ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2016
XXV



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1296
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XXV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2016 № 1296

СОДЕРЖАНИЕ

2065-2084 Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия. К.Е.МИХАЙЛОВ

2085-2091 Динамика ареала белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* и изменения в её территориальном размещении в Восточном Казахстане в XX – начале XXI веков. Н.Н.БЕРЕЗОВИКОВ, А.С.ФЕЛЬДМАН

2091-2097 Особенности отлова и кольцевания птиц в осенне-зимние периоды 2014-2016 годов в «Кицканском лесу» (Приднестровье). А.А.ТИЩЕНКОВ, В.И.ПЕРШИНА, Е.С.СТАХУРСКАЯ, Н.А.РОМАНОВИЧ, О.С.ШИРИНСКАЯ, А.А.АПТЕКОВ, Д.В.МЕДВЕДЕНКО

2098-2099 Миграции пеганки *Tadorna tadorna* в центральном Казахстане. Н.Н.АНДРУСЕНКО

2099-2101 Факторы, лимитирующие численность чешуйчатого крохаля *Mergus squamatus*, и рекомендации по охране этого вида. Н.П.КОЛОМИЙЦЕВ

Редактор и издатель А.В.Бардин

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

© Русский орнитологический журнал, 2016
Дата опубликования: 20 мая 2016

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Volume XXV
Express-issue

2016 № 1296

CONTENTS

2065-2084 Non-congruence of morphogenesis and ecogenesis in the evolution of birds and its consequences. K.E.MIKHAILOV

2085-2091 The dynamics of range of the white-winged tern *Chlidonias leucopterus* and changes in its territorial distribution in the East Kazakhstan region in the XX century – the beginning of XXI century. N.N.BEREZOVIKOV, A.S.FELDMAN

2091-2097 Features of the catching and banding of birds during the autumn-winter periods 2014-2016 in Kitzkany forest, Dniester Region. A.A.TISCHENKOV, V.I.PEPSHINA, E.S.STAHURSKA, N.A.ROMANOVICH, O.S.SHIRINSKA, A.A.APTEKOV, D.V.MEDVEDENKO

2098-2099 Migrations of the common shelduck *Tadorna tadorna* in central Kazakhstan. N.N.ANDRUSENKO

2099-2101 Factors limiting the number of the scaly merganser *Mergus squamatus*, and recommendations for its protection. N.P.KOLOMIYTSEV

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2016

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск **1296**: 2065-2084*

Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия

К.Е.Михайлов

Второе издание. Первая публикация в 2015[*]

«Наука совершает самоубийство,
когда превращается в догму»
Т.Г. Хаксли

История науки, как древо ветвления конкурирующих воззрений («социальных традиций» мышления, складывающихся в конкретных социумах в конкретное время – см.: Дюркгейм 1980; Шишкин 2010), тесно связана с конкретными смыслами базовых терминов и понятий, определяющих основание учения (Налимов 1979; Noble 2015). На этом основании, как на матрице, вырастает вся парадигма учения, с его разнообразными речевыми оборотами, «правилами» и «моделями». Все эти компоненты учения могут формировать внешне стройное здание, будучи лексически хорошо увязаны друг с другом через саму практику их частого совместного употребления (что порождает ощущение комфорта у обучаемого субъекта), и в то же время быть нефункциональными, т.е. лишёнными объяснительной силы и предсказательности в отношении многих фактов (не обладают «экологической валидностью» по выражению У.Найссера, 1981): многое складно описывают, но мало что объясняют по существу в плане причинно-следственных связей и операционных механизмов становления явления. В прежние времена такие «конструкции» довольно точно именовались теоретическими фикциями.

«Априорная вероятность» понимания смысла базовых понятий «создаёт вход в систему восприятия читаемого текста» (Налимов 1979, с. 79) и шире, в систему осмысленного восприятия («опознания ситуации») всей сети фактов конкретной предметной области. Говоря проще, базовые понятия любого воззрения, став метаубеждениями исследователя, выступают теми «зелёными очками» (семантическими фильтрами), сквозь которые он смотрит на разнообразные эмпирические факты, автоматически придавая им вполне конкретный смысл, который, как ему часто кажется, естественным образом вытекает из самого сочетания фактов. На самом деле опознание узора фактов в каком-то конкретном объединяющем их смысле полностью зависит от «ожиданий» и

[*] Михайлов К.Е. 2015. Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их нетождественность и её последствия // *14-я Международ. орнитол. конф. Сев. Евразии. 2. Доклады*. Алматы: 181-204.

«предвосхищений», своего рода смысловых образов-полуфабрикатов, сформированных под влиянием обобщений из предыдущего опыта (о «перцептивных установках» и «перцептивных циклах» в мышлении и восприятии действительности – см.: Найссер 1981). Объединяющий факты смысл базовых понятий и целых фразеологических оборотов конкретного учения часто вообще не имеет содержания за границами языка данного учения (см. примеры в: Шишкин 2010, с. 7-8).

Большая проблема здесь в том, что ведущий смысл базовых понятий, задающий смысловой контекст значениям всех частных терминов и всей фразеологии учения, изначально задаётся в виде метафор (другого пути нет в развитии языка естественных наук – Налимов 1979), и многое зависит от того, насколько корректно и осторожно произведено заимствование понятий, ставших базовыми для учения. Вводящий в фундамент учения новое понятие нередко сам хорошо чувствует границы и особый переносный смысл употребления этого понятия в новой для него среде фактов и новой языковой среде. Однако ощущение этих границ всё более и более теряется у новых поколений адептов учения, незнакомых с другими взглядами и изначально воспринимающих данные понятия в их особом «узком» смысле, как конечную истину и единственный правильный «фильтр» в опознании конфигурации фактов. Учение превращается в догму, а его базовые термины и понятия всё более и более вырождаются, т.е. утрачивают лексическую чёткость и точность своих смысловых значений применительно к конкретным реальным ситуациям (конфигурациям фактов). Парадигма учения становится всё более расплывчатой и всё более оторванной от фактической основы, всё более живущей как бы своей собственной «фразеологической жизнью», в рамках которой порождаются разные отвлечённые словесные конструкции («гипотезы»), бессодержательные на языке фактов, поскольку опираются на уже вырожденные по смыслу базовые понятия.

Например, неудачным базовым сравнением у Ч.Дарвина (1898), по мнению Н.Я.Данилевского (1885), было уподобление процессов переживания наиболее приспособленных, идущих в природе на больших массивах особей, искусственному отбору, где главное, как считал Данилевский (эрудит-полиглот по фактическому материалу селекции), не в подборе производителей, а в ограничении скрещиваний как таковом (благодаря чему разрушается сложившаяся структура наследственности и «высвобождается» изменчивость; в самих же чистых, или инбредных линиях, отбор, как известно, не эффективен). К тому же естественный отбор (как абстракция суммарной вероятностной оценки организма средой), как указывал Данилевский, может оценивать исключительно текущее состояние и не способен предвидеть будущие состояния признаков, ради которых заводчик-селекционер, обладая прак-

тическими знаниями о направленности изменчивости в поколениях, оставляет форму с ещё «маловразумительными» отклонениями. Некорректное сравнение на уровне ключевого для учения образа, даже неудачный акцент в уподоблении смысла разных явлений, как и смещение смысла понятий в процессе перевода на другие языки, привели, по мнению Данилевского, к серьёзным разночтениям в понимании базовых положений учения Дарвина. Наиболее точным по сохранению смысла понятий оригинала (этот смысл, впрочем, также менялся от первого к шестому изданию «Происхождения видов...»; см. там же) Данилевский считал перевод на русский язык К.А.Тимирязева, наихудшим же – перевод на немецкий Э.Г.Геккеля.

Наиболее резкое уклонение в смысловых значениях базовых понятий учения Дарвина связано с именем А.Вейсмана, который перенёс действие отбора с организма в клетку и стал представлять эволюцию всё более как пред-отбор хромосомных детерминантов половых клеток, а сам отбор – как «сито для мутаций». Из этих представлений, несмотря на многочисленные оговорки, поправки и «оправдания», и даже ссылки на работы К.Х.Уоддингтона и Р.Гольдшмидта (см. например, в: Майр 1968), по сути и выросло современное обиходное «генетическое мышление» и видение организма как мозаики признаков (Шишкин 1988а, 2010). В молекулярную эпоху развития взглядов на «синтез дарвинизма и генетики», оформившихся под именем неодарвинизма, некорректные и в ряде случаев откровенно антропоморфные понятия-клише и целые обороты речи стали появляться с нарастающей быстротой («программа развития», «поток генов», «борьба генов», «генетический груз», «размывание генотипа» и т.д. (Шишкин 1988а; Noble 2015). Как писал К.Х.Уоддингтон (1970а, с. 26; курсив здесь и далее наш – *К.М.*) *«современный ортодоксальный дарвинизм, используя ту же фразеологию, изменил смысл почти всех слов, так что в результате получилось нечто, существенно отличающееся от представлений, развивавшихся Дарвином».* Смещение и резкое сужение смысловых значений в употреблении базовых понятий эволюционного учения Дарвина, прежде всего сложного понятия «наследственность», увели неодарвинизм далеко от той фактической реальности, с которой постоянно соприкасается эмбриолог, зоолог, палеонтолог (Шишкин 1988а,б; см. рис. 1). Причём это верно как в отношении понимания морфогенеза, т.е. самой «механики развития» формы, так и экогенеза, т.е. причинной трактовки событий исторической эко-географии у подвижных биологических форм с высокоразвитой психикой (нервной системой, нейробиологией), способных быстро оптимизировать свои отношения с частными условиями среды обитания через пластичное поведение на уровне малых групп (Михайлов 2003). Рассмотрим подробнее второй аспект обозначенной проблемы.

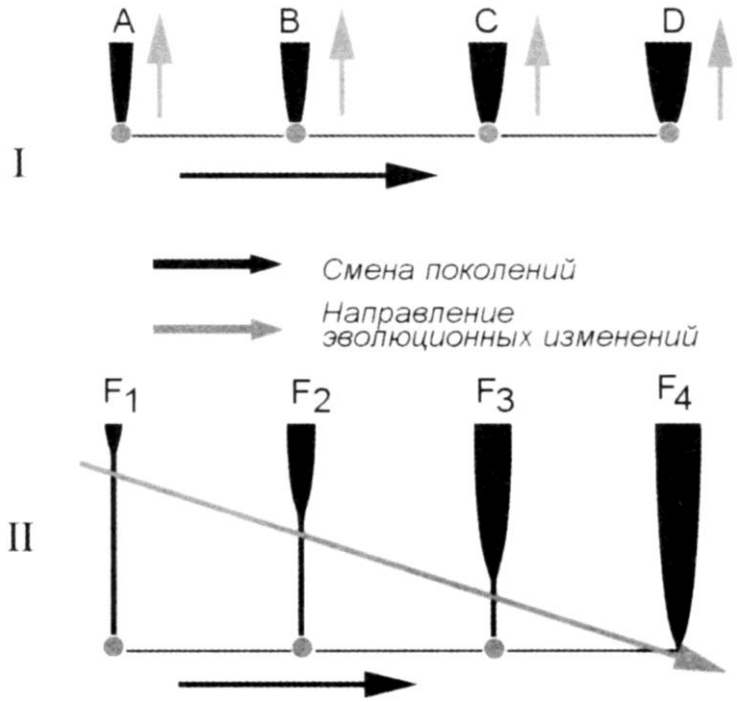


Рис. 1. Механизм перестройки онтогенеза в двух разных эволюционных теориях, версиях селекционизма (по: Шишкин 2010).
I – в СТЭ (синтетической, или «генетической» теории эволюции): элементарное эволюционное событие равнозначно «мутации» в зародышевой клетке и реализуется в ходе одного поколения (онтогенетического цикла). II – в ЭТЭ (эпигенетической теории эволюции): элементарное новшество возникает через стабилизацию развития неустойчивых уклонений морфогенеза в череде поколений; эта стабилизация распространяется в поколениях «сверху вниз», от взрослой стадии к зародышевой клетке. A-D – поколения (онтогенетические циклы), связанные с появлением последовательных эволюционных изменений (в СТЭ); F_1-F_4 – этапы становления (погружения в онтогенез) одного эволюционного изменения (в ЭТЭ).

