ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2015
XXIV

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК

1192

EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2015 № 1192

СОДЕРЖАНИЕ

3387-3414 Эволюция наземной биоты в свете биогеографии. А.Ф.ЕМЕЛЬЯНОВ

3415-3423 Новые материалы к изучению японского сверчка *Locustella pryeri* на крайнем юго-западе Приморского края. Ю.Н.ГЛУЩЕНКО, В.Н.СОТНИКОВ, Н.Н.БАЛАЦКИЙ

3424-3425 Поручейник *Tringa stagnatilis* поедает сеголетка озёрной лягушки *Rana ridibunda*. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ

3425-3427 Встреча сибирского горного вьюрка *Leucosticte arctoa brunneonucha* на острове Беринга (Командорские острова). Д.В.ПИЛИПЕНКО

3427-3428 Новая гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea* в Ропше (Ломоносовский район, Ленинградская область). С.В.МЕНЬШИКОВА

3428-3429 Средний пёстрый дятел *Dendrocopos medius* в Малоярославецком районе Калужской области. В.Г.ПРОХОРОВ

Редактор и издатель А.В.Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2015
Дата опубликования: 29 сентября 2015

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXIV
Express-issue

2015 № 1192

CONTENTS

3387-3414 Evolution of the terrestrial biota from the standpoint of biogeography. A. F. EMELJANOV

3415-3423 New materials to the study of the marsh grassbird *Locustella pryeri* in the extreme south-west Primorye Territory. Yu. N. GLUSHCHENKO, V. N. SOTNIKOV, N. N. BALATSKY

3424-3425 The marsh sandpiper *Tringa stagnatilis* eats yearling marsh frog *Rana ridibunda*. N. N. BEREZIVIKOV

3425-3427 The record of the Asian rosy-finch *Leucosticte arctoa brunneonucha* on Bering Island (Commander Islands). D. V. PILIPENKO

3427-3428 New breeding colony of the grey heron *Ardea cinerea* in Ropsha (Lomonosov Raion, Leningrad Oblast). S. V. MENSHIKOVA

3428-3429 The middle spotted woodpecker *Dendrocopos medius* in Maloyaroslavets Raion, Kaluga Oblast. V. G. PROKHOROV

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2015

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск ***1192****: 3387-3414*

Эволюция наземной биоты в свете биогеографии

А.Ф.Емельянов

*Второе издание. Первая публикация в 2004**

Едва ли не любую проблему макроэволюции нужно обсуждать под биогеографическим углом зрения и как неотъемлемую часть биогеографии. Явления макроэволюции выявляются только на больших отрезках времени, которые поэтому исключают возможность адекватного эксперимента и которые не могут быть целиком поняты по аналогии с явлениями микроэволюции. В этой статье я попытался показать и обсудить те моменты, в которых распространение организмов более или менее ясно подкрепляет или опровергает определённые представления об эволюции и её причинах.

География макроэволюции

Движущие силы эволюции. Эндогенез и экзогенез

На движущие причины биотической эволюции существует две крайние точки зрения: одна отдаёт примат внутренним причинам – саморазвитию, другая на первое место ставит воздействие внешних условий. Между этими точками зрения лежат различные варианты промежуточных представлений.

Можно так показать эти две точки зрения: при историческом, весьма длительном постоянстве внешних природных условий эволюция: 1) будет продолжаться как ни в чем не бывало; 2) эволюция будет затухать и остановится, достигнув мирового климакса. Реально представить полную стабильность рельефа и климата конечно нельзя, соответственно, идея саморазвития в чистом виде остаётся под вопросом. Тем не менее, эндогенез ни в коем случае нельзя сбрасывать со счетов, и это будет видно по ходу изложения. Биогеография же демонстрирует связь природных условий с эндемизмом биоты на территории этих условий (провинций) – то есть экзогенную обусловленность эволюции. Как далеко она может идти при стабильной абиотичной обстановке, как говорилось, неясно.

Жизни, как явлению в целом, но также и каждому отдельному виду, её составляющему, свойственна избыточность, выражающаяся в потенциале размножения. Это и есть первичный эндогенный фактор эволю-

---

* Емельянов А.Ф. 2004. Эволюция наземной биоты в свете биогеографии // *Фундаментальные зоологические исследования: Теория и методы. По материалам Международ. конф. «Юбилейные чтения, посвящённые 170-летию Зоологического института РАН»*. М.; СПб.: 216-242.

ции. Следствием избыточности становится экспансия и заполнение всех пригодных условий и проникновение в пограничные условия. Одним из ярких проявлений экспансии жизни был выход (многоклеточных) организмов на сушу, ещё одним – полёт (выход в свободную атмосферу).

Реальная эволюция идёт в обстановке колеблющихся и векторно (поступательно) изменяющихся условий. Экзогенно возникающие новые условия путём поэтапного приспособления заполняются соответствующей им биотой, идёт процесс макроэволюции. Исторически преходящие природные условия, такие как на территории тундр, пустынь, горных массивов и тому подобное, обретают специфическую и нередко богатую биоту. Процесс освоения новых условий облегчается тем, что градиенты исторического изменения природных условий носят большей частью плавный характер. Поэтому в соседних и замещающихся условиях при богатой биоте всегда есть подходящие кандидаты для преобразований. Напротив, новые условия, возникающие исторически быстро, как например, четвертичные колебания тепла и холода, превосходящие обычную скорость эволюции, ведут главным образом к переселениям и вымираниям.

География и большая эволюция

Мегаэволюция

Касательно места формирования (предковых видов) высоких наземных таксонов: типов, отделов, классов, – таких категорий, которые большей частью формируются путём ароморфоза (арогенеза), существует гипотетическая эволюционная модель так называемой **экваториальной помпы** или тропического давления. Согласно этой идее, высокие таксономические группы возникают у экватора в максимально благоприятных условиях тёплого и постоянно влажного климата, и распространяются затем шире.

Ядром этой гипотезы является утверждение о преобладающей или исключительной роли экваториального пояса в прогрессивной эволюции. Идея о локализации прогрессивной эволюции в экваториальном влажном поясе высказывалась, по-видимому, неоднократно. Ф.Дарлингтон (1966) дал ей название, позднее С.В.Мейен (1987б) на палеоботаническом материале сформулировал ту же закономерность. Надо сказать, что М.Г.Попов в отношении цветковых растений обосновывал ту же точку зрения (Попов 1983, его рукопись 1941-1944). Гипотеза экваториальной помпы в неявном виде подразумевает постоянную эндогенную эволюцию в оптимальных условиях на экваторе и её отсутствие в менее благоприятных условиях за пределами этого пояса.

К.Ю.Еськов (1994, 2000), сохраняя ключевой принцип, модифицировал эту идею с учётом чередования на Земле эпох равномерного и резко зонально дифференцированного климата. Возможный механизм

воздействия наиболее благоприятной в выше обозначенном смысле обстановки на ускорение, усиление эволюции будет обсуждён несколько позже, в связи с понятием о нише и об эволюционной роли конкуренции.

Итак, быстрые и крупные преобразования (ароморфозы), по-видимому, могли совершаться в благоприятной среде с мягким действием отбора, позволяющего закрепиться (не вымереть сразу) отклоняющимся морфотипам прогрессивного характера, как об этом, в частности, говорит А.П.Расницын (2002). Думается, что самые крупные такие сдвиги совершались и могли совершаться только в сравнительно простой и ненапряженной обстановке древних эпох (протерозой, палеозой). Можно далее предположить, что в эволюции многоклеточных на Земле был только один филетический этап (град), когда определялась генеральная архитектоника будущих типов многоклеточных, почти исчерпавшая все возможные варианты. Нынешние упрощённые формы отягощены в генотипе и онтогенезе (эпигенотипе) пройдённой непростой дорогой, и даже будучи внешне сходными с судьбоносными предками, к мегаэволюции непригодны. Это один из аспектов необратимости эволюции. Зоологические типы все сформировались у грани протерозоя и палеозоя. На суше не сформировалось ничего зоологического рангом выше класса, у растений значительная часть эволюции (многоклеточных) прошла на суше и завершилась в мелу образованием отдела (т.е. типа) цветковых и крупнейшей перестройкой наземной биоты. Меловая перестройка может считаться крайним временным пределом, до которого можно хоть сколько-нибудь правдоподобно реконструировать историю той или иной группы организмов исходя из современного распространения.

Доведённую до крайности идею наиболее благоприятных условий – постоянно влажный (дождевой) экваториальный лес на равнине – трудно представить главным условием эволюционных преобразований, а эта идея приближается к чистому эндогенезу (эндодинамике). В общей форме идею оптимума можно сформулировать несколько шире. Прогрессивные сдвиги наиболее вероятны в благоприятной разнообразной и умеренно переменчивой природной обстановке, может быть в экотоне: тропики и субтропики влажные, но не чересчур, рельеф низкогорный или среднегорный, чередующийся с низменно-равнинным. Известно, что в тёплые эпохи такие условия покрывали почти весь Земной шар (условия «диффузных центров формообразования» по Еськову – цит. соч.), а в холодные стягивались к экватору («условия экваториальной помпы»).

Если количество макроэволюционных событий пропорционально площади, на которой выражены оптимальные условия, то эпохи «диффузных центров формообразования» должны быть эпохами ускоренной

эволюции. Какой равномерно влажный экваториальный климат по температуре может быть предельным в приближении к тепловому пессимуму, по-видимому, неясно, но, скорее всего, он на Земле не реализовывался.

Касательно тропиков, существует ещё гипотеза Разумовского–Жерихина (Разумовский 1971; Жерихин 1978) о молодости современных тропиков (неоген), которые якобы возникали на месте экваториальных субтропиков при усилении дифференциации климата в течение кайнозоя. Этой точки зрения придерживается и Еськов. По идее этих авторов, похолодание у полюсов компенсаторно позволило разогреться поясу у экватора, но палеотемпературы экваториального пояса в палеогене не подтверждают эту точку зрения (Savin *et al.* 1975, цит. по: Квасов 1980) – у экватора всегда были тропические тепловые условия и в этом смысле тропики вечны, хотя в некоторые эпохи на экваторе господствовал не гумидный, а аридный режим (ср. триас – нижний мел) (Жарков 1994; Чумаков 1997). Не углубляясь в сложную сферу климатологии, скажу только, что снег и ледниковые шапки (белые) возвращают существенную часть поступающей от Солнца энергии назад в космос (альбедо высокое), в тёплые эпохи этого нет (альбедо низкое). Ископаемые растительные находки в приэкваториальном поясе в палеогене тоже как будто бы не дают основания считать тамошнюю флору субтропической по составу. Если принять постулат о наиболее быстрых эволюционных преобразованиях флоры (а за ней и фауны) тропиков, то можно ожидать, что палеогеновые тропики, не переставая быть таковыми, существенно отличались от неогеновых. В пользу гипотезы Разумовского–Жерихина как будто бы говорят трансэкваториальные разрывы ареалов ряда групп, но для такого феномена возможны и другие объяснения с привлечением трансэкваториальных миграций при содействии холодных течений без сплошного разрушения тропического пояса как такового.

Существуют и другие точки зрения на географическое место прогрессивных преобразований, так например, их связывают с территориями, где повышенный радиационный фон, способствующий повышенному мутированию, без которого сама эволюция якобы не способна вырваться из застоя. Однако частота мутирования в природе гораздо выше той, которая необходима для реализуемых в природе скоростей эволюции, сошлюсь на Расницына (2002).

Возникновение групп высокого таксономического ранга обычно связано с некоторым комплексом новых адаптаций, который определяет подъём группы на более высокий морфофункциональный уровень и открывает возможность освоения новых, ранее недоступных условий. Это концепция ароморфоза по А.Н.Северцову (Sewertzoff 1931; Северцов 1949) и её многочисленные вариации и гомологи разного масшта-

ба, например, квантовая эволюция по Дж.Г.Симпсону (Simpson 1944), анагенез по Б.Реншу (Rensch 1960). Возникновение таких адаптаций, а затем таких комплексов, с одной стороны, определяется уже сформировавшейся организацией эволюционирующей группы, а с другой – имеющимися и возникающими условиями среды. Счастливое совпадение того и другого может вызвать сначала появление не одной, а последовательно двух-трёх разных, но синэргических адаптаций и при возникновении такого затравочного комплекса – цепи дальнейших преобразований, достаточно императивно вытекающих из уже имеющегося комплекса. Само собой понятно, что среда, не развиваясь в нужном направлении, может остановить этот процесс до возникновения затравочного комплекса или на полпути повернуть процесс в сторону частных приспособлений, в сторону узкой специализации. Думается всё же, что для прогрессивной эволюции экваториальное однообразие условий – фактор негативный.

