июня). В желудке самки, добытой 28 июня, было 62 зерна пшеницы.

Сырая масса пищи из одного желудка (без механических примесей) от 0.2 до 3.3, в среднем 1.41 ± 0.27 г ($n = 59$), что составляет 82.3% от общей массы содержимого пробы.

Большинство (82.0%) исследованных желудков содержало гастролиты, в каждом от 1 до 27 штук. Всего найдено 350 камешков, размеры их по большему диаметру в пределах 0.5-7 мм. Порода кварцевая и

гранито-гнейсовая, форма разнообразная – округлая, плоская, многоугольная. Иногда вместе с камешками присутствуют осколки раковин моллюсков, которые также могут служить жерновами для перетирания пищи. Общая масса гастролитов из одного желудка ($n = 32$) составляет 0.06-1.03, в среднем 0.30 ± 0.11 г.

Взрослый самец максимальной массы добыт 20 августа (300 г, при средней массе 212.2 г), взрослая самка – 5 мая (243 г, средняя 208.2 г), молодая птица – 22 октября (251 г, средняя 204.3 г). Предпринятый статистический анализ (по: Н.А.Плохинский 1970, 1981) изменений массы тела взрослых и молодых чибисов по календарным месяцам показал отсутствие значимых различий в имеющихся выборках. Это связано с небольшим объёмом выборок (31 самец, 18 самок и 12 сеголетов), а также использованием материала за разные годы исследований.

Чибисы кормятся в течение всего дня. Во время полнолуния они питаются и ночью (Spencer 1972). Многие жужелицы из найденных в желудках птиц ведут ночной образ жизни (Гладков 1951). На водоёмах эти кулики кормятся близ уреза воды, иногда заходят в воду на длину плюсны. Корм собирают с поверхности субстрата или зондируя грязь и скопления водорослей у берега, погружая клюв наполовину и полностью. Способ кормёжки типичен для ржанковых: 1-3 быстрых шага – клевок – остановка. За 1 мин чибис делает 9-20, в среднем 14.38 ± 2.99 клевков ($n = 13$), из которых 71.3% приходятся на поверхностные, а 28.7% – на зондирующие.

Чибисы издавна попутно добываются охотниками-любителями во время утиных охот. Не исключено, что в будущем, при продолжающемся сокращении численности водоплавающей дичи, чибис, как относительно крупный и достаточно ещё многочисленный кулик, будет иметь определённое спортивно-охотничье значение (Дробовцев, Хроков 1981).

Остатки насекомых в желудках определены Е.И.Глиняной и А.Г.Креславским, моллюски – Ю.В.Беляковой, семена околотовых растений – М.С.Зориной. В период полевых работ автору помогали сотрудники заповедника А.П.Моисеев и Э.Б.Андреев. Перечисленным специалистам и коллегам выражаю искреннюю благодарность.

Литература

- Владимирская М.И., Меженный А.А. 1952. Фауна птиц озера Кургальджин (Северный Казахстан) // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **9**: 1199-1225.
- Гладков Н.А. 1951. Отряд Кулики – Limicolae // *Птицы Советского Союза*. М., **3**: 3-372.
- Долгушин И.А. 1962. Отряд Кулики – Limicolae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **2**: 40-245.
- Дробовцев В.И., Хроков В.В. 1981. Объект охоты – кулики // *Охота и охот. хоз-во* **3**: 16-17.
- Зарудный Н.А. 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края // *Зап. Акад. наук* **57**, прилож. 1: 1-338.
- Плохинский Н.А. 1970. *Биометрия*. М.: 1-368.
- Плохинский Н.А. 1981. Методические консультации по биометрии // *Проблемы современной биометрии*. М.: 30-50.

Хроков В.В. 2002. Чибис в Кургальджинском заповеднике // *Selevinia* 1/4: 221-232.
Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-666.
Spencer K.G. 1972. The Lapwing // *Birds* 4, 5: 121-124.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2014, Том 23, Экспресс-выпуск 1037: 2580-2581

Серая цапля *Ardea cinerea* в Минусинской котловине и на сопредельных территориях

Е.М.Коровицкий, В.В.Лаптенюк, А.Н.Байкалов

Второе издание. Первая публикация в 1995*

На юге Средней Сибири серая цапля *Ardea cinerea* – характерный обитатель водоёмов степных и лесостепных ландшафтов. Чаще всего её можно встретить по заболоченным берегам рек, старицам, пресноводным и слабо минерализованным озёрам Хакасии и Красноярского края.