Динамичная эко-география и социальная эволюция у птиц

Принципиальное наличие у птиц механизма быстрой и активной «краткосрочной адаптации» на уровне социумов не вызывает сомнений. Вся «экология вида» у птиц в реальном жизненном цикле предстаёт как «поведенческая экология», где суть приспособления сводится к изменениям в ориентировочно-поисковом поведении, или точнее, акцентируя внимание на всей нейробиологической «подложке» поведения, включая когнитивные процессы в широком понимании – на ориентировочно-поисковых реакциях (изменение стереотипа «опознания ситуации» – Михайлов 1992). В конечном счёте, «на выходе» это приводит к видимым нами изменениям предпочтений (биотопа, микростации, кормовых объектов и «механики» кормления; параметров социальности, территориальности и т.д.), идущих от особей (поведенческий оппортунизм) к их малым группам (социальные традиции) и, наконец, большим группам («видовые стереотипы поведения» с возможной «редакцией» в настройках контролирующих реакций сигнальных нейронных сетей). Этот механизм хорошо читается в различных динамичных явлениях эко-географии видов и подвидов у птиц: 1) высокой подвижности ареалов на исторической шкале времени; в частно-

сти, как результат быстрых и активных процессов расселения и исчезновения популяций и слагающих их социумов; 2) изменчивости биотопических предпочтений и форм избегания конкуренции в пределах ареалов; 3) быстрого обособления малых групп как особых экоморф и социоморф с полной либо частичной репродуктивной изоляцией (т.е. по сути, как морфологически немаркированных для нас «майровских» биологических видов – Михайлов 2003).

Быстрая и адекватная частным особенностям изменчивой среды обитания коррекция поведения – на уровне малых групп особей – является гибким механизмом оптимизации бюджета времени и энергии (на шкале суток, недель, месяцев – суть приспособленности формы), механизмом на порядок более эффективным в целом, чем долговременные малые изменения в морфологии. Способность к быстрому и адекватному изменению поведения (т.е. переводу «полезных» нетипичных реакций особей в новые стереотипы поведения больших групп) только и может объяснить всю реальную сложность и динамичность эко-географических событий у птиц на исторической шкале времени, которая, в целом, недооценивалась в предыдущие столетия. Быстрые изменения поведения (в том числе сроков передвижений и гнездования) – в контексте изменения сигнальной среды, провоцирующей эти изменения – объясняют и все начальные проявления обособления группы, связанные с установлением социальной репродуктивной изоляции. По сути, весь экогенез, т.е. все средово-адаптивные аспекты дифференциации околовидовых форм, вынесен у птиц на этаж социальной эволюции, которая не тождественна по механизмам наследования и скорости процессов собственно биологической эволюции (морфогенезу).

Механизм изменения поведения на основе высоко развитой психики (важнейший ароморфоз у высших позвоночных) – это механизм более совершенный в плане адаптации к изменчивой среде обитания (на порядок более быстрый, пластичный и точный – «целенаправленный»), чем долговременные небольшие изменения морфогенеза (в морфологии, физиологии, биохимии). Это утверждение можно назвать очевидным на уровне простого здравого смысла, если со всей ответственностью относиться к таким фактически обоснованным положениям эволюционного учения, как то, что «отбор черпает воду решетом», т.е. даже при очевидной средовой ценности новых малых изменений у единичных особей отбору очень тяжело сломить старую структуру наследственности формы, как скоррелированное, подогнанное в деталях синхронное развитие частей единого целого – Данилевский 1885; Шмальгаузен 1982; Шишкин 1988а, 2010; иными словами – развитие канализовано, морфогенез инертен в череде поколений; см. ниже). Собственно дарвиновский отбор (на целесообразное условиям среды

изменение формы) не то чтобы проигрывает, а ему «не за что зацепиться». Механизм приспособления на основе пластичного поведения (в масштабах социумов) всегда действует с опережением.

Признание реальности этажа социальной эволюции у высших позвоночных и высокой динамичности эко-географических событий (расселение и исчезновение популяций, рас, видов), значительно меняет само наше видение не только истории ареалов и всей «механики» видообразования у птиц, но и отношение к постулату о неполноте их околовидовой систематики при попытке описать таковую простым тандемом понятий «вид–подвид», в том их смысловом значении, которое сложилось в контексте СТЭ и ФТЭ (синтетической и филогенетической теорий эволюции – см. сравнение в: Михайлов 2003) и в единой плоскости анализа, куда суммируются изменения «генетики», физиологии, морфологии и поведения как конгруэнтные (равнозначные, равноскоростные, синхронные) составляющие долговременного процесса адаптации. Именно это, казалось бы, естественное допущение противоречит наблюдаемым фактам и является примером неявных заблуждений, автоматически вырастающих в поле обиходного «генетического мышления» из-за абсолютизации генетической изменчивости как некоей записанной в цепочке ДНК «программы развития» формы, адаптивной во всех её аспектах, включая поведение. Это допущение деформирует всё понимание сложности взаимоотношений со средой обитания у животных с высокоразвитой психикой (сложными и пластичными формами поведения) и делает нас как бы намеренно слепыми в опознании множества простых реальных фактов из области поведенческой экологии и эко-географии птиц. Между тем сами молекулярные биологи, изучающие сложные процессы регуляции и дифференциации клеток, уже уверенно избавляются от ложного посыла абсолютизации генетической изменчивости как синонима наследственности: *«В науке был такой период, когда в ней безгранично господствовало ортодоксальное мнение, что единственное, что заслуживает внимания и имеет значение, это сценарий ДНК, т.е. «генетическая наследственность». В главах 1 и 2 мы показали, что это убеждение ошибочно...»* (Кэри 2012, с. 50).

Если говорить о социальном аспекте видообразования, то в контексте вышесказанного нужно изначально допустить, что репродуктивно изолированные социо-экоморфы (как синантропные экоморфы у чёрного дрозда, большой синицы, вяхиря) не являются исключительным явлением и, возможно, широко распространены в мире птиц. Просто мы обращаем внимание на такие группировки лишь тогда, когда замечаем хотя бы слабые морфологические отличия, которые, однако, как правило, не играют роли в различении «чужих» и «своих» особей у самих птиц и не наделены какой-либо экологической целесообразно-

стью. В то же время скрытые особенности фенотипа (например, параметры реактивности психики), по которым группировки принципиально отличаются «на выходе», т.е. в поведении и поведенческой экологии, нам не видны и выявляются только специальными трудоёмкими исследованиями. К тому же у нас нет разработанного языка для обозначения и классификации этих различий, что никак не способствует их опознаванию в природе.

Так или иначе, но факт остаётся фактом: эти феномены (социоморфы и экоморфы), несмотря на соответствие базовому критерию вида в СТЭ (Майр 1968), не встраиваются в одноплоскостную систему классификации видов и подвидов. Выход, однако, не в игнорировании этих интереснейших эко-, социо- и даже нейро-феноменов (что неизбежно, если им не находится места в системе), а в осознании того, что единая плоскость классификации, унаследованная ещё со времён Линнея, недостаточна (слишком проста) для адекватного описания процесса видообразования у животных, где сложно взаимодействуют разноскоростные процессы морфогенеза и социогенеза. Само видение этого процесса сквозь призму одного слоя линейно соподчинённых «генетических» и «морфологических» видов и подвидов не может не трактоваться как заведомое упрощение реальной ситуации (см. рис. 2 в: Михайлов 2003).

Организм как целое и морфогенез как котёл компенсаторных механизмов устойчивого развития

Обратной стороной медали рассматриваемой проблемы является следующая постановка вопроса. Если эволюцией создан – в виде высокоразвитой психики и сложного пластичного поведения (ароморфоз) – механизм быстрого и активного контроля над сообразностью биологической организации с частными условиями среды обитания, то чем тогда объяснить непрекращающиеся в филетических линиях, пусть и гораздо более медленные, изменения в ходе морфогенеза? И какие внутренние и внешние причины выступают мотивами взрывной морфологической диверсификации видов, скажем, на островах? Наше понимание причинной основы малых изменений в морфологии важно и потому, что эти признаки в основном и маркируют, на практике, околовидовые таксоны у высших позвоночных. Ключ к ответу на поставленный вопрос лежит, по нашему убеждению, в понимании целостности морфогенеза (скоррелированности всех процессов развития на его разных стадиях и «этажах»), издавна развиваемому на базе дарвинизма учением об эпигенезе (основателями которого считаются К.Х.Уодцингтон и И.И.Шмальгаузен), в т.ч. в его формализованном варианте, именуемом эпигенетической теорией эволюции (ЭТЭ – Шишкин 1984, 1986, 1988а,б; Shishkin 1992; Шишкин 2010; см. также обстоятельный обзор постулатов СТЭ и ЭТЭ в: Гродницкий 2002).

В самом общем плане суть концепции тривиальна в контексте долгой истории развития учения об эволюции и сводится к тому, что, во-первых, «эволюируют не отдельные признаки сами по себе, а целые организмы» (Шмальгаузен 1982, с. 16) и, во-вторых, «движущие силы индивидуального развития создаются по мере дифференцировки зародыша в результате взаимодействия продуктов этой дифференцировки» (там же, с. 229). Соответственно, живой организм не мыслится как линейное по механике развития производное мозаики неких дискретных детерминантов (зародышевой плазмы, генов и т.д.), свободная рекомбинация которых якобы создаёт всё мыслимое биологическое разнообразие, но как фактически выявляемый всем опытом эмбриологии авторегулируемый процесс канализованного (т.е. резко ограниченного в выборе вариантов на каждой из стадий) развития с фиксированным итогом. Исторически, т.е. в череде поколений, конкретный алгоритм развития создаётся отбором жизнеспособных и «наиболее приспособленных» индивидуумов, *сверху вниз, от фенотипа к зиготе*, через постепенное повышение надёжности осуществления удачного для данных внешних и внутренних условий развития (рис. 1, II; «удачный» означает здесь «в принципе жизнеспособный» и «всё ещё достаточно сообразный частным условиям среды»). Соответственно, как частное от общего, устойчивость признаков фенотипа в череде поколений рассматривается не как свойство передающихся с хроматином независимых дробных единиц (генов), а как выражение выстроенной отбором взаимозависимости частей и скоррелированности процессов в самой системе развития (Шишкин 1988а, с. 174), чему и были посвящены почти все основные обобщающие работы И.И.Шмальгаузена (1940, 1968, 1982 и др.) и К.Х.Уоддингтона (1970; Waddington 1953, 1957 и др.). Изменения в нуклеотидных последовательностях рассматриваются в этих работах и в учении в целом лишь как один из источников разнообразных дискретных уклонений развития, которые (уклонения) неспецифичны по отношению к этим изменениям, т.е. могут быть провоцируемы ими, но не задаются ими как некоей «программой развития». Ключевым для понимания этой схемы взаимоотношений между «изменением генов» и реакцией (ответом) системы развития являются неоднократно повторявшиеся генетические эксперименты Р.Гольдшмидта (R.Goldshmidt – см.: Шишкин 1988а, 2010).

Особо отметим, что учение об эпигенезе всегда развивалось и развивается не как система отвлечённых домыслов и постулатов, а как честное стремление эволюционной науки объяснить весь фактический материал эмбриологии (канализованность, или забуференность эмбриогенеза у всех организмов и дискретно-пороговый характер всех наблюдаемых отклонений) и популяционной генетики (устойчивость нормы и полигенный характер наследования большинства признаков

фенотипа) (Шишкин 1984, 1986, 1988а, 2010). Учение об эпигенезе в целом и в каждом частном аспекте рассмотрения процесса эволюции глубоко диалектично, что и создаёт определённые трудности в плане усвоения парадигмы учения, в сравнении, скажем, с таковой СТЭ. Ключевым положением учения, строго обоснованным всем багажом экспериментальной эмбриологии, является положение о забуференности и канализованности индивидуального развития (онтогенеза). Поэтому уделим этому вопросу особое внимание. Эмбриогенез зарегулирован в отношении его итога, или «цели» развития, несмотря на непрекращающуюся изменчивость хромосомного материала в череде поколений. По свидетельству И.И.Шмальгаузена, вариабельность картины индивидуальных эмбриогенезов, в том числе у птиц, на их ранних стадиях огромна (как отмечал К.Бэр, трудно поверить, что из всех этих эмбрионов разовьются нормальные цыплята), но «различия во времени закладке отдельных органов автоматически сглаживаются в силу закономерностей самого процесса роста» (Шмальгаузен 1982, с. 50; см. там же и в Шишкин, 1988б, 2012 рассмотрение других многочисленных примеров и ссылки на работы эмбриологов).