В менее масштабной форме, укладывающейся в безразмерное понятие «анагенез», то же самое происходит и при формировании групп менее высоких таксономических рангов, когда возникают менее универсальные адаптации и их комплексы более частного морфофункционального значения.

Возможности среды в отношении разнообразия наличных условий чётко связаны с обширностью территорий. Подмечено, что большая эволюция идёт на континентах, а не на островах, тем более на маленьких (MacArthur, Wilson 1967; Шварц 1980; Гродницкий 2000; и мн. др.).

Места рождения групп средних таксономических уровней эволюции

Если спускаться по таксономической лестнице, то несовпадения с правилом экваториальной помпы явно проявляются с уровня ниже отряда. Здесь надо сделать оговорку, что макроэволюционное расселение само по себе медленное, и поэтому классы, которые, возможно, возникли вне тропиков, просто успели туда уже проникнуть вопреки основной тенденции, имея большой запас времени. Поэтому на распространение надо смотреть через призму филогении. Локализация колыбелей подсемейств, триб уже не подчиняется выше сформулированному правилу. Реликтовые группы в расчёт не идут, так как этапы их первичного расселения на карте затемнены или стёрты более поздними регрессивными преобразованиями ареалов. На уровне триб мы можем видеть эндемиков биогеографических областей (не царств). На таком уровне выступают группы, охватывающие те или иные ландшафтно-географические условия, локализованные вне тропиков: средиземноморские, внетропические саванновые, пустынные, – чаще в пределах определённых регионов, областей, царств, провинций.

Географическая локализация родообразования, видообразования

Такой малый, хотя и очень важный акт, как видообразование, регионально уже не ограничен почти ничем. Почти так же географически не ограничено и родообразование, но уже с некоторыми оговорками в отношении самых молодых и пессимальных биорегионов.

Наглядную прямую связь богатства и анагенетического уровня биот с условиями по теплообеспеченности для надвидовых таксонов и распределения их рангов даёт соответствующий градиент от экватора к северному полюсу, подсчитанный для растений М.Г.Поповым (1983, его рукопись 1930), аналогичные данные для ящериц в пределах США даёт Пианка (1981, с. 315-316). Этот вопрос детально рассмотрен Ю.И. Черновым (1988). Чернов на многочисленных примерах показал известную комплементарность географического распределения более продвинутых – молодых и менее продвинутых – более старых таксономических групп при движении от экватора к полюсам по градиенту теплообеспеченности, то же относится и к градиенту иссушения и т.п. При движении от экватора доля прогрессивных групп убывает. С одной стороны, самые северные территории заселены не самыми продвинутыми группами, с другой стороны, для экваториальной полосы не характерно наличие реликтов и низка доля малопродвинутых групп. Эта картина может быть истолкована как результат совместного действия правила экваториальной помпы и правила «возраст-территория» (правило Виллиса: Willis 1922). Правила описывают внешнюю сторону процессов. Особенно важно представить 1) почему новые группы (среднего ранга), формируясь у экватора, затем освобождают исходную территорию, и 2) почему наиболее продвинутые группы слабо продвигаются на север и на юг от экватора и вообще в пессимальные условия.

Быстрая эволюция у экватора означает быстрое изменение там всей биотической среды, влекущее с неизбежностью вымирание тех представителей, которые не эволюционируют вместе с нею, это касается, естественно, в первую очередь специалистов, приспособленных к частностям биотической среды и в меньшей степени – универсалов. В понятие быстрой эволюции биоты в первую очередь входит массовое видообразование. Этот процесс именно благодаря своей массовости вызывает частные преобразования биогеоценотической обстановки (видоизменение видового состава), влекущие цепную реакцию дальнейших видоизменений. На фоне массовой тривиальной макроэволюции и как её неизбежное дополнение идёт и прогрессивная макроэволюция, связанная (в каждом отдельном случае) со случайным появлением адаптаций более общего характера и противостоящая тенденции к специализации. Чем богаче биота и чем быстрее её эволюция, тем статистически вероятнее появление адаптаций более общего характера.

Тропический пояс в обычном широком смысле включает экваториальный пояс и два тропических в узком смысле. Слово «экваториальный» в выражении экваториальная помпа также не подразумевает узкого смысла, а скорее соответствует понятию «тропический» в широком смысле. Едва ли целесообразно искать точные границы условий, в которых работает экваториальная помпа. Из вышеизложенного видно, что создатели концепции «экваториальной помпы» субтропики в ареал помпы уже не включали. Если назвать степень благоприятности тех или иных природных условий в отношении прогрессивной эволюции креативным потенциалом, то, в соответствии с изложенным в предыдущих параграфах, можно заключить, что креативный порог для разных таксономических категорий (таксономический ранг характеризует масштаб эволюционного сдвига) тем ближе к экватору (точнее – к биотическому оптимуму), чем он выше рангом.

Если основной прогресс идёт в тропиках, то прогрессивные группы приспособлены в первую очередь к тропическим условиям и, следовательно, могут быть приспособлены к иным условиям лишь в порядке преадаптации, то есть благодаря тому, что по своей природе адаптации всегда, хотя и в различной степени, универсальнее тех функций, в связи с которыми они возникли.

Биоценотические системы в благоприятных условиях исторически медленно, но постоянно (за вычетом биотических кризисов) усложняются, растёт число и специализация их компонентов и, как следствие, растут трудности перестройки, переналадки адаптационных систем видов, эти трудности растут также при усложнении организации прогрессивных групп, то есть при морфофункциональном прогрессе. Следствием этих обстоятельств и является то, что более молодые прогрессивные группы либо не могут освоить экстремальные условия, либо не успевают это сделать на наблюдаемый момент.

Ниша и конкуренция

Для рассуждений об эволюции и расселении биот и видов большое значение имеет чёткое представление об экологической нише и конкуренции.

Отправные представления

Жизнь зародилась в каких-то конкретных и ограниченных условиях, несравнимых по масштабам потенциального охвата, определяемого условиями, в которых может существовать органическая форма вещества. В процессе дальнейшей эволюции шло расползание, распространение жизни до возможных пределов, сами пределы раздвигались, благодаря усложнению и усовершенствованию жизни, её приспособлению к внешним условиям и приспособлению к самой себе в разных

масштабах от малой ячейки до биосферы в целом. Среда жизни пространственно и функционально организована. Эта организация создана взаимодействием живого с неживым и живого с живым, она сложно пространственно расчленена на разных уровнях на более единообразные единицы и типы единиц, например, синузии, биогеоценозы, ландшафты, консорции и тому подобное, на сушу и океан. Пространственная организация среды начинается с разделения на водную и наземную, дальнейшее деление больше связано уже с сегрегацией живых организмов, которые организованы в сообщества разной степени сложности. Наличие переходов и в разной степени размытость многих границ не снимает функциональную и пространственную блоковую структуру живой оболочки.

Биогеоценологическая машина, осуществляющая биологический круговорот веществ, выстроила цепь продуцентов, консументов и редуцентов, в каждой группе выработались свои адекватные жизненные формы, спектры или наборы их. Биогеоценотическая оболочка путём длительной эволюции и коэволюции создала устойчивые (геологически устойчивые) формы и структуры. Биотическая среда для отдельных видов-участников в значительной мере выступает таким же безликим и неизменным комплексом факторов, как и абиотическая.

Экологическая ниша

Важным понятием при анализе среды как условия существования и эволюции отдельного вида или эволюционной группы является понятие «**экологическая ниша**». Судьба этого термина печальна. Сразу при создании под него была подведена логическая бомба. Сделал это сам создатель термина Гринелл (Grinnell 1917, 1927, цит. по: Пианка 1981). Хотя слово «ниша» означает род вместилища, а не вмещаемое, с самого начала в понятие «экологическая ниша» было вложено представление и о том, и о другом. Американские экологи, глухие к словам родного английского языка, или небрежные по отношению к логике, большей частью стали нишей называть именно вмещаемое, т. е. вид с комплексом его потребностей, а не комплекс природных условий, которые могут отвечать этим потребностям, т.е. могут быть заняты видом, наиболее чётко это сформулировал Гатчинсон (Hutchinson 1957). Но термин «ниша» также необходим для обозначения комплекса условий и по смыслу слова подходит именно для него. Понятие ниши как вместилища, независимо от того, занято ли вместилище кем-либо или нет, весьма необходимое понятие, когда мы изучаем общую типологическую конструкцию биогеоценозов и соответствующей оболочки различных территорий, особенно когда мы рассуждаем об эволюции и расселении организмов. Изначальная двойственность понятия породила труднопреодолимую путаницу. Грустно видеть, как даже биологи, де-

кларирующие понимание ниши как вмещаемого, в эволюционных рассуждениях (когда практически нужна только ниша как вместилище) то и дело под словом ниша подразумевают именно вместилище, употребляют «недопустимое» выражение «свободная ниша».

Понятие о нише как о вмещаемом (по Гатчинсону) порождает, на мой взгляд, парадокс отсутствия-присутствия ниши в зависимости от присутствия-отсутствия в одном ценозе того или иного вида при прочих равных условиях, ибо провозглашается, что одну нишу может занять только один вид и что не может быть по определению пустых ниш (улетел дятел из рощи и нишу унёс, а если вернётся, то вместе с нишей). Значит, ниша флуктуирует вместе с численностью вида. Когда численность низка, то та часть экологических условий, которая использовалась при высокой численности, уже не ниша – а что? Если ниша (видовая) это просто конкретное сиюминутное присутствие вида в ценозе, то это понятие превращается в теоретическую пустышку. Процветает крайне односторонний подход, когда вмещаемое активно изучается, а вместилище полностью остаётся за скобками, ибо даже не ощущается потребность его назвать. Всё же есть и высказывания о необходимости сохранения понятия свободная ниша (Майр 1968; Brown, Gibson 1983). Недавно для ниши-вместилища, т.е. для ниши, которой больше подходит смысл самого слова, был предложен «капитулянтский» термин «лицензия» (Левченко, 1993), термин этот закрепляет извращение смысла слова ниша и мне кажется не очень удачным, но главное – я уверен, что слово «ниша» в своём широком популярно-научном обиходе его оттеснит, не впустит. Обсуждаемые два одноимённые понятия (ниша-вместилище и ниша-вмещаемое) большей частью нужны в разных сферах биологии и экологии и большей частью узким специалистам не приходит нужда пользоваться обоими понятиями вместе, поэтому, скорее всего, тяжба будет продолжаться неопределённо долго. Я предлагаю для ниши-вместилища эпитет внешняя или потенциальная, имманентная ниша, а для ниши-вмещаемого эпитет видовая (популяционно-видовая), которую, по моим понятиям, нишей бы называть не следовало, здесь бы лучше подошло какое-нибудь более адекватное содержанию слово, например, экосома, экоорбита, экомонада. Ниша-вмещаемое удобна для пользования своим локальным и ограниченным смыслом – что есть – то есть, а чего нет – то и выдумывать не надо. Но если мы хотим понять конструкцию биогеоценоза и биогеоценотической оболочки в макроэволюционном плане, то без представлений о месте видовой ниши и взаимодействия всех видовых ниш хотя бы одного биогеоценоза без представления об имманентных нишах и их наполнении видовыми (популяционными) нишами-экосомами обойтись нельзя. Потенциальные возможности биогеоценозов неизбежно придётся анализировать через понятие имма-

нентных ниш. Вопрос о соотношении имманентных и видовых ниш достаточно прост при локальном и поверхностном рассмотрении, но весьма сложен и многогранен, взятый во всей полноте.

Коэволюция создала, в частности и на суше, определённую структуру биогеоценозов, в которых функциональным уровням и блокам соответствуют определённые жизненные формы и их сочетания, которые при всем разнообразии частных деталей типологически достаточно инвариантны. Это позволяет строить типологические классификации имманентных ниш и решать вопрос о полноте и сбалансированности того или иного биогеоценоза или целой биоты. По сложности и многообразности классификация внешних ниш имеет много общего с классификацией жизненных форм и сами эти два понятия, явления, не будучи тождественными, тесно взаимосвязаны.

На суше, например, при благоприятных условиях вырастает лес со всеми его атрибутами. Деревья как основа наземной растительности и, следовательно, как основа древесных экосистем возникли ещё в конце девона – с того же времени, следовательно, могла сформироваться начальная свита ниш и гамма жизненных форм, связанных с деревьями и с теми типовыми условиями, которые создают древесные, лесные заросли. При слишком холодных или недостаточно влажных условиях деревья расти не могут, остаются кустарники, травы – произвол в типологическом составе везде существенно ограничен. Это и создаёт возможность вычленить имманентные ниши и типологические категории ниш и создавать их классификации, рассуждая о формировании и эволюции биот, пользоваться понятием имманентных ниш, потенциальных ниш. В этом смысле возможно разделение на ниши в биогеоценозе безотносительно к конкретным видам, которые их заполняют или могут заполнить или должны заполнить в большом масштабе времени. Классификация ниш может быть сложной, многомерной и неоднозначной, но не может быть произвольной, т.к. сочетания условий, создающих нишу, не могут быть произвольными и, более того, эти сочетания очень существенно ограничены по самой своей природе. Если бы у организмов не было специализации – не было бы и ниш. Специализация не позволяет одному виду занимать несходные местообитания, но в течении онтогенеза смена местообитаний происходит нередко.