Материалом для настоящего сообщения послужили данные учётов 1989-1992 годов в Гагульской котловине и по предгорным рекам Саян, на Белых озёрах Тувы, а также результаты кольцевания, которое проводилось в период с 19 по 21 июня 1992 в урочище Трехозёрки (Хакасия) и с 23 по 29 июня 1992 в Краснотуранском бору (урочище Унюк, Красноярский край). Всего было окольцовано 148 птенцов. В процессе работ обследовано несколько колоний серой цапли.

Небольшая гнездовая колония цапель этого вида (до 8-10 пар) обнаружена в Гагульской котловине. Гнёзда располагались на отдельно стоящих лиственницах около небольшого озера в южной части котловины. Присутствие серой цапли обнаружено также на многих реках северного макросклона Западного Саяна. Так, одиночные птицы отмечались по всему руслу реки Кебеж (0.84 особи/10 км береговой линии), по реке Амыл (от Старокопского паромы до устья реки Копь), по реке Копь (0.31 ос./10 км). В 1989 году одна пара серых цапель гнездилась в районе озера Ойское.

На Белых озёрах (Пий-Хемский район, Тува) поселение серых цапель находилось в юго-западной части водоёма в крепях тростника. Отмечено 8 гнездовых построек.

* Коровицкий Е.М., Лаптенюк В.В., Байкалов А.Н. 1995. Серая цапля Минусинской котловины и сопредельных территорий // *Вопросы орнитологии: Тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири*. Барнаул: 106-108.

В Койбальской степи, в урочище Трехозёрки, колония располагалась в северо-западной части угодья, на островах обширного плёса. Она состояла из 30 гнёзд. Значительная часть гнездовых построек была сконцентрирована в центральной части островов, располагаясь на заломах тростника. Состав гнездового материала однообразен, он представлен стеблями и листьями тростника. Подстилка в гнезде очень бедна и состояла из травяной ветоши, клочков бумаги и перьев. Расстояние между гнёздами от 0.2 до 4-6 м. Высота гнезда до 1 м.

Сроки размножения серых цапель растянуты, к откладке яиц они приступают в апреле. Большинство птиц откладывают яйца в конце апреля и начале мая, некоторые особи – в июне. Во время кольцевания во многих гнёздах птенцы цапли были размером со взрослую птицу, в некоторых только начали оперяться, а в 3 гнёздах были яйца (1, 2 и 3) на четвертой стадии насиженности. Средняя величина выводка – 4.0 птенца, средние размеры яиц ($n = 6$) 55.5×40.7 мм.

В период размножения серые цапли кормятся на соседних пресноводных озёрах – Бугаево, Чёрное, Чалпан.

Послегнездовая численность колонии в 1992 году составила около 60 взрослых и 130 молодых птиц.

Одно из самых крупных поселений серой цапли в регионе находится в Краснотуранском бору на берегу Сыдинского залива Красноярского водохранилища. Указанный лесной массив состоит преимущественно из сосновых насаждений разного возраста. Гнёзда занимают площадь диаметром немного более 100 м и размещены на 18 деревьях. На одном дереве расположено от 6 до 11, в среднем 9 гнёзд (90% жилые), которые построены, как правило, в вершинной части массивных веток. Гнёзда сложены из веток сосны. Лоток выстлан концевыми побегами и хвоей, травяной ветошью и бытовым мусором.

В гнёздах находилось от 2 до 6 птенцов разного возраста, в среднем 4 птенца. В верхней части кроны молодые птицы были размером со взрослых особей и свободно перемещались по веткам, некоторые из них перепархивали на рядом стоящие деревья. В нижней части кроны птенцы были меньших размеров, а в некоторое гнёздах находились яйца. Столь существенное различие в возрасте птенцов ещё раз подтверждает растянутость сроков откладки яиц. Возможно, что существует и некоторая иерархия среди птиц, когда молодые цапли занимают нижнюю часть кроны деревьев и приступают к кладке позднее старых особей. Общая численность данной колонии оценивается нами в 1000 особей (200 взрослых и 800 молодых птиц).