Образно говоря, осуществление формы в динамике процесса сопротивляется случайной («слишком свободной», «поспешной» и «неточной» в любом смысле адаптивности итога развития) изменчивости «первого этажа», т.е. нуклеотидных последовательностей, без которой, казалось бы, «ничего не могло быть». В этом «сопротивлении» выстраивается отбором в череде поколений более дискретная, более системная (по регуляции) и более инертная изменчивость «верхних этажей» (скрытые уклонения эмбрионального развития – неопределённая изменчивость у Дарвина) вплоть до явной, ещё более дискретной и, главное, наиболее стабильной в поколениях, изменчивости «на выходе» («норма реакции» в виде спектра фиксированных модификаций, или просто «нормальный фенотип» – определённая изменчивость у Дарвина). Транслируя пример К.Х.Уоддингтона с гравием и мостом (1970, с. 109-110), изменчивость в виде уклонений онтогенеза относится к иному порядку сложности, несводимому к исходным условиям в математических моделях «случайного поиска» итога развития на основе подбора мутаций. Даже одиночная молекула белка, как конкретный функциональный феномен в его селективной ценности, обладает «фенотипом», который частично определяется и средой, а не только последовательностью аминокислот в первичной структуре молекулы (Там же, с. 113).

Многое в формообразовательных процессах эмбриогенеза – как на клеточно-тканевом уровне (прежде всего скорость и направление деления клеток, их направленные перемещения, контактное взаимодействие), так и на внутриклеточном (поражающая воображение синхронизация каскадов молекулярного эпиконтроля – Кэри 2012) – может

быть уподоблено таким процессам самоорганизации биологических систем, как создание упорядоченных клеточных макроструктур по принципу «усиления флуктуаций», например, при формирования плодового тела у миксамеб (см. в: Грабовский 1989).

То есть в контексте учения об эпигенезе Шмальгаузена-Уоддингтона **наследственность** – это синоним постоянства формы («нормального фенотипа»), её стабильности в длительной череде поколений. На этой фактической основе только и могли развиваться систематика и биостратиграфия – лучшее подтверждение «эмпиричности» понятия. Поскольку непосредственным источником эволюционных преобразований фактически оказываются не изменения в хромосомном материале, а уклонения процесса эмбрионального развития («уравнение вывода» формы существенно усложняется по своим параметрам), то само учение и производная теория именуются эпигенетическими. Закономерным следствием представлений о целостности развития и последовательности перевода ещё слабо наследуемых уклонений развития (аберраций) в стабильные модификации нового фенотипа, является признание условности разделения изменчивости на наследственную и ненаследственную (Шмальгаузен 1982, с. 216).

Такое понимание наследственности (и самого онтогенеза) звучит парадоксально (дискомфортно) в традиции обиходного генетического мышления (где априорная вероятность смысла понятия «наследственность» резко сужена и смещена в сторону «дискретных носителей информации»), однако (что, возможно, уже парадоксально для части современных молекулярных эпигенетиков) столь же глубоко и системно понимали наследственность все опытные практики-селекционеры и многие учёные биологи второй половины XIX века (см.: Данилевский 1885), так её всегда понимали эмбриологи (см. ссылки на работы П.Г. Светлова в: Шишкин 1988а) и так её понимали, сопротивляясь нарастающей волне абсолютизации значения генетической изменчивости, такие выдающиеся биологи-мыслители (эрудиты в фактическом материале экспериментальной эмбриологии, генетики и сравнительной морфологии), как К.Х.Уоддингтон и И.И.Шмальгаузен.

Не менее парадоксален в рамках генетического мышления и один из наиболее часто цитируемых тезисов И.И.Шмальгаузена (1940, с. 57): *«Не изменения генотипа определяют эволюцию и её направление. Наоборот, эволюция организма определяет изменение его генотипа»*. То есть, поддерживающие целостное устойчивое развитие вариации геномов (в определённом смысле просто не мешающие нормальному развитию!) пассивно оставляются «под шапкой» отбираемого фенотипа, и развитие, в целом, всё более и более игнорирует возрастающую генетическую гетерогенность формы – фактический феномен экспериментальной и популяционной генетики, который К.Х.Уоддингтон назвал

«генетической ассимиляцией» (Waddington 1953, 1957). Отсюда понятно (что принципиально важно для понимания процесса морфологической эволюции и для определения систематиком смысла своей работы), что *конечный фенотип и конкретные состояния развивающегося эмбриона могут быть гораздо старше по времени появления, чем «определяющие их» сейчас наборы вариаций генома.*

Идущая революция во взглядах на молекулярные механизмы контроля над развитием клеток и тканей (см., например: Кэри 2012) *post factum* даёт истинную оценку уклонениям в траекториях развития эволюционной мысли и «упрямству» тех последователей учения Уоддингтона и Шмальгаузена, кто привёл его к формализованному варианту в форме эпигенетической теории эволюции. Если свойства клетки не определяются напрямую заложенной в генах «программой развития» (попросту нет такой программы, ДНК – лишь матрица определённых молекулярных соответствий, в которых нет принципиального отличия, скажем, от матричного копирования решётки во время нарастания слоёв кристалла, что называется эпитаксией), то свойства организма также не определяются ни свойствами генов, ни свойствами каких-либо других самовоспроизводящих себя «кирпичиков» (клеток и т.д.), из которых слагается организм как целое (Шмальгаузен 1982, с. 13). *«Существуют связи, при которых то, что происходит в целом, не выводится из элементов, существующих якобы в виде отдельных кусков, связываемых потом вместе, а напротив, что проявляется в отдельной части этого целого, определяется внутренним структурным законом целого»* (Вертгеймер 1980) .

Лучшим и широко используемым образом морфогенеза как системы развития является визуальная модель эпигенетического ландшафта Уоддингтона, где сеть ветвящихся долин изменчивой глубины соответствует траекториям развития (рис. 2). Уклонение формы возникает как результат дестабилизации системы развития в результате сильных «возмущений», которыми могут выступать как резкие несоответствия со средой обитания, так и сильные сигналы «снизу», например запороговый дисбаланс в состоянии генофонда (вариант «б» в структуре «ландшафта» на рис. 25 в: Шишкин 1988а). Внешние и внутренние причины одного и того же «возмущения» (с одной и той же реакцией на него в системе развития) взаимозаменяемы (что было столь ярко показано в опытах Р.Гольдшимдта с идентичными рядами генокопий и фенокопий, см. в: Шишкин 1988а, 2010), и чем бы они не вызывались (сама система развития их не дифференцирует, её реакция есть суммарный адаптивный компромисс), эти уклонения всегда имеют пороговый характер и неспецифичны по отношению к конкретным локусам и их комбинациям (Шмальгаузен 1982; Шишкин 1984, 1986, 1988а, 2010; см. рис. 2Б).

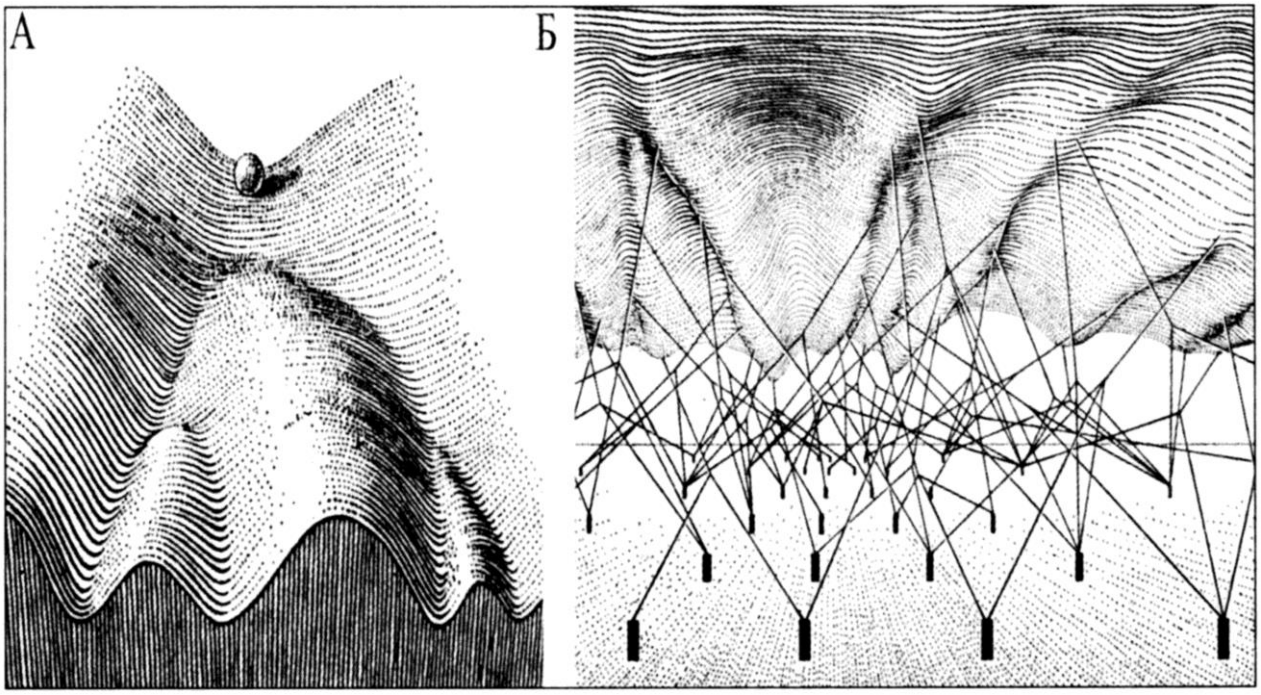


Рис.2. Образная модель «эпигенетического ландшафта» (системы развития) Уоддингтона (по: Waddington 1957).
А – поверхность ландшафта с наиболее вероятными траекториями развития (креодами) в онтогенезе в виде сети ветвящихся долин с переменчивой глубиной. Верхнее положение шарика соответствует зиготе, наиболее углублённые части долин – модификациям нормального фенотипа (в молекулярной эпигенетике – зрелым дифференцированным клеткам различных тканей).
Б – нелинейная природа соотношений между ролью генов (квадратики), функционирующих в ходе развития, и целостной структурой эпигенетического ландшафта.

Отбор постепенно перестраивает в череде поколений систему развития в сторону повышения надёжности реализации наиболее благоприятных (лучшим образом компенсирующих «возмущение») дискретных уклонений развития, которые в конце концов могут составить новую норму реакции, т.е. новый фенотип (рис. 3). В «тонкой» механике перестройки онтогенеза отбор всегда выступает как фактор стабилизации (рис. 4). Движущая форма отбора – упрощённая абстракция, по совокупному итогу, волнового процесса фактически выявляемых стадий дестабилизации и стабилизации развития, идущего в течение долгого времени в одном направлении (Шмальгаузен 1968; Шишкин 1988а, 2012). Отбор может стабилизировать (после стадии дестабилизации) как новую норму реакции (что систематик трактует как новый морфотаксон), так и старую норму (что может быть истолковано как новый криптический «гаплотипный вид»). Скрытые изменения в структуре эпигенетического ландшафта будут происходить в любом из этих вариантов (именно они и составляют, образно говоря, «сырой материал эволюции» – неопределённую изменчивость у Дарвина – Шишкин 1988а, с. 147). Во втором из них (восстановлена старая норма) они могут быть выявлены только на большом материале в области аберрационной изменчивости, либо в статистике эмбриональных препаратов, либо в экспериментах генетиков по разрушению нормы реакции.