Среднемасштабная эволюция какой-либо группы связана с успешным освоением каких-либо конкретных условий – так называемой адаптивной зоны, т.е. категории ниш. Возможность перехода из одной адаптивной зоны в другую (другие) достаточно чётко ограничена и детерминирована соседством и сходством. Потенциальную или свободную нишу мы можем, последовательно удаляясь от конкретики, видеть в свободной видовой нише, которая пустует в одном участке леса, но занята в соседнем, пустует временно, как ниша соболя в эпохи его силь-

ного истребления, затем как нишу вида, полностью истреблённого человеком, например, нишу тура, затем мы можем перейти к теоретической разбивке биогеоценоза-экосистемы на ниши, исходя из конкретного набора жизненных форм, реализованных какой-либо наличной в близких условиях таксономической группой (гильдией), затем оценивать возможность существования какой-нибудь частной жизненной формы на удалённой и, следовательно, не слишком сходной по условиям территории, например, ниша ленивцев или коалы в тропических лесах Африки или Юго-восточной Азии или сходно о нише ондатры в Палеарктике, тем более, что тут можно опереться на практику, хотя масштаб времени недостаточен. Абстрагируясь ещё сильнее, мы можем видеть умственным взором общую конструкцию экосистем с совокупностью возможных жизненных форм, притом допуская альтернативные несоединимые варианты и не допуская нарушения исторической последовательности появления крупных филогенетических группировок организмов, образно выражаясь, не запускать тигра в ранний мезозой. Прояснив все эти обстоятельства, мы сможем как-то оценить насыщенность или ненасыщенность биоценозов, отделить случайное от необходимого.

Межвидовая конкуренция

Одной из движущих сил эволюции считается **конкуренция**, она же тесно связывается с расселением. В обычных рассуждениях конкуренция кого-то «выталкивает» из насыщенных экосистем, очевидно, в ненасыщенные. Внутривидовая и межвидовая конкуренции сходны, т.к. обе в первую очередь определяются численностью и плотностью населения. Считается, что межвидовая конкуренция вызывает т.н. плотную упаковку ниш, мелкую нарезку ниш, наложение ниш, в данном случае речь идёт о видовых нишах.

Когда читаешь работы о сложении биогеоценозов, о большой эволюции, о причинах расселения организмов, о значении отдельных адаптаций, о путях их возникновения – везде как фактор чуть ли не в первую очередь фигурирует конкуренция. Понятие конкуренции является своего рода фетишем или универсальной отмычкой, с помощью которой, не вникая в конкретику, объясняют широкий круг эволюционных и экологических явлений. Конкуренция – прямое состязание за один и тот же ресурс, которого не хватает. В эволюционном плане конкуренцию регулирует отбор. Результатом конкуренции может быть конкурентное вытеснение с вымиранием или т.н. разделением ниш. Конкуренция может идти за уничтожимый или практически неуничтожимый ресурс. Уничтожимым ресурсом чаще всего оказываются живые организмы, их трупы или продукты их жизнедеятельности, неуничтожимыми являются воздух, свет, почва, место и т.п. Когда видов, кон-

курирующих за один ресурс, много, то для каждого отдельно взятого вида конкуренты выступают как обезличенный фактор внешней среды, отбор в этом случае может вырабатывать только общие адаптации, но никак не средства борьбы с определёнными видами-конкурентами.

Ниши сидячих организмов и ниши подвижных организмов весьма различны, на суше притом основные продуценты (макрофиты) сидячие, а консументы подвижные! У наземных продуцентов, по-видимому, всегда имеет место конкуренция за пространство, растения размещаются вплотную друг к другу. Сложная структура растительного покрова отработана отбором, очевидно, именно через конкуренцию.

Однако феномен конкуренции, упоминаемый на каждом шагу, по-видимому, относится к плохо изученным явлениям. Кажется, что между растениями, особенно между доминантами и долголетними формами, конкуренция осуществляется, так сказать, в замороженной или турнирной форме, когда заранее обусловлены правила и результаты конкуренции. Конкуренция в живой форме проявляется, по-видимому, только у всходов и подроста, а затем переходит в хроническую фазу. Так, В.Н.Сукачёв (1964) описывает два типа существования климаксного лесного сообщества в отношении подроста – постоянное подновление, по мере выпадения, старых деревьев в еловом и пихтовом лесу и 250-летний цикл в буковом. Той же ритуальностью отличаются и восстановительные сукцессии, заканчивающиеся климаксом. Если нарушенное сообщество каждый раз возвращается к тому же самому климаксу, то конкуренция в этом процессе есть ритуал. Видимо поэтому геоботаник Б.А.Быков предлагал отказаться от неточного или неправильного, по его мнению, термина «конкуренция» (Быков 1957).

Структура растительных сообществ достаточно строго определена и понятие конкуренции во многих случаях плохо приложимо к взаимоотношениям даже между доминантами (субдоминантами) разных ярусов. Входит ли в стратегию субдоминантов травяного яруса в лесу вытеснение доминантов первого яруса? По-видимому, в большинстве случаев доминанты не могут занять всю почву, на которой растут, и использовать все ресурсы, заключённые в ней. В плане большой эволюции следует обратить внимание на то, что есть целые большие процветающие семейства растений, среди представителей которых нет или почти нет доминантов-эдификаторов.

Получается, что конкуренция оживает только тогда, когда запускается макроэволюция. (В том числе в случаях появления заносных вселенцев и интерференций биот при соединении разных участков суши).

В конечном счёте растения конкурируют за неуничтожаемые ресурсы. Состояние климакса тому доказательство. Представители последующих трофических уровней имеют дело с уничтожаемыми ресурсами. Растительноядный организм может нанести растению смертель-

ный ущерб, хищник может выесть объект питания (жертву) целиком. Для того, чтобы какой-либо вид вымер, достаточно снизить его плотность ниже определённого уровня.

Даже когда читаешь сводки, которые призваны зафиксировать высший уровень понимания проблемы конкуренции, находишь рассуждения без анализа количественного аспекта явления. Не обсуждаются пороговые размеры ущерба, хотя понятие «ёмкость растения» для фитофагов предложено (Рафес и др. 1964, с. 235). Так, например, Пианка (1981, с. 312) в своей книге пишет: «ресурсы используются не полностью крайне редко (если они вообще когда-либо недоиспользуются) даже в тех сообществах, которые представлены неполным списком видов <...> (Следовательно, большинство сообществ, вероятно, эффективно насыщено особями даже тогда, когда они не насыщены видами)». Между тем, залежи каменного угля и торфа говорят как будто о другом. Там же провозглашается, что в ненасыщенных сообществах конкуренция ослаблена, из чего можно сделать вывод, что конкуренция есть всегда и что она может быть ослаблена. Как кажется, детальнее других анализирует вопрос конкуренции и заполнения ниш Э.Майр (1968), но о принципе «один вид – одна ниша» он говорит в одном месте, а о том, что малочисленные виды со сходными требованиями, по причине малочисленности, не вступают в конкуренцию – в другом и неизбежного, казалось бы, вывода не делает.

Из постулата «один вид – одна ниша», не бывает «пустых ниш», из представления о том, что (на Земле) преобладают насыщенные (видами) биоценозы, когда вселение пришлого вида результируется вытеснением кого-либо из существовавших ранее, должно вытекать следствие, что можно рассчитать нормы населения конкретного биогеоценоза, указать, сколько должно быть продуцентов, консументов, редуцентов, или, если известно число продуцентов, указать число консументов первого порядка, выяснить максимальное число умещающихся видов и т.п. Если бы была возможна такая подгонка видов друг к другу, то, наверное, биогеоценоз состоял бы из одного вида продуцента и одного вида редуцента безо всяких консументов. Или, не впадая в последнюю крайность, можно было бы представить такую картину: дерево (дуб) с весны развивает листву, накапливает запас веществ для продолжения роста и развития в следующем году и, когда это достигается, из диапаузы выходят фитофаги – съедают всю ненужную теперь дубу листву, и голый дуб без листопада уходит на зимовку вместе с фитофагами, трупы состарившихся фитофагов и собственные съедают зоосапрофаги, и, наконец, всё завершают бактерии и грибы.

Подвижное равновесие в биогеоценозе, однако, чрезвычайно далеко от этих фантастических картин, число видов в биоценозах по мере эволюции растёт и наиболее велико в наиболее благоприятных усло-

виях, притом видов много, а численность (плотность) отдельных видов невелика, она колеблется, да и машина работает не на полную мощность, а в «экономическом режиме».

Ограничусь обсуждением взаимодействия растений и фитофагов. Как бы можно было себе представить жёсткую конкуренцию фитофагов? Очевидно, при отчуждении такого количества (%) фитомассы, выше которого возможна гибель или сильное угнетение растений – ощутимое снижение пищевого ресурса. Такое можно наблюдать при массовых размножениях вредителей леса, но это явление исключительное и к тому же, по-видимому, антропогенного происхождения. Наблюдения и подсчёты показывают, что фитофаги суммарно (все вместе) на суше за год отчуждают 10% первичной продукции, а во многих лесных сообществах всего 2% (цит. по: Жерихин 1993). В травянистых сообществах отчуждение может достигать более высоких процентов – до 30-45%, причём средняя потрава ведёт даже к повышению продуктивности. Каким образом один вид фитофага почувствует другого при таком низком проценте отчуждения, за что здесь может зацепиться естественный отбор? По-видимому, можно констатировать, что в стабильных биогеоценозах конкуренции фитофагов как правило нет. Также её может не быть на следующих трофических уровнях, если численность жертвы (внезапно) не упала слишком низко. Если же фитофагов потребителей одного и того же растительного ресурса много, то каждый отдельный вид конкурирует с безликим оппонентом.

Постулированная только что второстепенная роль конкуренции как повсеместно ведущего фактора эволюции, ставит под сомнение стандартные рассуждения о причинах укомплектованности биоценозов с полным профилем заполнения ниш. Что их заставляет заполняться, если конкуренция никого не выталкивает? С моей точки зрения, генеральной причиной заполненности потенциального биотического пространства является экспансивность жизни – её расселительный потенциал. При бездействии конкуренции освоение новых условий (абсолютно новых, сопряжённых с мегаэволюцией и новых только для данного вида), т.е. таких, в которых он-они ранее не жили, можно метафорически называть «**пассивной экспансией**», выпадением из оптимальных условий – «по неосторожности», проваливанием в смежные и часто именно вновь образовавшиеся условия. Уж скорее не «выталкивание», а «заманивание». Эволюцию движет не необходимость, а открывающиеся возможности.

Если конкуренция всё время кого-то куда-то выталкивает, то заселение суши позвоночными видится как уход от конкуренции в воде (в море), а возврат тюленей и китов в море как уход от конкуренции на суше. На суше создались невыносимые условия, и предки китов и тюленей нашли убежище в море, где почему-то жить стало легче. Пред-

ков китов неизвестные злодеи при этом аккуратно толкали в море, кажется, несколько миллионов лет. Высокая морфофункциональная организация млекопитающих, сформировавшихся как класс на суше, позволила им на новом уровне перейти также в водную морскую среду с преобразованием биоморфы до отрядного ранга.

Такое выпадение (утечка, проваливание), как можно думать, освобождает выпавших частично или полностью на какой-то короткий исторически важный срок от пресса фитофагов, хищников и паразитов (ненужное исключить), а у перманентно конкурирующих ещё и от конкурентов (конкурентного давления). Возможны два варианта – вселение по смежности и занос через непригодные условия. Типы преград и пути их преодоления рассмотрены С.И.Лёвушкиным (1982).

О насыщенных биоценозах и плотной упаковке ниш

На уровне продуцентов насыщенным биоценоз можно считать как минимум при полном надземном и/или подземном покрытии, далее при ярусном комплекте, при использовании основных питательных свойств почвы и т.д. Насыщенность биоценоза фитофагами (консументами первого порядка), по-видимому, подразумевает, что все растения потребляются фитофагами. Ограничимся потребителями зелёной массы – филлофагами в широком смысле. Они могут быть подразделены минимум на три размерных класса – размер насекомого, размер грызуна, размер копытного. Средний и крупный классы содержат практически одних полифагов, съедающих крупные части растений – соизмеримые с общим размером растения. Насекомые (также клещи) съедают (губят) обычно небольшие части листа, зелёного стебля. Среди них имеются полифаги и олигофаги, олигофаги встречаются, однако, не на всех видах растений, а преимущественно на доминантах и растениях крупных и долговечных (Емельянов 1967). На растениях мелких, недолговечных (однолетних) и малочисленных или нестабильных в отношении численности олигофагов практически нет. На крупных и массовых растениях, таких например как дуб черешчатый, тростник или тамарикс (разные виды) известно большое количество специфических олигофагов, многие из которых встречаются вместе на одном растительном индивиде. Питаются этими растениями и полифаги.