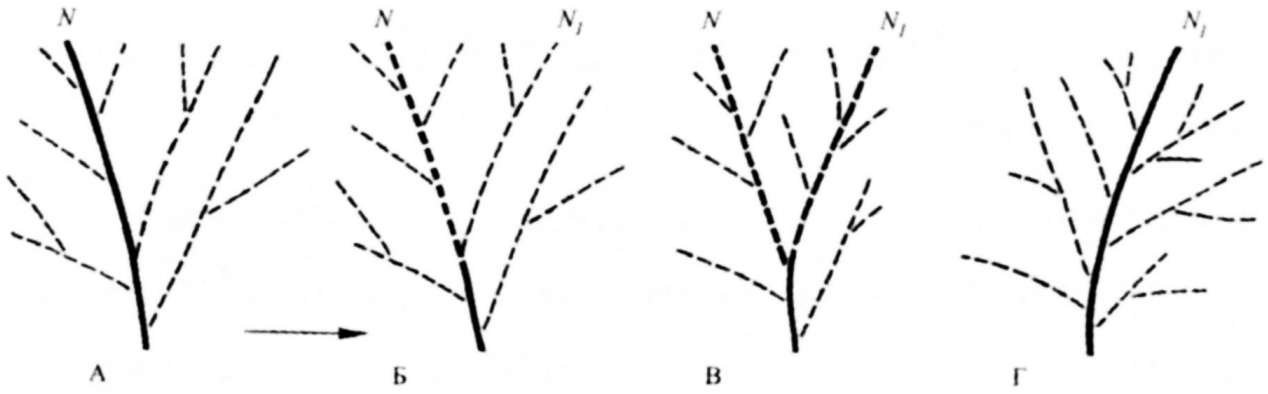


Рис. 3. Элементарный морфогенетический сдвиг (эволюционное изменение), как перестройка системы развития (по: Шишкин 1987, 2010).
От *А* к *Г* идёт перестройка эмбриогенеза от прежней нормы *(N)* к новой норме *(N_1)* через стабилизацию одной из ещё неустойчивых (аберративных) траекторий развития, показанных нежирными пунктирными линиями. *А* – исходное состояние; *Б*, *В* – частичная дестабилизация прежней фенотипической нормы и переход к состоянию с двумя преобладающими путями развития; *Г* – закрепление новой нормы в качестве единственной. Жирными линиями выделены траектории, ведущие к норме (креоды эпигенетического ландшафта) в стабильном осуществлении (сплошная линия) либо ещё в неустойчивом (пунктирная линия). [К.М. – все пунктирные линии представляют собой «сырой материал» эволюции, или неопределённую изменчивость Дарвина].

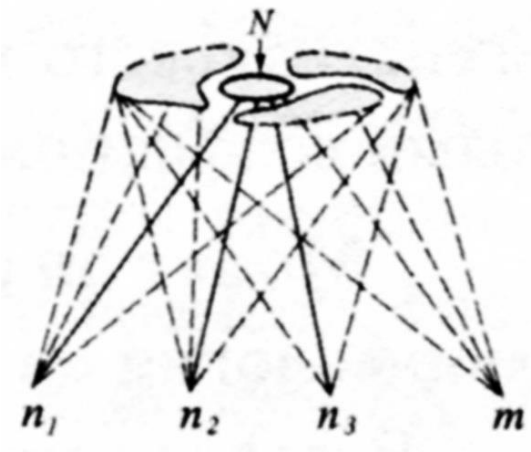


Рис. 4. Пространство возможных траекторий развития одной формы в онтогенезе (по: Шишкин 1987, 2010).
N – «норма реакции» в модификациях («нормальный фенотип»); три поля вокруг – области аномального формообразования (морфозы, аберрационная изменчивость); n_1- n_3 – зиготы с высокой помехоустойчивостью нормального развития (креоды, ведущие к норме, показаны сплошной линией), *m* – зигота с неустойчивой траекторией нормального развития (все линии прерывистые, включая ту, что ведёт к норме), она же зигота с дестабилизированным развитием.

Ещё раз повторим основополагающий посыл учения об эпигенезе: сложный организм не следует бесконечным «слепым» изменениям в последовательности нуклеотидов. Подавляющее число генных мутаций дезорганизуют развитие и делают его невозможным (Шмальгаузен 1982), и многие из них распознаются и блокируются через репрессию генов уже на уровне внутриклеточных процессов (Кэри 2012). Вскрытая И.И.Шмальгаузеном и К.Х.Уоддингтоном диалектика индивидуального развития подразумевает создание эволюцией сложной сигнальной системы регуляции («авторегуляторное развитие») и множества автоматически включаемых (индуцируемых самим ходом уклонения – особыми продуктами дифференцировки, результатами контактных и бес-

контактных взаимодействий клеток, слоёв и зачатков тканей, как и «не случившимися вовремя контактами» – в случае гетерохроний) блокирующих и компенсирующих механизмов той же природы (изменение скоростей и направленности клеточных делений и перемещений, настроенности рецепторов, действия медиаторов и т.д.), возвращающих развитие в состояние равновесия (индуктурно-реакционные циклы – Шмальгаузен 1982, с. 93-94 и 253-268), благодаря которым система развития реагирует на «изменчивость первого этажа» подобно гироскопу и, в конечном итоге – в плане осуществлённого фенотипа – воспринимает многие из этих изменений как несущественные помехи развития (Шишкин 1988а, с. 147).

Отбор «оценивает» состояния системы развития «сверху» (через надёжность и жизнеспособность последующих стадий, вплоть до взрослой) и через это постепенно подбирает под удачные состояния (ставшие частью устойчивых траекторий развития) те вариации геномов, которые, производя нужный «строительный» и сигнальный белковый материал, всё ещё не нарушают хода развития в его эволюционно более древней, чем сами эти геномы, структуре внутриклеточной, межклеточной и надклеточной системной самоорганизации и саморегуляции («генетическая ассимиляция» Уоддингтона; см. рис. 2Б). Это положение вещей очень точно отражено в образном высказывании Ю.М. Оленова (цит. по: Исаева, Преснов 1990, с. 150): «Гены представляют собой не диктаторов, от которых зависит ход событий, а скорее чиновников, работающих соответственно установившимся традициям». Эволюционно «зрелая» форма постепенно становится всё более гетерогенной по набору ассимилированных геномов и всё более не боится «размывания генотипа», в том числе и через гибридизацию (ещё один парадокс популяционной генетики для обиходного «генетического мышления», наделяющего отдельные гены собственными коэффициентами адаптивности).

Может ли быть «мелочный отбор» на малые уклонения в морфологии «в угоду» частным характеристикам среды обитания?

Возвращаемся к вопросу, обозначенному в начале предыдущей главы (каков мотив малых морфологических отклонений). Из всего сказанного очевидно, что по причине высокого порядка системности морфогенеза отбор в принципе не может быть «мелочным», т.е. не может работать на «вытягивание» каких-то отдельных частных структур «в угоду» каким-то незначительным требованиям среды. Такой отбор, в форме движущего отбора, нередко допускается в рамках «генетического мышления», но это лишь иллюзия, порождаемая верой в отбор мутаций и рекомбинацию генов как причину изменения фенотипа. Ста-

билизирующий отбор может создавать (стабилизировать) некоторое разнообразие вариантов любой структуры только в том случае, если её осуществление было дестабилизировано по более серьёзным системным причинам (сильное «возмущение» системы развития). Возражение против идеи «мелочного» отбора на полезные частные признаки с позиции жёсткой скоррелированности всех без исключения частей единой системы развития было сделано уже Г.Спенсером, и И.И.Шмальгаузен рассматривал его как самое серьёзное возражение Дарвину (Шмальгаузен 1982, с. 24). Вера в «мелочный адаптационизм», т.е. в экологическую целесообразность любых малых морфологических изменений уже на ранних стадиях их проявления связана с абсолютизацией «внешней» составляющей естественного отбора (метафора – «среда лепит организм»), что, на наш взгляд, приводит к не меньшим искажениям в понимании процесса эволюции (иногда даже к полному отрицанию роли отбора, от обратного) как и абсолютизация генетической изменчивости. Средовая целесообразность малых изменений (например, на подвидовом и видовом уровне) всегда вызывала скептицизм у многих зоологов (на уровне простого здравого смысла), как и вырастающие на её основе всевозможные модели направленного «разведения» отдельных признаков у близких видов в зоне их симпатрии.

Видимая корреляция (выраженная в очень разной степени, сезонно, вплоть до полного отсутствия) между «тонкой» морфологией, с одной стороны, характерной механикой движения и излюбленными приёмами добывания корма, с другой, и частными параметрами архитектуры среды обитания (в предпочитаемых кормовых микростациях), с третьей, находит гораздо более естественное простое объяснение в том, что «тонкая» морфология выступает лишь как матрица для разнообразных поведенческих реакций, т.е. должна рассматриваться как неспецифическая преадаптация к разным вариантам поведения для любого рассматриваемого момента исторического времени. Иначе и не может быть, поскольку даже на изменения в морфометрии требуется на два порядка больше времени, чем на адекватные текущей ситуации компенсирующие поведенческие реакции, в том числе в виде временных социальных традиций. Как уже говорилось, вторые (поведение) всегда будут действовать с опережением, как механизм подгонки, по отношению к первым.

Неизбежность малых морфологических уклонений безотносительно к «требованиям внешней среды», т.е. как неспецифических реакций целостной системы развития, хорошо понятна, если помнить, что «возмущением» развития может выступать не только внешняя среда, но и внутренние факторы, например запороговые количественные изменения в генофонде. Эти «возмущения» могут быть спровоцированы изоляцией малой группы (в любом варианте «островного ареала»), сопро-

вождаемой инбридингом. Малые изменения в этом случае будут выступать неспецифическими «шумами релаксации» (Михайлов 2003), что хорошо встраивается в логику понимания И.И.Шмальгаузеном эргонтических корреляций, важной характеристикой которых является «побочный формообразовательный эффект» от нарушения зависимостей (Шмальгаузен 1982, с. 40). Одними из таких «шумов», очевидно, будут и последствия «возмущений», затрагивающих систему кальциево-кератинового обмена (см. в качестве модели пример И.И.Шмальзаузена с тригерным переключением в использовании локального скопления скелетогенной мезенхимы, идущей обычно на формирование четвёртого пальца, на построение закладок перьев у мохноногих кур).

Компьютерное моделирование показывает (Грабовский 1989), что первичные, ещё слабо выраженные морфологические сдвиги (как и сдвиги в генотипе популяции) неизбежны в разных частях большого ареала матричного вида как результат усиления флуктуаций, безотносительно к необходимости меняться сообразно каким-то особенностям частной среды обитания. Здесь, наконец, уместно вспомнить, что географическая изоляция фактически является важным фактором, провоцирующим дивергенцию даже в крайне сходных средовых условиях. Это положение можно назвать золотым зерном в учении Э.Майра (1968), сформулированным им как практикующим орнитологом, работавшем на тропических островных архипелагах. Другое дело, что механизм дивергенции будет иной в понимании ЭТЭ, чем как это трактуется через «дрейф генов» в парадигме СТЭ.

Далее, чем сложнее организм и чем он автономнее от внешней среды обитания в целом (чем совершеннее все системы регуляции гомеостаза и чем более зарегулирован и изолирован от среды эмбриогенез), тем всё более и более «возмущения» будут отражениями дезорганизации самого процесса развития и тем всё бóльшая часть отклонений в морфологии «на выходе» будет выступать в качестве побочных «шумов релаксации» системы развития на данные «возмущения». Как части проявления общей компенсаторной реакции по отношению к «возмущению», эти малые изменения должны быть признаны адаптивными, но по отношению к среде обитания данного организма они сами по себе безразличны (нейтральны), если не принимать во внимание тот факт, что в конце концов, когда они уже выраженно оформлены в силу инерции развития (см. ниже), они могут спровоцировать социально наследуемые изменения в поведении и, соответственно, в поведенческой экологии их носителей (особей и социумов). Последние изменения, хотя и не имеют критического значения для выживания в данной среде обитания (всё это ещё в пределах «достаточной экологической сообразности» формы), могут повлиять на ближайшую эко-географическую историю новой группы – через её расселение и новые предпо-

чтения, и посредством этого, уже в других масштабах времени, на судьбу представляемого ею вида или рода.