Что мы должны считать видовой нишей (одним из её измерений) для филлофага дуба или, скажем, сосны? То место листа, которым питается филлофаг, лист целиком или дуб целиком? Если один филлофаг съест все листья дуба, завершит индивидуальный цикл и на следующий год снова съест все листья дуба и т.д., то дуб перестанет плодоносить и через несколько лет погибнет. Спрашивается, что в это время делают остальные олигофаги дуба? Объесть дуб целиком может и полифаг. Дубы погибли, олигофаги дуба погибли, включая того, кото-

рый всё съел. «Враг приходит в город, пленных не щадя, оттого что в кузнице не было гвоздя», т.е. регулятора численности. Кстати – откуда взялись эти фитофаги, которые теперь погибли? Такова несколько утрированная картина массового размножения лесного вредителя, которая нередко включает и массовую гибель деревьев. Массовые размножения, слава богу, не охватывают весь ареал поражаемого дерева и большей частью возникают от хозяйственной деятельности человека. В нормальной природе ни один фитофаг не съедает так много и все вместе, как уже говорилось, только от 2 до 10% листвы. Таким образом, ни один вид, ни все вместе не занимают целиком всю нишу – листву дуба, остаётся ещё место полифагам, ниша которых не ограничивается одним видом растения (в данном случае дубом) и место для нежданных гостей. **Фундаментальное свойство природных биоценозов – существенно неполное использование консументами ниши, как бы мы её ни понимали**.

Поэтому одну нишу могут занимать и часто занимают несколько видов, по той или иной причине не расходующих весь ресурс ниши. Возможные сдерживающие факторы – пресс хищников и паразитов, узкие места в приспособленности к абиотическим условиям, авторегуляция численности.

Авторегуляция численности, по-видимому, универсальная адаптация. Имеются немногочисленные и хорошо всем известные виды, способные к вспышкам массового размножения, но большинство видов не подвержено такому явлению.

Полное использование ниши фитофагом – это экологическая катастрофа. Но если один вид потребляет 1% ресурса ниши, другой 2%, а все прочие вместе, скажем, 8%, то как один вид сможет ощутить деятельность другого и всех других вместе взятых? Где здесь конкуренция или почва для неё? А если их много (очень), то они конкурируют не за лист или черешок, а за весь дуб – пока дуб живёт, будут и листья. Теперь, постулировав модус пассивной экспансии, можно рассмотреть два варианта освоения новых условий: теплично-экстремальный – заселение удалённых океанических островов и генеральный – освоение новообразующихся условий на континентах.

Эволюция биот и таксономических групп

Биоты океанических островов

Для проверки причин и обстоятельств эволюции и видообразования большой интерес представляют отдалённые от континентов океанические острова, на которых в замедленном темпе происходит сборка и насыщение биоценозов. Она в значительной мере должна идти по порядку, определяемому пищевыми цепями: до появления продуцентов консументы укорениться не могут. Прибрежные поселения мор-

ских птиц и ластоногих (кто ещё?) выводим за скобки как неперспективные или несущественные для полноценного заселения. После появления высших растений (немногих) могут появиться фитофаги и детритофаги, в первую очередь мелкие – насекомые и т.п., за ними энтомофаги и хищники, каждая фаза отделена от следующей неопределённо длинным временным промежутком: растения приживаются без фитофагов, фитофаги приживаются без хищников и паразитов. Создаётся необычно смягчённая обстановка для укоренения и выживания. Для жителей океанических островов характерны часто морфологически причудливые формы, нетипичный по сравнению с родичами образ жизни, видообразование по типу резкой (быстрой) адаптивной радиации. Примерами могут служить гавайские цветочницы, дарвиновы вьюрки с Галапагосских островов. В обоих случаях речь идёт о дивергенции одного прибывшего вида. Весьма интересную иллюстрацию сказанного дают также гавайские же представители цикадовых семейства Delphacidae, старопоселенцы которого на Гавайских островах все относятся к огромной всесветной трибе Delphacini, специализированной на питании однодольными травами – злаками, в меньшей степени осоками и ситниками, полифагов неизвестно.

Коренная фауна насчитывает не менее восьми эндемичных родов и состоит только из них, не считая антропогенных адвентистов, которых немного (Zimmerman 1948). Все виды восьми родов, пищевая специализация которых выяснена, а выявлена она неплохо, живут на двудольных и большинство на деревьях, что, можно сказать, чудовищно. Только один род, возможно неописанный и эндемичный, связан со злаками *(Eragostis*, *Sporobolus*, *Vincentia*, *Deschampsia)*. Число инвазий определить не берусь. Даже если представить, что пересадочной эволюционной площадкой для перескока на деревья послужил вид, сначала колонизовавший злак, перестройку пищевой специализации вообразить очень трудно. На континентах есть три-четыре локальных случая аналогичного перехода, столь же необъяснимые, но хотя бы не на деревья, а всего лишь на двудольные травы.

По-видимому, в тепличных условиях малозаселённых океанических островов тропического пояса малоадаптивные мутанты-девианты в отсутствии хищников, паразитов и конкурентов способны проскочить критическую фазу, которую Расницын (2002), вслед за Симпсоном, называет инадаптацией, её можно назвать ещё фазой прорыва. О преимуществах, которые имеют новопоселенцы, см. также у А.М.Гилярова (2002, с. 86).

Быстрая эволюция на океанических островах имеет параллель с быстрой эволюцией в континентальных тропиках. В этой связи можно обратиться к вопросу о причинах полидоминантности дождевого тропического леса. С господствующей точки зрения, постулирующей наи-

большее напряжение конкуренции во влажных тропиках, полидоминантность дождевых тропических лесов остаётся неразрешимой загадкой. Пианка (1981) перечисляет целых четыре гипотезы и, признавая их неубедительными, оставляет вопрос открытым. То, что в таком лесу нет преобладающих доминантов, говорит о том, что в самых лучших абиотических условиях большинство растений приобретает равные силы в борьбе за существование, это говорит, по моему мнению, как раз о наибольшем ослаблении конкуренции в лучших на Земле условиях и плохо сочетается с обычным представлением о климаксе. В отношении эволюции, которая здесь идёт быстро, эти условия аналогичны тому, что происходит на океанических островах (также в тёплых поясах). Я думаю, что в обоих случаях эволюция ускорена именно по причине ослабления или отсутствия конкуренции. На островах эволюция новопоселенцев быстро затухает из-за бедности и неполноты биоценозов, в континентальных же тропиках, благодаря богатству и разнообразию биоты и набора абиотических условий, эволюция идёт без видимого предела. О затухании эволюции на малой территории может говорить сравнение фауны весьма древних озёр, таких как Байкал или Танганьика, с молодым озером Ланао на Филиппинах. Уровень и масштаб эндемизма фаун этих водоёмов разнится не так резко, как их возраст.

Биоты изолированных гор

Промежуточную категорию между океаническим островом и континентом в отношении заселения и формирования эндемичной биоты представляют возникающие изолированные горы среди равнин, такие как Килиманджаро и немногие другие, а также глубокие долгоживущие озёра, возникшие естественно как мелководные или сразу на полную глубину, как запрудное вулканическое озеро Ланао на Филиппинах (Myers 1960). В отличие от предыдущей категории (океанические острова), заселение здесь начинается сразу, идёт непрерывно и питается, главным образом, окружающей биотой. Её ограниченность лимитирует и общий состав эндемичной и общей локальной биоты. Горы редко образуют основательно изолированные массивы, по своей природе они почти всегда составляют протяжённые системы, открывающие большие возможности миграций и обменов. В Евразии, в Новом Свете горы предоставляют биоте гигантские по протяжённости миграционные коридоры.

Биоты ландшафтно-биогеографических областей

Благодаря изменению климата, чаще вместе с изменением рельефа и соотношения континентов, в истории Земли раз за разом создаются (и исчезают) большие климатические образования, долговременные, территориально обширные и меняющиеся в деталях; условия таких образований, помноженные на время, в ландшафтно-географиче-

ском плане соответствуют зонам, а в биогеографическом – областям. К категории таких зон-областей, которые в геологическом времени то появляются, то исчезают, относятся образования с различными вариантами ухудшенных, по сравнению с влажными тропиками, условий – сезонно-засушливые, аридные, холодно-аридные.

Если холодные зоны сначала или время от времени моделируются высоко в горах, то аридные зоны зачастую зарождаются с чистого листа, т.к. не имеют поясов-аналогов в гумидном климате. Ближе всего к аридникам обитатели скал и приморских солончаков. Зарождение новых зон во многом сходно с заселением океанических островов. В этих случаях происходит последовательная сборка биоценозов по естественному порядку: 1) появление продуцентов-растений, 2) появление фитофагов, 3) появление хищников и паразитов. На островах каждый такой этап растянут и подчёркнут, при освоении новых климатических условий на континенте он смазан непрерывным потенциалом инвазии. Однако в обоих случаях на какое-то время наступает снижение конкуренции у растений и купирование вышестоящих звеньев пищевых цепей – т.е. ослабление биотического давления. Это, по-видимому, позволяет выживать значительно более широкому спектру отклоняющихся особей, которые были бы элиминированы при более жёсткой биотической обстановке.

Современное распространение растений и животных на Земном шаре ясно показывает поэтапное обеднение сухопутной биоты при движении от тропиков-субтропиков к полюсам. Падает число таксонов всех рангов. Хотя, чем холоднее пояс, тем он моложе, похолодание началось в олигоцене, рост гор – горообразование также в общем шло параллельно похолоданию и в горах также шло образование холодовыносливых биот – и в том, и в другом случае для формирования соответствующей биоты времени было предостаточно. Самая молодая из них тундровая равнинная флора по оценкам ботаников имеет возраст в 4 млн. лет (Ахметьев 1987). Главной причиной обеднения биоты от экватора к полюсам, конечно, является падение теплообеспеченности.

Приспособление к существованию при недостатке тепла, влаги, при избытке солей носит характер специализации, когда ради жизненно важных адаптаций приносятся в жертву второстепенные адаптации. Наблюдения над эволюцией самых разнообразных групп показывают, что путь специализации такого рода достаточно быстро становится необратимым, это проявление того же феномена «экваториальной помпы». Естественно, запрет этот на обратимость – не абсолютный.

Типы ареалов как показатель ведущих факторов расселения

Почти в каждой фаунистической диссертации есть раздел (глава) с распределением видов по типам ареалов. Это показ реальных прост-

ранственных результатов эволюции и отражение пространственного распределения тех или иных ландшафтно-экологическиъх условий. Ареалы разных типов показывают (не вполне хотя пока в явном для нас виде) ведущие факторы (фактор), ограничивающие распространения того или иного вида, группы. Эндемики областей отражают основную дифференциацию факторов, причём в эту группу ареалов попадают виды, связанные и с зональными типами условий, и с незональными. Это, так сказать, базис биогеографического деления. Гораздо интереснее с точки зрения анализа путей и форм эволюции рассмотрение более широких ареалов, особенно не обусловленных явно зонально-поясными рубежами – ареалами секторного простирания, ареалами, охватывающими смежные части двух областей и наиболее широкие ареалы. Чем шире ареал вида, тем меньше в нём следов территории его возникновения. Среди видов с узкими и среднеширокими ареалами значительное место принадлежит стенотопам, среди видов с очень широкими ареалами должны резко преобладать эвритопы убиквисты, так как из такой широкой арены как общее можно вычленить только большой спектр сходных, но не тождественных условий маргинально-интеркалярного характера.

Дихотомия специализации (ножницы)

С развитием и углублением дифференциации среды в эволюции разных групп постоянно возникает ситуация ножниц широкой и узкой специализации в отношении разных факторов и условий существования. От точки бифуркации возможных направлений эволюции, на малых отрезках эволюции и при малых изменениях характера адаптации оба пути вероятны и даже равновероятны, но в больших масштабах при далеко зашедших явлениях специализации статистически путь расширения специализации или, как говорят, путь деспециализации закрыт. Я склонен думать, что путь деспециализации закрыт не полностью потому, что эконишы (внешние) никогда не бывают заполнены целиком – в противном случае специалисты всегда бы вытесняли неспециалистов, а тем не менее путь универсализации постоянно реализуется в малых масштабах эволюции и является основой дальнейшего эволюционного прогресса. При крупных изменениях среды специалисты вымирают в той мере, в какой меняется среда, а универсалы большей частью выживают и порождают новых специалистов, сохраняя баланс этих двух категорий приспособления к среде (правило Копа).