В силу общего принципа канализируемости развития многие малые изменения (уже стабилизированные, т.е. в фенотипе), несмотря на их средовую нейтральность, с большой вероятностью будут иметь характер временной клины, т.е. проявлять инерционность и направленность в череде поколений по какому-то параметру (увеличению, удлинению, изгибанию конкретных костных, перьевых и любых других структур). Это понятно в рамках модели эпигенетического ландшафта Уоддингтона, где найденная «спасительная» (компенсаторная) траектория развития будет всё более и более углубляться, пока система окончательно не вернёт себе на «выбранном пути решения проблемы» (подсказанным структурой «ландшафта», если такие пути вообще в ней найдутся) состояние равновесия или, напротив, не зайдёт в окончательный тупик в попытках отрегулировать последствия «возмущения». В первом случае образуется новая успешная форма, готовая при расселении к быстрой эко-диверсификации через разнообразную поведенческую трансляцию новых малых морфологических отклонений (если поиск таких вариантов провоцируется сигналами из внешней среды, включая локальную конкуренцию). Во втором случае палеонтологи наблюдают разнообразие быстро исчезнувших аберрантных «островных» форм примерно одного геологического возраста. Последнее понятно, поскольку первой реакцией изолята на «возмущение» в системе развития будет резкое повышение изменчивости, включая дифференциальную плодовитость и выживаемость (Шишкин 1988а), что как раз и может быть уподоблено по сценарию искусственному отбору (что отмечал ещё Н.Я.Данилевский 1885). Остаётся добавить, что в соответствии с правилом дестабилизации дезорганизация регуляторных механизмов всегда начинается с «крыши» эпигенетического ландшафта, т.е. в первую очередь изменчивость будет проявляться в признаках структур, формирующихся на поздних стадиях эмбриогенеза.

Заключение

Неизбежность появления средово-нейтральных малых морфологических уклонений как «шумов релаксации» целостной системы развития освобождает нас от требования объяснения средовой ценности любого малого изменения (уже устойчиво наследуемого), пока оно, меняясь в заданном направлении (свойство траектории развития по определению) всё ещё находится под шапкой «достаточной экологической сообразности» формы. Эта сообразность тем больше, чем большим буфером между средой и конструкцией организма выступает пластичное и активно регулируемое поведение. Также оно освобождает нас от кошмара требования всеобщей напряжённой и непрекращающейся

конкуренции, вне которой сам Дарвин не видел исполнения условий, необходимых для материализации идеи «мелочного отбора» (переживание даже чуть-чуть более приспособленных к конкретным частным условиям среды обитания). Эти условия (напряжённая конкуренция «всех со всеми») всегда были ахиллесовой пятой изначального дарвинизма, куда и были направлены стрелы критики как в эпоху самого Дарвина (Данилевский 1885), так и в наше время – со стороны вообще отрицающих отбор морфогенетиков-сальтационистов.

Хочется верить, что идущая революция во взглядах на молекулярные механизмы контроля над развитием клеток и тканей (Кэри 2012) постепенно устранит болезненный разрыв между фактически доказанной системной обусловленностью цитогенеза и эмбриогенеза, с одной стороны, и уже слишком оторванным от действительности языком интерпретации тех же фактов в традиции корпускулярного «генетического мышления», в том числе применительно к собственным задачам систематики, этологии, экологии, эко-географии и изучения видообразования. К сожалению, в языке обобщений фактов всех этих научных направлений до сих пор широко тиражируются в качестве объяснений причинности событий такие бессодержательные в контексте смысловых установок ЭТЭ лексические клише, как «мутации» (в отношении признаков фенотипа, – мыслится линейная связь признаков с генами), «поток генов» (как синоним панмиксии, уподобляемой чему-то вроде диффузии газов), «размывание генотипа» и «удержание генотипа», что подразумевает адаптивную маркировку к среде уже на уровне геномов и массу производных от этого гипотетических «необходимостей» – удержания предадаптивности в виде формального набора геномов («горох в мешке»), а, следовательно, необходимость насильственного ограничения панмиксии, а следовательно – необходимость в особом отборе на изоляцию т.д. и т.д., уже по цепочке казалось бы логичных, но пустых в отношении к реальности причинно-следственных связей.

В заключение осмелюсь высказать несколько общих пожеланий в отношении изучения динамичной эко-географии и других социальных аспектов биологии птиц.

В рабочем анализе структуры вида сто́ит чётко разделять филогенетическую («генетика» и морфология) и эко-географическую историю популяций, как неконгруэнтные по времени и не сводимые друг к другу по «механике осуществления» процессы, которые нельзя линейно проецировать на одну и ту же плоскость классификации. Экологическая история популяций сложнее и не укладывается в схемы, практикуемые при гаплотипном сравнении форм.

Социовид и эковид (экоморфа, экораса, ценопопуляция) могли бы стать более активно используемыми лексическими инструментариями для изучения социально-поведенческих аспектов адаптации и обособ-

ления. Несомненно, большее внимание могло бы уделяться динамике становления и исчезновения нетипичных социальных традиций (cultural traditions в англ. терминологии), как у синантропных, так и у «диких» группировок видов.

Необходимо разрабатывать формальный язык описания тех поведенческих различий особей и видов, которые с очевидностью характеризуют особенности их психической организации (реактивность психики, эмоциональные статусы и т.д. – такие же объективные признаки фенотипа, как, скажем, морфометрия), которые могут даже в большей степени предопределять поведенческую экологию видов, популяций и группировок (ритм движения, механику кормовых приёмов, предпочтения в микростациях и окружающей вокальной среде, структуру песенной активности), чем особенности в морфологии (см. примеры в: Михайлов 2014а,б). Осмысление этого «слоя» биологии форм подведёт нас к большему пониманию скрытой от прямого наблюдения нейросоставляющей социо-поведенческих уклонений и её роли в осуществлении «контакта» социальных (подражание, научение) и чисто биологических (врождённых) механизмов наследования.

Нужно обратить внимание на более дробную инвентаризацию группировок вида (подвида) по поведенческой экологии и социальному поведению, включая биотопические, микростациальные и другие предпочтения в рамках сезонного ритма жизни, независимо от выраженности их (группировок) морфологической и генетической маркировки. Для начала можно сосредоточить внимание на нескольких модельных широко распространённых лесных и синантропных видах воробьиных птиц. Было бы правильно запустить проект по созданию единого архива или базы данных (строго раздельных по географическим районам, с указанием периода наблюдений) биотопических параметров популяций и даже малых группировок на основе уже опубликованных региональных сводок. В противном случае эти сведения будут продолжать теряться в результате их искусственного усреднения (при суммировании в разделах «экология», «биотопия», «местообитания» видовых очерков), как это происходит при составлении крупных обобщений, таких как «Handbook of the Birds of the World» или «Птицы России».

Литература

Вертгеймер М. 1980. О гештальтеории // *Хрестоматия по истории психологии*. М.: 84-98.

Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем // *Поведение животных и человека: сходство и различия*. Пущино: 187-204.

Гродницкий Д.Л. 2002. *Две теории биологической эволюции*. 2-е изд. Саратов: 1-159.

Данилевский Н.Я. 1885. *Дарвинизм (критическое исследование)*. СПб., 1: 1-519.

Дарвин Ч. 1898. Происхождение видов путём естественного отбора // *Собрание сочинений*. Т. 1. СПб.: 1-323.

Дюркгейм Э. 1980. Социология и теория познания // *Хрестоматия по истории психологии*. М.: 212-256.

Исаева В.В., Преснов Е.В. 1990. *Топологическое строение морфогенетических полей*. М.: 1-255.

Кэри Н. 2012. *Эпигенетика: как современная биология переписывает наши представления о генетике, заболеваниях и наследственности*. Ростов-на-Дону: 1-349.

Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. М.: 1-597.

Михайлов К.Е. (1992) 2013. Опознание гнездовых ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **22** (926): 2715-2731.

Михайлов К.Е. (2003) 2014. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околовидовой таксономии у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **23** (994): 1305-1330.

Михайлов К.Е. 2013. Опознание ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц // *Рус. орнитол, журн.* **22** (926): 2715-2731.

Михайлов К.Е. 2014а. Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 1 // *Рус. орнитол. журн.* **23** (978): 773-827.

Михайлов К.Е. 2014б. Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 2 // *Рус. орнитол. журн.* **23** (979): 831-884.

Налимов В.В. 1979. *Вероятностная модель языка*. М.: 1-303.

Найссер У. 1981. *Познание и реальность*. М.: 1-229.

Уоддингтон К.Х. 1970а. Основные биологические концепции // *На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены*. М.: 11-38.

Уоддингтон К.Х. 1970б. Зависит ли эволюция от случайного поиска? // *На пути к теоретической биологии. I. Пролегомены*. М.: 108-115.

Шишкин М.А. 1984. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // *Экология и эволюционная теория*. Л.: 196-216.

Шишкин М.А. 1986. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования // *Морфология и эволюция животных*. М.: 63-74.

Шишкин М.А. 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М., **2**: 142-169.

Шишкин М.А. 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза // *Современная палеонтология*. М., **2**: 169-209.

Шишкин М.А. 2010. Эволюционная теория и научное мышление // *Палеонтол. журн.* 6: 3-17.

Шишкин М.А. 2012. Системная обусловленность формообразования и её проявления в палеонтологической летописи // *Палеонтол. журн.* 4: 3-15.

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

Шмальгаузен И.И. 1968. *Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора*. М.: 1-451.

Шмальгаузен И.И. 1982. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.: 1-383.

Noble D. 2015. Evolution beyond neo-Darwinism: a new conceptual framework // *J. Exp. Biol.* **218**: 7-13.

Shishkin M.A. 1992. Evolution as a maintenance of ontogenetic stability // *Acta zool. fenn. 191*: 37-42.

Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of on acquired characters // *Evolution* **7**: 118-126.

Waddington C.H. 1957. *The tragedy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology*. London: 1-262.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск **1296**: 2085-2091*

Динамика ареала белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* и изменения в её территориальном размещении в Восточном Казахстане в XX – начале XXI веков

Н.Н.Березовиков, А.С.Фельдман

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
Александр Сергеевич Фельдман. КГУ средняя общеобразовательная школа № 28, улица Б.Момышулы, 57, г. Семей, Восточно-Казахстанская область, 071400, Казахстан.
E-mail: papafe@mail.ru

Поступила в редакцию 15 мая 2016

Ареал белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* в начале XX века занимал северную половину Казахстана на юг до низовий Урала, Иргиза, Тургая, Нуры, Кургальджинских озёр, а также Западно-Сибирскую равнину в междуречье Иртыша и Оби от Павлодара до Барнаула. Крайними восточными нахождениями считались железнодорожная станция Жарма у северной оконечности Тарбагатая и Семипалатинск на Иртыше (Сушкин 1938; Долгушин 1962; Гынгазов, Миловидов 1977; Зубакин 1988). Создаётся впечатление, что, будучи обычной птицей по Иртышу между Омском и Павлодаром, эта птица выше по реке уже на полпути от Павлодара до Семипалатинска в эти годы не гнездилась или гнездилась не всегда. Так, в мае 1939 года при сплаве на лодке по Иртышу от Семипалатинска до Павлодара её начали встречать только от деревни Лебяжьей и ниже (Долгушин 2004).

В списке птиц окрестностей Семипалатинска, по наблюдениям в 1920-х годах, она обозначена гнездящейся «в большом числе» (Хахлов, Селевин 1928), но без указания конкретных водоёмов. В действительности летом 1921 года она была найдена здесь только на речке Грязнухе – протоке Иртыша на окраине Семипалатинска и совершенно отсутствовала на степных озёрах левобережья Иртыша между горами Семейтау и Чингистау (Залесский, Залесский 1931). Ближайшие места между Семипалатинском и Рубцовском, где её находили весной и летом, было село Локоть, у которого 22 июня 1900 белокрылая крачка отмечена экспедицией Н.Ф.Кащенко (Иоганзен 1907) , а также окрестности Новенского (Аверин, Лавров 1911; Лавров 1913). Эти два посёлка, в те годы административно принадлежавшие Томской губернии, в настоящее время находятся Алтайском крае у границы с Восточно-Казахстанской областью. Таким образом, в первом десятилетии XX века по

предалтайской равнине белокрылая крачка спорадически доходила на восток только до реки Алей, а вверх по Иртышу не проникала выше устьев Шульбы и Убы. М.А.Кузьмина (1948), в мае-августе 1946 работавшая в междуречье Убы и Алея на пространстве между Шемонаихой и Красным Аулом, белокрылую крачку не находила вообще.