В узких группах (родах, трибах) широкая и узкая специализация отдельных видов довольно отчётливо скоррелирована с широтой их распространения. Причём часто можно видеть политипный род, в котором один продвинутый вид имеет сравнительно с сородичами весьма обширный ареал или даже перекрывает ареал всех остальных, то есть

определяет ареал всего рода – это и есть тот самый вид – потенциальный долгожитель и возможный прародитель новых таксонов. Наверное, здесь как раз уместно отметить, что когда вид с обширным ареалом распадается на викарные виды, такой процесс видообразования (аллопатрический) имеет минимальное значение в перспективе прогрессивной эволюции.

Контакты больших биот

Соединение (при исчезновении барьера) двух сходных биот в локальном масштабе – соединения двух небольших островов, соединения двух первоначально разделённых горных котловин и тому подобное, надо думать, проходит незаметно по результатам и поэтому в литературе, по-видимому, не описаны. Когда же контакт (слияние) происходит в региональном масштабе, то зонально-секторное положение интерферирующих биот остаётся разным и полного перемешивания не будет без всякой конкуренции. Известные широкие контакты больших биот: берингийский (неоднократный), межамериканский (с позднего плиоцена) и афроазиатский (с середины миоцена). Ещё один важный тип контактов – переселения по цепям островов и через проливы, как это имело и имеет место между Ориентальной и Австралийской областями.

Видообразование

Аллопатрическое видообразование как следствие механической изоляции

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) безоговорочно признаёт только, так сказать, насильственное аллопатрическое видообразование, происходящее вследствие географической изоляции, и только такое видообразование находит в рамках этой теории непротиворечивое объяснение. Под тяжестью доводов, что не все случаи видообразования можно без натяжек подвести под эту модель, был, что называется, снижен уровень аллопатризма до стациального и даже более тесного (узкого) гетеротопного видообразования (Грант 1991), хотя более узкие случаи описываются (объясняются) туманно. Слабое место в парадигме СТЭ, как об этом говорят её критики (Гродницкий 2000; Расницын 2002) заключается в том, что с её позиций видообразование является почти автоматическим следствием изоляции при обособлении какой-либо популяции, превращающейся в изолированную, но таких популяций может быть несметное количество во многих ситуациях. Теоретически вид становится совершенно неустойчивым.

Разделение видов исторически долговременной преградой или переселение через кратковременно открывшийся проход, занос через водную преграду, несомненно, может приводить и обычно приводит к викарному разделению вида (чистый кладогенез). Напротив, гипотеза

о краевых изолированных популяциях с дрейфом генов и с принципом основателя главным образом представляет интерес только как микроэволюционный феномен. Значительное число видов постоянно существует по всему ареалу или на большей его части как система изолятов, но, тем не менее не распадается на соответствующее число викарных видов. Так, например, виды, связанные с солончаками, естественно имеют мозаичный ареал и вопрос о том, как они смогли расселиться, часто весьма труден для разрешения. То же относится к населению изолированных песчаных массивов.

Идея краевых изолированных популяций как зачатков новых видов входит, наконец, в противоречие с распределением эндемичных видов по биогеографическим выделам, в которых обычно и естественно можно различить центральное, наиболее богатое ядро и обеднённую периферию. Получится, что идея краевых изолятов предполагает, что виды фабрикуются в одном месте, а будут существовать в другом. Краевые популяции, по-видимому, попадают в русло видообразования только тогда, когда они оказываются в авангарде расселения вслед за изменяющимися, расширяющимися подходящими природными условиями.

Видовой морфотип, видовая биосистема, весьма устойчивое образование, его устойчивость не является прямым продолжением микроэволюционного броуновского движения мелких признаков (отличий, вариантов) и не связана прямо с единообразием-разнообразием фенотипа. Можно даже говорить о групповой различной видообразовательной устойчивости отдельных эволюционных ветвей невысокого таксономического ранга, чаще это род или группа близкородственных родов. Для примера можно взять достаточно родственные группы, живущие в сходных условиях и, тем не менее, по-разному относящиеся к викарному видообразованию.

Природа не ставит чистых опытов, поэтому из реальных последовательностей эволюционных событий трудно вычленить компонент, свидетельствующий о проявлениях, определяемых уровнем видообразовательной способности – низкой или высокой. Эволюционной цепи событий почти всегда можно дать несколько различных толкований из-за невозможности получить достаточный набор ключевых фактов. Рискну предположить, что в семействе лошадей, представители, мигрировавшие из первичного центра (Северная Америка), обладали низкой видообразовательной способностью – имели высоко стабилизированный эпигенотип и т.п. Гиппарионы *(Hipparion*, *Stylohipparion)* проникли в Старый Свет и потом вымерли, настоящие лошади *Equus* проникли в Старый Свет позже и дали здесь умеренную радиацию, не выйдя за рамки рода. На грани плиоцена и плейстоцена лошади проникли в Южную Америку (не менее двух ветвей, в том числе *Equus)* и в конце плейстоцена вымерли по неизвестным причинам, открытые простран-

ства (саванны и степи) Южной Америки остались без эквид (Симпсон 1983; Кэрролл 1993). Современники лошадей антилопы (сем. Bovidae), обитающие вместе с ними в Азии и Африке, между тем раздробились на множество большей частью олиготипных и монотипных родов.

Автотомическое и аллотомическое видообразование

Главный вопрос видообразования можно сформулировать так: способен ли вид на самодифференциацию с разделением на два без предварительного внешнего механического разъединения, то есть автотомически, или видообразование (кладогенетическое) возможно только в результате внешней дизъюнкции – аллотомически. В автотомический тип видообразования попадает аллопатрическое видообразование путём самодифференциации и симпатрическое видообразование.

Следствием аллотомии является плоская эволюция – умножение одинаковых видов, прогрессивная эволюция таким путём или невозможна, или отодвигается исключительно на филетическую фазу. Если вдуматься, аллопатрическое викарное видообразование в плане большой эволюции вообще является её побочным продуктом, своего рода топтанием на месте (кладогенез без анагенеза). Автотомия подразумевает разделение исходного вида на два вследствие нарастающего приспособления к двум вариантам внешней среды, завершающегося разрывом – видообразованием. В этом случае кладогенез идёт рука об руку с анагенезом, образуются два разных вида, в том смысле, в каком при аллотомии образуются два одинаковых. Сама по себе автотомия не вступает в противоречие с филетической стороной эволюции. Если дизруптивный отбор способен организовывать внутривидовую дифференциацию, то в принципе нет препятствий для завершения этого процесса видообразованием, количество и распределение видов в природе говорит о том, что это именно так и есть.

Вопрос о возможности симпатрического видообразования и его формах подробно рассмотрен в монографии В.В.Гриценко с соавторами (1983) «Концепции вида и симпатрическое видообразование».

Аллопатрическое видообразование путём самодифференциации

Классическое географическое видообразование представляется как разделение ареала исходного вида на части механическими барьерами, с последующим возникновением эндогенных механизмов изоляции. Это реальный механизм, но совершенно недостаточный для возникновения того видового разнообразия на практически любой территории, которое мы наблюдаем. Особенно ясно решительная недостаточность барьерного видообразования проявляется на континентах в экваториальной концентрации биотического разнообразия. При таком

разнообразии следовало бы ожидать какой-то особой насыщенности тропиков механическими барьерам. Между тем, огромные территории тропиков приходятся на равнины – например, бассейн Конго, бассейн Амазонки. Далее, рельеф Земли в первом приближении азонален, а движение континентов происходит не вдоль параллелей, а как угодно. Какая свистопляска скачущих барьеров должна была бы иметь место при отсутствии других форм видовой изоляции, кроме механическо-барьерной для обеспечения реального видового разнообразия!

Нельзя сомневаться в том, что причиной видообразования по аллопатрическому типу служит также внутривидовая географическая дифференциация исходного вида без механической изоляции. Даже в абиотической среде определённые градиенты могут порождать квантованное (провинциальное) подразделение пространства, т.к. только некоторые пороговые значения градиентов могут требовать перестройки каких-то адаптивных реакций, норм, более резко это проявляется через биотическую среду. В пределах распространения какого-либо вида возникают географические варианты адаптивной нормы, возможно сначала как новообразование в центре ощущаемых видом провинций, но затем распространяющиеся вширь до встречи с аналогично развивающимися другими вариантами видовой нормы – образуются подвиды и в конечном счёте узкие полосы межподвидовой интерградации. Эти подвиды могут затем перейти в виды без всяких механических барьеров, благодаря действию дизруптивного отбора.

Разительный пример, не объяснимый с позиций монополии барьерного аллопатрического видообразования, представляет фауна рода *Drosophila* на Гавайских островах – там насчитывается около 1300 эндемичных видов рода (цит. по: Гриценко и др. 1983), т.е. видов по 200 на один остров (больших островов в архипелаге семь). Ко всему прочему эти виды имеют различную пищевую специализацию. Значит, ради барьерного аллопатрического видообразования надо разгородить каждый остров на двести выгородок или подтопить так, чтобы из воды торчало 200 изолированных скал и ещё на них распределить дифференцированно пищевые субстраты. Объяснение с помощью многократной инвазии также не подходит – этому противоречат данные генетики, говорящие об их взаимном тесном родстве, и необходимость допущения несметных полчищ дрозофил, целенаправленно переселяющихся на Гавайи. Ирония ситуации заключается ещё в том, что против аллопатрического видообразования свидетельствует *Drosophila*. Если бы дело было (на островах, на Гавайях *etc*.) в физических барьерах, то в числе эндемичных видов у разных представителей должна бы была ещё проявляться кратность числа эндемиков и верхний предел.

Для объяснения обилия близких видов на океанических островах, уединённых горах и в глубоких озёрах существует уже упоминавшаяся

гипотеза многократного вселения (сколько вселений – столько и видов). Хотя это вполне вероятный процесс, однако он, по-видимому, занимает малое место в реальной эволюции островных и т.п. биот, таких как только что упоминавшиеся Гавайи. Так, для Байкала М.М.Кожов (1962) приводит табличку со сравнением предполагаемого количества вселений с наличными видами, образовавшимися в результате этих вселений, в которой везде вторая цифра превосходит первую, иногда очень сильно (в сем. Gammaridae вселений 4-5, видов 239). Идея многократного вселения одного и того же вида вступает в противоречие с популярным принципом «одна ниша – один вид». Если обособление до вида каждого вселенца требует времени, то, следовательно, вселения не могут к тому же идти слишком быстро одно за другим.

Не следует забывать, что многие представления о биологической эволюции, и, в частности, о видообразовании, формировались специалистами главным образом по позвоночным, особенно по млекопитающим и птицам, а потом стихийно воспринимались как общезоологические и общебиологические явления и закономерности, без скидок на специфику крупных, подвижных, теплокровных, «сообразительных» и т.д. существ. Симпатрическое видообразование у крупных животных, по-видимому, встречается реже, чем у мелких, так как для них среда расчленена гораздо слабее – так, например, все травоядные копытные полифаги, так как их пасть нередко шире, чем растения, которые они поедают. Кроме того, для поддержания существования им нужны обширные территории: сайгаку, например, для нормального индивидуального существования желательно совместное наличие зоны степей и пустынь и т.д.

Убедительные примеры видообразования без физических преград можно привести в отношении поэтажного видообразования в больших озёрах, например в Байкале (Кожов 1962), Каспии (Старобогатов 1970), Танганьике. В озере Танганьика наблюдается большое количество близких эндемичных видов, живущих вместе (симпатрически). Смехотворное объяснение этому феномену пытается найти анализирующий его специалист, стоящий на ортодоксальных позициях барьерного аллопатрического видообразования (Brooks 1950); он пытается найти в озере много (по числу видов?) заливчиков, которые могли послужить инкубаторами этих видов, затем вышедших на просторы самого озера.

В горах восточной Африки представлена эндемичная монофилетическая группа древовидных крестовников – подрод *Dendrosenecio*, 19 видов которого – доминанты в верхних поясах гор этого района (2800-4400 м н.у.м.). На изолированных горах (потухших вулканах) Элгон, Кения, Килиманджаро имеется по три эндемичных вида на каждой, сменяющих друг друга снизу вверх. Считается, что до каждой из этих гор в ледниковый период добралось по одному (и тому же?) виду с мас-

сива Рувензори, где эта группа сформировалась ранее. На Рувензори также имеется три своих вида, также сменяющих друг друга по высоте и ещё несколько в той же горной системе (Humbert 1934; Hauman 1935; цит. по: Jeannel 1950).