В пойме Иртыша между Семипалатинском, Усть-Каменогорском, Зайсаном и дельтой Чёрного Иртыша летом 1909 года белокрылая крачка не обнаружена (Поляков 1912). «Изумительным образом отсутствует в Зайсанской котловине», – констатировал П.П.Сушкин (1938), побывавший в дельте Чёрного Иртыша в мае 1904 года. В списке птиц Зайсанской котловины, составленном В.А.Хахловым (1928) на основании собственных наблюдений с 1904 по 1918 годы, эта птица также отсутствует. Такова была общая картина распространения белокрылой крачки в бассейне Верхнего Иртыша в первой трети XX века. В таком виде она была отображена на картосхеме распространения вида и для первой половины этого столетия, на которой она показана в виде белого пятна от Зайсана до Семипалатинска.

Однако, как выяснилось при анализе литературных источников, время появления белокрылой крачки в верхнем течении Иртыша приходится на более ранние даты, чем это считалось. На северном побережье озера Зайсан она была добыта в коллекцию в районе Бакланьего мыса в июле 1919 года (Лавров 1922). Этот факт, к сожалению, оказался пропущен при написании второго тома сводки «Птицы Казахстана» (1962), так же как и наблюдение этих крачек в небольшом числе 14-27 августа 1946 на южном берегу озера у Тополева мыса, что обнаружилось при знакомстве с полевым дневником И.А.Долгушина. Вскоре гнездование белокрылой крачки в дельте Чёрного Иртыша подтвердил И.Ф.Самусев (1958), обнаруживший в июле 1950 года их колонию на протоке Старый Иртыш, а также добывший их 6 и 27 июля 1949 на западном побережье Зайсана в заливе Клы и на Голодаевском мысу. Спустя полтора десятилетия в южной части дельты Чёрного Иртыша на Солёном озере 5 июня 1967 была найдена колония белокрылых крачек из 30 гнёзд с кладками (Сурвилло 1968). В июне 1985 года при обследовании дельты Чёрного Иртыша было учтено 70 пар этих крачек (Березовиков, Самусев 2003).

Таким образом, в 1940-е годы в южной части озера Зайсан уже сформировался устойчивый очаг обитания белокрылой крачки, приуроченный главным образом к дельте Чёрного Иртыша. Образование в 1960-1965 годах огромного Бухтарминского водохранилища с затоплением иртышской долины и побережий Зайсана привело к появлению белокрылой крачки в других частях Зайсанской котловины. Так, уже в 1960-1961 годах её нашли в заболоченных низовьях реки Кулуджун (Егоров и др. 1963), где в 1970-1980-х годах отмечалось по две-

три пары, гнездившихся в колониях чёрных крачек *Chlidonias niger* на озере Чаячьем (Березовиков, Самусев 2003). На тростниковых озерках песчаного левобережья Бухтарминского водохранилища у Казнаковской переправы группу из 7 белокрылых крачек видели 12 мая 1977 (Егоров, Березовиков 2006). После 2000 года она стала гнездиться в заливах северного побережья Зайсана. Так, 28 июля 2001 между Манукоем и Бакланьим мысом было встречено до десятка взрослых и лётных молодых птиц (Березовиков, Рубинич 2013). При обследовании северного берега Зайсана 18-19 июня 2004 года выяснилось, что белокрылая крачка уже заселила все подходящие места. Её обнаружили в затопленных тростниках между сёлами Шенгельды и Аманат, на лагунных озерках Бакланьего мыса и у мыса Коржун, а также в заливе Туранга (Березовиков, Левин 2004). В последнем пункте пару этих крачек видели в июле 2007 года (Щербаков 2007). Стала она встречаться и на речных разливах, прудах и небольших озёрах в ряде мест Северного и Западного Призайсанья (Березовиков, Самусев 2003). Примечательно, что при обследовании дельты Чёрного Иртыша в начале июля 2006 года белокрылые крачки не были обнаружены (Стариков 2006). Возможно, из-за частых многометровых колебаний уровня воды и тростниковых пожаров они переместились из дельты на зайсанское побережье, чем и объясняются частые случаи их появлений на пустынных водоёмах в разных частях Зайсанской котловины.

Процесс увеличения численности белокрылой крачки на Зайсане во второй половине 1960-х годов стал заметен и на Иртыше между устьями Ульбы и Убы, где она с 1968 года начала появляться во время весенних миграций (Березовиков и др. 2000). Вскоре был зафиксирован и первый случай гнездования. Так, 31 июля 1976 на Иртыше выше села Берёзовка было встречено два выводка с докармливаемыми птенцами, один из которых массой 73 г был добыт в коллекцию 3 августа (Березовиков 2004).

В соседнем Калбинском нагорье на левобережье Иртыша первый раз белокрылых крачек зарегистрировали 25-27 мая 1966 на Дубыгалинских озёрах (Егоров и др. 2001). На Чарском водохранилище в южных отрогах Калбинского хребта 20 июня 2004 встретили гнездовую пару (Березовиков Левин 2004), однако в июне 2006 на Сибинских и Монастырских озёрах, а также на Сулусоре и Альжане эти крачки ещё отсутствовали (Березовиков и др. 2006).

Некоторые изменения в размещении произошли и в Семипалатинском Прииртышье. Так, в июле 1987 года во время обследования степных озёр южнее и западнее Семипалатинска встретили только чёрную крачку и ни разу не видели белокрылой (Березовиков, Ковшарь 2011). В 2013-2015 годах на левобережье Иртыша в междуречье Чара, Мукура и Чагана она обнаружена гнездящейся на озёрах Кереванколь

(50°09'13" с.ш., 80°42'27" в.д.), Коконь (49°57'24" с.ш., 79°32'44" в.д.) и Балыктыколь (50°21'43" с.ш., 79°10'54" в.д.), то есть уже расселилась вглубь степи на 30-50 км.



Рис. 1. Белокрылые крачки *Chlidonias leucopterus*, охотящиеся в степи у озера Коконь. Семипалатинское Прииртышье. 1 июня 2015. Фото А.С.Фельдмана.



Рис. 2. Молодые белокрылые крачки *Chlidonias leucopterus*, опекаемые взрослой птицей. Озеро Кереванколь. Семипалатинское Прииртышье. 29 июля 2015. Фото А.С.Фельдмана.

В целом белокрылая крачка пока малочисленна здесь, лишь на Коконе, именуемом среди местных жителей Куконьским озером, 1 июня 2015 отмечена колония, в которой насчитывалось 30-35 особей (рис. 1),

а 13 августа 2013 здесь встречались редкие группы из 2-3 взрослых и молодых птиц. На большом озере Балыктыколь, расположенном в 25 км южнее посёлка Чаган (бывший Семипалатинск-4), 16 июля 2015 отмечена крачка, охотившаяся над тростниками. На мелководном, сильно заросшем тростником и рогозом озере Кереванколь, находящемся в степи по левому берегу реки Чар в 35 км выше её впадения в Иртыш, 28 и 29 июля 2015 наблюдалось 3 молодых крачки, опекаемых взрослой птицей (рис. 2). Кроме перечисленных пунктов, 18 мая 2014 двух белокрылых крачек видели на разливах правого берега Иртыша у села Глуховка (50°48'26" с.ш., 79°85'94" в.д.), а 24 мая 2015 одиночных птиц отмечали на степных разливах у села Карповка вдоль трассы Семей – Чарск (рис. 3).



Рис. 4. Белокрылая крачка *Chlidonias leucopterus*. Степной разлив у села Карповка. Семипалатинское Прииртышье. 24 мая 2015. Фото А.С.Фельдмана.

Таким образом, можно констатировать, что в 1940-1950 годах ареал белокрылой крачки по долине Иртыша расширился на восток до озера Зайсан и дельты Чёрного Иртыша. В 1960-1970 годах она стала спорадически расселяться в подходящих местах на всём протяжении Иртыша между Семипалатинском, Усть-Каменогорском и Зайсаном, а после 2000 года начала заселять прилежащие к Иртышу и Зайсану степные озёра и водохранилища.

Литература

Аверин В.Г., Лавров А.И. 1911. Материалы к изучению фауны птиц Томской губернии // *Зап. Семипалатинского подотдела Зап.-Сиб. отд. РГО* **5**: 1-36.

Березовиков Н.Н. 2004. К фауне и экологии чаек долины Иртыша (Западный Алтай) // *Рус. орнитол. журн.* **13** (250): 55-60.

Березовиков Н.Н., Ковшарь А.Ф. 2011. О птицах Семипалатинского Прииртышья // *Рус. орнитол. журн.* **20** (715): 2549-2555.

Березовиков Н.Н., Левин А.С. (2004) 2016. Орнитологические наблюдения на озере Зайсан в июне 2004 года // *Рус. орнитол. журн.* **25** (1293): 1975-1985.

Березовиков Н.Н., Левин А.С. 2004. Орнитологическая поездка в Тарбагатай в 2004 г. // *Каз. орнитол. бюл.*: 80-83.

Березовиков Н.Н., Рубинич Б. 2013. Заметки о птицах Юго-Западного Алтая, Калбы, Зайсанской котловины и восточной части Казахского мелкосопочника // *Рус. орнитол. журн.* **22** (839): 135-150.

Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф. 2003. Птицы Зайсанской котловины. IV. Charadriiformes // *Рус. орнитол. журн.* **12** (217): 323-342.

Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В. 2000. Материалы к орнитофауне поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 1. Podicipitiformes, Pelecaniformes, Ciconiiformes, Anseriformes, Gruiformes, Charadriiformes, Galliformes, Pterocletiformes // *Рус. орнитол. журн.* **9** (92): 3-22.

Березовиков Н.Н., Смелянский И.Э., Барашкова А.Н., Томиленко А.А. (2006) 2013. Орнитологические наблюдения в Калбинском нагорье в 2006 году // *Рус. орнитол. журн.* **22** (869): 1011-1027.

Гынгазов А.М., Миловидов С.П. 1977. *Орнитофауна Западно-Сибирской равнины*. Томск: 1-350.

Долгушин И.А. 1962. Отряд чайки – Lariformes // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **2**: 246-327.

Долгушин И.А. 2004. Орнитологические наблюдения в Павлодарской области летом 1939 г. // *Тр. Ин-та зоол.* **48**: 38-84.

Егоров В.А., Березовиков Н.Н. 2006. К орнитофауне озера Зайсан и Бухтарминского водохранилища // *Рус. орнитол. журн.* **15** (310): 147-170.

Егоров В.А., Иванов Г., Бельтяев К. 1963. К фауне птиц поймы р. Кулуджун и песков Кызылкум в Восточном Казахстане // *Сб. докл. 5-й межвуз. науч. студенческой конф. вузов Средней Азии и Казахстана*. Душанбе: 293-301.

Егоров В.А., Самусев И.Ф., Березовиков Н.Н. 2001. Околоводные птицы Калбинского нагорья (Восточный Казахстан) // *Рус. орнитол. журн.* **10** (165): 935-951.

Залесский И.М., Залесский П.М. 1931. Результаты орнитологической экспедиции в прииртышские степи б. Семипалатинской губ. // *Зап. Семипалатинск. Отд. РГО* **19**: 3-39.

Зубакин В.А. 1988. Род *Chlidonias* Rafinesque, 1822 // *Птицы СССР. Чайковые*. М.: 258-287.

Иоганзен Г.Э. 1907. Материалы для орнитофауны степей Томского края // *Изв. Томск. ун-та* **30**: 1-239.