По-видимому, во всех этих случаях расширяющийся диапазон осваиваемых условий на фоне идущей специализации к его поэтажным вариантам просто рвёт исходный вид на соответствующие части.

Симпатрическое видообразование

Неопровержимый пример симпатрического видообразования мух рода *Drosophila* на Гавайях уже был приведён выше. Если для гавайских улиток там достаточно механических барьеров, то их нет для хорошо летающих дрозофил.

Для примера видообразования через дизруптивный отбор рассмотрим пару симпатрических сестринских видов мух-хлоропид рода *Platycephala*, живущих на тростнике, образ жизни которых выяснен Э.П. Нарчук (1987). Один вид *(P. planifrons)* живёт в растущих надземных побегах тростника, другой *(P. umbraculata)* заселяет подземные, но высовывающиеся из земли диапаузирующие побеги. В остальном места питания и тип пищи одинаковы у обоих видов. Автор приводит соотношение этой пары видов как пример ухода от конкуренции путём разделения исходной ниши исходного вида, но где здесь уход от конкуренции, если оба вида угнетают одно и тоже растение (один индивид)? Если же численность этих видов в природе невелика, то они не конкурируют потому, что не сталкиваются на одном растении. Наиболее вероятной причиной распада на два вида была растущая несовместимость специализации личинок на развивающихся надземных и спящих подземных конусах роста. Возможно, аналогичную природу имеет пример, приведённый Майром из работы Р.Вагнера (Майр 1968, с. 76), когда два близких вида рода *Drosophila (D. mulleri* и *D. eddrichi)* живут в плодах *Opuntia*, но потребляют разные грибы, сбраживающие содержимое этих зрелых плодов.

В большинстве случаев или всегда разделение ниши у близких видов, трактуемое обычно как уход от конкуренции, объясняется нарастанием несовместимой в рамках одного вида специализации к двум вариантам местообитаний или вариантам их использования без привлечения конкуренции. Иначе говоря, видообразование как итог разделения ниш, а не делёж ниш после распадения одного вида (по какой причине?) на два, занимающих одну и туже нишу.

Можно привести ещё один пример видообразования (его результатов) уже из моей практики, который трудно объяснить как продукт аллопатрического процесса. В роде *Handianus* (Cicadellidae), обильном в степях и пустынях Казахстана, симпатрические виды имеют радикаль-

но разную узкую пищевую специализацию, они олигофаги (узкие – в пределах одного рода растений) на представителях разных семейств растений, притом семейств не близкородственных. Сверх того, встречаются виды со сходной специализацией, но в части случаев они не являются ближайшими родственниками друг друга, сестринскими видами. В подрод *Dlabolia* входят виды олигофаги с эфедры, с бобовых, со сложноцветных, с розоцветных, со свинчатковых, с маревых. В этом же роде в других подродах есть олигофаги злаков *(Pycnoides)*, олигофаги злаков только в личиночной фазе *(Ephemerinus)* и, по-видимому, просто полифаги *(Usuironus)*. Все кормовые растения видов подрода *Dlabolia* живут рядом, часто в одной стации, то есть вместе – каков должен быть механизм перехода и как формировалась видовая изоляция? Можно привести примеры родов, где чередуются полифаги и олигофаги, но здесь хотя бы сам переход или сокращение круга кормовых растений до одного представить проще.

Можно твёрдо говорить, что по крайней мере у мелких животных симпатрическое видообразование занимает в эволюции большое место или преобладает.

Литература

Ахметьев М.А. 1987. Кайнозойские флоры // *Основы палеоботаники* / С.В.Мейен. М.: 354-376.

Быков Б.А. 1957. *Геоботаника*. Алма-Ата: 1-382.

Гиляров А.М. 2002. Почему процветают виды-вселенцы? // *Природа* 10: 86.

Грант В. 1991. *Эволюционный процесс*. М.: 1-488.

Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. 1983. *Концепции вида и симпатрическое видообразование*. М.: 1-193.

Гродницкий Д.Л. 2000. *Две теории биологической эволюции*. Красноярск: 1-180.

Дарлингтон Ф. 1966. *Зоогеография. Географическое распространение животных*. М.: 1-520.

Емельянов А.Ф. 1967. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям // *Чтения памяти НА.Холодковского* / Э.П.Нарчук (ред.). Л.: 28-65.

Еськов К.Ю. 1994. О макробиогеографических закономерностях филогенеза // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы* / А.Ю.Розанов, М.А.Семихатов (ред.). М., **1**: 199-205.

Еськов К.Ю. 2000. *История Земли и жизни на ней*. М.: 1-352.

Жарков М.А. 1994. Зоны экваториального осадконакопления и аридные пояса триаса и мела // *Экосистемные перестройки и эволюция биосферы* / А.Ю.Розанов, М.А.Семихатов (ред.). М., 1: 258-264.

Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов трахейных и хелицеровых // *Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР* **165**: 1-200.

Жерихин В.В. 1993. Природа и история травяных биомов // *Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления* / З.В.Карамышева (ред.). СПб.; М.: 29-49.

Квасов Д.Д. 1980. Изменения климата в Южном полушарии // *Природа* 4: 90-93.

Кожов М.М. 1962. *Биология озера Байкал*. М.: 1-316.

Кэррол Р. 1993. *Палеонтология и эволюция позвоночных*. М., **3**: 1-310.

Левченко В.Ф. 1993. *Модели в теории биологической эволюции*. СПб.: 1-384.

Лёвушкин С.И. 1982. Проблема островных фаун в свете отношений биогеографии и экологии // *Морская биогеография: Предмет, методы, принципы районирования* / О.Г.Кусакин (ред.). М.: 26-52.

Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-598.

Мейен С.В. 1987а. *Основы палеоботаники*. М.: 1-403.

Мейен С.В. 1987б. География макроэволюции у высших растений // *Журн. общ. биол.* **48**, 3: 291-309.

Нарчук Э.П. 1987. Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae), их система, эволюция и связи с растениями // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **136**: 1-280.

Пианка Э. 1981. *Эволюционная экология*. М.: 1-400.

Попов М.Г. 1983. Происхождение и эволюция покрытосеменных растений // М.Г.Попов. *Избранные труды*. Киев, **2**: 281-290.

Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // *Бюл. Глав. Бот. сада АН СССР* **82**: 43-51.

Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // *Тр. Рус. энтомол. общ-ва* **73**: 1-107.

Рафес П.М., Динесман Л.Г., Перель Т.С. 1964. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза // *Основы лесной биогеоценологии* / В.Н.Сукачев, Н.В.Дылис (ред.). М.: 216-299.

Северцов А.Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции // А.Н.Северцов. *Собр. соч*. М.; Л., **5**: 1-536.

Симпсон Дж.Г. 1948. *Темпы и формы эволюции*. М.: 1-358.

Симпсон Дж.Г. 1983. *Великолепная изоляция*. М.: 1-256.

Старобогатов Я.И. 1970. *Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоёмов Земного шара*. Л.: 1-372.

Сукачёв В.Н. 1964. Динамика лесных биогеоценозов // *Основы лесной биогеоценологии* / В.Н.Сукачев, Н.В.Дылис (ред.). М.: 458-486.

Шварц С.С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. М.: 1-278.

Чернов Ю.И. 1988. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // *Зоол. журн*. **78**, 10: 1445-1458.

Чумаков Н.М. 1997. Тёплая биосфера // *Природа* 5: 66-80.

Brooks J.L. 1950. Speciation in ancient lakes // *Quart. Rev. Biol*. **5**, 1: 30-60, 2: 131-176.

Brown J.H., Gibson A.C. 1983. *Biogeography*. St. Luis; Toronto; London: 1-643.

Jeannel R. 1950. *Hautes montagnes d'Afrique vers le neiges eternelles sous l'equateur*. Paris: 1-253.

Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. // *Quant. Biol*. **22**: 415-427.

Mac Arthur R.H., Wilson E.D. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press: 1-203.

Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories // *Evolution* **14**, 2/3: 323-333.

Rensch B. 1960. *Evolution above the species level*. Columbia Univ. Press: 1-483.

Sewertzoff A.N. 1931. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*. Jena: 1-371.

Simpson G.G. 1944. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press: 1-237.

Willis J.C. 1922. *Age and area: a study in geographic distribution and origin of species*. Cambridge Univ. Press: 1-259.

Zimmerman E.C. 1948. Homoptera: Auchenorrhyncha // *Insects of Hawaii*. Univ. Hawaii Press, **4**: I-VII, 1-268.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1192**: 3415-3423*

Новые материалы к изучению японского сверчка *Locustella pryeri* на крайнем юго-западе Приморского края

Ю.Н.Глущенко, В.Н.Сотников, Н.Н.Балацкий

Юрий Николаевич Глущенко. Дальневосточный Федеральный университет, Школа педагогики, ул. Некрасова, д. 35, г. Уссурийск, 692500, Россия. E-mail: yu.gluschenko@mail.ru
Владимир Несторович Сотников. Кировский городской естественнонаучный музей, ул. Ленина, д. 179, Киров, 610007, Россия. E-mail: sotnikovkgzm@gmail.com
Николай Николаевич Балацкий. Новосибирский государственный краеведческий музей, Вокзальная магистраль, д. 11, Новосибирск, 630004. Россия. E-mail: nnbal@ngs.ru

Поступила в редакцию 27 сентября 2015

Первая в России встреча японского сверчка *Locustella pryeri* (Seebohm, 1884) произошла на Приханкайской низменности 25 июля 1975. (Глущенко 1981). Однако гнездование этого вида было документально подтверждено лишь около 40 лет спустя: 22 мая 2014 на крайнем юго-западе Приморского края у залива Голубиный (урочище Туманган) было встречено 3 особи (в их числе два активно токующих самца) и обнаружено ещё недостроенное гнездо японского сверчка (Глущенко, Коробов 2014). Поскольку определённые обстоятельства не позволили продолжить наблюдения за ними, летом 2015 года были предприняты специальные поиски рассматриваемого вида в окрестностях прошлогодней находки.

Интенсивное обследование болотистой равнины между приустьевой частью реки Туманной (Туманган) и озером Птичье (Тальми), началось 18 июня 2015. При этом было выяснено, что к данному времени большая часть этого урочища оказалась не выгоревшей, что весьма нетипично для данной территории, травяные палы на которой обычно охватывают почти все основные массивы местных сырых лугов и болот. Уже 19 июня были обнаружены две группировки токующих японских сверчков, одна из которой включала трёх, а другая двух активно поющих самцов (3-5 песен в минуту для наиболее активных самцов), но на месте прошлой встречи японские сверчки отмечены не были. Расстояние между группировками составляло около 1.5 км, в то время как до места обнаружения птиц, гнездившихся в 2014 году, от этих группировок было 3.3 и 4.5 км. Расстояние между поющими самцами в этих группировках в разных случаях колебалось от 50 до 200 м. Как и в 2014 году, японские сверчки придерживались разнотравных сырых лугов с преобладанием осок и с той или иной примесью негустого тростника высотой 1.5-2.0 м (рис. 1). Подобными стациями изобилуют многие районы как крайнего юго-запада Приморья, так и Ханкайско-Раздоль-

ненской равнины. Почва в местах гнездования сверчков была мокрой, но вода над ней в большинстве мест не держалась сплошным слоем, а лишь интенсивно проступала под давлением ноги человека. В этих же стациях были обычными на гнездовании чернобровые камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* и рыжешейные овсянки *Schoeniclus yessoensis* и в небольшом числе гнездились певчие сверчки *Locustella certhiola*.

Рис. 1. Осоково-тростниковое болото на крайнем юго-западе Приморья, урочище «Туманган» – гнездовой биотоп японского сверчка *Locustella pryeri*. 27 июня 2015 г. Фото Н.Н.Балацкого.

Периодические наблюдения продолжались до 6 июля, при этом на хорошо обследованном участке с 3 токующими самцами было найдено 3 гнезда: 19 июня 2015 (42°27.307' с.ш., 130°42.249' в.д.), 25 июня 2015 (42°27.326' с.ш., 130°42.192' в.д.) и 29 июня 2015 (42°27.337' с.ш., 130° 42.153' в.д.). В последнюю из указанных дат дополнительно к этому был встречен выводок слётков. Таким образом, на трёх активных самцов данного поселения приходилось, по меньшей мере, четыре гнездящиеся самки. Никаких подозрений на наличие здесь дополнительных гнёзд не было, хотя ввиду скрытности самок пропустить их мы всё-таки могли. Исследования, проведённые в Японии, показали, что 40% пар японских сверчков были моногамными, 30% самцов были непарными, а для 30% самцов выявлена полигиния, при этом некоторые из них имели до 5 самок (Takahashi 2013). Расстояние между первым и вторым гнёздами составило 45 м; между вторым и третьим 67 м; между первым и третьим – 107 м. Первое из осмотренных гнёзд было найдено по тревожащейся самке (рис. 2), которую мы обнаружили при подходе к ближайшему из самцов, который пел в 50 м от этого гнезда, не обращая никакого внимание на наше присутствие на гнездовом участке.