Кузьмина М.А. 1948. Материалы по авифауне предгорий Западного Алтая // *Изв. АН КазССР*. Сер. зоол. 7: 84-84-106.

Лавров А.И. 2013. Весенний прилёт птиц в с. Новенском, Змеиногорского уезда, Томской губении за 1909, 1910, 1911, 1912, 1913 годы // *Зап. Семипалатинского подотдела Зап.-Сиб. отд. РГО* **2**: 1-7.

Лавров С.Д. (1922) 2010. По озеру Зайсану и окрестным степям // *Рус. орнитол. журн.* **19** (552): 311-341.

Поляков Г.И. 1912. *Поездка на озера Зайсан-нор и Марка-куль в 1909 году*. М.: 1-387.

Самусев И.Ф. 1958. Материалы по промысловым птицам оз. Зайсан // *Учён. зап. Усть-Каменогорск. пед. ин-та* **1**: 98-144.
Стариков С.В. 2006. Орнитологическое обследование дельты Чёрного Иртыша в 2006 г. // *Каз. орнитол. бюл.*: 86-90.
Сурвилло А.В. 1968. О гнездовании малой чайки и белокрылой крачки в Зайсанской котловине // *Тр. Ин-та зоологии АН КазССР* **29**: 220-221.
Сушкин П.П. 1938. *Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии*. М.; Л.:, **1**: 1-320.
Хахлов В.А. 1928. Зайсанская котловина и Тарбагатай. Зоогеографический очерк. Птицы. Ч 1. Общая // *Изв. Томск. ун-та* **81**: 1-157.
Хахлов В.А., Селевин В.А. 1928. Список птиц окрестностей Семипалатинска // *Uragus* 2 (7): 19-34.
Щербаков Б.В. 2007. Наблюдения за птицами в Северном Призайсанье в 2007 г. // *Каз. орнитол. бюл.*: 81-85.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск **1296**: 2091-2097*

Особенности отлова и кольцевания птиц в осенне-зимние периоды 2014-2016 годов в «Кицканском лесу» (Приднестровье)

А.А.Тищенков, В.И.Першина, Е.С.Стахурская, Н.А.Романович, О.С.Ширинская, А.А.Аптеков, Д.В.Медведенко

Алексей Анатольевич Тищенков, *Виктория Ивановна Першина*. Приднестровский государственный университет им. Т.Г.Шевченко, ул. 25-го Октября, д. 128, Тирасполь, 3300, Приднестровская Молдавская Республика. E-mail: tdbirds@rambler.ru; vikulya.pershina@inbox.ru

Поступила в редакцию 9 мая 2016

Опубликованных данных о кольцевании птиц в Приднестровье очень мало (Ганя, Курганова 1980; Тищенков, Медведенко 1999; Матюхин, Черненко 2010; Матюхин, 2014), хотя такие сведения представляют определённый фаунистический и фенологический интерес.

Пойменный Кицканский лес расположен на правом берегу Днестра в окрестностях города Тирасполя.

В работе представлены данные о видовом и количественном составе птиц, окольцованных в урочище «Кицканы» с сентября 2014 по февраль 2016 года. Отлов птиц производился 9 нейлоновыми самодельными паутинными сетями (ячея 20×20 мм, длина 6 м, высота 1.4 м, два кармана). Сетки устанавливались в различных местах леса, но в основном на вырубке, заросшей лопухом *Arctium lappa*, чертополохом *Carduus* sp., цикорием *Cichorium intybus*, крапивой *Urtica dioica*, ма-

ревыми Chenopodiaceae и другими высокостебельными травянистыми растениями (рис. 1). Чаще всего сети ставились блоками по 3 штуки встык, расстояние между блоками – 30-100 м. Проверка сетей велась раз в 15 мин или раз в 30 мин, в зависимости от интенсивности улова. На ночь сетки не оставлялись (из-за возможного повреждения их кабанами *Sus scrofa*. Манные птицы не использовались. Всего за указанный период ловля птиц велась 17 дней (табл. 1).

Кольцевание проводилось под эгидой Центра кольцевания птиц России (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН). Систематика птиц приводится по Л.С.Степаняну (1990).

Таблица 1. Результаты отлова птиц в Кицканском лесу осенью-зимой 2014-2016 годов

Дата	Вид и число окольцованных особей	Итого
05.09.2014	*Sylvia atricapilla* – 2; *Ficedula parva* – 1; *Carduelis carduelis* -3	6
11.09.2014	*Hippolais icterina* – 1; *Erithacus rubecula* – 2; *Turdus merula* – 1; *T. philomelos* – 1; *Parus major* – 3; *Fringilla coelebs* – 1	9
16.09.2014	*Turdus merula* – 5; *T. philomelos* – 2	7
18.09.2014	*Muscicapa striata* – 1; *Erithacus rubecula* – 4; *Turdus merula* – 3; *Parus major* – 5	13
21.09.2014	*Sylvia atricapilla* – 1; *Erithacus rubecula* – 2; *Turdus merula* – 3; *Parus major* – 16	22
01.10.2014	*Parus major* – 2	2
07.11.2014	*Passer montanus* – 1	1
11.11.2014	*Parus major* – 4	4
30.11.2014	*Parus caeruleus* – 3; *P. major* – 3; *Certhia familiaris* – 1	10
	Итого в 2014 году	**74**
02.10.2015	*Erithacus rubecula* – 2; *Turdus merula* – 1; *T. philomelos* – 1; *Parus caeruleus* – 1; *P. major* – 22; *Sitta europaea* – 3	30
09.10.2015	*Garrulus glandarius* – 1; *Turdus merula* – 1; *Parus caeruleus* – 4; *P. major* – 31	37
16.10.2015	*Erithacus rubecula* – 1; *Parus caeruleus* – 8; *P. major* – 17; *Certhia familiaris* – 1; *Fringilla montifringilla* – 1	28
20.11.2015	*Dendrocopos minor* – 1; *Carduelis carduelis* – 19	20
18.12.2015	*Dendrocopos medius* – 1; *Parus caeruleus* – 12; *P. major* – 37; *Sitta europaea* – 3; *Spinus spinus* – 11; *Carduelis carduelis* – 10	74
25.12.2015	*Dendrocopos major* – 2; *Parus caeruleus* – 4; *P. major* – 21; *Fringilla coelebs* – 1; *Spinus spinus* – 23; *Carduelis carduelis* – 3	54
	Итого в 2015 году	**243**
21.01.2016	*Passer montanus* – 3	3
04.02.2016	*Parus caeruleus* – 9; *P. major* – 28; *Passer montanus* – 1; *Spinus spinus* – 1; *Carduelis carduelis* – 2.	41
	Итого в 2016 году	**44**
	Всего	**361**

Особо следует подчеркнуть, что с октября 2015 и по февраль 2016 года еженедельно, а иногда и чаще в местах установки сетей производилась подкормка птиц – за раз высыпалось 10 кг семян мелкоплодного подсолнечника, 3-5 кг проса и кукурузы (подкормка велась независимо от того, ловили мы птиц или нет). Это биотехническое мероприятие, помимо прямой помощи зимующим птицам, существенно увеличило количество отлавливаемых и кольцуемых птиц. Благодаря под-

кормке подсолнечником было поймано большинство лазоревок *Parus caeruleus*, больших синиц *Parus major*, поползней *Sitta europaea caesia* и щеглов *Carduelis carduelis* (рис. 2, 3). Именно семена подсолнечника заманили в сеть юрка *Fringilla montifringilla* (рис. 4). Кукуруза обеспечила поимку сойки *Garrulus glandarius*, больших пёстрых дятлов *Dendrocopos major* (рис. 2) и среднего пёстрого дятла *D. medius* (рис. 5).



Рис. 1. Вырубка – основное место отлова птиц в Кицканском лесу.

Таблица 2. Общий список и число окольцованных птиц в урочище «Кицканы»

Вид	Число особей	Вид	Число особей
Parus major	192	*Certhia familiaris*	2
Parus caeruleus	41	*Fringilla coelebs*	2
Carduelis carduelis	37	*Dendrocopos medius*	1
Spinus spinus	35	*Dendrocopos minor*	1
Turdus merula	14	*Garrulus glandarius*	1
Erithacus rubecula	11	*Hippolais icterina*	1
Sitta europaea	6	*Ficedula parva*	1
Passer montanus	5	*Muscicapa striata*	1
Turdus philomelos	4	*Fringilla montifringilla*	1
Sylvia atricapilla	3	Итого особей	361
Dendrocopos major	2	Итого видов	20

Основным объектом кольцевания в осенне-зимний сезон традиционно была большая синица, далее следовали лазоревка, щегол и чиж *Spinus spinus* (табл. 2).

Относительно неплохой результат отлова чижей (табл. 1, 2, рис. 5) зимой 2015/16 обусловлен не только подкормкой, но и массовостью зимовки данного вида в этом сезоне на юге ПМР. Необходимо упомянуть, что в Приднестровье чижи уже давно не являются многочисленными и регулярно зимующими птицами. Зимнее изобилие чижей на пустырях,

в населённых пунктах и других биотопах региона закончилось в 1990-х годах (Тищенков, Куниченко 2002). В последующие же годы бывали зимы, когда мы вообще не встречали этих птиц. О динамике зимней численности чижей в регионе можно судить исходя из результатов мониторинговых учётов в заповеднике «Ягорлык» (Дубоссарский район ПМР, табл. 3).

Таблица 3. Динамика обилия чижей *Spinus spinus* в заповеднике«Ягорлык» зимой

Годы	Месяцы	Особей/км^2	Среднезимнее обилие
1999	Январь	24	24,7
	Февраль	27	
	Декабрь	23	
2006/2007	Декабрь	1,7	2,0
	Январь	-	
	Февраль	4,4	
2007/2008	Декабрь	2,6	0,9
	Январь	-	
	Февраль	-	
2008/2009	Декабрь	15,2	5,9
	Январь	2,6	
	Февраль	-	
2010/2011	Декабрь	9,6	6,0
	Январь	6,1	
	Февраль	2,4	
2011/2012	Декабрь	-	-
	Январь	-	
	Февраль	-	
2012/2013	Декабрь	-	-
	Январь	-	
	Февраль	-	
2013/2014	Декабрь	17,1	20,6
	Январь	41,3	
	Февраль	3,5	
2014/2015	Декабрь	-	-
	Январь	-	
	Февраль	-	
2015/2016	Декабрь	17,2	10,5
	Январь	9,9	
	Февраль	4,4	

Ловля птиц паутинными сетями в местах постоянной подкормки имеет как плюсы, так и минусы, что необходимо учитывать. Определённые проблемы создаёт одномоментное попадание в сеть большого количества особей таких малоприятных для выпутывания птиц, как лазоревка и большая синица. Поэтому для работы более чем с 3 сетками необходимо как минимум 4 человека, имеющих опыт по извлечению мелких птиц из паутинных сетей. Это очень важно для сведения к



Рис. 2. Авторы с птицами, отловленными в Кицканском лесу (слева направо): сойка *Garrulus glandarius*, лазоревка *Parus caeruleus*, большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*, щегол *Carduelis carduelis*, чиж *Spinus spinus*, большая синица *Parus major*.



Рис. 3. Н.Романович с молодым болгарским поползнем *Sitta europaea caesia*.



Рис. 4. Момент кольцевания юрка *Fringilla montifringilla*.



Рис.5. Авторы с окольцованными средним пёстрым дятлом *Dendrocopos medius* и чижом *Spinus spinus*.

минимуму случаев гибели или травматизма птиц. Как правило, мы сначала выпутывали всех попавших в сети птиц, временно помещая их по одной в мешочки из хорошо пропускающей воздух плотной ткани (мешочки подвешивались на близлежащие ветки), а затем уже в стороне от сетей вели кольцевание отловленных особей и записи в полевом дневнике.

За рассматриваемый период мы имели несколько возвратов окольцованных нами птиц (не фиксировались повторные отловы в течение ближайших 1-3 дней, табл. 4). Действительно интересными были случаи повторных отловов большой синицы и лазоревки в одном и том же месте спустя год с момента кольцевания (табл. 4, № 1-2). Вероятно, эти птицы были оседлыми и гнездились в ближайших кварталах леса.