Рис. 2. Самка японского сверчка *Locustella pryeri*.
19 июня 2015. Фото Ю.Н.Глущенко.

Это гнездо крепилось на тонких стеблях осоки на высоте 20 см над землёй. Два других гнезда располагались сходным образом на высоте 14 и 10 см. Гнёзда были построены из листьев тростника, стеблей и листьев осоки, а лоток был выложен более тонким и упругим растительным материалом. Они имели несколько вытянутую по вертикали овоидную форму с ажурным верхнебоковым входом. Характерно, что достаточно плотная гнездовая постройка сверху и с боков была окружена рыхлым сплетением, состоящим как из сухих, так и из зелёных стеблей осоки, образующих некий свод (крышу) и внешнюю оплётку боков гнёзда, отчего как само гнездо, так и его содержимое достаточно плохо просматривались с любой стороны. Вынутая из наружной оплётки гнездовая постройка японского сверчка напоминала уменьшенную копию гнезда короткокрылой камышевки *Horeites canturians*, но с менее выраженным летком. Размеры гнёзд (без внешней оплётки), мм: наружный диаметр 90, 80, 90; высота 120, 120, 130; диаметр лотка 55, 52, 57; глубина лотка – 70, 50, 65; диаметр летка во всех случаях составлял около 50×40 мм. Для номинативного подвида японского сверчка известны три типа гнёзд: в виде глубокой чаши (cape-shaped); в виде купола (dome-shaped) без декорации из травы; в виде купола с декораци-

ей из живой травы, при этом последний из указанных типов характерен для сухих мест с обильным травостоем (Nishide 1975, Takahashi *et al*. 2013). Обнаруженные нами гнёзда можно отнести к третьему типу, с поправкой на то, что для «декорации» (мы назвали её «оплёткой») птицы использовали не только живую зелёную, но и прошлогоднюю сухую траву.

Рис. 3. Гнёзда и яйца японского сверчка *Locustella pryeri*. Фото Ю.Н.Глущенко и Н.Н.Балацкого.

В первом гнезде (рис. 3, вверху) 19 июня находилось 6 очень слабо насиженных яиц, имеющих размеры (мм) и массу (г): 16.8×12.8 мм – 1.4 г; 17.6×13.1 – 1.6; 16.7×13.0 – 1.5; 16.8×12.8 – 1.4; 17.2×13.0 – 1.5; 16.7×13.0 мм – 1.4 г. Во втором гнезде (рис. 3, справа внизу) 25 июня были 4-5 суточные птенцы (пять) и одно яйцо (18.4×13.4 мм, масса скорлупы 0.1 г) с неразвившимся зародышем. Третье гнездо 25 июня содержало кладку из 6 сильно насиженных яиц, имеющих размеры (мм) и массу (г): 17.8×13.1 мм – 1.5 г; 17.2×12.9 – 1.4; 18.5×13.6 – 1.7; 17.9×12.9 – 1.4; 18.9×13.6 – 1.7; 18.2×13.5 мм – 1.6 г. Общие размеры яиц (n = 13): 16.7-18.9×12.8-13.6, в среднем 17.59×13.13 мм. Масса скорлупы яиц (n = 7): 0.08-0.10, в среднем 0.087 г.

Окраска яиц в двух кладках белая, полуматовая, без рисунка, но в случае крайне слабой насиженности яйца в первом из обнаруженных гнёзд казались слегка розоватыми (рис. 3, вверху). Скорлупа яйца с неразвившимся зародышем была бледная, серовато-охристая, с очень мелкими и редкими зеленовато-серыми крапинками и короткими штрихами (рис. 3, слева внизу); последний тип окраски скорлупы, по нашему мнению, следует считать аномальным, учитывая и то, что по данным, собранным в Японии, яйца этого сверчка белые, без рисунка (Takahashi 2013).

Рис. 4. Птенцы в гнезде японского сверчка *Locustella pryeri*. Фото Н.Н.Балацкого.

Рис. 5. Птенец японского сверчка *Locustella pryeri*. Фото Н.Н.Балацкого.

У осмотренных птенцов (рис. 4-5) кожные покровы имели однотонную телесно-розовую окраску без пигментации. Редкий, высотой 6-

10 мм, дымчато-серый эмбриональный пух располагался на четырёх пуховых птерилиях: двух парных (надглазничных и плечевых) и двух непарных (затылочной птерилии и в виде пучка в середине спины). Наиболее длинный пух был на голове, а наиболее короткий располагался на спине. Надклювье заметно длиннее подклювья. Клюв, яйцевой зуб, складки в углах рта, ноги и короткие когти лимонно-жёлтые. Ноздри открытые, щелевидные. Полость рта и язык жёлтые, на языке имеется три чёрных пятна: два овальных у корня и одно сильно вытянутое и менее заметное – на конце (рис. 4).

Повторные посещения второй группы сверчков (состоящей из двух самцов), которые интенсивно пели 19 июня, не дали положительных результатов: птицы более не были встречены здесь ни разу. Можно предположить, что они покинули данную территорию, поскольку им не удалось привлечь холостых самок. Это не удивительно при таком уровне редкости данного вида на исследуемом участке. Прекратить вокализацию в случае гнездования они не могли, поскольку, судя по наблюдениям за самцами второго гнездового поселения, они пели в течение всего периода наших наблюдений, хотя интенсивность пения самцов в период, когда самки выкармливали птенцов, была ниже, чем в период, когда они насиживали кладку. По наблюдениям в Японии также отмечено, что самцы поют в течение всего гнездового периода, при этом как насиживание, так и выкармливание птенцов в гнезде занимают приблизительно по 12 сут, после вылета птенцов самка продолжает их кормить ещё около 18 сут, а некоторые самки гнездятся дважды за сезон, при этом общий гнездовой период может растягиваться с мая по август (Takahashi 2013). В других местах урочища Туманган японские сверчки летом 2015 года нами не найдены.

Следует отметить, что японский сверчок интересен не только как повсеместно редкий и слабоизученный вид, но и как вид, обладающий уникальным набором признаков, включая токовое поведение и вокализацию. Его таксономическое положение вызывает значительные разногласия. Придерживаясь точки зрения обоснованности выделения семейств Сверчковые Locustellidae Bonaparte, 1854 и Камышевковые Acrocephalidae Salvin, 1882 (Балацкий 1995; Alström *et al.* 2011; Arbabi *et al.* 2014; и др.), считаем необходимым отнесение его к первому из них. Это связано с наличием у японского сверчка детерминированной вокализации, эмбрионального пуха с отсутствием пигментации кожи у птенцов, а также общим характером брачных демонстраций и рядом морфологических и поведенческих признаков: строение хвоста, более выраженная скрытность (исключая брачные демонстрации самцов) и т.д. Исходя из этого, широко используемое для него в отечественной литературе русское название «японская камышевка» (Степанян 1978; 1990; 2003; Глущенко 1981; Бёме и др. 1998; Красная книга… 2001,

2005; Арлотт, Храбрый 2009; и др.) мы считаем не корректным.

Данный вид первоначально был описан в составе рода *Megalurus* Horsfield, 1821 (типовой вид *Megalurus palustris)*, где во многих публикациях он и продолжает оставаться (Нечаев 1998; Степанян 2003; Brazil 2009; и др.). В других случаях его нередко переводят в род *Locustella* Kaup, 1829 (Коблик и др. 2006; Коблик, Архипов 2014; MacKinnon, Phillips 2000; Drovetski *et al.* 2004; Alström *et al.* 2011; Check-List… 2012; Takahashi 2013; и др.). Помимо этого, упомянем, что обитающий в Приморском крае материковый подвид японского сверчка был описан как *Lusciniola pryeri sinensis* Witherby, 1912.

Нет сомнения в том, что японский сверчок по птенцовым признакам близок к видам рода *Locustella*, куда его относят и согласно комплексным молекулярно-биологическим исследованиям (Alström *et al.* 2011). Но он отличается от последних полигинией в брачных отношениях, особенностям брачных демонстраций (пение в полёте более характерно, чем пение, сидя на стеблях трав), а также по целому ряду других признаков, в частности, оологических (мелкие размеры и отсутствие окраски на скорлупе яиц), нидологических (строение гнезда). В отличие от видов рода *Locustella*, он более устойчив к сравнительно низким температурам и может оставаться в ряде мест размножения на зимовку, в целом не являясь дальним мигрантом. В связи с этим японский сверчок, вероятно, заслуживает отдельного родового статуса (судя по всему, это будет монотипический род), но до получения дополнительных сведений и их сопоставления со всеми имеющимися по этому вопросу литературными данными, наиболее приемлемым вариантом его размещения в системе птиц, хотя в некоторой степени и условно, является род *Locustella* Kaup, 1829.

Японский сверчок – редкий, локально распространённый вид Восточной Азии, внесённый в Красный список МСОП-2014, а также в Красные книги России (2001) и Приморского края (2005). В Японии с последней четверти XX столетия отмечен определённый рост численности этого вида (Takahashi *et al.* 2010). Основным негативным фактором, сдерживающим возможный рост его численности в южной половине Приморского края, являются травяные палы, борьба с которыми здесь практически не ведётся.

Весьма важным подспорьем в его сохранении может стать включение части урочища Туманган (как минимум в рамках номинально существовавшего здесь Хасанского природного парка) в состав Дальневосточного государственного природного биосферного заповедника. Границы заповедника непосредственно примыкают к этой территории, а его ближайший кордон (на мысе островок Фальшивый) находится примерно в 2 км от места нахождения обнаруженного в 2014 году гнездового поселения японского сверчка.

Литература

Арлотт Н., Храбрый В. 2009. *Птицы России: справочник-определитель*. СПб.: 1-446.

Балацкий Н.Н. 1995. Ревизия семейства Sylviidae (Passeriformes, Aves) в Северной Палеарктике // *Рус. орнитол. журн.* **4**, 1/2: 33-44.

Бёме Р.Л., Динец В.Л., Флинт В.Е., Черенков А.Е. 1998. *Птицы. Энциклопедия природы России*. М.: 1-432.

Глущенко Ю.Н. 1981. К фауне гнездящихся птиц Приханкайской низменности // *Редкие птицы Дальнего Востока*. Владивосток: 25-33.

Глущенко Ю.Н., Коробов Д.В. 2014. Японский сверчок *Megalurus pryeri* гнездится в Приморском крае // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1052): 2987-2991.

Коблик Е.А., Архипов В.Ю. 2014. Фауна птиц Северной Евразии в границах бывшего СССР: список видов // *Зоологические исследования* **14**: 1-171.

Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. *Список птиц Российской Федерации*. М.: 1-256.

Красная книга Приморского края. Животные. 2005. Владивосток: 1-408.

Красная книга Российской Федерации (животные). 2001. М: 1-860.

Нечаев В.А. 1998. *Список птиц Приморского края*. Владивосток: 1-44.

Степанян Л.С. 1978. *Состав и распределение птиц фауны СССР: Воробьинообразные – Passeriformes*. М.: 1-391.

Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-727.

Степанян Л.С. 2003. *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области)*. М.: 1-808.

Alström, P., Fregin S., Norman J.A., Ericson P.G.P., Christidis L., Olsson U. 2011. Multilocus analysis of a taxonomically densely sampled dataset reveal extensive non-monophyly in the avian family Locustellidae // *Mol. Phylogenet. Evol*. **58**: 513-526.

Arbabi, T., Gonzalez J., Wink M. 2014. A Re-evaluation of phylogenetic relationships within Reed Warblers (Aves: Acrocephalidae) based on eight molecular loci and ISSR profiles // *Mol. Phylogenet. Evol*. **78**: 304-313.

Brazil M.A. 2009. *Birds of East Asia*. London: 1-528.

Check-List of Japanese Birds. 2012. 7th Revised Edition. Ornithological Society of Japan: 1-439.

Drovetski S.V., Zink R.M., Fadeev I.V., Nesterov E.V., Koblik E.A., Red'kin Y.A., Rohwer S. 2004. Mitochondrial phylogeny of Locustella and related genera // *J. Avian Biol*. **35**: 105-110.

MacKinnon J., Phillips R. 2000. *A Field Guide to the Birds of China*. Oxford Univ. Press: 1-571.

Nishide T. 1975. Survey of Japanese Marsh Warbler *Megalurus pryeri* in Hachirogata reclaimed land, Akita Pref. 1. Habitat distribution and breeding // *J. Yamashina Inst. Ornithol*. **7**: 681-696.

Takahashi M. 2013. *Population dynamics and breeding habitat selection in the Japanese Marsh Warbler Locustella pryeri: Identification of selection factors at multiple spatial scales*. Doctoral thesis. Rikkyo University.

Takahashi M., Aoki S., Kamioki M., Sugiura T., Ueda K. 2013. Nest types and microhabitat characteristics of the Japanese Marsh Warbler *Locustella pryeri* // *Ornithol. Sci*. **12**: 3-13.

Takahashi M., Miya A., Tsumagari T., Furukawa H. 2010. Status and habitat of the Japanese marsh warbler at Hotoke-numa wetland in 2007-2009 // *Ann. Rep. Oosekka-land* **2**: 10-16.

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск ***1192****: 3424-3425*

Поручейник *Tringa stagnatilis* поедает сеголетка озёрной лягушки *Rana ridibunda*

Н.Н.Березовиков

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

Поступила в редакцию 27 сентября 2015

В одном из мелководных заливов Малого Аральского моря вдоль Кок-Аральской дамбы (46°05'23.1" с.ш., 60°25'51.47.0" в.д.) 27 августа 2015 в 14 ч 40 мин – 15 ч 35 мин мной проводился учёт водно-болотных птиц. В зрительную трубу на мелководьях наблюдались и подсчитывались круглоносые плавунчики *Phalaropus lobatus*, турухтаны *Philomachus pugnax*, ходулочники *Himantopus himantopus*, фифи *Tringa glareola*, а на кочковатом берегу – чибисы *Vanellus vanellus* и луговые тиркушки *Glareola pratincola*. На илистом островке моё внимание привлёк кормящийся среди мелкой осоки поручейник *Tringa stagnatilis*, который после нескольких торопливых клевков схватил клювом небольшого сеголетка озёрной лягушки *Rana ridibunda*, попытался его заглотить, но выронил. Тут же подобрав его и захватив в клюв головой вперёд, принялся вновь заглатывать, вскидывая головой вверх и совершая глотательные движения. Добыча была явно слишком крупной, но, тем не менее, кулик после многократных усилий проглотил её.

Известно, что поручейники питаются водными насекомыми: жуками, клопами, личинками мух, а также моллюсками (Гладков 1951; Козлова 1961; Долгушин 1962). Некоторые улиты, в частности большой улит *T. nebularia*, черныш *T. ochropus*, фифи *T. glareola*, щёголь *T. erythropus*, травник *T. totanus*, перевозчик *Actitis hypoleucos* охотно ловят мелкую рыбу (Зарудный 1888; Гладков 1951; Захидов, Мекленбурцев 1969; Резанов 1976, 2012; Костин 1983; Митропольский и др. 1990). Однако случаев поедания куликами земноводных в отечественной литературе приводится исключительно мало. Так, имеются сведения, что в желудках чернышей, добытых на рыбных прудах у Ташкента, находили головастиков и сеголетков озёрной лягушки (Крестьянинов 1956). Не исключено, что кормление лягушатами у куликов рода *Tringa* есть следствие существующей среди них ихтиофагии.

Литература

Гладков Н.А. 1951. Отряд кулики Limicolae или Charadriiformes // *Птицы Советского Союза*. М., **3**: 3-372.

Долгушин И.А. 1962. Отряд Кулики – Limicolae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **2**: 40-254.

Зарудный Н.А. 1888. Орнитологическая фауна Оренбургского края // *Зап. Акад. наук* **57** (1): 1-338.

Захидов Т.З., Мекленбурцев Р.Н. 1969. *Природа и животный мир Средней Азии. Позвоночные животные*. Ташкент, **1**: 1-427.

Козлова Е.В. 1961. *Ржанкообразные. Подотряд Кулики*. М.; Л.: 1-501 (Фауна СССР. Птицы. Т. 2. Вып. 1. Ч. 1).

Костин Ю.В. 1983. *Птицы Крыма*. М.: 1-240.

Крестьянинов В.Д. 1956. Биология озёрной лягушки и её значение в прудовом рыбном хозяйстве // *Тр. Ин-та зоол. и паразитол. УзССР* **5**: 3-46.

Митропольский О.В., Фоттелер Э.Р., Третьяков Г.П. 1990. Отряд Ржанкообразные Charadriiformes // *Птицы Узбекистана*. Ташкент, **2**: 17-125.

Резанов А.Г. 1976. Необычный способ охоты травника (*Tringa totanus* L.) // *Фауна и экология позвоночных животных*. М.: 98-101.

Резанов А.Г. 2012. Добывание рыбы палеарктическими улитами Tringinae // *Рус. орнитол. журн.* **21** (757): 1103-1111.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1192**: 3425-3427*

Встреча сибирского горного вьюрка *Leucosticte arctoa brunneonucha* на острове Беринга (Командорские острова)

Д.В.Пилипенко

Дмитрий Владимирович Пилипенко. ФГБУ Государственный природный биосферный заповедник «Командорский» им. С.В.Маракова, село Никольское, Алеутский район, Камчатский край, Россия. E-mail: pilipenko.dv@mail.ru

Поступила в редакцию 23 сентября 2015

Ареал сибирского горного вьюрка *Leucosticte arctoa brunneonucha* (J.F.Brandt, 1842) в его восточной части ограничивается Чукотским полуостровом, побережьем Берингова моря и Камчаткой (Степанян 1990), далее на востоке уже встречается американский горный вьюрок *Leucosticte tephrocotis maxima* Brooks, 1915, который, собственно говоря, и гнездится на Командорских островах (рис. 1).

Зимой 2014/15 года, а именно 20 февраля, на острове Беринга в окрестностях села Никольское на территории заброшенной зверофермы, где сохранились остатки вольер и другие в основном деревянные строения, была встречена группа вьюрков из 8 особей, из которых один оказался самцом сибирского горного вьюрка. Следует заметить, что здесь горные вьюрки отмечались нами довольно часто группами от 4 до 8 особей, но только в этот день при хорошей погоде нам удалось рассмотреть детально всю группу и сделать серию снимков (рис. 1 и 2).

Рис. 1. Американский горный вьюрок *Leucosticte tephrocotis maxima* Brooks, 1915.
Село Никольское, остров Беринга, Командорские острова. 20 февраля 2015. Фото автора.

Рис. 2. Сибирский горный вьюрок *Leucosticte arctoa brunneonucha* (Brandt, 1842).
Село Никольское, остров Беринга, Командорские острова. 20 февраля 2015. Фото автора.

Это первая регистрация сибирского горного вьюрка на Командорских островах, что наглядно демонстрирует возможности залёта сюда птиц из соседних территорий.

Литература

Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-728.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1192**: 3427-3428*

Новая гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea* в Ропше (Ломоносовский район, Ленинградская область)

С.В.Меньшикова

Светлана Валерьевна Меньшикова. Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия. E-mail: sv_menshikova@mail.ru

Поступила в редакцию 26 сентября 2015

Водоплавающие и околоводные птицы Ропшинских прудов специально изучались в 1992-2004 годах (Меньшикова 2005). В указанной статье приведено и подробное описание этой местности. В те годы серые цапли *Ardea cinerea* регулярно наблюдались на ропшинской системе прудов с весны до осени. Появлялись со второй половины апреля, встречались по 5-10 особей, но с августа их число заметно увеличивалось. Так, 21 сентября 2002 на всех прудах держалось не менее 60 цапель. Однако тогда серые цапли здесь не гнездились.

25 мая 2015 в Ропше, недалеко от дворца, около большого паркового пруда я нашла гнездовую колонию серых цапель. Всего в ней 10 гнёзд. Все гнёзда располагались на елях на высоте 12-15 м. В трёх из них можно было видеть насиживающих кладки птиц. При нашем приближении птицы начали издавать негромкие сигналы, что и помогло обнаружить гнёзда. 25 июня цапли активно кормили птенцов. В колонии крик стоял такой, что казалось, все окрестности знают о существовании этой колонии. Однако уже в 100 м птиц не было слышно. 10 июля цапель в колонии уже не было. Об успешности размножения ничего сказать не могу. Были хорошо видны только три гнезда (что в них происходит). Но под всеми десятью деревьями, на которых находились гнёзда, трава была «сожжена» помётом. Судя по состоянию растительности под этими елями, колония серых цапель в Ропше возникла совсем недавно – если не в 2015, то не ранее 2014 года.

Находка дополняет известные места расположения серой цапли в Ленинградской области (Ильинский, Мильто 2011) – на восточном берегу озера Врево в окрестностях деревни Заорешье (Лужский район),

на восточном берегу реки Наровы между деревнями Переволок и Кукин Берег (Сланцевский район), временная небольшая колония в окрестностях Синявино в Южном Приладожье. Ещё одна колония была найдена в пойме Волхова между его правыми притоками Пчевжей и Оскуей, уже в границах Чудовского района Новгородской области (Сорокина, Ликсакова 2013).

Литература

Ильинский И.В., Мильто К.Д. 2011. О гнездовании серой цапли *Ardea cinerea* в Ленинградской области // *Рус. орнитол. журн.* **20** (708): 2366-2368.

Меньшикова С.В. 2005. Водоплавающие и околоводные птицы Ропшинских прудов (Ленинградская область) // *Рус. орнитол. журн.* **14** (284): 291-309.

Сорокина И.А., Ликсакова Н.С. 2013. Гнездовая колония серой цапли *Ardea cinerea* в пойме Волхова между реками Оскуя и Пчевжа // *Рус. орнитол. журн.* **22** (874): 1170-1171.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск **1192**: 3428-3429*

Средний пёстрый дятел *Dendrocopos medius* в Малоярославецком районе Калужской области

В.Г.Прохоров

Виталий Геннадьевич Прохоров. Союз Охраны Птиц России. Орнитологическая станция, деревня Курдюковка, Малоярославецкий район, Калужская область, Россия. E-mail: pvg.58@rambler.ru

Поступила в редакцию 28 марта 2015

В окрестностях орнитологической станции в деревне Курдюковка (Малоярославецкий район, Калужская область) в 2007 и 2010 годах трижды регистрировали среднего пёстрого дятла *Dendrocopos medius*. Однако в итоговую статью по орнитологическим наблюдениям за 2007 год данные по нему включены не были (Прохоров 2013), поскольку тогда были сомнения в правильности определения вида. В 2010 году предположения о наличии среднего дятла в данном районе исследований подтвердились полностью.

Первый случай наблюдения среднего пёстрого дятла относится к 4 января 2007. Одиночная птица, определённая нами как самка, отмечена около биостанции среди небольшой группы деревьев. Следующий раз средний дятел отмечен 23 июня 2007 около пруда за деревней Букрино. На этот раз птица была определена как самец. Очень хорошо среднего пёстрого дятла удалось рассмотреть 20 ноября 2010 недалеко от биостанции. Самец держался на высоких деревьях в конце поля. В

этой местности среди деревьев, кроме дуба, значительно присутствие осины, а также много усыхающих деревьев.

Средний пёстрый дятел в Калужской области регистрируется редко. Однако в последние годы частота встреч увеличилась. Есть данные о наблюдении *D. medius* с 26 декабря 2009 по 9 января 2010 в Тарусском районе на турбазе «Ёлочка», когда средний дятел «крутился на дубах (иногда липах) около и на кормушке турбазы» (Е.Калинин). В районе Обнинска средний пёстрый дятел отмечен 17 января 2011 за ДК ФЭИ (А.Вахлаков), 28 марта 2011 в «старом городе» (А.Вахлаков), 8 октября на Мирном и 23 ноября 2011 на кормушке (А.Вахлаков). В 2009 году один средний пёстрый дятел токовал 4 мая в пойме Дубенки, на территории заповедника «Калужские засеки» (Архипов 2009).

Литература

Архипов В.Ю. 2009. Наблюдения редких видов птиц в заповеднике «Калужские засеки» // *Рус. орнитол. журн.* **18** (530): 2127-2129.

Вахлаков Александр. 2011. Сообщение от 17 января 2011 8:00 pm на форуме: Природа Обнинска – хороший форум! Тема: Редкие встречи. http://obninsknature.goodforum.net/t5-topic

Вахлаков Александр. 2011. Сообщение от 5 апреля 2011 8:33 am на форуме: Природа Обнинска – хороший форум! Тема: Редкие встречи. http://obninsknature.goodforum.net/t5-topic

Вахлаков Александр. 2011. Сообщение от 9 октября 2011 6:38 am на форуме: Природа Обнинска – хороший форум! Тема: Редкие встречи. http://obninsknature.goodforum.net/t5-topic

Калинин Егор. 2010. Сообщение на форуме: от 24 Января 2010 10:18:00. http://www.rbcu.ru/forum/forum19/topic1672/

Прохоров В.Г. 2013. Орнитологические находки на юге Малоярославецкого района Калужской области в 2007 году // *Актуальные проблемы современной науки* 3: 269-271.