Интересно, что чижи и щеглы повторно не отлавливались, хотя в этом районе почти постоянно держалось около 50-150 щеглов и 20-50 чижей (их кормовая активность была наивысшей примерно в 10-13 ч).

Таблица 4. Сведения о местных возвратах окольцованных птиц в Кицканском лесу в Приднестровье

№	Вид	Пол, возраст	Дата кольцевания	Даты повторных отловов
1	*Parus major*	♀ imm	30.11.2014	18.12.2015
2	*Parus caeruleus*	♂ imm	30.11.2014	18.12.2015; 25.12.2015
3	*Sitta europaea*	imm	02.10.2015	16.10.2015
4	*Parus major*	imm	02.10.2015	16.10.2015
5	*Parus major*	♂ imm	02.10.2015	16.10.2015
6	*Parus major*	♂ imm	02.10.2015	16.10.2015
7	*Parus major*	♀ imm	02.10.2015	16.10.2015
8	*Parus major*	♂ imm	09.10.2015	16.10.2015
9	*Parus major*	♂ ad	09.10.2015	16.10.2015
10	*Parus caeruleus*	imm	09.10.2015	16.10.2015
11	*Parus major*	♂ ad	09.10.2015	16.10.2015
12	*Parus major*	♂ imm	18.12.2015	04.02.2016

Таким образом, в осенне-зимние периоды 2014-2016 годов в Кицканском лесу возле Тирасполя была окольцована 361 птица 20 видов. Наиболее интересными считаем поимки юрка и среднего пёстрого дятла. При отлове птиц поздней осенью и зимой рекомендуем использовать метод постоянных подкормок в местах установки сетей.

В отлове и кольцевании птиц также принимали участие сотрудники и студенты Приднестровского государственного университета Д.П.Богатый, Н.В.Грабовская, В.С. Калдыба, Д.А.Коваленко, В.А.Мараескул, М.В.Мустя, В.И.Чукита, И.В.Чукита. Всем им авторы выражают искреннюю признательность.

Литература

Ганя И.М., Курганова Т.Н. 1980. О сезонных перемещениях и зимовке некоторых видов дендрофильных птиц Молдавии // *Миграции и практическое значение птиц Молдавии*. Кишинёв: 31-45.

Матюхин А.В., Черненко В.Г. 2010. К орнитофауне Приднестровской Молдавской Республики // *Изв. Музейного фонда им. А.А.Браунера* **7**, 3/4: 38-39.

Матюхин А.В. 2014. Многолетние популяционные исследования птиц Кучурганского лимана (Приднестровская Молдавская Республика) // *Регіональні аспекти флористичних і фаунистичних досліджень: Мат-лы першої міжнар. конф*. Хотін: 210-212.

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

Тищенков А.А., Куниченко А.А. 2002. Зимовки птиц в наземных биотопах Приднестровья // *Рус. орнитол. журн*. **11** (189): 591-603.

Тищенков А.А., Медведенко Д.В. 1999. Орнитофауна Приднестровского государственного ботанического сада // *Вестн. Приднестровского ун-та* **10**, 1: 66-73.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск **1296**: 2098-2099*

Миграции пеганки *Tadorna tadorna* в центральном Казахстане

Н.Н.Андрусенко

Второе издание. Первая публикация в 1986[*]

Материал собран в результате многолетних (1976-1985) визуальных наблюдений и массового кольцевания пеганки *Tadorna tadorna* на озере Тенгиз – важнейшем в настоящее время в СССР районе массовых линек этого вида. Помечено 4689 особей и получены данные о находках 146 окольцованных птиц.

Весной первые пеганки на Тенгизе появляются 12 марта – 2 апреля, чаще всего 25-30 марта. Пролёт хорошо выражен и длится 20-25 дней. За это время на озере задерживается на кратковременный отдых от 15 до 25 тыс. птиц (кроме того, тысячи уток мигрируют в первые дни транзитом). Отлёт пеганок с Тенгиза происходит утром и вечером (последний более интенсивен), в основном в северо-восточном направлении (до 94% учитываемых пеганок). К 15-22 апреля миграции обычно завершаются, и на озере остаётся не более 150-200 холостых особей, которые держатся здесь и в мае.

В то же время материалы кольцевания показывают, что во второй половине марта часть наших пеганок ещё находится в районе зимовок (Алжир и Каспий) и на путях пролёта (Кызыл-Ординская и Джезказганская области). В апреле и первой половине мая все окольцованные на Тенгизе пеганки встречались исключительно в районах гнездования: в Калмыкии, Уральской, Чимкентской. Джезказганской, Челябинской, Кокчетавской, Новосибирской, Курганской, Кустанайской, Тургайской Карагандинской областях и в Красноярском крае.

На линьку эти птицы начинают собираться с 19-25 мая, в массе – с 11-16 июня (первая волна). Пеганки подлетают на озеро не только с юго-запада и севера (Андрусенко 1977), но и северо-востока, востока и юго-востока. За лето наблюдается 2-3 (иногда 4) волны массовых миграций птиц. До середины июля летят в основном холостые пеганки, среди которых преобладают самцы, а в дальнейшем – размножавшиеся особи с поднявшимися на крыло молодыми. Кольцеванием выяснено, что сюда собираются на линьку пеганки практически со всего Казахстана, Предуралья, Западной Сибири, Алтая и, вероятно, Калмыкии.

Ежегодно на Тенгизе линяет от 35 до 270 тыс. пеганок (Андрусенко 1984). Перелинявшие утки через 7-12 дней покидают озеро. Разлёт

[*] Андрусенко Н.Н. 1986. Миграции пеганки в центральном Казахстане // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., **1**: 38-39.

происходит на 360°, о чём свидетельствуют прямые возвраты колец. Так, в конце августа (начало охоты) и в сентябре помеченные нами пеганки добывались в Целиноградской, Кокчетавской, Павлодарской, Семипалатинской, Карагандинской, Джезказганской, Тургайской, Кустанайской, Актюбинской, Челябинской, Омской, Курганской, Новосибирской, Гурьевской и Волгоградской областях, а также в Калмыкии, Азербайджане и на Алтае. В целом к 15 сентября на Тенгизе остаётся не более 7-10% взрослых птиц. В октябре отлёт пеганок приобретает строгую юго-западную и юго-восточную направленность. Окольцованные птицы в это время встречены в Карагандинской, Кустанайской, Уральской, Гурьевской и Астраханской областях, а также в Алтайском, Ставропольском и Краснодарском краях, в Дагестане и на Сиваше. Последние пеганки отлетают с Тенгиза обычно 5-15 ноября, реже 9-13 декабря, с установлением прочного ледового покрова на водоёмах. В это же время проходит и массовый транзитный пролёт пеганок с северо-востока (очевидно с озера Селеты-Тенгиз), который длится не более 1-2 дней, но очень интенсивно. За столь короткий отрезок времени пролетает до 42-60 тыс. птиц этого вида.

Помеченные на Тенгизе пеганки зимой встречены в Алжире, Сирии, Греции, Болгарии, на Кипре, в Иране, Ираке, Армении, Узбекистане, Крыму, на Сиваше и азербайджанском побережье Каспия. Безусловно, они зимуют и в юго-восточном Китае, на что косвенно указывают многочисленные позднеосенние встречи окольцованных нами птиц в Алтайском крае.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2016, Том 25, Экспресс-выпуск **1296**: 2099-2101*

Факторы, лимитирующие численность чешуйчатого крохаля *Mergus squamatus*, и рекомендации по охране этого вида

Н.П.Коломийцев

Второе издание. Первая публикация в 1986[*]

Появление утят чешуйчатого крохаля *Mergus squamatus* совпадает по времени с началом хода на нерест лососёвых рыб. Это во многом определило судьбу вида на сравнительно небольших горных реках Южного Сихотэ-Алиня. В период с 1982 по 1985 год нам удалось получить

[*] Коломийцев Н.П. 1986. Факторы, лимитирующие численность чешуйчатого крохаля, и рекомендации по охране этого вида // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., **1**: 306-307.

сведения о гибели в браконьерских сетях только на реке Киевке 26 нелётных молодых и одной линной птицы, причём в двух случаях полностью погибли выводки, состоявшие из 7 и 12 утят. Масштабы действительной гибели крохалей в сетях значительно выше и составляют, по самым оптимистичным оценкам, не менее 20% ежегодного прироста популяции.

Вторым важным моментом, существенно отражающимся на численности и пространственном распределении вида, является уничтожение по берегам рек в результате бесконтрольных рубок и частых пожаров древесной растительности таких основных дуплообразующих пород, как долинный *Ulmus propinqua* и лопастной *U. laciniata* ильмы, тополь Максимовича *Populus maximowiczii*, амурская *Tilia amurensis* и маньчжурская *T. mandshurica* липы. Кроме того, частое появление людей вблизи гнезда в период насиживания приводит к тому, что после кормёжки самки подолгу не могут вернуться в дупло, в результате чего нарушается режим инкубации.

Путём анализа погодных условий в каждый из репродуктивных сезонов и сопоставления их с численностью, успешностью размножения и демографической структурой популяции вида удалось установить, что, кроме общего прогрессирующего сокращения численности, вызванного антропогенными воздействиями, у чешуйчатого крохаля имеет место ещё динамика популяции, определяемая некоторыми факторами естественного характера. Наименее благоприятными для вида являются годы с холодной и дождливой погодой в первой декаде мая (1980 и 1983). На это время у большинства самок приходится откладка яиц и начало насиживания. Так, в 1983 году в бассейне Киевки среднее число утят, находившихся при одной самке, сократилось по сравнению с предыдущим годом с 10.0 (n = 8) до 5.5 (n = 6) особей (Коломийцев 1985). Повышенная чувствительность эмбрионов чешуйчатого крохаля к переохлаждению может объясняться тем, что в период откладки яиц он, в отличие от мандаринки *Aix galericulata*, яйца в гнездовую подстилку не закапывает. Изменения температуры воздуха, количество выпадающих осадков и гидрологический режим рек на выживаемость утят существенного влияния не оказывают. Последствия неблагоприятных сезонов проявляются в популяции чешуйчатого крохаля на третий год. Они выражаются в сокращении в местах гнездования доли взрослых (старше 1 года) особей, а также в больших различиях в величине выводков, которые могут включать от 1-5 до 12-14 пуховичков, и наличии объединённых семейных групп из 18-21 и более утят при одной самке. Как первое, так и второе явления мы связываем с вовлечением в процесс размножения большого числа молодых особей, обладающих меньшей плодовитостью и не достаточно развитыми материнскими инстинктами. Промежуток времени в 2 года, по всей

видимости, соответствует возрасту, в котором основная масса птиц этого вида впервые приступает к размножению.

Стратегия охраны чешуйчатого крохаля на юге Приморья должна включать в себя, наряду с максимальным сокращением ежегодной гибели птиц в рыболовных сетях (чего можно добиться улучшением работы рыбинспекции), осуществление биотехнических мероприятий, позволивших бы виду более равномерно заселить пригодные для него стации. При современном состоянии долинных лесов этого можно достигнуть только путём широкого привлечения чешуйчатого крохаля на размножение в искусственные гнездовья. Такие исследования были начаты в 1981 году на базе Лазовского заповедника. К настоящему времени мы предлагаем гнездовый ящик оригинальной конструкции, охотно заселяемый этим видом и мало привлекательный для его гнездовых конкурентов. Он представляет собой отрезок изготовленной из горбыля пяти- или шестигранной деревянной трубы, имеющей в длину 800-900 мм. С одного конца к нему прибивается прочное дно, другой остаётся открытым и является летком. В качестве подстилки используются крупные древесные опилки. Развешиваются искусственные гнездовья на высоте 3-12 м под углом 40-50° к горизонтали. В 1985 году в таких гнездовых ящиках вывели потомство 2 самки из 5, размножавшихся на 83-километровом участке основного русла Киевки.

Литература

Коломийцев Н.П. (1985) 2005. Гнездящиеся птицы водно-болотных стаций восточных склонов Южного Сихотэ-Алиня // *Рус. орнитол. журн.* **14** (286): 370-377.